

# **Grafos, teorías, representaciones y mundo: Una diagramática para la biología**

Mario Casanueva López

En colaboración con: Diego Méndez, Ximena González, Francisco Vergara, Mariana Peimbert, Guillermo Folguera y Rubén Madrigal.

## Índice

|   |            |
|---|------------|
| <b>Grafos, teorías, representaciones y mundo: Una diagramática para la biología.....</b>  | <b>1</b>   |
| <b>Introducción .....</b>   | <b>3</b>   |
| <b>Parte I. La Biología en torno a Darwin y Mendel.....</b>   | <b>30</b>  |
| Capítulo 1. ¿Qué es la biología?.....   | 31         |
| Capítulo 2. Reconstrucción del mecanismo de selección natural en el formato de la teoría de conjuntos y de los grafos modelo .....                          | 64         |
| Capítulo 3. Reconstrucción de la pangénesis de Darwin en formato grafo .....  | 79         |
| Capítulo 4. Teoría y experimento en genética mendeliana: una exposición en imágenes .....   | 88         |
| Capítulo 5. Diagramas y esquemas en y sobre la genética mendeliana.....   | 108        |
| <b>Parte II. Horizontes en Biología y en Filosofía de la Biología.....</b>  | <b>121</b> |
| Capítulo 6. Flujos informativos, mecanismos y modelos en la síntesis de proteínas.....  | 122        |
| Capítulo 7. Jerarquías integración y complejidad en biología .....  | 147        |
| Capítulo 8. Redes y paisajes conceptuales en la Evo-Devo .....  | 161        |
| Capítulo 9. Reconstrucción Grafo-Modelo de la teoría de construcción de nicho .....   | 181        |
| Capítulo 10. Teoría de construcción de nicho, "síntesis evolutiva extendida" y filosofía de la ciencia: discusiones pendientes.....                         | 214        |
| <b>Parte III. Circuitos Epistémicos y Triángulo Virtuosos .....</b>   | <b>263</b> |
| Capítulo 11. Notas a favor de la transdisciplina o hacia una epistemología de las relaciones mereológicas entre modelos teóricos y sistemas empíricos ..... | 264        |
| Capítulo 12. El papel de las estructuras cognitivas en la metáfora y la explicación.....  | 288        |
| Capítulo 13. Tres aspectos de la racionalidad científica .....  | 308        |

## Introducción

El presente volumen contiene una propuesta en filosofía de la ciencia, en particular en filosofía de la biología, centrada la construcción y análisis de sistemas de representación. Está conformada por una selección de artículos que he dedicado a diversos aspectos de la filosofía de la ciencia y de la filosofía de la biología.<sup>1</sup>

El volumen se encuentra dividido en tres partes que conforman un gradiente respecto a la amplitud de sus temas o sus métodos. La primera “*La Biología en torno a Darwin y Mendel*” se enfoca a teorías del campo genético evolutivo, estudia aspectos estructurales de las dimensiones conceptual, experimental y de enseñanza y resolución de problemas ejemplares (por decirlo en términos kuhnianos). La segunda, “*Horizontes en Biología y en Filosofía de la Biología*”, amplía el ámbito de ilustraciones de la propuesta diagramática e incluye una manera de representación gráfica de mecanismos, jerarquías y redes. Contemplamos tanto temas de teorías clásicas en genética o biología molecular, como territorios de la biología de mayor actualidad, en particular dos diferentes componentes de la llamada síntesis evolutiva extendida (evo-devo y construcción de nicho). La tercera, “*Circuitos Epistémicos y Triángulo Virtuosos*”, trasciende los territorios de la biología, sus métodos empíricos y sus conceptos y sus representaciones destaca aspectos de que tienen que ver con: diferentes facetas de la arquitectura conceptual, la transdisciplina, las metáforas consideradas como herramientas epistémicas y la racionalidad. Todas ellas analizadas desde una perspectiva diagramática.

*La biología en torno a Darwin y Mendel*, introduce una visión y una herramienta gráfica, diagramática, para el estudio y análisis de la biología y, a manera de ilustración, se centra en teorías dentro del ámbito genético-evolucionista, de diferentes periodos, en las que las tesis de Darwin y Mendel, o sus reinterpretaciones, ocupan posiciones centrales. Con tal recurso se da cuenta de la estructura teórico conceptual de: la Pangénesis de Darwin, la Genética Mendeliana, la Teoría Cromosómica de la Herencia, el Mecanismo de Selección Natural y la

---

<sup>1</sup> Nota editorial: Algunos de los textos seleccionados, fueron escritos en solitario, otros en coautoría con distintos colegas y alumnos, su procedencia se indica en una lista al final. La mayoría de los textos fueron originalmente escritos en español, salvo dos, de los que se presenta por primera vez su versión española. De algunos capítulos he eliminado el resumen, que no corresponde al estilo de un libro y que la presente introducción suple con creces, y también algunos fragmentos con información que, bajo matices distintos, ya se encuentra en otros capítulos, y resultaría repetitiva. No obstante, he conservado algunos diagramas que presentan ligeras variantes ya que sus iconos guardan relación con otras figuras del capítulo en el que originalmente aparecen y existen algunas ideas nodales a la propuesta diagramática se presentan en más de una ocasión con fraseos distintos y niveles de profundidad distintos.

Teoría Sintética de la Evolución. El aparato gráfico también es utilizado para la reconstrucción, análisis y representación de la porción experimental de la Genética Mendeliana y como herramienta para el análisis epistemológico de un sistema de representación y cálculo especialmente destacado en el área, los cuadrados de Punnett.

Los conceptos propios de la herramienta gráfica de representación se van introduciendo en la medida en que se requieren. Esta parte mantiene un fuerte nexo con el lenguaje, las ideas, las distinciones meta-teóricas y los métodos de la concepción estructuralista de teorías empíricas, mismas que también se presentan conforme se van necesitando. La importancia de este nexo sufre variaciones a lo largo del libro, no se elimina, pero tampoco se insiste en él.

El primer capítulo, *¿Qué es la biología?* presenta una reconstrucción conceptual general. La respuesta brindada es forzosamente imprecisa, pues la biología misma es difusa, es incompleta, pues la biología es vasta, y es históricamente inadecuada, ya que una narrativa general como la aquí mostrada nunca abarca, sin resto ni pérdida, a todos los casos particulares. No obstante, a partir de la ilustración de algunos importantes fragmentos, proporciona una imagen de la biología, a la que concibe como una red históricamente cambiante de entidades tecno-conceptuales que participan de diferentes relaciones de inferencia e interacción. Tal red puede cambiar sin pérdida de identidad y a grandes rasgos, está organizada con foco en diferentes “hechos”, teorías y modelos (considerados paradigmáticos o nucleares), y diferentes métodos y técnicas empíricas determinadas por el nivel de complejidad en una jerarquía que va de lo molecular, a lo planetario pasando por los niveles: subcelular, celular, tisular, orgánico, sistémico, individual, poblacional, y ecológico.<sup>2</sup>

Sin pretender ni consenso ni exhaustividad se eligieron ocho “hechos” fundamentales de las ciencias de la vida, nombrados como: biológico, fisiológico, taxonómico, celular, evolutivo, bioquímico, genético y ecológico. El primero marca una discontinuidad dentro de la Naturaleza, nos separa del reino de las piedras, propio del naturalismo, el último refiere a los procesos funcionales que codeterminan la composición, estructura, distribución y dinámica de poblaciones y comunidades, en conjunción con el impacto de los seres vivos como factor de modificación ambiental. En gran medida, la especificidad de la Biología es producto de contingencias históricas. Al paso del tiempo, los “hechos” y las teorías y modelos que los explican y representan se incorporan, modifican o pierden. Los elementos

---

<sup>2</sup> En el texto se distinguen los hechos, en tanto fenómenos (efectivos) de la Naturaleza de los “hechos”, considerados como acuerdos intersubjetivos (no necesariamente explícitos) de comunidades epistémicas particulares.

que conforman la biología no son constantes y es posible que no exista un núcleo común a lo largo de su historia.

Cuatro casos ilustran los principios generales de los grafos representacionales o grafos modelo que estarán presentes a lo largo del libro: la Genética Mendeliana, la Teoría Cromosómica de la Herencia, el Mecanismo de Selección Natural y la Teoría Sintética de la Evolución. En su presentación, una clave cromática permite diferenciar las distintas funciones epistémicas que en una explicación, cumplen diferentes porciones de los modelos que constituyen tales teorías, a saber: La base de contrastación, sirve a la introducción de las interrogantes que resuelve la teoría, un conjunto de funciones permite la introducción de los términos teóricos, otro más, permite la realización de los cálculos que la teoría supone y finalmente la parte constrictiva da cuenta de la forma general de comportamiento del mecanismo (causal) propuesto por la teoría y que enlaza de manera sinóptica, a todos los conceptos por ella postulados. Es de carácter tan general que no corresponde tanto a una ley como a un esquema de ley.

Las teorías elegidas dan oportunidad de ilustrar tres importantes tipos de relaciones interteóricas: (i) la integración de teorías de campos y niveles ontológicos distintos ejemplificada por la Teoría Cromosómica de la Herencia, (ii) la fusión teórica que, en la Teoría Sintética de la Evolución, engarza a la Teoría Cromosómica de la Herencia con el Mecanismo de Selección Natural y (iii) Los dos enfoques (a veces complementarios, a veces en conflicto), de la selección natural. Me refiero a las maneras que podríamos llamar darwiniana (no matematizada) y genético poblacional (matematizada) de dar cuenta de cómo cambian las magnitudes relativas de las tasas de crecimiento de las diferentes clases de organismos (en el caso general, unidades de selección) en determinados ambientes y momentos.

La más cercana a la postura Darwin, a grandes rasgos, expresa que, dados determinados lapsos y ambientes, si una clase posee un mayor valor adaptativo, entonces, poseerá una mayor tasa de crecimiento (el texto sobre Selección Natural en el siguiente capítulo extiende y refina esta versión mediante la incorporación de un tercer orden de eficiencia funcional). Por su parte, la versión matematizada, asociada a la idea de fitness, es más cercana a la Genética de Poblaciones y, en consecuencia, a la Teoría Sintética de la Evolución. De manera gruesa, su parte medular establece que la frecuencia de organismos de una determinada clase que existen en el ambiente  $h$  en un momento dado, se puede expresar en términos los supervivientes del instante anterior más los recién nacidos (considerando tanto las aportaciones de la propia clase como las de aquellas que coexistan en  $h$ ).<sup>3</sup>

---

<sup>3</sup> El enunciado formal es:

El capítulo concluye con una breve ejemplificación de algunos “puntos calientes” o en tensión dentro de la red, territorios donde el mundo “hechos” y los modelos se confrontan, por ejemplo, la caracterización de especie, las ambigüedades presentes en el concepto de gen, los problemas de la selección natural como el principal mecanismo del cambio evolutivo, o el rol de la endo-simbiosis serial en la génesis de los eucariontes. Cierra el capítulo un cuadro final que compendia las diferencias entre el mundo conceptual y el empírico, que será ampliado y justificado en *Tres aspectos de la racionalidad*.

Como lo indica su título, el capítulo dos presenta una reconstrucción estructuralista del Mecanismo de Selección Natural en el lenguaje de la teoría de conjuntos y en formato grafo. Muestra dos maneras de presentación de los modelos de la versión no matematizada, cercana a la propuesta de Darwin, del Mecanismo de Selección Natural. La versión conjuntista, es una reconstrucción del Mecanismo de Selección Natural que emplea las intuiciones, ideas, distinciones y métodos propias del programa estructuralista presentado en *An Architectonic for Science...* de 1987. La

---


$$v(C_i, h, t_{n+1}) = v(C_i, h, t_n) \bullet \sigma(C_i, h, t_n) + \sum_{i'} v(C_{i'}, h, t_n) \bullet \rho(C_{i'}, h, t_n) \bullet \eta(<C_{i'}, C_i>, h, t_n) = \phi(C_i, h, t_n)$$

Las expresiones se interpretan como sigue: el término “ $v(C_i, h, t_{n+1})$ ” expresa la frecuencia de la clase  $C_i$ , en el ambiente  $h$  durante el intervalo  $t_{n+1}$ , su valor se iguala a una suma. El primer sumando: “ $v(C_i, h, t_n) \bullet \sigma(C_i, h, t_n)$ ” corresponde a la noción intuitiva de la fracción de supervivientes de la clase  $C_i$  en el ambiente  $h$  durante el intervalo  $t_n$ , es decir, nos indica la fracción de individuos que se encontraran vivos en el siguiente intervalo. Su expresión formal corresponde a la multiplicación de la frecuencia ( $v$ ) de la clase  $C_i$ , en el ambiente  $h$  durante el intervalo  $t_n$ , por su probabilidad de supervivencia ( $\sigma$ ) relativa a los citados ambientes e intervalos (“ $\sigma(C_i, h, t_n)$ ”). El segundo sumando corresponde a nuestra noción intuitiva de recién nacidos (o más propiamente nacidos durante un determinado intervalo temporal). Formalmente se expresa como una sumatoria que recorre las diferentes clases (es decir, las distintas  $C_{i'}$ ) y de cada una de ellas nos indica la contribución que tal clase tendrá en la fracción de individuos de la clase  $C_i$  nacidos en el siguiente instante. La expresión “ $v(C_{i'}, h, t_n) \bullet \rho(C_{i'}, h, t_n) \bullet \eta(<C_{i'}, C_i>, h, t_n)$ ” representa la contribución de la clase  $i'$  a la clase  $i$  en los citados ambientes e intervalos, multiplica la frecuencia de la clase  $i$ , por su esperanza reproductiva ( $\rho$ ) y la contribución hereditaria de la clase  $i'$  a la clase  $i$  ( $\eta$ ). La expresión “ $\phi(C_i, h, t_n)$ ” representa el fitness de la clase  $C_i$ , en el ambiente  $h$  durante el intervalo  $t_n$ .

Actualmente considero que la función  $\phi$  (*fitness*), que en el grafo aparece como selección natural teórica en el fondo no lo es. Esta visión de la Selección natural representa una teoría fenomenológica que no introduce términos selección natural-teóricos. Respecto a la teoricidad de los términos que aparecen en la versión más cercana a Darwin véase el capítulo dos.

versión gráfica nos parece una manera más amable de introducir al lector en el análisis de las estructuras conceptuales, que recupera las distinciones de la concepción estructuralista y nos permite introducir otras relativas a la forma en cómo funcionan los conceptos dentro de una teoría.

Pasando a la estructura del modelo, los términos primitivos incluyen cinco dominios básicos que corresponden a los conceptos intuitivos de organismos, características, ambientes problemas ambientales y tiempo; también se requieren cinco funciones que corresponden a: descripción de los organismos, asignación de problemas, identificación de las características de un organismo que resuelven un determinado problema, ordenamiento de tales características y adaptación relativa. A fin de acercar el texto a aquellos que no están familiarizados con la retórica estructuralista no se apela a un lenguaje puramente formal, sin que se introduce la interpretación intuitiva de los axiomas.

Los aspectos fundamentales del Mecanismo Darwiniano de Selección Natural quedan plasmados en una ley que relaciona tres tipos de órdenes (eficiencia de las características, adaptación de clases de organismos a un ambiente particular y tasas de crecimiento de tales clases) señalando que estos órdenes se mapean entre sí la relación entre los órdenes respeta las posiciones relativas al interior de cada uno. Esta manera de entender la Selección Natural arroja luz en torno a la clásica discusión sobre la existencia de leyes en la Biología Evolucionista.

Al final de la reconstrucción, la estructura conceptual se presenta de manera abreviada en el formato de los grafos-modelos, una imagen que permite capturarla en una sola toma, lo que entre otros le convierte en una herramienta útil a la didáctica de la Teoría de la Selección Natural.

El capítulo tres contiene una reconstrucción de la Pangénesis de Darwin en el formato de los grafos modelo. La intención al escribir este texto fue destacar la gran capacidad sinóptica de los grafos modelos. Elegimos para ello presentar una teoría estructuralmente compleja, de manera breve y aceptablemente completa. Adicionalmente deseábamos permitir al lector interesado su comparación con alguna otra teoría del mismo campo. La elección recayó en la pangénesis de Darwin, pues, a pesar de nunca contó con un sólido respaldo empírico y fue considerada por el propio Darwin como una hipótesis provisional de trabajo, ilustra muy bien la estructura de red que se ha sugerido para describir a la biología. El capítulo introduce un grafo que muestra explícitamente la función de diferentes

etapas presentes en la estructura de las explicaciones modelo-teóricas, contempladas implícita o muy brevemente en los capítulos anteriores.<sup>4</sup>

A caballo entre los siglos XIX y XX cuando se discutía la forma que debería tomar una teoría de la herencia, también se encontraba en discusión cuáles eran los fenómenos que debía explicar dicha teoría. La época fue fértil en propuestas que en su mayoría se ocupaban de temas posteriormente considerados inexistentes, vacíos o pertenecientes al ámbito de aplicación de otras teorías. Por mencionar algunos ejemplos: la Teoría de las Unidades Fisiológicas de H. Spencer, abarcaba la herencia de caracteres adquiridos, el desarrollo ontogenético y la regeneración de partes; la Teoría del Idioplasma o de las Micelas de K. Nägeli, destacaba el desarrollo, la herencia de los caracteres adquiridos y la formación de híbridos entre especies. La Teoría del Plasma Germinal de A. Weismann, mediante una jerarquía de partículas anidadas en relación todo-parte (bióforos, determinantes, ids y germoplasma), pretendía compaginar con una teoría seleccionista de la evolución, dar cuenta del desarrollo y rechazar la herencia de los caracteres adquiridos. Como sus contemporáneas, la hipótesis de la pangénesis, pretendía dar cuenta de varios fenómenos la fecundación, el desarrollo, la diferenciación de células y tejidos, la formación de las características individuales, la herencia de caracteres adquiridos, la independencia funcional de los elementos o unidades del cuerpo y el origen de la variabilidad. Con todas estas notas la Pangénesis constituye una síntesis evolucionista fisiológica por derecho propio.

La enorme complejidad de la base de contrastación de la Pangénesis contrasta significativamente con la de la Genética Mendeliana (se invita al lector a que por sí mismo realice la comparación). En Darwin el desarrollo juega un papel muy destacado. Tanto, que se mapea en cuatro dimensiones: se representa en el nivel de los organismos como una serie de estados de desarrollo, que, en el nivel celular se corresponden con las formas vivas de linajes celulares, que se van diferenciando a nivel histológico y que, a nivel de las características, se mapea en formas de patrones de tejidos o de células. Al igual que en otras teorías decimonónicas de la herencia, en la pangénesis, los distintos rasgos hereditarios se corresponden con un mosaico o conglomerado de células y para dar cuenta de la transmisión de características es necesario conocer la composición celular cambiante de los individuos a lo largo del desarrollo. Por su parte, Mendel eliminó de entrada todo intento de dar cuenta del desarrollo, consideró que el conjunto de características que describen un organismo (lo que actualmente llamamos fenotipo) posee una naturaleza atemporal.

---

<sup>4</sup> Hemos eliminado variantes menores de este esquema, en sus respectivos lugares remitimos al lector a la presentación de este capítulo.



Continuando con la comparación, en el aspecto (teoría de la herencia) teórico, Darwin atiende la manera en que las gémulas participan de la diferenciación celular y pueden generarse nuevas formas. Las condiciones de vida y las actividades de la célula productora afectan a la producción de gémulas se pueden producir, más o menos o producir gémulas modificadas que siguen siendo del mismo tipo (de esta manera recupera la importancia del uso y desuso de órganos y plantea un mecanismo de transmisión de características adquiridas) A Mendel le importaba únicamente la herencia de los factores causales de las características (a los que llamó elementos y consideraba invariantes), no su fisiología o su origen.

En la construcción de la pangénesis confluyen varias teorías que se vinculan mediante la correspondencia entre las diferentes descripciones del desarrollo, a ello se articulan los conceptos teóricos propios de la pangénesis: todo un espacio de cambios, rearrreglos y permutaciones del “gemulotipo”, la “fecundación gemular” y la forma en cómo las actividades y ambientes influyen en la constitución de nuevos tipos de gémulas. Desde un punto de vista esquemático, diferentes diagramas de iconos y flechas se ensamblan como piezas de un rompecabezas que va conformando una red de conceptos que conforman la parte conceptual de la biología.

El capítulo cuatro *Teoría y Experimento en Genética Mendeliana: una exposición en imágenes* cumple una doble función, por un lado, a manera de ilustración, introduce una forma de presentación de la dimensión empírico-experimental (ver el cuadro final del primer capítulo) de nuestra conocida teoría, por el otro, ilustra también la articulación entre las dimensiones conceptual y empírico-experimental presentes en el cuadro final del capítulo uno.

Así como, la estructura de la explicación conceptual se relaciona con un circuito conformado por dos rutas inferenciales (cfr. el diagrama sobre las fases de una explicación del capítulo sobre pangénesis) la estructura de la intervención experimental se asocia al grafo de la figura uno. La acción experimental puede ser modelizada como la concatenación no soluble de estructuras que convergen en un situación experimental y la producción de los estados solubles de la situación post-experimental.<sup>5</sup>

---

<sup>5</sup> Decimos que se trata de una concatenación no soluble pues ninguna de las partes puede ser separada, la carencia de cualquiera de los elementos anula o modifica la acción que desencadena la modificación abierta de la acción experimental. Por el contrario, consideramos que la situación post experimental es soluble pues sus partes pueden ser separadas sin menoscabo de lo que ocurra después.

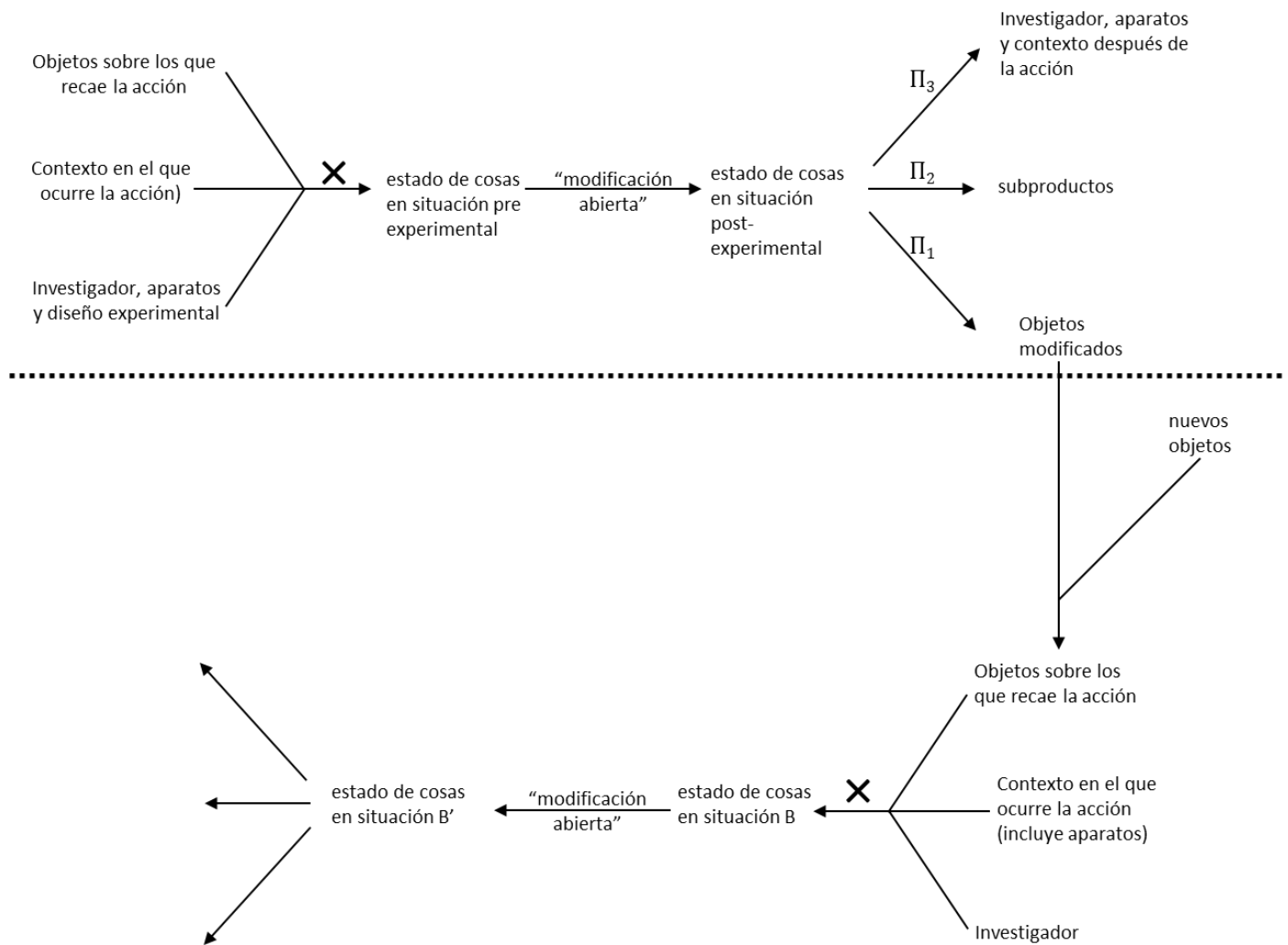


Figura 1. Estructura de la actividad experimental. Explicación en el texto.

En el grafo, por encima de la línea punteada, los objetos sobre los que recae la acción, el contexto en el que la acción ocurre y el agente del experimento, conforman una terna no soluble, aquí denominada el estado de cosas en situación pre-experimental. El símbolo  $\times$  y las tres flechas que en él confluyen representan la conformación de la terna. El estado de cosas en situación pre-experimental activa o induce una “modificación abierta” que transforma el mundo y da lugar a una situación post-experimental.<sup>6</sup> Ésta se puede resolver en objetos modificados ( $\Pi_1$ ),

<sup>6</sup> Conviene recordar que la acción experimental sobre el mundo presupone una ontología de sistemas abiertos que pueden ser opacos. Por una parte, podemos intervenir en el mundo, por otra, el planteamiento, en numerosos campos de la ciencia de una jerarquía, o, si se prefiere, varias jerarquías o una red de niveles de la realidad cada vez más extensibles da pie a pensar pueden existir leyes que no se nos revelen nunca. Adicionalmente, si las leyes son entendidas como la tendencia natural de acción de un mecanismo en la naturaleza, puede ser que algunas “leyes” o constricciones universales del mundo no se actualicen nunca. El apelar a mecanismos proporciona

subproductos modificados ( $\Pi_2$ ), y un conjunto que reúne el resto de los elementos contextuales, investigador incluido, ( $\Pi_3$ ). Debajo de la línea punteada, el resultado de la acción experimental se concatena con una nueva acción experimental, similar a la anterior. Por regla general los protocolos de experimentación no constan de una sola acción sino de una pauta, o serie de ellas, donde los productos obtenidos en un paso son insumo de los del siguiente.

En los diagramas que presentamos para la porción experimental de la Genética Mendeliana, Los objetos sobre los que recae la acción serían los chícharos, arvejas o guisantes, con los que trabajó Mendel, las plantas que de ellos brotaron y diversas partes de esas plantas.

El contexto del experimento es el contexto de cultivo: el invernadero con sus condiciones de luminosidad, ventilación temperatura, presencia o ausencia de insectos que pudiesen interferir en el experimento (especialmente el pulgón y o gorgojo del chícharo).

El experimentador es el monje Mendel, con sus talentos, virtudes, defectos anhelos y oscuridades. Un hombre comprometido con los problemas prácticos del monasterio: el pago de impuestos, el cobro de los oficios suministrados, su misión de educación técnica y relacionado a ésta, pero no sólo por ese hecho, también le interesa la agricultura: obtener chícharos, más sabrosos y más grandes, flores más aromáticas o más vistosas, abejas que produzcan más y mejor miel y que no sean agresivas. Adicionalmente está interesado en evaluar los alcances de la hibridación como mecanismo de especiación y de dilucidar el problema de la herencia: qué es lo que se hereda y cómo. El monje sabe los oficios del hortelano, es un hábil en el trabajo de huertos e invernaderos, sabe distinguir las características presentes en una planta y cuando puede haber ocurrido “contaminación” con polen no regulado por el experimento. No se retrae ante la aplicación de la estadística y la combinatoria (si bien es cierto que solo las requiere a nivel básico), tiene un buen conocimiento de los procesos de fecundación, cree en la evolución de las especies y no está prejuiciado por las ideas biológicas predominantes en su época sobre la herencia y el desarrollo la fecundación.

El aparato experimental está dado por aplicación secuencial de una serie de técnicas asociadas a: la selección de las semillas para la siembra, el cuidado de su crianza (adecuado suministro de agua y luz, procuración del crecimiento erguido de la planta mediante ganchos, palos o cuerdas tendidas, eliminación de plagas,

---

un elemento adicional que no es reducible a una conjunción constante de eventos y que puede o no estar bloqueado.

identificación de estructuras florales y correcta intervención sobre algunas de ellas en determinados momentos de su formación, recolección y conteo de semillas, etc.).

En los grafos correspondientes a la porción experimental, figuras humanas portando distintos instrumentos y aparatos, asociadas a diferentes flechas y representan acciones humanas relativas al cuidado del crecimiento de las plantas: selección de las semillas, siembra, riego, eliminación de plagas, etc. A los procedimientos del hortelano, se suman los del experimentador (distinguido en el grafo mediante el realce de ojo y mano), del que se destacan sus habilidades de observación, identificación, representación, manipulación, intervención experimental y control de la situación experimental mediante el aislamiento, estabilización e intervención de diferentes procesos y entidades del mundo. Los grafos se refieren a diferentes fases del trabajo experimental (la obtención de cepas puras y la fecundación controlada) y a los vínculos entre la representación conceptual y la experimental, En el último grafo me permití un claro anacronismo, en favor de la diferenciación del trabajo conceptual, un hombre frente a una computadora realiza abstracciones e inferencias teóricas, alusivas a la obtención de la primera y segunda generaciones filiales.

El capítulo cinco *Diagramas y Esquemas en y sobre la Genética Mendeliana*, inicia señalando:

“Animaciones, bocetos y diagramas, son útiles herramientas para la creación, manejo, adecuación, comunicación, transferencia y entendimiento de sistemas conceptuales y prácticos (...). Actúan como instrumentos de representación y procesamiento de datos o relaciones de inferencia y constituyen herramientas cognitivas que asisten al razonamiento, a la solución de problemas y a la obtención de explicaciones de diversa índole (...). Permiten externalizar, fijar, vincular y recrear ideas y arquitecturas conceptuales, (...) facilitan la transmisión de información condensada (densa) y son eficientes potenciadores heurísticos, e inductores de vías insospechadas para la relación de conceptos, contextos, perspectivas y niveles de profundidad de análisis.

Después de listar algunas de las propiedades relacionadas con tales usos, empleo el grafo modelo de la Genética Mendeliana como herramienta de análisis (deconstructivo) para explicar el gran éxito representacional de los cuadrados de Punnett. El cuadrado de Punnett permite “la descomposición visual natural de un problema complejo en una serie de etapas relacionadas entre sí” (Wimsatt, 2012, 359) el capítulo descompone el cuadrado de Punnett en sus distintas etapas y las relaciona con sendos aspectos de la estructura conceptual de la Genética Mendeliana mostrando su participación en la estructura explicativa de la misma.

La segunda parte, abandona los temas clásicos y despliega su alcance tanto en filosofía de la biología, como en la biología misma, pero aún permanece dentro de su ámbito. Dentro del territorio de la filosofía de la biología, mediante el uso de los grafos modelo, se aboga en favor del nuevo mecanicismo en biología reclamando su carta de naturalización en filosofía de la biología, pero sin menoscabo de los enfoques centrados en leyes. La estrategia es simple, podemos aceptar la existencia de leyes que sin las pretensiones de universalidad irrestricta (que, dicho sea de paso, ninguna ley natural importante satisface) postulen la existencia de mecanismos. El enunciado toma la forma siguiente: “Para tales objetos o procesos existe un mecanismo con tales o cuales partes y formas de acción, que los produce a partir de una situación basal de tal tipo y que actúa de tal o cual manera”

Por otro lado, en el campo de la biología evolucionista. Atendemos a la batalla teoría sintética versus síntesis evolutiva, en particular, a la teoría evolucionista del desarrollo (evo-devo) y a la construcción de nicho. Nuestro acercamiento a las representaciones en evo-devo es tanto exploratoria como propositiva. En un primer momento, destacamos las dificultades que presenta la idea de la llamada “jerarquía de niveles de complejidad” en su intento de aprehender la biodiversidad, para resolverlos, proponemos una apuesta por el pluralismo ontológico. Una red de jerarquías que sirven de descriptores de procesos con genidentidad. También llamamos la atención sobre dos tipos de imágenes, aquellas que, a lo largo del tiempo, han permanecido similares, casi, con solo el cambio que demanda el ajuste a las técnicas de captura y representación propias de su época y aquellas que constituyen novedades editoriales, en evo-devo, algunas de éstas toman la forma de redes de representaciones que compendian aspectos básicos. Finaliza la segunda parte un análisis de la estructura conceptual y contextual de la teoría de construcción de nicho. De manera previa a su reconstrucción lógico-conceptual bajo la técnica de los Grafos-Modelo, se presenta una brevísima caracterización de la teoría que destaca algunos de sus conceptos distintivos: herencia ecológica, nicho evolutivo y escala de correspondencia organismo-ambiente. El análisis contextual señala diversas tensiones dentro del campo de la biología evolucionista y muestra la como la síntesis evolutiva extendida posee dentro de sí tanto tendencias a la unificación como a la dispersión teórica.

Antes de continuar, nos permitimos una breve digresión sobre los mecanismos en biología. En filosofía de la ciencia en general y de manera particular en filosofía de la biología, las interrogantes acerca de la exacta naturaleza de mecanismos, modelos, leyes o teorías, o sus estructuras o propiedades constitutivas, no son cuestiones totalmente disímbolas ajenas entre sí, nuestras consideraciones acerca de alguna de ellas impacta, necesariamente nuestras consideraciones sobre las otras y se extiende también hacia temas nodales de la filosofía de la biología, como pueden ser el papel del reduccionismo en ciencia, o la naturaleza de explicaciones

y predicciones. La filosofía de la ciencia de corte anglosajón, nació con la impronta de un fuerte interés en nuestro conocimiento del mundo físico (la revolución einsteiniana cimbró nuestras consideraciones sobre el conocimiento y las teorías empíricas). Cuestiones tales como la ontología del espacio-tiempo, la relatividad de la noción de simultaneidad, la relación entre las geometrías formales y la geometría de física del universo o el papel de las Leyes naturales (con mayúsculas) dominaron una porción significativa de sus temas de estudio. En su inmensa mayoría, su quehacer y cavilaciones abrevaron en manantiales propios de disciplinas físicas, cuando se hablaba de leyes en uso en ciencia (y no de esas caricaturas formales que sólo sirven a la discusión lógica, como “todos los cuervos son negros”) se tomaban como ejemplares paradigmáticos, las leyes en física. Se discutían, los principios de la mecánica clásica o relativista, la correcta interpretación de las leyes en mecánica cuántica, las leyes de los gases y su relación con las de la termodinámica, etc. Todas las leyes involucradas en los ejemplos anteriores se expresan de manera explícita, mediante ecuaciones (o sus correspondientes enunciados) que relacionan diferentes parámetros métricos y, en ocasiones, su postulación ha derivado de consideraciones no empíricas. Si bien en notables territorios de la biología expresan sus hallazgos de regularidades en términos matemáticos (v.g. genética de poblaciones, la enzimología, grandes y diversos territorios en ecología, y la modelización de múltiples procesos de muy diverso tipo como la transmisión nerviosa, la agregación celular, el crecimiento bacteriano). Sin embargo, grandes territorios de la biología son ajenos a la formulación de leyes. Otras son las maneras en que los biólogos han encontrado útiles para referirse a las regularidades que parece mostrar la vida. Dentro de las corrientes en boga en filosofía de la biología, el nuevo mecanicismo realza la labor que los mecanismos y sus diagramas realizan en la construcción de explicaciones, pues considera que dar una explicación es indicar la manera en que actúan y se coordinan las entidades y actividades del sistema responsables del fenómeno a explicar. La naturaleza bidimensional de los diagramas es más apta a estos propósitos, pues concede la referencia simultánea del todo y de sus diferentes partes y acciones lo que contribuye a facilitar la construcción identificación, revisión, articulación y extensión de las relaciones explicativas.

Después señalar la creciente importancia relativa de la voz de los diagramas en el concierto de la filosofía de la ciencia, y de ilustrar su potencial heurístico, el capítulo seis *Flujos informativos, mecanismos y modelos en la síntesis de proteínas*, presenta las dos principales versiones del mecanicismo, señalando su posible compatibilidad. A continuación, expone diversas versiones del mecanismo de la síntesis de proteínas presentes en los trabajos del nuevo mecanicismo e ilustra algunas de las características que se piden a un mecanismo y que sus diagramas muestran: la estructura y organización de las partes, sus ritmos, pautas y

trayectorias, su estructura topológica (proporciones, tamaños y posición relativos), su estructura interna, su conectividad, etc. la organización espacial.

Dentro del nuevo mecanicismo los diagramas se consideran multi-realizables, un diagrama sobre un mismo asunto puede diferir en el grado de detalle o niveles de profundidad con que se presente. o, de conocimiento. Los diagramas presentan una estructura modular y sus módulos pueden ser presentados y combinados en diferentes grados de detalle.

Los enfoques centrados en las explicaciones que suministran leyes y modelos no gozan de buena prensa dentro del nuevo mecanicismo. Por su parte, los mecanismos y sus representaciones se consideran especialmente aptos para la obtención de explicaciones. A manera de ilustración el capítulo presenta un grafo a nivel muy general del mecanismo de la síntesis de proteínas, de él se destacan sus diferentes facetas epistémicas según la pauta general de la explicación introducida en el capítulo sobre pangénesis.

En contra de los defensores de la preeminencia de un enfoque centrado en las leyes, pero también en contra del nuevo mecanicismo, se muestra una interpretación de leyes y de explicaciones mecanicistas que dirime las pretendidas incompatibilidades entre ellas, aunque quien prefiera una formulación en términos de leyes paga un precio: la formulación de la ley se torna complicada.

Históricamente, las jerarquías han servido para pensar, clasificar y organizar la vida. El capítulo siete aborda algunos de los principales retos que enfrentan las jerarquías al procurar aprehender la biodiversidad. En taxonomía, el acomodo de las especies orgánicas en series de clases anidadas se remite al pensamiento griego (por ejemplo, en Aristóteles, las propiedades de las clases, la relación entre género y especie o las diferentes maneras de ser parte de algo, ocupan un claro lugar). Linneo, cuya taxonomía refleja el pensamiento del estagirita, la aceptó, entronizándola, en la manera de dar nombre a las especies. En las clasificaciones de la biología contemporánea, se postula una serie de niveles denominados 'categorías' organizados en una relación de orden. Hoy resulta claro que, si acaso es posible capturar conceptualmente la complejidad y diversidad de la vida mediante sistemas jerárquicos, se requiere más de uno. En particular nos centramos en la llamada jerarquía de niveles ontológicos o niveles de complejidad. La misma, ha dado apoyo tanto a enfoques reduccionistas, que afirman algún tipo de fundamentismo (todos los objetos y procesos deben ser caracterizados o explicados, en términos de los componentes de un nivel al que se considera último o fundamental) como holistas o anti reduccionistas, que se enlazan a tesis emergentistas y/o pluralistas.

Dentro de los principales problemas: Ni la lista de niveles, ni cada uno de ellos de manera individual, poseen criterios de inclusión o límites precisos; permitir la representación por niveles de la filogenia evolutiva, exige el concurso de múltiples jerarquías, con posibilidades de separación y anastomosis, que obedecen a criterios distintos; debido a la diferencia en los mecanismos de transferencia de genes quizá no baste un concepto unificado de especie y en consecuencia su nivel asociado, en los tres dominios de la vida: Archaea, Bacteria y Eukarya. El capítulo plantea, como tentativa a explorar, una representación de la vida centrada los principios de modularidad, escala y pluralismo ontológico. Tal representación da origen a una red multinivel donde los vínculos entre nodos no están circunscritos a ninguno de ellos.

En nuestra exploración de los sistemas de representación en evo-devo, dada en el capítulo ocho encontramos imágenes que, *mutatis mutandis*, permanecen similares a lo largo del tiempo, a las que se suman otras que constituyen genuinas novedades. Respecto a las primeras, llaman nuestra atención dos aspectos: la “constancia” de las propias imágenes (y, quizá, de sus descripciones, no técnicas, en términos fenomenológicos) y la variación de sus descripciones técnicas, aquellas que poseen una determinada carga teórica culturalmente dependiente. Las etapas del desarrollo del pollo y la diversidad interna dentro de los patrones de desarrollo de una especie o un género sirven de ilustración a nuestras reflexiones. Como se apunta en el ejemplo del texto, es claro que una pregunta aristotélica acerca de cómo se actualizan las potencias de las entelequias durante la formación de las partes, no posee un claro correlato con la pregunta contemporánea acerca de cómo se activan las redes de regulación y las vías de señalización durante la embriogénesis. Las imágenes permanecen, la carga teórica varía. Este tipo de imágenes son fuertes candidatos a integrar la base de contrastación de las teorías empíricas modernas.

En lo que toca a las novedades nos detenemos muy brevemente en el señalamiento de aquellas imágenes que por sí mismas enlazan representaciones de varios dominios. Este tipo de imágenes conjuntan la evolución de los sistemas en desarrollo, con la afectación que sobre las trayectorias evolutivas tienen los cambios en los sistemas en desarrollo y son fuertes candidatos a presentar conceptos evo-devo teóricos. Cabe destacar que en la ilustración elegida como ejemplo, los fenómenos evolutivos contemplan una magnitud mucho mayor que la que típicamente aparece en las ilustraciones parangonables dentro de la teoría sintética. Aquí no se habla de la evolución de un linaje o de procesos de especiación (alopátrica simpátrica parapátrica) dentro de un género, la escala filogenética considerada, representa taxones incluso por arriba del Phylum. Los procesos macroevolutivos y las constricciones que trascienden órdenes y clases as líneas se



tornan significativos. A diferencia de la teoría sintética, esto destaca la evolución en términos de surgimiento de bioformas y no de cambios en las frecuencias génicas.

A continuación, se retoma la idea, anunciada en el anterior, de que los procesos del desarrollo pueden ser descritos a distintos niveles de organización (molecular, subcelular, celular, tisular, etc.) y en su interior admiten diferentes descriptores. Su conjunción genera una red que admite tanto el pluralismo ontológico como muy diferentes tipos de relaciones entre los nodos.

Cierra el capítulo una reflexión acerca de las metáforas del cambio conceptual, se sostiene que tanto quienes desean mantener el marco de la teoría sintética como quienes buscan una ampliación correctiva o quienes propugnan por un cambio en nuestro modelo y metáforas para pensar la evolución, ven con buenos ojos la existencia de una hegemonía teórica. Exhortamos al lector a sumarse a la búsqueda de metáforas del cambio conceptual que abonen en favor del pluralismo crítico y no de la hegemonía apriorística.

El análisis y reconstrucción conceptual de la teoría de construcción de nicho se presenta en el capítulo nueve. El texto, destaca la importancia del nicho como factor evolutivo (los organismos modifican su entorno de manera sistemática y ello impone un desvío en las presiones de selección, que a su vez actúan sobre los organismos) y pone acento en varias de sus notas peculiares. En primer lugar, señala la relevancia de la herencia no genética, en particular la ecológica. Para la visión estándar de la teoría sintética, la herencia se concibe en términos genéticos, dentro de la síntesis evolutiva extendida, en general, y dentro de la teoría de construcción de nicho en particular, los fenotipos no están unívocamente determinados por los genotipos, éstos, más que ser heredados, se (re)-construyen durante la ontogenia. Por otro lado, adicionalmente al componente genético de la herencia, la teoría de la construcción de nicho postula un componente extra-genético, en forma de una herencia ecológica, un ambiente selectivo modificado (no sólo los ancestros sino también los vecinos de otras especies participan de tal modificación). La relevancia de la herencia ecológica en el caso humano no puede ser soslayada pues incluye lenguaje, prácticas de subsistencia, normas sociales, conocimiento, contextos de aprendizaje, animales domesticados, instrumentos, ..., en suma, todo lo que llamamos cultura.

Un segundo aspecto destacado de la teoría de construcción de nicho es su manera de conjuntar la noción de nicho ecológico y nicho evolutivo. La versión que sirve de fuente conceptual a su concepto de nicho es la versión de Hutchinson, un vector en un espacio n-dimensional de factores ambientales actuando sobre un organismo, la construcción de nicho añade un espacio n-dimensional de presiones de selección

relativo a cada organismo. La idea es que el concepto sea evolutivo a la par que ecológico.

Un tercer aspecto se encuentra es más bien implícito en las presentaciones de la teoría de construcción de nicho. Nos referimos la forma en que actúan tres diferentes escalas comparativas presentes en la estructura de la teoría: tasa reproductiva, fitness, y complementariedad organismo-ambiente. Las dos primeras derivan de la selección natural pues se postula que ésta juega un papel dentro de la teoría de construcción de nicho (la construcción de nicho modifica las presiones de selección). Dicho muy brevemente y a grandes rasgos, la selección natural postula que dados un ambiente y un intervalo temporal, el orden reproductivo de las diferentes clases de organismos, se corresponde con el orden de fitness de esas clases, la construcción de nicho añade (implícitamente) una tercera escala de correspondencia entre organismos y ambientes (modificados) que conceptualmente no coincide con la escala de fitness presente en la selección natural y a la que también hace corresponder con la escala reproductiva. Esta correspondencia torna a la teoría de la construcción de nicho una teoría seleccionista, donde, a diferencia de la selección natural, lo que el factor selectivo no es una mayor o menor fitness sino una mayor o menor correspondencia organismo-ambiente. Aunque “escala de fitness” fuese un concepto coextensivo con “escala de correspondencia organismo ambiente” los conceptos no significarían lo mismo (de manera semejante a como triángulo equilátero y triángulo equiángulo no significan lo mismo, aunque son coextensivos. Adicionalmente, no son conceptos coextensivos se predicen de cosas distintas, las clases genéticamente heredables de la selección natural no coinciden con las clases inclusivamente heredables de la construcción de nicho.

Siguen a estas reflexiones la presentación del grafo modelo de la teoría de construcción de nicho. Además de los mencionados, otros aspectos destacados son: Los rasgos de un individuo dependen no solo de los componentes genéticos que se heredan, también intervienen, los parámetros ambientales, la norma de reacción de los componentes genéticos, las características heredables no genéticas. El concepto de nicho se despliega en varios conceptos, los dos primeros: el nicho fundamental (o potencial) y el nicho realizado (o efectivo o actualizado), se presentan como mosaicos de parámetros ambientales, con sus correspondientes presiones de selección. Por encima del nivel de nicho fundamental se encuentra un concepto que permite recuperar la manera en que una especie afecta a sus vecinas, expresa la conjunción de los nichos ecológico-evolutivos de todas las otras especies. Por debajo de la idea de nicho realizado se incluye, a nivel de especialización para un desarrollo futuro, un nuevo anidamiento (que puede dar lugar a una serie más), se trata del nicho cultural, un subconjunto del nicho realizado, que delimita los parámetros ambientales que existen en virtud del

ejercicio de una cultura (con sus correspondientes presiones de selección). También debe destacarse la correspondencia entre el orden reproductivo y de correspondencia con el ambiente, del que ya hemos hablado. Por último, la expresión que recupera de manera sinóptica las tesis de la construcción de nicho toma la siguiente forma:

“Los herederos ecológicos de aquellos fenotipos a los que se asignó un nicho ecológico evolutivo realizado, en el que desempeñaron un determinado rol, que provocó impactos que obligaron a la modificación de: los parámetros ambientales, las normas de reacción o las características adquiridas a partir de las que se conformaron y desarrollaron los fenotipos de la siguiente generación y que a su legado ecológico sumaron los impactos de sus propias actividades y productos de tal manera que las presiones de selección de sus nichos ecológico evolutivos realizados poseen presiones de selección menores con respecto a otros fenotipos, mejorarán su posición en el orden de ajuste-correspondencia al ambiente y a consecuencia de ello mejorará también su posición en el orden de las tasas de crecimiento”.

Esta enunciación es tan larga que no es difícil ver porque las grandes tesis teóricas en biología no siempre son presentadas en forma de una ley al estilo de las teorías físicas.

El capítulo diez. Teoría de construcción de nicho, ‘síntesis evolutiva extendida’ y filosofía de la ciencia: discusiones pendientes, es complementario al anterior e inicia señalando que la teoría sintética de la evolución o síntesis evolutiva moderna y la síntesis evolutiva extendida son dos propuestas en disputa por la primacía dentro de la biología evolucionista. Por una parte, quienes desean conservar la hegemonía de la aún dominante teoría sintética de la evolución posiciones, señalan su enorme capacidad de corrección y ajuste de las que ha hecho gala en el pasado. Si acaso se requiere un cambio, este sería una corrección ampliativa más, esta situación, es similar a otras que ya se han superado. Por la otra, quienes propugnan por un cambio han variado sus posiciones desde el señalamiento de una modificación especialmente relevante, casi una revolución, hasta la defensa de un pluralismo que incluya ambas posiciones. Esta tensión va más allá de la biología y se refleja tanto en su filosofía como en su historiografía donde las discusiones se centran en la naturaleza del cambio que se propone y sus antecedentes.

Como se mencionó, la versión más actual de la síntesis evolutiva extendida, está nuclearmente afincada en cuatro puntos teórico-empíricos. El texto describe sus principales aspectos y menciona algunos ejemplos. Se destaca el énfasis en: (i) Considerar a los sesgos del desarrollo como causas y guías en la evolución, pues

no sólo limitan, también facilitan y direccionan la variación de manera diferencial en las distintas trayectorias evolutivas del morfoespacio. (ii) El aspecto dual de la plasticidad fenotípica, que no sólo refiere a las potencialidades de los organismos de producir diferentes fenotipos frente a las distintas variantes ambientales, sino también a la forma en que el ambiente moldea directamente los rasgos de los individuos. (iii) La renuncia a la idea de la herencia como un proceso transmite y redistribuye, regular y constantemente, aquello que se hereda y el abandono de la hegemonía conceptual de la herencia genética, en favor de los componentes de la herencia, que entre otros aspectos, (epigenéticos, conductuales, simbólicos, ambientales) otorgan la posibilidad de que el cambio evolutivo puede resultar tanto de un proceso selectivo como de uno instructivo. (iv) La construcción de nicho como un proceso el que las poblaciones de organismos, a través de su fisiología, actividades y decisiones, modifican y construyen sus nichos.

El texto pasa revista a distintos rasgos de la propuesta de la teoría de construcción de nicho, y destaca la noción de construcción de nicho cultural, misma que enfatiza como nuestra especie ha dado lugar a un sistema con dinámica propia que demanda complejos procedimientos de aprendizaje.

A continuación, señalamos el carácter integral de la síntesis evolutiva extendida, como era de esperarse, destacamos la representación gráfica con que Laland y colaboradores proponen comprender los alcances prácticos y teóricos de su propuesta. Seguidamente, abordamos una polémica acerca de la importancia epistémica relativa entre las teorías de construcción de nicho y de selección natural. Clarificamos algunas cuestiones relativas a la estructura lógica de la propuesta de la construcción de nicho y a la diferencia entre la causalidad nómica y la causalidad contrafáctica. Invitamos al lector a sacar las propias, comparando los grafos de la selección natural con el de construcción de nicho. Bajo nuestra perspectiva, la diferencia entre los conceptos de escala de fitness y escala de complementariedad organismo-ambiente, permiten sostener la independencia epistémica de ambos marcos.

El concepto de ambiente no es privativo de la biología, este hecho, asociado a las enormes sumas que se gestionan en su nombre, lo somete a fuertes tensiones semánticas que le convierten en un concepto con cierta porosidad de significado. El concepto de ambiente constituye un espacio para la resignificación conceptual que no siempre será explícito. Concluimos el trabajo exhortando a reconsiderar los futuros caminos de la filosofía de la biología considerando (i) que la síntesis evolutiva extendida supera las visiones ortodoxas de la teoría sintética de la evolución y constituye un marco en el que conviven tendencias a la integración y la dispersión conceptuales (ii) que debido a ello no es realista pensar a la biología

futura como una totalidad consistente de teorías o sistemas conceptuales y (iii) que la discusión actual sobre la síntesis evolutiva extendida brinda ofrece una interesante oportunidad para hacer investigación sobre la epistemología del evolucionismo actual pues el territorio resulta un adecuado contexto de contrastación para nuestras perspectivas epistémicas.<sup>7</sup>

La tercera parte, *Circuitos Epistémicos y Triángulo Virtuoso*, está dedicada a ilustrar la aplicabilidad de las técnicas derivadas de los grafos modelos a terrenos distintos a la filosofía de la biología o su filosofía. Analiza el comportamiento de los flujos de información en los tres contextos extra-biológicos. mencionados al inicio.

En primer lugar, nos avocamos al análisis de diferentes tipos de engarces teóricos entre estructuras transdisciplinarias, las cuales se piensan en términos de sistemas distribuidos. El enfoque otorga especial atención a las oposiciones todo—parte y descripción general—instancia particular (type—token). La relación todo parte se postula como un flujo con dirección definida, no así la relación descripción general—instancia particular, cuya dirección se deja sin definir y se permite en ambos sentidos. Esto da lugar a circuitos cerrados en los que un único flujo que viaja siempre en un solo sentido puede mantenerse dando tantas vueltas al circuito como se desee. Variaciones entre los tipos de enlaces y direcciones nos permiten caracterizar diversos engarces.

En segundo lugar, tratamos sobre metáforas y explicaciones. Las primeras presentan dos tipos de circuitos. En el primero, existen flujos inician con dos orígenes distintos (por ejemplo, a y b) y convergen en dos puntos distintos (por ejemplo, x e y) en el segundo dos flujos distintos parten de un mismo origen y arriban a un mismo destino. Este mismo tipo de circuito es el que está presente en las distintas clases de las explicaciones consideradas aquí. Tanto en metáforas como en explicaciones las direcciones de los flujos se encuentran siempre definidas, mas las metáforas, a diferencia de las explicaciones, generan estructuras semánticamente abiertas con rangos de interpretación no acotados.

Por último, el triángulo virtuoso refiere a las relaciones entre tres aspectos de la racionalidad a los que llamamos epistémico, fronético y técnico. En términos de los flujos, cada uno de ellos, sirve de origen y destino a vínculos que los conectan con y proceden de, los otros dos.

---

<sup>7</sup> En beneficio de los lectores jóvenes, el texto incluye un apéndice la naturaleza y desarrollo de la teoría sintética de la evolución destacando especialmente las semejanzas y entre las tesis del fenotipo extendido de Richard Dawkins y la teoría de construcción de nicho

El capítulo once, *Notas en favor de la Transdisciplina o hacia una epistemología de las relaciones mereológicas entre modelos teóricos y sistemas empíricos*, propone un sistema que, afincado en discusiones filosóficas sobre la naturaleza de las relaciones inter-teóricas, se pretende sea útil a la clasificación de “estructuras transdisciplinarias” presentes entre distintos campos del saber que abarcan por igual a las ciencias formales, naturales y humanas. Para ello se consideran los tipos y direcciones de funciones (morfismos) que se establecen entre las partes con el todo y entre los modelos teóricos y sistemas empíricos. Sin pretender una caracterización rigurosa del término “disciplina”, nuestro trabajo se centra en aquellas que incluyen como componentes a las teorías o modelos teóricos, con sus correspondientes métodos o procedimientos empíricos. De las primeras, se pide que posean la posibilidad de ser vinculadas, ya sea porque comparten conceptos o porque sus conceptos pueden vincularse mediante algún nuevo morfismo, de los métodos o procedimientos empíricos, se solicita la posibilidad de concatenación empírica en sistemas de producción o estabilización de fenómenos. Consideramos que los modelos y teorías científicos no constituyen entidades aisladas, sino que se estructuran en forma de redes.

La estructura disciplinar que nos legó la ilustración tenía por objeto la organización del trabajo en institutos y universidades de educación superior. Actualmente, las nuevas formas de producir, transformar, disponer de, aplicar o financiar a la ciencia o al conocimiento merman la importancia relativa de institutos y universidades.

Hay muchas maneras de aproximarse a la idea de transdisciplina, aquí hemos elegido hablar de estructuras de que concatenan saberes (más que, por ejemplo, formas de organización laboral o de gestión del conocimiento). El texto contempla variadas formas de interacción desde la metáfora, hasta la fusión, pasando por una lista que incluye la analogía, o la reducción.

Antes de dar paso a la caracterización de los distintos tipos de interrelación se discute acerca de la estructura de un modelo mínimo para la transdisciplina, inspirado en los tres aspectos de la racionalidad mencionados en el último capítulo. El modelo plantea la necesidad de contemplar al menos tres aspectos: Un arreglo de saberes, un conjunto de sistemas empíricos y una comunidad de agentes. El enfoque que hemos ensayado aquí se centra en el análisis de las estructuras de los saberes, y sistemas empíricos por lo que aún debe ser completado con la inclusión de la comunidad de agentes, no obstante, constituye un avance en el estudio de las estructuras transdisciplinarias.

Las estructuras transdisciplinarias se conciben en términos de sistemas distribuidos. En concordancia a la postulación de Barwise y Seligman un sistema distribuido

consta de partes con las que guarda una relación de composición, tanto el sistema como sus partes son entidades triádicas conformadas por (i) un conjunto de particulares (o instancias) de la entidad en cuestión (token), (ii) las formulaciones (atributos o descripciones) adecuados a esa entidad (type) y (iii) una relación de correspondencia que establece qué descripción corresponde a los objetos particulares. A fines de ejemplificar, el texto incluye una ilustración semi-desglosada de los sistemas distribuidos para el caso de las linternas eléctricas.

Una vez planteadas las ideas que permiten construir los diferentes circuitos por los que fluye la información en los sistemas distribuidos el texto aborda la caracterización de distintos tipos de estructuras transdisciplinarias. Esencialmente, en la concatenación directa, los modelos se ensamblan gracias a que comparten entidades; en la concatenación mediante vínculos, un elemento adicional es el encargado de establecer el vínculo, Nuestra visión de la reducción no requiere ni continuidad semántica ni derivación lógica de las leyes, la condición recupera una intuición fundamental acerca de la reducción que todo aquello que sea explicado por el modelo reducido también es explicado por el modelo reductor (en el sistema correspondiente al caso explicado por el modelo reducido). La condición clave en la relación de analogía es que determinadas subestructuras que provienen de las fuentes de la analogía adquieren nuevos significados al articularse en destino de la analogía. Cierra la lista el caso de distintas interpretaciones de una misma estructura matemática que se aplica a sistemas ontológicamente diversos.

Los infomorfismos aquí planteados son una herramienta útil en el análisis de las relaciones entre modelos pues permiten identificar con claridad su naturaleza modular, bajo un esquema general que permite su comparación. Y sirven también a la construcción del conocimiento, pues una sola óptica nos permite relacionar esquemas teóricos (types) y particularizaciones empíricas (tokens) de muy diversos territorios.

El capítulo doce *El papel de las estructuras cognitivas en la metáfora y la explicación*, gira alrededor de dos grandes temas, la estructura de los flujos informacionales presentes en metáforas y explicaciones y la relevancia de la dimensión corporal y culturalmente compartida de nuestras formas metafóricas más básicas.

A las consideraciones estructurales ya conocidas sobre los modelos y la diferente naturaleza de sus términos, y al análisis de los flujos de información y las pautas de una explicación, sumamos la idea de que las metáforas, al igual que las explicaciones, son parte de nuestras herramientas cognitivas. El análisis de los flujos de información en las estructuras relacionales de metáforas y explicaciones

nos ha permitido reconocer analizar las unidades de variación en distintos tipos de metáforas y explicaciones.

En nuestra interacción con el medio, la experiencia corporal (en tanto agentes corporizados en movimiento en un espacio tridimensional, sometidos a la acción de la gravedad y en una situación socio-ambiental particular) y sus correspondientes estructuras cognitivas, generan patrones y esquemas imaginarios con los que podemos organizar nuestra comprensión del mundo. A través de la metáfora, usamos estos patrones para ordenar, construir y trasladar estructuras cognitivas — abstractas y socialmente consensuadas— lo que nos ayuda a habérmolas con el mundo. Durante la ontogenia, las metáforas dan forma a nuestros cuerpos generando, mediante el aprendizaje, propensiones inferenciales que se fijan en estructuras corporales y patrones cognitivos. Adicionalmente, las metáforas cumplen una importante función cognitiva, en tanto que nos permiten un rápido acceso a formas o estructuras epistémico-conceptuales, “prefabricadas”, por así decirlo, que se trasladan de un campo a otro y permiten realizar asociaciones e inferencias de manera global, sin necesidad de estructurar o categorizar cada ítem, de manera individual, lo que disminuye la carga de contenido mental en el uso de pensamientos y lenguaje.

El texto pasa revista a diferentes tipos de metáforas que fueron objeto del estudio de Lakoff y Johnson, en su estudio seminal sobre la lingüística cognitiva. Para su análisis hemos considerado la estructura de las metáforas de manera completa, esto es, se consideran partes que no están explícitamente enunciadas en la metáfora. Por ejemplo, si analizáramos una metáfora como: “el invierno de la vida” en la estructura considerada se incluiría un punto para indicar el concepto de “vejez” aunque éste no se enuncia. Una metáfora enlaza dos polos y no siempre uno de ellos, o el tipo de relación entre ellos, aparecen explícitamente.

Las metáforas ontológicas trasladan el contenido de un polo, campo o un objeto del conocimiento sobre el otro polo, campo u objeto. Dentro de ellas, en concordancia con la tradición en teoría literaria, distinguimos entre impuras y puras. En las primeras la fuente y el blanco de la metáfora son explícitamente mencionados y relacionados mediante la postulación de la metáfora. En las segundas, la metáfora adjudica propiedades, que podríamos juzgar “sorprendentes”, a una entidad o sistema explícitamente mencionada (fuente), con la intención de referir a otra entidad no mencionada (el blanco de la metáfora) y, como todo acto de habla, puede acertar en diferentes grados o incluso fallar, más quien comprende la metáfora engrandece su conocimiento con la revelación de que el blanco comparte atributos con la fuente.



Las metáforas de orientación organizan un sistema global de conceptos bajo las pautas de otro. Más que de metáforas aisladas, se trata de un conjunto de ellas, pues se refieren a todo un dominio. La mayoría atañen a las relaciones topológicas que un cuerpo tridimensional, simétrico, orientado y en movimiento establece con su entorno. Nuestro análisis muestra tres condiciones de inteligibilidad: (i) el dominio fuente posea subclases con una relación de prelación, (ii) que nuestra experiencia sea coherente con un espacio topológico 3D y (iii) que pueda establecerse una correspondencia entre las subclases del dominio y los estados corporales.

A semejanza de las anteriores, las metáforas estructurales organizan conceptual y cognitivamente un campo o un concepto, en términos de otro, a diferencia, son metáforas impuras, pues su fuente y destino se mencionan explícitamente. En ellas, entidades, sistemas o procesos que conforman alguna subregión del dominio fuente (lo que podríamos llamar su estructura) se proyectan sobre una subregión del dominio destino, transfiriéndole su estructura. Qué subregiones son, exactamente, la que se destacan, es una cuestión abierta que cae dentro del rango de interpretación de la metáfora.

Extendemos nuestro análisis a dos tipos de explicaciones, ahí, nos separamos de la tradición que, asentada en la predominancia pasada del modelo nomológico deductivo de explicación, arrojó ciertas dudas sobre la legitimidad de las explicaciones que no cumpliesen sus cánones. Vindicamos la legitimidad de las explicaciones narrativas y señalamos sus similitudes y diferencias respecto a las explicaciones teóricas. Llamamos la atención sobre la forma en que una concatenación seriada de esquemas imaginarios del tipo “fuente de movimiento-sendero-meta” sirve a la construcción de series de transformaciones coherentes que permiten la construcción de las explicaciones narrativas. El empleo de tales esquemas imaginarios otorga robustez a la explicación narrativa pues, aunado a la transformación coherente, da cuenta de la propensión inferencial que se induce. Las narrativas que acontecen en nuestra vida son vivencialmente construidas y entendidas sobre la base de este tipo de esquemas imaginarios con los que comparten una semejanza estructural y temporal.

La estructura de las explicaciones teóricas ha sido introducida desde los primeros capítulos del libro y reaparece en varios momentos del texto. Aquí reiteramos sus diferentes flujos (correspondientes a la pregunta y la respuesta), las fases de las que consta la respuesta (formulación o teorización, cálculo e interpretación o aplicación) y señalamos algunos matices de la relación entre flujos.

Los flujos informativos presentes en los dos tipos de explicaciones poseen una conformación similar: Un circuito conmutativo que consta de dos partes, el flujo o

ruta que representa la formulación de la pregunta, y el que representa su respuesta. Ambos flujos parten de un mismo punto y llegan a un mismo punto, Los tipos explicativos difieren en el tipo de apoyo con que soportan la legitimidad de las transformaciones que postulan entre diferentes estados de cosas. En las históricas, la transformación está garantizada por la permanencia o modificación, acorde a la óptica de la narrativa, de entidades o procesos. En las teóricas por la postulación de leyes naturales o formales.

Tanto metáforas como explicaciones presentan circuitos conformados por flujos de información. En las metáforas, los hay de dos tipos. En uno, dos flujos, conmutan, en el otro, colisionan, parten de dos puntos distintos y llegan a los mismos destinos. En las metáforas, los circuitos conmutativos corresponden a las metáforas menos creativas, pues los dos polos que la metáfora une se enuncian explícitamente, a diferencia de aquellas en las que el polo de destino debe ser encontrado. En las explicaciones solo existen flujos conmutativos. A diferencia de las explicaciones en las que se trata de evitar la ambigüedad interpretativa, para una metáfora es esencial que el rango de interpretaciones posibles quedé abierto (de no ser así constituirían simplemente un error categorial, un equívoco y no un mecanismo que conlleva ganancia epistémica). metáforas y explicaciones son formas abductivas, en las que existe un componente adicional que debe ser considerado. En las metáforas hay descubrimientos o revelaciones de los polos no enunciados, por su parte, la óptica de la narrativa o los términos teóricos, se añaden en un movimiento creativo similar a un acto de descubrimiento.

El último capítulo, *Tres aspectos de la racionalidad* diferencia, con fines del análisis entre, racionalidad epistémica o teórica, racionalidad fronética o prudencial y racional técnica. La primera se remonta, al menos, a Aristóteles y desde entonces su influencia ha sido constante. Lo que le distingue es la búsqueda de saberes necesarios, ya en virtud de las leyes de la lógica, ya de leyes naturales. Añeja es también la procedencia de la racionalidad prudencial o fronética, cuyo objetivo es el saber dirigir correctamente la vida, el conducirnos de manera sensata y adecuada. Por último, la racionalidad técnica refiere a la transformación de las cosas y es tan antigua como la reflexión sistemática sobre las artes y oficios, inherentes al desarrollo y supervivencia de nuestra especie.

Después de discutir algunos de los excesos de un enfoque que en filosofía de la ciencia otorgó a la racionalidad epistémica una preponderancia casi absoluta, señalamos la introducción de la racional prudencial en la agenda de la filosofía de la ciencia por parte de la corriente historicista. Ésta evidenció cómo grandes cambios en la historia de la ciencia conllevan mucho más que rearrreglos en las estructuras lógico-conceptuales de las teorías, la idea misma de racionalidad está

en discusión. SE encontró que, al interior de todas nuestras teorías, existen compromisos que no se sustentan apelando solo a razones lógicas o empíricas, más que no basten este tipo de razones no significa que no existan razones, incluso buenas razones. La diferencia es que las mismas no se pretenden universales, sino que se reconocen inevitablemente cargadas de valores locales.

El ejercicio de la dimensión epistémica, requiere de un ejercicio previo de la frónesis. Antes de intentar cualquier demostración identificación medida o prueba debemos saber qué tipo de pruebas, instrumentos, reglas de inferencia son aceptables lo que nos remite a juicios prudenciales (¿Cuántos decimales de pi se consideran una buena aproximación?)

La dimensión metodológico-instrumental. Nuestras teorías hablan sobre una pequeña porción del mundo y, por regla general (salvo quizá en teorías muy básicas), la representación que nos ofrecen no es autoevidente. Su correcto empleo implica un aprendizaje, requiere la adquisición de ciertas capacidades y disposiciones discriminatorias. Demanda instruirnos en la creación transformación adecuación, y manejo de objetos o procesos, mediante técnicas y procedimientos asociados a los conceptos postulados por la teoría en cuestión. Tal como fueron ilustrados en el capítulo sobre teoría y experimento en Genética Mendeliana.

Tomando como caso ilustrativo el término masa (en tanto función, o familia de funciones, que asocian números de valores masa a objetos empíricos) se muestra que la determinación del significado de conceptos métricos (esto es, la mayoría de los conceptos que aparecen las leyes de la física) depende determinaciones empíricas. Existen muchas maneras empíricas de medir la masa (los conceptos robustos poseen múltiples maneras de determinación) pero al menos una de ellas, (que puede ser o no ser cualquiera en particular), es necesaria para determinar el significado completo del concepto "masa". La dimensión epistémica requiere de la técnica.

La racionalidad técnica requiere de un aprendizaje práctico que moldea nuestros modos de percepción y cognición. Un buen experimentador es un observador y calibrador que gracias al entrenamiento ha adquirido determinadas disposiciones discriminatorias.

Así como la dimensión epistémica requiere de la técnica, ésta requiere del ejercicio de la racionalidad prudencial. La creación o modificación de objetos presupone la realización de juicios prudenciales. Los objetos se obtienen dentro de contextos institucionales cuya administración y planeación presuponen contratos sociales. Por otro lado, los objetos mismos del discurso científico o los diseños experimentales son contruidos. Una ilustración y un cuadro que se presentan ya sin pie, resumen los distintos aspectos de la o señalado en el artículo. El cuadro en cuestión, recupera, ampliándolo, para la dimensión prudencial el cuadro presentado en el primer capítulo. Las tres dimensiones de la racionalidad, han estado presentes a lo largo del libro en distintos momentos. Ello no es sino evidencia de que la

racionalidad científica no es otra que la racionalidad humana y que transita por caminos variados y no se ciñe a los límites que su análisis impone.

Antes de concluir, deseo agradecer las largas horas que disfruté del intelecto y sabiduría de mis coautores, Diego Méndez, Ximena González, Francisco Vergara, Mariana Peimbert, Guillermo Folguera y Rubén Madrigal. Debo también mencionar en mi deuda intelectual con los integrantes de los seminarios Phibio y REMO, en particular con Maximiliano Martínez, Octavio Valadez, Carlos López Beltrán, Violeta Aréchiga, Oswalth Basurto, Siobhan F. Guerrero Mc Manus, Paola Hernández y Mariana Espinosa por sus generosas críticas y comentarios a varios de los textos aquí recopilados. También estoy en deuda con Susana Marván, Annalí Casanueva, Manuel Andrade<sup>†</sup>, Nuria Valverde, Miruna Achim, Hernán Miguel, Ana Rosa Pérez Ransanz, Ambrosio Velasco, León Olivé<sup>†</sup>, Ulises Moulines, Jose Díez, Gustavo Caponi, Álvaro Moreno, Eugenio Andrade, Pablo Lorenzano, Santiago Ginnobili, y Daniel Blanco, pues mis ideas se han visto corregidas y enriquecidas por nuestras conversaciones a lo largo de muchos años. Mi institución generosamente ha brindado su respaldo a la publicación de estos textos y, como tras las instituciones se encuentran las personas, doy gracias a Rodolfo Suárez por las facilidades brindadas en favor de esta empresa. Debo reconocer el apoyo de los proyectos de investigación PICT Redes 2006 N° 2007 y PICT2007 n° 1558 de la ANPCyT, Argentina, y del proyecto N° 44276-H y el CB 182084 del CONACYT, México que permitieron la realización de varios capítulos.

Finalmente, la procedencia de los textos es como sigue:

Capítulo 1 Casanueva, M. (2010) “Qué es la Biología”, en: R. Pérez Tamayo (Coord.), *Discusiones sobre la vida y la biología*, Cuadernos del Seminario de Problemas Científicos y Filosóficos, México: Siglo XXI y UNAM, p. 41-78.

Capítulo 2. Casanueva, M. (2011) “A Structuralist Reconstruction of the Mechanism of Natural Selection in Set Theory, and Graph Formats”, en: J. Martínez y A. Ponce de León (Eds.), *Darwin’s Evolving Legacy.*, México: Siglo XXI, p. 177-192.

Capítulo 3. Méndez, D. y M. Casanueva (2006) “A Reconstruction of Darwin’s Pangenesis in a Graph Format”, en: Gerhard Ernst & Karl-Georg Niebergall (Hrsg.) *Philosophie der Wissenschaft – Wissenschaft der Philosophie*, Paderborn, Germany: Mentis. p. 157-163.

Capítulo 4. Casanueva, M. y D. Méndez (2008) “Teoría y experimento en Genética Mendeliana: una exposición en imágenes” en *THEORIA. An International Journal for Theory, History and Foundations of Science*, v. 23, n. 3, p. 285-306.

Capítulo 5. Casanueva, M. (2017) “Diagramas y esquemas en y sobre la Genética Mendeliana”. *Metatheoria*, v. 8, n. 1 p. 83-93.

- Capítulo 6. Casanueva, M. y R. Madrigal, (2016) Flujos informativos, mecanismos y modelos en la síntesis de proteínas. *Scientiae Studia*, v. 14, n. 1, p. 175-197,
- Capítulo 7. Casanueva, M., G. Folguera y M. Peimbert, (2013) “Jerarquías, integración y complejidad en biología. Un posible marco para la Evo-Devo”. *Contrastes. Revista Internacional de Filosofía: Suplemento 18*, p. 127-142.
- Capítulo 8. Casanueva, M. (2014) “Redes y paisajes conceptuales en la Evo-Devo”. *Metatheoria* v. 5, n.1 p. 83-97.
- Capítulo 9. Casanueva, M. y R. Madrigal, “Reconstrucción Grafo-Modelo de la Teoría de Construcción de Nicho”. Este texto aparecerá publicado en una antología editada por el Programa de Bioética de la UNAM, bajo la coordinación de Ana Barahora, Francisco Vergara y Mario Casanueva.
- Capítulo 10. Casanueva, M. y , F. Vergara. “Teoría de Construcción de Nicho, ‘Síntesis Evolutiva Extendida’ y Filosofía de la Ciencia: discusiones pendientes”. en J. Muñoz (Ed.), *La Biología Evolutiva Contemporánea ¿Una revolución más en Ciencia?* México: CEICH, UNAM.
- Capítulo 11. Casanueva, M. y D. Méndez (2010) “Notas a favor de la transdisciplina o hacia una epistemología de las relaciones mereológicas entre modelos teóricos y sistemas empíricos”, en: Álvaro Peláez y Rodolfo Suárez (Coords.), *Observaciones filosóficas en torno a la transdisciplinariedad*, Madrid: Anthropos – UAM Cuajimalpa p. 41-67.
- Capítulo 12. Casanueva, M. y X. González, (2014) “El papel de las estructuras cognitivas en la metáfora y la explicación” en M. Hernán. (coordinador) *Causación, explicación y contrafácticos*. Buenos Aires, Argentina: Editorial Prometeo. p.109-131
- Capítulo 13. Casanueva, M. (2011) “Tres aspectos de la Racionalidad Científica”, en: A. R. Pérez Ransanz y Velasco Gómez, A. (coords): *Racionalidad en Ciencia y Tecnología, Nuevas Perspectivas Iberoamericanas*. México: UNAM. p.109-118.

## **Parte I. La Biología en torno a Darwin y Mendel**

# Capítulo 1. ¿Qué es la biología?

*"A rose is a rose is a rose"*

Gertrude Stein

*"Las teorías son como redes,  
quien no lance, no atrapará"*

Novalis

Este trabajo constituye una respuesta personal a uno de los retos lanzados por nuestro seminario a sus miembros: caracterizar el conocimiento en nuestra respectiva disciplina favorita, en mi caso, la biología. Conviene señalar que el trabajo no es de naturaleza histórica, se trata de una reconstrucción conceptual general que no teme a los anacronismos, pues no requiere de las sutilezas de la historia, aunque a veces las use. Mi estrategia es sencilla: propondré una caracterización general del conocimiento biológico y a continuación más que explicarla o mostrarla, la ilustraré. Debido a ello, mi respuesta es imprecisa e incompleta, en descarga, debo señalar que la biología misma es difusa y vasta.

Conocimiento biológico: conjunto de entidades tecno-conceptuales<sup>8</sup> que conforman una inmensa red de relaciones de inferencia y de actuación. La red, históricamente cambiante, posee genidentidad (*i.e.*, es susceptible de cambio sin pérdida de identidad) y, a grandes rasgos, se encuentra estructurada tanto en torno a diversos "hechos", teorías y modelos (considerados nucleares), como en torno a distintos grupos de métodos y técnicas de procedimiento empírico asociados a diferentes niveles ontológicos (molecular, subcelular, celular, tisular, orgánico, sistémico, individual, poblacional, ecológico e incluso planetario<sup>9</sup>).

---

<sup>8</sup> O, si se prefiere decirlo en una jerga filosófica más precisa, aunque menos clara: entidades onto-(epistemo)-semántico-empíricas, donde, a grandes rasgos, los tres primeros calificativos corresponden a la dimensión conceptual y el último a la técnica.

<sup>9</sup> Puede pensarse que incluir este último nivel es una exageración; no lo es. No al menos desde el momento en el que, por ejemplo, se considera seriamente la idea (ya cruelmente adelantada por Ming, el malvado emperador de Mongo) de que un evento planetario, *v.g.* una colisión cometaria, puede cambiar el curso de la vida en el planeta involucrado, o que los cambios solares pueden hacer mucho más que alterar las radiocomunicaciones, o que la vida puede saltar de un planeta a otro, o incluso que la Tierra misma (Gaia) puede ser considerada un organismo, etc.

## 1 “HECHOS”

Un hecho es algo distinto del enunciado que lo describe o del modelo que lo representa. El hecho es, a secas, no hay lugar para la duda. Tanto la aceptación de que tal enunciado es verdadero (o, al menos, no problemático) como la de que tal modelo es aplicable, son falibles. En una distinción que recuerda a I. Lakatos (1970) y a R. Bhaskar (1978), diferenciaré entre hechos, como fenómenos (efectivos) de la Naturaleza y “*hechos*”, como acuerdos intersubjetivos (no necesariamente explícitos) de comunidades lingüístico-cognitivas. También, *pace* Hanson, aceptaré que los “*hechos*” están cargados de teoría –pero, *pace* estructuralismo, no de aquella (si la hay) para la cual son “*hechos*”–.

Sin pretender ni exhaustividad, ni consenso, algunos de los principales “*hechos*” nucleares de la biología contemporánea son los siguientes.

### 1.1. El “*hecho*” biológico

Surgida en el seno de la historia natural, la biología se diferencia de aquella, por señalar que la vida (el fenómeno vivo o, como lo enseñó Szent-Györgyi, el estado vivo) es inconmensurable con el resto de la Naturaleza. La biología nace como tal con el reconocimiento, o si se prefiere, la postulación del “*hecho*” biológico: los seres vivos son, y son otra cosa. Ya no hay lugar para la taxonomía, aún presente en juegos de mi infancia: animal, vegetal o mineral. Lo vivo marca una discontinuidad dentro de la Naturaleza, su diversidad es algo completamente otro y no parte de una serie que lo hermana a las piedras.<sup>10</sup>

La cuestión de por qué los seres vivos son algo otro, nos llevará a “*hechos*” que redimensionan lo vivo enfatizando aspectos primordiales que tomados conjuntamente proporcionan un *útil* (que no infalible) criterio de demarcación de lo vivo. Al teorizar sobre lo vivo, la biología separa lo relevante de lo meramente anecdótico y organiza nuestra experiencia de la vida. Los “*hechos*”, lo son para alguna teoría o modelo o, al menos, para un dominio temático.<sup>11</sup>

---

<sup>10</sup> Quien piense que esta demarcación es obvia, recuerde que Tales de Mileto consideraba vivos al ámbar y a la piedra imán, pues poseían actividad y todavía en el siglo XVIII una inteligencia tan aguda como la de Robinet clasificaba como vivos a los cristales pues, a sus ojos, presentaban una estructura compleja al ser vistos bajo el microscopio.

<sup>11</sup> Utilizo la expresión en el sentido en que se usan las expresiones: “el domino de la herencia” o “el domino de las teorías de la evolución”, etc. Más específicamente, un domino temático es un espacio conceptual donde ocurren las propuestas alternativas a una pregunta basal para la cual los modelos y/o teorías pretenden ser una respuesta. En este sentido, un dominio preexiste a los modelos y/o teorías que se insertan en él, modificándolo.



## 1.2. El “*hecho*” fisiológico

Los seres vivos, no son inertes, hacen cosas, funcionan. El estudio de esta funcionalidad fue una de las fronteras que separó a la biología del naturalismo pues, salvo rebuscados contraejemplos, nuestra peculiar funcionalidad nos diferencia del creciente cristal, del mineral. Por supuesto que tal funcionalidad puede tomar múltiples formas (sensibilidad, metabolismo, comportamiento, etc.). Para Lamarck, a quien la tradición ha otorgado, junto a Treviranus, la paternidad del término, la biología:

... incluye todo lo que pertenece a los cuerpos vivos y particularmente a su *organización*, sus *procesos* de desarrollo, la complejidad estructural que resulta por la *acción* prolongada de los *movimientos* vitales, la *tendencia* a crear órganos especiales y a aislarlos enfocando la *actividad* en un centro y así sucesivamente. (Citado en Coleman, W, 1975 p.10. Énfasis añadido).

En opinión de W. Coleman:

Quienes acuñaron el término biología estaban esperando reorientar los intereses y las investigaciones de aquellos que estudiaban la vida. Su interés primordial lo constituían los procesos funcionales del organismo, esos procesos cuyo efecto agregado podría muy bien ser la vida misma. Ese interés extendió la fisiología desde las investigaciones médicas, su preocupación tradicional, hasta el examen de los procesos vitales de animales y plantas. (*ibid.* p.11).

La fisiología existía con anterioridad, pero salvo significativas excepciones, como algunos trabajos de Aristóteles, Nehemiah Grew o Stephen Hales, se encontraba primordialmente anclada en la medicina. Lo que la biología reclamó y obtuvo fue la atención sobre los procesos vitales de plantas y animales, considerados por sí mismos. Justo es decir que tal reorientación no eliminó ni los intereses, ni las prácticas naturalistas. No se piense que al abandonar los terrenos de la historia natural se abandonó también uno de sus mejores frutos: los sistemas de clasificación.

## 1.3. El “*hecho*” taxonómico

Dentro de la diversidad de la vida, reconocemos especies y somos capaces de clasificarlas. La especie es uno dentro de una serie de *taxa* que conforman una clasificación jerárquica de lo viviente. Tal clasificación revela, al menos, un cierto grado de semejanza entre los organismos. Nos parecemos más a los bonobos que a los murciélagos y más a éstos que a los peces y mucho más a los peces que a

las rosas. Cualquier taxonomía biológica recupera estas relaciones de similitud. Sin embargo, la cuestión acerca de si la jerarquía de *taxa* es objetiva o convencional permanece abierta. Pero, independientemente de esta controversia, hay que dar cuenta del hecho taxonómico, de por qué hay clases naturales o de por qué son tan útiles.

#### 1.4. El “*hecho*” celular

Una vez que se observaron células, la aceptación de que los seres vivos son células, conjuntos de células o conjuntos de células y productos de células, no fue inmediata. Pasaron casi dos siglos desde las primeras observaciones de Leeuwenhoek y Hooke hasta la aceptación de este “*hecho*”. La misma palabra célula se perdió en los estudios sobre la vida, y cuándo reapareció lo hizo en contextos distintos. Las células no son simples oquedades (vesículas o utrículos) dentro de una matriz, sino verdaderos constituyentes individuales, poseedores de una determinada conformación y fisiología, y esto no resultaba evidente para cualquiera que usara un microscopio.

#### 1.5. El “*hecho*” evolutivo

La evolución orgánica ocurre. Aunque la idea de evolución aparece en la biología casi un siglo antes de la publicación del *Origen...* en 1859, uno de los propósitos de Darwin al escribirlo fue convencer a la comunidad de biólogos de que la evolución orgánica es un hecho de la Naturaleza. Sólo una generación de biólogos fue suficiente para lograr un consenso casi absoluto, que no ha disminuido (salvo en opinión de esa plaga intelectual autodenominada “creacionismo científico”). Hoy la evolución orgánica nos merece la misma certeza que la caída de los graves, o el incremento de entropía en los sistemas aislados.<sup>12</sup>

#### 1.6. El “*hecho*” bioquímico

---

<sup>12</sup> El otro propósito de Darwin fue postular a la selección natural como mecanismo primordial de la evolución orgánica. Esta idea no conoció su máximo esplendor sino hasta el arribo de la teoría sintética, en algún momento entre la segunda y cuarta décadas del siglo pasado (según la interpretación histórica que se adopte: v.g. Mayr (1982, p.556-570) proporciona un origen tardío, pero también podrían señalarse fechas tempranas como el texto de Fisher de 1918). Justo es señalar que actualmente la primacía de la selección natural se encuentra en problemas. Dicho sea de paso, la historia de los conceptos de evolución orgánica, en general, y de selección natural, en particular, constituyen un hueso duro de roer para el modelo kuhniano de desarrollo científico, pues, por una parte, no es tan claro que el enfoque esencialista se encontrara en crisis y, por otra, tampoco es sencillo responder a la pregunta de ¿cuánto tardó la llamada “revolución” darwiniana?

Universalidad de la bioquímica: Este “*hecho*” se constata a tres niveles jerarquizados:

#### 1.6.1. *Universalidad de los elementos*

La química de la vida se encuentra fundamentalmente basada en pocos elementos: C, H, O y N (y en mucho menor cantidad: Ca, Na, P, K, Cl, S, y algunos otros); esta selección no es la esperable dada la abundancia de tales elementos tanto en el Universo como en la Tierra, su corteza o su atmósfera.

#### 1.6.2. *Universalidad de los bloques básicos*

Las principales biomoléculas son unidades modulares (polímeros), conglomerados armados por uniones de moléculas más simples (monómeros). Las grandes moléculas no se construyen átomo por átomo sino por bloques que son altamente compartidos: pocos azúcares,<sup>13</sup> pocos aminoácidos,<sup>14</sup> pocos nucleótidos,<sup>15</sup> algunos, igualmente escasos lípidos, etc. En tanto que la lista de posibles monómeros de cada tipo es potencialmente infinita.

#### 1.6.3. *Universalidad del tipo y función de los polímeros*

Con tales sillares pueden construirse multiplicidad de polímeros y, de hecho, se construyen, pero todos ellos son de los mismos tipos. Las proteínas (polipéptidos) son siempre secuencias de aminoácidos en las que no se intercalan monómeros de otros tipos.<sup>16</sup> Los ácidos nucleicos son secuencias de nucleótidos y sólo de nucleótidos. Los polisacáridos (como la celulosa) están formados fundamentalmente por azúcares (en este caso sólo glucosa), si bien en algunos casos se incluyen oligopéptidos nunca interrumpen la cadena principal. Finalmente, aunque en estricto sentido no son polímeros,<sup>17</sup> las asociaciones de lípidos forman películas (membranas), presentes en todas las células, en las que posteriormente se imbuyen una gran variedad de proteínas y oligosacáridos que les confieren especificidad.

---

<sup>13</sup> Todos dextrógiros, *i.e.*, al estar en solución, giran hacia la derecha al ser colocados bajo una fuente de luz polarizada.

<sup>14</sup> Salvo rarísimas excepciones, no más de dos docenas y todos levógiros.

<sup>15</sup> Estos monómeros son ligeramente más complejos pues están constituidos por tres subcomponentes: una base heterocíclica (adenina, guanina, timina, citosina o uracilo), un azúcar (ribosa o desoxirribosa) y un grupo fosfato.

<sup>16</sup> Si bien es cierto que algunas proteínas se asocian íntimamente a otras moléculas que no son aminoácidos (grupos prostéticos), éstas no interrumpen la secuencia de aminoácidos.

<sup>17</sup> Sus bloques básicos no están unidos por enlaces covalentes (donde se comparten electrones), sino por fuerzas de interacción débiles.

Por otra parte, las funciones que realizan los distintos tipos de polímeros también presentan universalidad: las proteínas cumplen funciones catalíticas y estructurales, los ácidos nucleicos son los encargados del manejo y transmisión de la información, los azúcares son fuentes de energía, etc.

### 1.7. El “*hecho*” genético

Dentro del marco previo marcado por el “*hecho*” más básico, de la continuidad de la vida, surgió el concepto de *herencia*. Se construyó progresivamente y fue el resultado de la confluencia de múltiples corrientes. Quizá las tres más importantes nos remitan al trabajo de agricultores y criadores empeñados en mejorar sus distintas variedades; a las discusiones en torno a la hibridación y a la constancia de las especies (dominio en que debe insertarse la obra de Mendel (1866) cuya intención era postular la hibridación como mecanismo de especiación); y a la adversativa entre lo accidental y lo necesario, en el ámbito de la medicina.<sup>18</sup>

El dominio de la herencia fue la cuna de la genética. Hoy pensamos que los factores hereditarios regulan el funcionamiento de los seres vivos. Desde que Mendel postuló la existencia de sus *elementos* (*mutatis mutandis*, lo que hoy llamamos genes) les asigno un efecto fisiológico,<sup>19</sup> sin embargo, los detalles de la cuestión permanecieron desconocidos, hasta la sexta década del siglo xx. No fue sino hasta el pleno arribo del enfoque molecular en genética que la fisiología de los genes comenzó a ser entendida.<sup>20,21.</sup>

---

<sup>18</sup> Aquí, originalmente, lo accidental correspondía a lo hereditario, lo necesario era lo propio del tipo, de la especie. Lo hereditario fue abriéndose paso desde la irrelevancia, a la pertinencia restringida, y de ésta a la universalidad que el tipo reclamaba para sí. Lo que antes era propio de la especie (de la constancia) paso a ser objeto de estudio de la herencia. Ésta abandonó el terreno de lo anecdótico en el contexto de las discusiones sobre la generación: el que los híbridos inter-especies se parezcan a ambos padres descarta el preformismo. (Cfr. López Beltrán, 2004, cap.3)

<sup>19</sup> Aunque justo es decir que éste no era objeto de su interés, Mendel estaba interesado en la transmisión de los factores causales de las características (elementos), no en su fisiología, ni en su origen histórico.

<sup>20</sup> Es curioso, aunque no casual, que, como ha señalado E. Mayr, (1988, p.26) aquello que los vitalistas concibieron como específico de la biología se pueda describir en términos muy parecidos a lo que hoy llamamos “programa genético”. Para Müller, la fuerza vital (*Lebenskraft*) actúa en todos los órganos como causa y origen primario de todos los fenómenos siguiendo un plan definido. Partes del *Lebenskraft*, que representan al todo, se transmiten en la reproducción sin que se pierda nada en cada germen, donde pueden permanecer latentes hasta la germinación.

<sup>21</sup> Aunque nuestro conocimiento de la fisiología de los genes es todavía bastante incompleto, el desarrollo tecnológico asociado al mismo es impresionante. Entre otros, cabe destacar la creación de transgénicos, posibilidad que se basa en la universalidad del código genético (casi todos los organismos decodifican la información genética de la misma manera) y en las técnicas de ingeniería genética.

## 1.8. El “*hecho*” ecológico

Existe codependencia entre poblaciones y entre ellas y su medio. Los sistemas naturales (ecosistemas) poseen procesos funcionales que codeterminan la composición, estructura, distribución y dinámica de poblaciones y comunidades. Los ciclos en los que participan los nutrientes vitales (C, H, O, N, H<sub>2</sub>O, etc.), los flujos energéticos en los ecosistemas y la “fisiología” de los propios ecosistemas (*i.e.*, las relaciones de predador-presa, la competencia entre especies, el comportamiento territorial, etc.) imponen restricciones a los organismos, poblaciones, asociaciones y comunidades. Por otra parte, los seres vivos son un factor importante en la modificación ambiental; elefantes, castores, lombrices y bacterias, modifican activamente su entorno y, de no ser por la vida, en particular por la fotosíntesis, nuestra atmósfera no tendría oxígeno.

Como puede notarse, los “*hechos*” presentados no son ajenos, se traslapan. Esto ocurre porque su identidad no sólo depende de su temática sino también de la tradición en que se insertan. La biología es la ciencia de la vida, sí, pero también es lo que hacen los biólogos, y las comunidades científicas están estructuradas *i.a.*, en tradiciones. Buena parte de la especificidad de la biología deriva de las contingencias de su historia. Así como los “*hechos*” se incorporan (o pierden) a lo largo de la historia, las teorías y modelos que los explican también se suman (o sustraen) en distintos momentos. Así, no siempre los mismos elementos han conformado la biología, y quizá no exista una intersección mínima en común a lo largo de su historia.<sup>22</sup> Tampoco existe una relación puntual entre “*hechos*” y modelos y/o teorías que pretenden dar cuenta de ellos; aunque no es extraño que los “*hechos*” sean, en general, más estables.

## 2. MODELOS Y TEORÍAS

### 2.1. Los modelos teóricos como grafos (redes) representacionales

---

<sup>22</sup> Podría pensarse que “*hechos*” tales como el biológico o el fisiológico, han llegado para quedarse, pero, en la medida en que se trata de “*hechos*” (y no de hechos, en cuyo caso: ¿cuál sería la descripción que les corresponde?), no debe esperarse que sean siempre conceptuados de la misma manera. Cada época los ha concebido de manera distinta, por lo que, *strictu sensu*, no puede afirmarse que se trate de los mismos “*hechos*”. Así, por ejemplo, aunque la funcionalidad de los seres vivos es un componente fundamental en la idea de biología de Lamarck, seguramente él no poseía un concepto isomorfo a nuestro actual concepto de metabolismo. La descripción de los “*hechos*” que he presentado corresponde a una idealización atemporal realizada sólo con fines de análisis (no de representación). Otras descripciones son posibles y, en principio, podrían incorporarse otros “*hechos*”, incluso podrían escribirse largas historias para cada uno. Si me he remitido al origen de algunos, ha sido sólo con la intención de mostrar su genidentidad (aunque admito que el manejo que he hecho aquí del concepto de genidentidad la torna un concepto difuso).

Previamente a la exposición de modelos y teorías, señalaré algunas notas sobre su forma de presentación. En Filosofía de la Ciencia, la llamada corriente semanticista es una visión sobre las teorías empíricas centrada en la noción de modelo.<sup>23</sup> Bajo este enfoque, postular una teoría consiste, esencialmente, en postular una familia de modelos. Éstos se consideran estructuras conceptuales que pueden (re)presentarse de maneras muy diversas: (i) como estructuras topológicas de un determinado espacio de estados, (ii) mediante estructuras definidas por una oración o predicado formulado en el lenguaje de la teoría de conjuntos, (iii) como grafos a la manera de la teoría de categorías, etc. Para este trabajo he elegido la última manera, pues permite recuperar –literalmente de un solo vistazo– la estructura conceptual del modelo en cuestión.

Los modelos teóricos pueden conceptuarse como estructuras que constan de una serie de entidades (sistemas o dominios) y relaciones, más específicamente funciones,<sup>24</sup> entre ellos. Si las entidades se representan por puntos y las funciones por flechas, la estructura conceptual de los modelos puede, como veremos, representarse mediante cierto tipo de grafos.<sup>25</sup>

En los grafos pueden identificarse las formas en que "funcionan" las diferentes partes o conjuntos de partes que conforman un modelo (desde un punto de vista epistemológico). Entre otras:

---

<sup>23</sup> El término se utiliza en su sentido lógico-matemático. Dar un modelo para una teoría es dar una interpretación de sus términos (*i.e.*, dotarlos de un significado concreto) tal que los axiomas de la misma resulten verdaderos en esa interpretación. Ya que esta noción es fundamentalmente semántica, el enfoque se ha denominado corriente semanticista, en oposición a la concepción clásica que, al considerar a las teorías como conjuntos de enunciados (más sus consecuencias lógicas), enfatiza los aspectos lingüístico-sintácticos de las mismas.

<sup>24</sup> Matemáticamente, una relación se define como un conjunto de pares ordenados, o en general de tuplas ordenadas (*v.g.*, la relación "ser más alto que" es el conjunto de los pares ordenados  $\langle b, a \rangle$  donde  $a$  es más alto que  $b$ ). Si se trata de un conjunto de pares, la relación es *binaria*; si es un conjunto de tríos, la relación es *ternaria*; y, en general, si es un conjunto de  $n$ -tuplas, la relación es *n-aria*. Toda relación  $n$ -aria se puede definir como una relación binaria; los tríos se pueden definir como:  $\langle x, y, z \rangle =_{def} \langle \langle x, y \rangle, z \rangle$ , las tétradas como:  $\langle w, x, y, z \rangle =_{def} \langle \langle w, x, y \rangle, z \rangle$ , y así sucesivamente. En las relaciones, en general, un mismo objeto puede "tener a su derecha" varios objetos (así, en nuestro ejemplo no tiene sentido hablar de "e/ más alto que Sócrates", pues puede haber varios). Las funciones son un tipo particular de relaciones en las que no hay dos pares ordenados diferentes con primer miembro idéntico o, en otras palabras, las funciones son relaciones "unívocas por la derecha". Cabe añadir que siempre existe el recurso de "transformar" una relación en una función, por ejemplo, la relación "ser más alto que" se puede transformar en la función "ser el conjunto de individuos más altos que".

<sup>25</sup> Este enfoque permite distintos niveles de profundidad en el análisis y plasma, de manera formalmente precisa (o al menos tan precisa como se desee), la estructura conceptual del modelo o la teoría. Cada punto o flecha es susceptible de ser analizada más a fondo, desplegándola en subestructuras o grafos completos e, inversamente, determinadas subestructuras de un grafo, se pueden colapsar en un punto o una flecha, según el caso.

(i) Las flechas enlazan *origen (orígenes)* y *destino* y, en general, pueden ser vistas como reglas de inferencia (en ocasiones leyes) que permiten obtener datos acerca del último a partir de datos acerca del (de los) primero(s).<sup>26</sup>

(ii) Las flechas onduladas representan *estructuraciones*. Se trata de un tipo particular de funciones que operan sobre las entidades-origen y permiten obtener múltiples arreglos (agrupaciones, secuencias, combinaciones, agrupaciones de agrupaciones, agrupaciones de secuencias, secuencias de secuencias, combinaciones de secuencias de agrupaciones, etc que forman “nuevas” entidades, a saber: las entidades-destino. Desde un punto de vista puramente sintáctico, las estructuraciones pueden conceptuarse como definiciones, pues no añaden *novedades* ontológicas y, en principio, son eliminables y no creativas. Pero desde un punto de vista semántico, más bien corresponden a postulados de existencia de las entidades-destino, pues aunque no son sino el resultado de aplicar diversos operadores conjuntistas sobre los términos primitivos, no cualquier combinación de entidades susceptible de ser construida es aceptable por la teoría como algo que posee referente.<sup>27,28</sup>

(iii) En los grafos, se diferencian los conceptos o subestructuras que conforman la *base* (de datos) *contra la que se contrasta un modelo (BD)*, de aquellos conceptos o subestructuras cuyo uso presupone la validez de las leyes propuestas (y en consecuencia no deben ser usados para contrastar la teoría). Estos últimos conforman *la superestructura teórica del modelo (SET)*. Aquí esta demarcación se establece mediante una línea punteada que divide al grafo en dos regiones.

(iv) Los grafos pueden conceptuarse como mosaicos de partes. Dentro de cada grafo se pueden distinguir diferentes subestructuras, subgrafos o “recortes”. BD

---

<sup>26</sup> Cabe aclarar: (i) pueden existir flechas con dos o más orígenes, pero no con dos o más destinos; (ii) tanto origen (orígenes) como destino pueden ser puntos o flechas, (iii) un funcional, i.e., una función de funciones, es una flecha cuyo origen es una flecha (o cuyos orígenes contienen al menos una flecha). (iv) las relaciones inter-teóricas, así como cierto tipo de reglas de coherencia (lo que en el lenguaje de la concepción estructuralista se denomina condiciones de ligadura) son flechas que engarzan grafos (modelos) distintos

<sup>27</sup> Por ejemplo, los genotipos no son sino determinadas combinaciones de genes y constituyen uno de los dominios centrales de diversas genéticas. Pero las ternas conformadas por: individuos de ojos azules de la generación 8, individuos que poseen lóbulos separados de la generación 32, e individuos hermafroditas de las generaciones 452 y 5015 —aunque pueda construirse con los términos primitivos de algún modelo genético— es una entidad absurda que no aparece en ninguna de sus leyes.

<sup>28</sup> Dicho sea de paso, el papel de la matemática y de la lógica es construir rutas inferenciales, definiendo nuevos puntos (estructuraciones) y nuevas flechas (reglas de inferencia).

y SET son dos subgrafos muy importantes, pero otro tipo de subestructuras también pueden revelarse como importantes al análisis. Los elementos individuales (puntos y flechas) constituyen los recortes o subestructuras más simples, pero pueden componerse o diferenciarse subgrafos que incluyan más de un elemento individual. Los elementos que constituyen una subestructura deben enlazarse de tal manera que entre ellos exista continuidad. La idea es que la unión de partes individuales estructuralmente ligadas genera partes más grandes (tal conexión no toma en cuenta la dirección de las flechas).

Dicho lo anterior, a continuación, mostraré en la figura 1, la representación gráfica de las estructuras conceptuales de algunos modelos teóricos de la biología. Para todas ellas he elegido un nivel de análisis “intermedio” en el cual se han eliminado las caracterizaciones matemáticas precisas de puntos y flechas. No pretendo dar una caracterización completa de los diferentes tipos de modelos de cada teoría, me importa solamente un panorama general que muestra la estructura de redes inferenciales del conocimiento biológico.



## 2.2. La genética mendeliana: una red conceptual a título de ejemplo

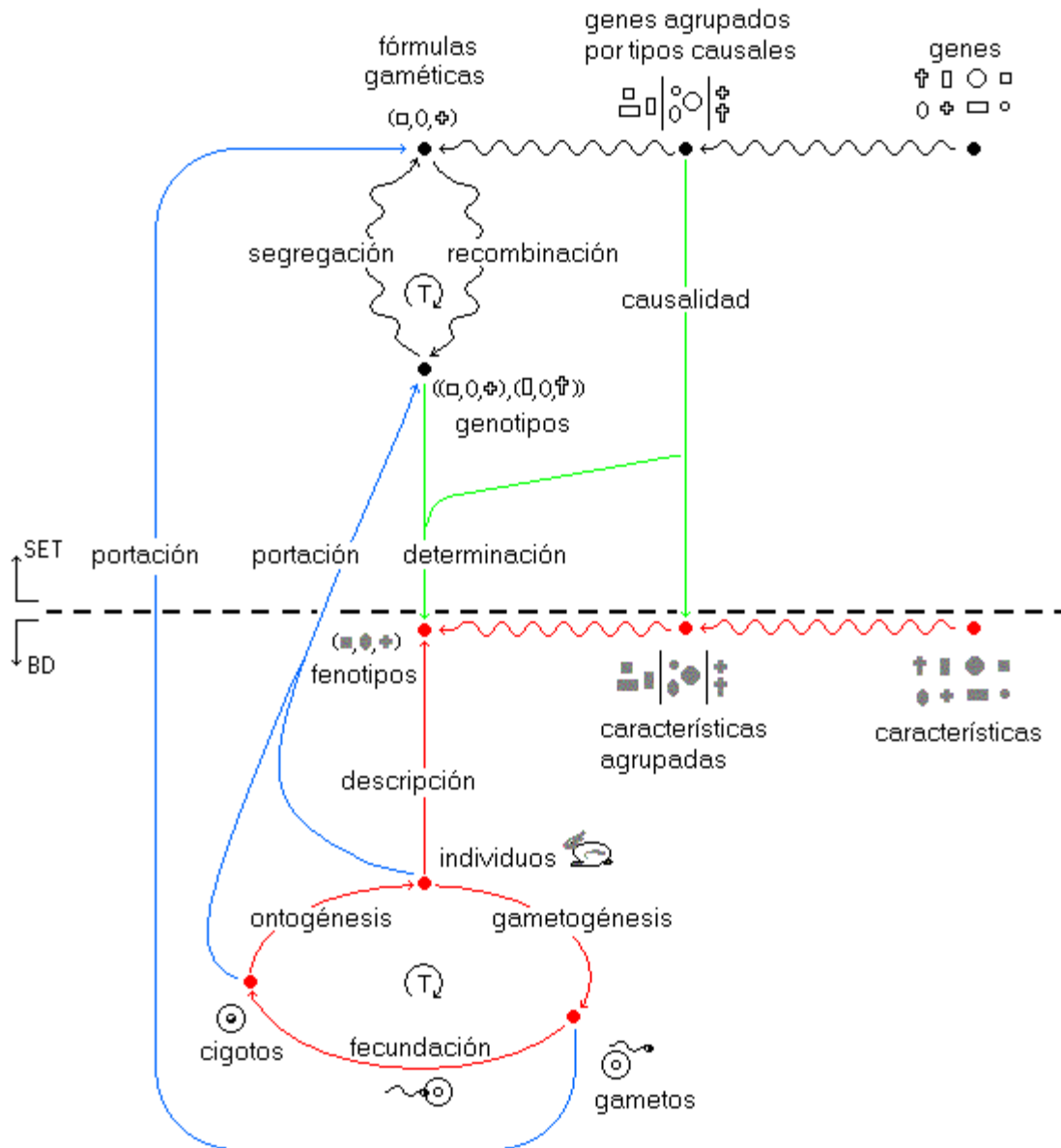


Figura 1. Reconstrucción en formato grafo de la estructura conceptual de la genética mendeliana.

En la porción roja (BD), el óvalo inferior representa la teoría unigamética de la fecundación. Los individuos de la generación  $t$  producen gametos, la fecundación (*singamia*) “une” un gameto de cada uno de *ambos* progenitores y el resultado de ello es un cigoto, cuyo desarrollo resulta en un individuo de la generación  $t+1$ . Para plantear el problema de la genética, a saber: ¿cómo se transmiten las características a través de las generaciones? es necesario proporcionar una descripción de los individuos en términos de sus características heredables. Esto se

logra introduciendo el concepto “característica heredable”. Las características se agrupan por tipos y una descripción está compuesta por un conjunto de características, una de cada tipo. Tal descripción se denomina fenotipo.

La SET de la genética mendeliana postula la existencia de factores causales de las características que (todavía) hoy denominamos genes y de diferentes estructuraciones de los mismos (grupos de genes, fórmulas gaméticas (genotipos haploides) y genotipos). Las flechas azules relacionan determinados estados de cosas en la BD con otros determinados estados de cosas necesarios para construir la explicación (y que en este caso se encuentran en la SET). Cada gameto porta una determinada fórmula gamética, en tanto que individuos y cigotos portan genotipos. Ya que durante la fecundación la unión de los gametos reestablece el número original de genes (que se demedia en la gametogénesis), a cada individuo le corresponde el mismo genotipo que al cigoto del cual deriva.

La región negra establece las maneras de obtener los conceptos teóricos y las relaciones inferenciales (i.e. el cálculo) entre ellos. Al igual que las características, los genes se agrupan por tipos (causales). Las *fórmulas gaméticas*<sup>29</sup> son conjuntos de genes en los que existe *uno* de cada tipo. Un genotipo es un par de fórmulas gaméticas. “Separación” y “recombinación” son estructuraciones que indican, respectivamente, cómo obtener conjuntos de fórmulas gaméticas recombinando genes de un genotipo (a cada genotipo se le asocia un conjunto de fórmulas) y cómo formar genotipos (o conjuntos de genotipos) a partir de pares (o pares de conjuntos) de fórmulas gaméticas.

Finalmente, en la región verde, la flecha marcada “determinación” indica que existe una manera de asociar genotipos a fenotipos; se trata de un funcional, es decir, una función de funciones, que en este caso, depende de una hipotética e idealizada asignación de causalidad entre genes y características (se considera la expresión aislada de cada gen). En los modelos más sencillos, v.g., los chícharos de Mendel: (i) cada gen causa *una y sólo una* característica e, inversamente, cada característica es causada por *su* gen y (ii) el agrupamiento de los genes se corresponde exactamente con el de las características. En otros modelos (v.g., epistasis, pleiotropía o herencia multifactorial) los aspectos (i) y/o (ii) pueden modificarse. De cualquier manera, lo relevante es que se establece una relación causal entre genes (o conjuntos de genes) y características (o conjuntos de características), de tal manera que genes (o conjuntos de genes) de un mismo tipo causan características

---

<sup>29</sup> Generalmente, en los textos de genética mendeliana no aparece un término específico para denominar a los genotipos diploides que aquí he llamado “fórmulas gaméticas”, esta carencia se suple mediante una descripción (como lo hizo vg. Bateson) o mediante la ambigüedad del término “gameto” que se usa tanto para referir a los gametos como al conjunto de genes que portan.

(o conjuntos de características) de un mismo y correspondiente tipo. Los modelos más sencillos dependen además de otra función (no representada en el grafo)<sup>30</sup> que nos indica el comportamiento relativo de pares de genes distintos entre sí de un mismo grupo y muestra cuál es el dominante y cuál el recesivo. Sabiendo esto es posible averiguar cuál fenotipo corresponde a un genotipo dado.

### 2.3. Relaciones interteóricas

Así como los “*hechos*” están interrelacionados, los modelos y/o teorías tampoco son independientes entre sí. Una impresión común a los filósofos de la ciencia que enfocan su atención en la biología es que su *corpus* está constituido por una serie de modelos y teorías de diferente especificidad y nivel de organización que se sobreponen unas con otras, formando un gran conglomerado de difícil análisis. William Wimsatt lo ha expresado así:

En biología (...) existe una obvia pluralidad de teorías y modelos de corto, mediano y largo alcance, parcialmente suplementarios y parcialmente contradictorios, que se sobrepone en direcciones difusas y que explican la interacción de los fenómenos en varios niveles de descripción y organización (Wimsatt, 1976 p. 174).

Así las cosas, no es de extrañar que uno de los problemas más acuciantes de la Filosofía de la biología sea dar cuenta de la naturaleza de las relaciones interteóricas.<sup>31</sup> En biología, la fusión teórica y la integración de niveles son dos de las más relevantes, aunque existen otras (v.g., teorización, especialización, aproximación, etc.) éstas ilustran con claridad la conformación de la red de relaciones de inferencia de que hemos estado hablando. A continuación, presentaré, como ejemplo, un caso de cada una.

#### 2.3.1. La teoría cromosómica de la herencia: integración de niveles ontológicos

A principios del siglo xx, la convicción de que los factores hereditarios se encontraban en el núcleo y el estudio de los procesos cromosómicos durante la

---

<sup>30</sup> La razón de ello es que esta función no se presenta en todos los modelos (especializaciones) de la genética mendeliana y por ende no se contempla en el caso general.

<sup>31</sup> Debido a la influencia de Kuhn y Feyerabend, la mayoría de los estudios sobre relaciones interteóricas ha ocurrido en el contexto de la polémica inconmensurabilidad *versus* reducción (lógica) y se ha centrado en el análisis de pares de teorías en las que una ha sustituido la otra. Lamentablemente el análisis de otro tipo de relaciones entre teorías contemporáneas se ha diferido. Una notable excepción son los trabajos de la concepción estructuralista de teorías, pero su enfoque formalista los torna poco atractivos y, en consecuencia, son poco conocidos. (cfr.. v.g., Balzer, W., Moulines, C.U., y Snedd, J.D. (1987)

meiosis, permitieron postular que los cromosomas eran los portadores de los genes. La semejanza entre la disyunción de los cromosomas homólogos y la segregación de los genes mendelianos cerró la brecha entre morfología celular y herencia. La segregación independiente mendeliana es fácilmente explicable si se considera que los genes se ubican en cromosomas diferentes. Bajo este contexto, nació la teoría cromosómica de la herencia, cuyo grafo conceptual se encuentra en la figura 2.

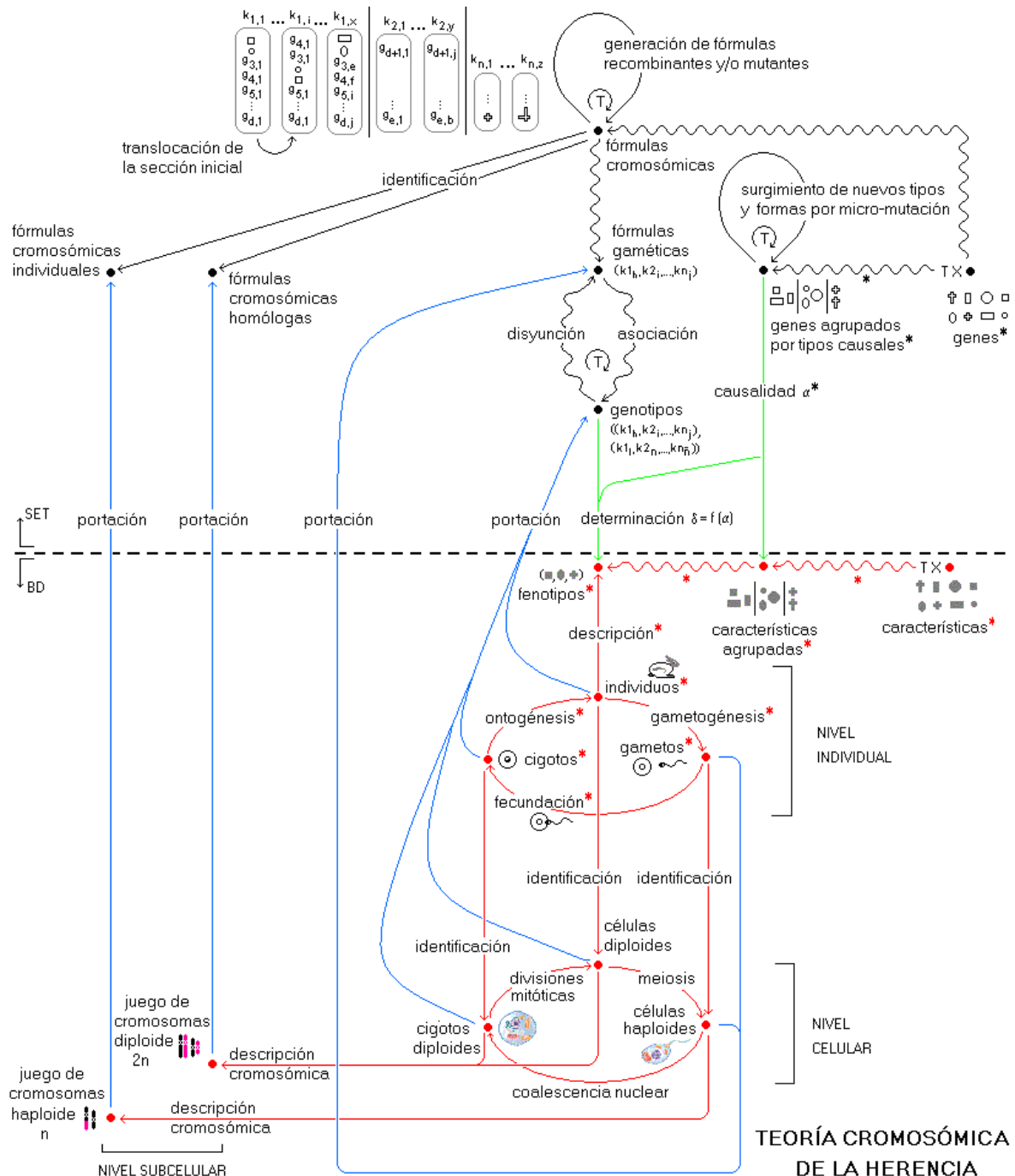


Figura 2. Reconstrucción en formato grafo de la teoría cromosómica de la herencia.

En la base de datos de la teoría cromosómica de la herencia (rojo) se presentan tres niveles ontológicos (individual, celular y subcelular) correlacionados.<sup>32</sup> En el nivel individual, los puntos y flechas marcados con asterisco rojo se corresponden con los conceptos homónimos de la genética mendeliana. El ciclo de vida de los individuos se identifica con un ciclo de alternancia de células diploides y haploides. En el nivel celular, el desarrollo ontogénico es conceptualizado como un cono temporal de divisiones mitóticas, donde cada célula da origen a otras dos, (salvo mutaciones) cromosómicamente idénticas entre sí y a su progenitora. El cigoto y las células que de él se derivan –por mitosis– son diploides, las células resultantes de divisiones meióticas, es decir los gametos, son haploides. La coalescencia nuclear (unión de los núcleos gaméticos) reestablece la condición diploide. La condición haploide o diploide depende del número de cromosomas de la célula. En las células diploides los cromosomas se presentan por pares (denominados cromosomas homólogos); el número de cromosomas, es  $2n$ , donde el valor de  $n$  es característico de cada especie. En las células haploides el número de cromosomas es  $n$ .<sup>33</sup>

Al igual que en la genética mendeliana, las flechas azules (portaciones) se encargan de relacionar determinados estados de cosas en BD con determinados estados de cosas en la SET. Individuos cigotos y células diploides portan genotipos, gametos y células haploides portan fórmulas gaméticas. En la teoría cromosómica de la herencia, los cromosomas son considerados como portadores de secuencias lineales de genes (fórmulas cromosómicas), a manera de un collar de cuentas; los dos genes del mismo tipo (alelos) presentes en una célula somática ocupan la misma posición (*locus*) en los cromosomas homólogos.

Nuevamente, como en la genética mendeliana, los puntos en negro representan entidades cuya determinación presupone la validez de las leyes introducidas por la teoría<sup>34</sup>. Las flechas negras constituyen lo que podríamos determinar un “cálculo teórico”, i.e., diferentes maneras de obtener entidades teóricas a partir de otras, o bien de identificar entidades particulares. Los puntos y flechas marcados con asterisco negro se corresponden con los conceptos homónimos de la genética mendeliana. Nótese que existen dos formas de estructurar los genes. La primera

---

<sup>32</sup> Podría considerarse que características, grupos de características y fenotipos corresponden a un nivel poblacional con lo cual estarían representados los cuatro principales niveles en biología.

<sup>33</sup> En numerosos eucariontes sexuados la determinación del sexo depende de su carga cromosómica, *v.gr.*, el humano tiene 23 pares de cromosomas, 22 de los cuales son homólogos (autosomas) y el otro (gonosomas) es homólogo en las mujeres, pero no en los hombres. Los gonosomas se denominan X y Y, siendo el último mucho más pequeño que el primero; las hembras de todos los mamíferos presentan el par XX, en cambio, los machos portan XY. Otras especies invierten esta situación. Para otras especies la determinación está dada por la ausencia o presencia de un solo gonosoma no pareado, e incluso la determinación sexual puede deberse a una condición haploide o diploide, tal es el caso de las abejas.

<sup>34</sup> O por decirlo en el lenguaje de la concepción estructuralista: entidades T-teóricas

corresponde a las formas de relación causal entre genes y características y agrupa a los genes de una generación dada en diferentes tipos causales. La segunda los agrupa según su disposición en los cromosomas, lo que da lugar a tantos grupos de fórmulas cromosómicas como tipos de cromosomas existan en una especie. Nuevas estructuraciones permiten obtener las fórmulas gaméticas y, de éstas, genotipos. A diferencia de lo que ocurre en la genética mendeliana, las fórmulas gaméticas de la teoría cromosómica de la herencia contienen *fórmulas cromosómicas* (una de cada tipo), y un genotipo se concibe como la asociación de un par de fórmulas gaméticas interpretadas de esta nueva manera.

La teoría cromosómica de la herencia introduce el concepto de mutación genética<sup>35</sup> y reconoce dos tipos: micro-mutación o mutación puntual y macro-mutación o mutación cromosómica. El primero, representado por la flecha cuyo origen y destino son los genes agrupados, da lugar a variaciones temporales en los grupos de genes, si bien entre dos generaciones sucesivas existe una gran intersección. El segundo, representado por la flecha cuyo origen y destino son fórmulas cromosómicas, genera variabilidad dentro de éstas (*v.gr.*, la fórmula  $k_{1,i}$  se obtiene invirtiendo la secuencia inicial de alelos de la fórmula  $k_{1,1}$ ). Dentro de las fórmulas cromosómicas pueden identificarse las de cromosomas homólogos o individuales.

Como en la genética mendeliana: (i) dado un genotipo, es posible conocer el conjunto de fórmulas gaméticas a que da lugar; la disyunción independiente de cada par de fórmulas cromosómicas homólogas genera diferentes conjuntos de fórmulas gaméticas (que no son sino recombinaciones de las fórmulas gaméticas aportadas al cigoto por los gametos de los progenitores, considerando los procesos de mutación y sobrecruzamiento)<sup>36</sup> y (ii) el apareamiento de una fórmula gamética

---

<sup>35</sup> Una mutación es un cambio en el material genético de una célula que se trasmite a las células hijas y constituye una fuente de variación genética. Si la mutación ocurre en la línea celular que da origen a los gametos, se transmitirá a la descendencia. Existen dos tipos de mutaciones: las micro-mutaciones o mutaciones puntuales y las macro-mutaciones o mutaciones cromosómicas. Las primeras no se detectan a nivel citológico y consisten en la transformación de un alelo en otro nuevo, en tanto que las segundas afectan el aspecto o el número de los cromosomas y frecuentemente son causadas por anomalías durante la meiosis.

<sup>36</sup> Durante la primera división meiótica, las cromátidas de cromosomas homólogos pueden superponerse en uno o varios puntos (quiasmas). Allí se rompen y se unen a la parte correspondiente de su homólogo, de manera que se intercambian secciones entre cromátidas, lo que modifica la secuencia de genes portada por cada una. El proceso se denomina sobrecruzamiento y da lugar a recombinaciones genéticas que incrementan la variabilidad. Tal interpretación del sobrecruzamiento permitió elaborar mapas genéticos de los cromosomas. Si dos genes se encuentran en el mismo cromosoma, dado que el sobrecruzamiento puede ocurrir en cualquier punto de éste, la probabilidad de que ambos genes se separen es proporcional a su distancia. La tasa de sobrecruzamiento puede calcularse a partir del porcentaje de descendencia que muestra recombinación de las características parentales codificadas en el mismo cromosoma. Una tasa pequeña se interpreta como una gran proximidad entre genes; inversamente, una tasa grande, como una gran distancia.

procedente del genotipo “padre” con otra procedente del genotipo “madre” da lugar a un genotipo “hijo”. La asociación entre las distintas fórmulas cromosómicas homólogas ocurre de manera independiente entre sí. A diferencia de lo postulado por el modelo clásico de los chícharos de Mendel, dado que el número de cromosomas es menor al número de genes, existirán tantos grupos de asociación independiente como cromosomas. Si dos genes se encuentran en el mismo cromosoma se heredarán de manera conjunta.

Finalmente, las flechas verdes se encargan de asociar estados de cosas en la SET con estados de cosas en la BD. La función “determinación” nos indica que existe una manera de asociar genotipos a fenotipos, que, al igual que en la genética mendeliana, es un funcional que depende fundamentalmente de la asignación de causalidad entre genes y características.

La genética mendeliana se construye sobre una teoría de la fecundación planteada en el nivel de entidades biológicas individuales (sin importar su conformación celular o molecular). Por su parte, la teoría cromosómica de la herencia se erige sobre una teoría de la propagación celular que involucra estructuras subcelulares, a las cuales otorga una importancia fundamental. De esta manera, cada una se levanta sobre una BD distinta, y puede verse que el refinamiento de la misma ha sido acompañado de un refinamiento de la SET. La existencia de refinamientos de la red conceptual que afectan la estructura global de la teoría es característica de la integración de niveles en biología.

### *2.3.2. Fusión teórica: el caso de la teoría sintética*

La visión que me fue transmitida de estudiante era la de una biología exenta de problemas graves, donde la teoría sintética se enlazaba a, o al menos era consistente con, las distintas ramas de las ciencias de la vida. La expresión “teoría sintética” o “síntesis evolutiva” fue acuñada a principios de los cuarenta por Sir Julian Huxley para dar cuenta de la coherencia de una gran cantidad de conocimientos biológicos (Ecología, Sistemática, Paleontología, Biogeografía, Embriología, Fisiología, Botánica, Zoología, etc.) con un núcleo central “darwiniano-mendeliano”. El célebre aforismo de Theodosius Dobzhansky, uno de los arquitectos de la síntesis, “Nada en biología tiene sentido si no es a la luz de la evolución” es un reflejo bastante fiel de la importancia que se otorgaba a los procesos evolutivos.

La formulación original de la síntesis (también llamada neodarwinismo), consideraba que la macroevolución, origen y diversidad de los grandes *taxa*, y la

especiación debían entenderse como una extrapolación temporal de procesos microevolutivos (origen y diversidad de las variedades), que a su vez debían explicarse en términos de los mecanismos de variación (básicamente recombinación y mutación) establecidos por la genética, más la acción de la selección natural (Mayr, 1980 p.1).

Antes de mostrar en qué consiste la fusión “Darwin-Mendel”, presentaré el grafo correspondiente al mecanismo de selección natural (Figura 3), para después sumarlo al de la teoría cromosómica de la herencia (que es con la que de hecho se fusiona). Cabe aclarar que dicho grafo no contempla toda la teoría de la evolución por selección natural, que es mucho más extensa, sino que se centra en los aspectos primordiales del mecanismo evolutivo (no se incluye, por ejemplo, nada referente a cambio ambiental, ni a mecanismos de aislamiento, ni al postulado de comunidad de descendencia). En el mismo grafo se presentan tanto una versión no matematizada cercana al pensamiento de Darwin, como una versión matematizada más moderna. En favor de la sencillez, se contempla sólo el caso de eucariontes sexuales, pero *mutatis mutandis*, el grafo puede adaptarse al caso general.



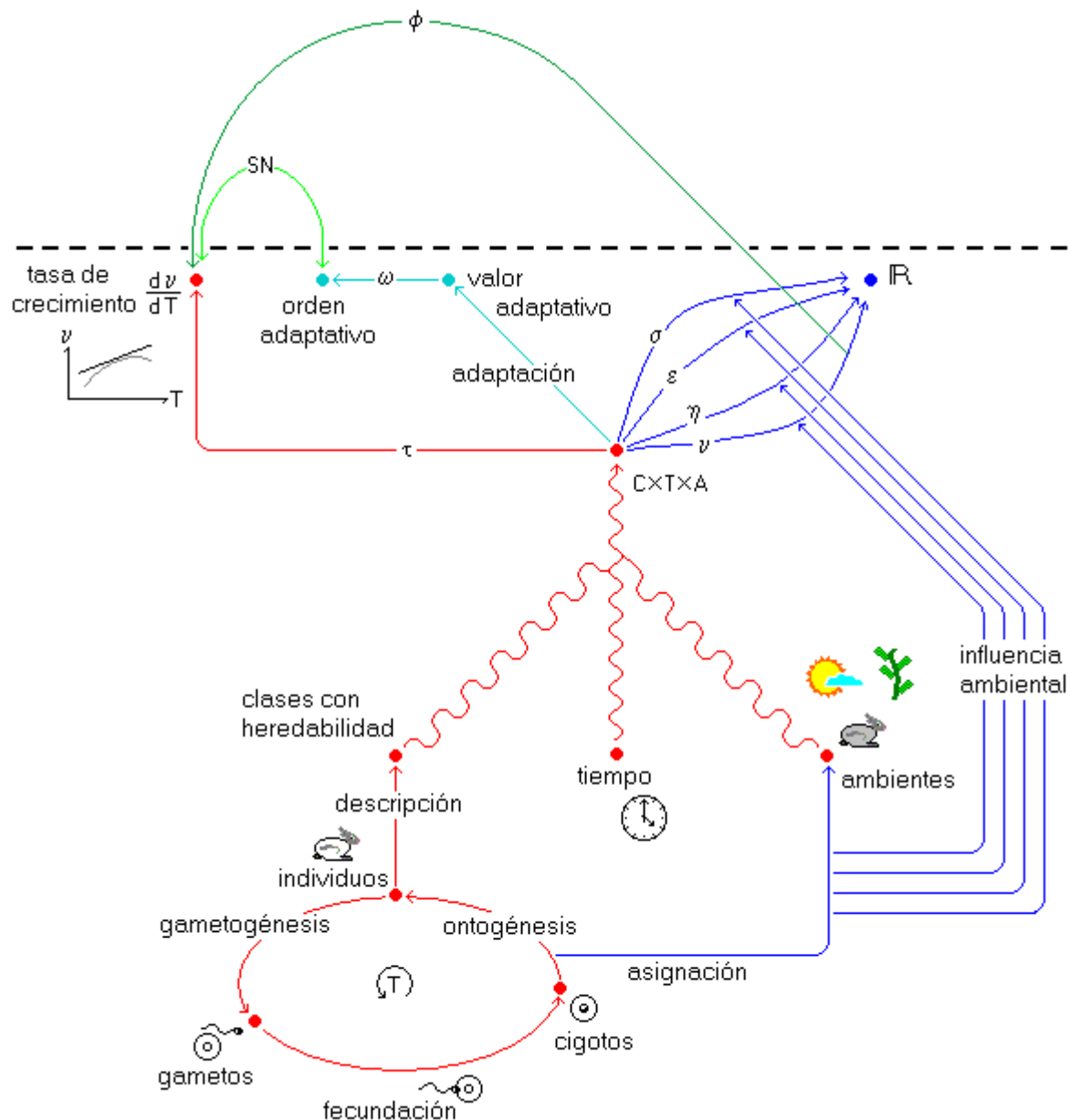


Figura 3. Estructura conceptual del mecanismo de selección natural.

En rojo los conceptos que fijan la base de contrastación. Nuevamente el óvalo representa los ciclos de vida. Aquí se ha escogido una descripción en el nivel individual, pero podría haberse escogido otra, v.g., una basada en células o en genotipos. Lo relevante es que exista algún tipo de descendencia, de tal modo que las descripciones que se asignen a las unidades de selección (individuos) permitan la construcción de clases a las que pueda adscribirse una determinada heredabilidad (*i.e.*, capacidad (probabilidad) de transmitir a descendencia los rasgos de la clase). Con la introducción de los conceptos “tiempo” y “ambiente” (en términos de parámetros físico químicos y biológicos), se pueden conformar ternas del tipo: <clase, lapso, ambiente(s)> a las que se puede asignar una determinada tasa de

crecimiento (función tau). El mecanismo de selección natural constituye una respuesta a la pregunta acerca de cómo varían las tasas de crecimiento de las distintas clases de organismos (o en general unidades de selección) en determinados ambientes y lapsos.

Los dos tonos de azul (claro y oscuro) constituyen (junto con sus correspondientes tonos de verde) dos maneras distintas (respectivamente, no matematizada y matematizada) de dar respuesta a este problema<sup>37</sup>. En tonos claros se introduce la función de adaptación que indica el valor de adaptación de cada clase en determinados lapsos y ambientes. La función omega permite ordenar comparativamente tales valores. Nótese que, aunque estos conceptos se caracterizan como “selección natural no-teóricos” son, de alguna manera, “introducidos” por el modelo para la generación de la explicación. Finalmente, la función SN (selección natural; en verde claro), expresa la ley según la cuál, un mayor valor adaptativo en determinados lapsos y ambientes se corresponde con una mayor tasa de crecimiento en esos mismos lapsos y ambientes.

Los tonos oscuros introducen el dominio matemático de los reales ( $\mathbb{R}$ ). Las distintas funciones cuyo destino es  $\mathbb{R}$  (o algún conjunto matemático derivado de  $\mathbb{R}$ ) asocian a cada terna: <clase, lapso, ambiente(s)> determinados valores de: probabilidad de sobrevivencia ( $\sigma$ ), esperanza reproductiva ( $\varepsilon$ ), probabilidad de heredabilidad respecto a todas las clases ( $\eta$ ) y frecuencia ( $\nu$ ). Las flechas marcadas como “influencia ambiental” son funcionales que indican que la determinación de los valores numéricos anteriores depende de los ambientes que se asignen a los individuos durante su desarrollo. Al igual que en el caso anterior, estos conceptos son “introducidos” por el modelo con el objeto de construir la explicación (salvo el de “frecuencia relativa” que también es necesario para la formulación de la pregunta). Por último, la función  $\phi$  (*fitness*), en verde oscuro, representa la ley que señala que: “los organismos que existen en los ambientes  $a$  en el instante sucesor del tiempo  $t$ , son los supervivientes del instante  $t$ , más los recién nacidos (considerando tanto las aportaciones de la propia clase como las de aquellas que coexistan en los mismos lapsos y ambientes)”. A partir de esta afirmación (no tautológica puesto que podría no ser el caso, v.g., si existiese la generación espontánea) pueden obtenerse los distintos valores temporales de la frecuencia relativa y de ahí la tasa de crecimiento.

Como se muestra, el modelo requiere de la existencia de clases con heredabilidad, pero no dice nada acerca de este fenómeno; “las enigmáticas leyes de la herencia”

---

<sup>37</sup> Esta reconstrucción presenta los modelos de la selección natural, como carentes de entidades teóricas; lamentablemente no podemos entrar aquí en el análisis de tan interesante propiedad.

como gustaba llamarlas Darwin, dependen de otros mecanismos. Este fue justamente el hueco que llenaron las genéticas (cromosómica y molecular). El núcleo de la fusión entre evolución y genética se muestra en el siguiente grafo, mismo que se presenta ya sin explicación, pues como puede verse consiste simplemente en la fusión de los grafos de selección natural y de teoría cromosómica de la herencia.

### 3. REDES, SISTEMAS Y ENCICLOPEDIAS

No es difícil vislumbrar cómo pueden “montarse” otras teorías o modelos biológicos sobre varios de los conceptos empleados por las teorías anteriores. Así, por ejemplo, la flecha marcada ontogénesis puede sustituirse por una hipótesis embriológica que involucre diferentes estados de desarrollo con sendas peculiaridades; sobre el concepto de ambiente podrían introducirse diferentes modelos ecológicos; el concepto de clase permite el nexo con la Sistemática, etc. Esta posibilidad de múltiples relaciones y fusiones dentro de una gran red es una imagen que, dentro de ciertos límites, describe adecuadamente la estructura conceptual del conocimiento biológico. Pero, de hecho, tal estructura es aún más compleja. Sería ingenuo pensar que el conocimiento biológico puede incluirse en su totalidad de una manera no ambigua en un conjunto de modelos o teorías biológicas. La idea de que pueden establecerse sistemas nítidos que organicen *todos* nuestros conceptos es una tenaz ilusión. Ya Neurath, en una de sus críticas a Popper, expresó este punto con notable claridad:

Partimos de masas de enunciados que sólo en parte están conectados sistemáticamente, y que también sólo parcialmente abarcamos (*Überschauen*). Las teorías se sitúan junto a las comunicaciones singulares. Mientras que el investigador trabaja con la ayuda de una parte de esa masa de enunciados, otros introducen añadidos (*Ergänzungen*) que aquél está dispuesto a aceptar por principio, sin calcular del todo las consecuencias lógicas de esta decisión. Los enunciados de la masa de enunciados con los cuales se trabaja realmente utilizan muchos términos imprecisos, de manera que sólo como abstracciones pueden destacarse los "sistemas". Los enunciados se conectan entre sí a veces más estrechamente, otras más débilmente. La conexión total no es transparente, si bien en determinados lugares se intentan deducciones sistemáticas. [...] Si se quiere decir que Popper parte de sistemas-modelo, puede decirse que por nuestro lado partimos de enciclopedias-modelo, con lo cual se quiere expresar desde el principio que no ponemos como base de nuestra consideración sistemas de enunciados nítidos (Neurath, 1935. p. 106-107).

Apenas hace falta cambiar el lenguaje enunciativista de Neurath por el correspondiente enfoque modelo-teórico para que la cita cobre una impactante

actualidad (aunque, quizá, si Neurath viviera habría cambiado la imagen de la enciclopedia por la de un hipertexto con múltiples vínculos). Pero cabe añadir que, si bien esta crítica a la visión filosófica centrada en las teorías (los sistemas) debilita nuestra imagen de redes conceptuales, no la elimina, pues, si no podemos caracterizar con precisión ni entidades ni relaciones, ello torna a la red más laxa, pero no la suprime. Y, si bien es cierto que, como señaló Ruy en la charla pasada\*, al biólogo la idea de *una* teoría omnicomprendensiva, le resulta ajena, también es cierto que no existen “nodos” de conocimiento (modelos o subestructuras que no llegan a conformar un modelo) totalmente aislados o desbalagados.

---

\*El presente texto apareció originalmente en un libro que compila algunos trabajos del *Seminario de Problemas Científicos y Filosóficos*, de la UNAM, me refiero a la intervención del Dr. Ruy Pérez Tamayo en la sesión del seminario anterior a la presentación de mi texto.

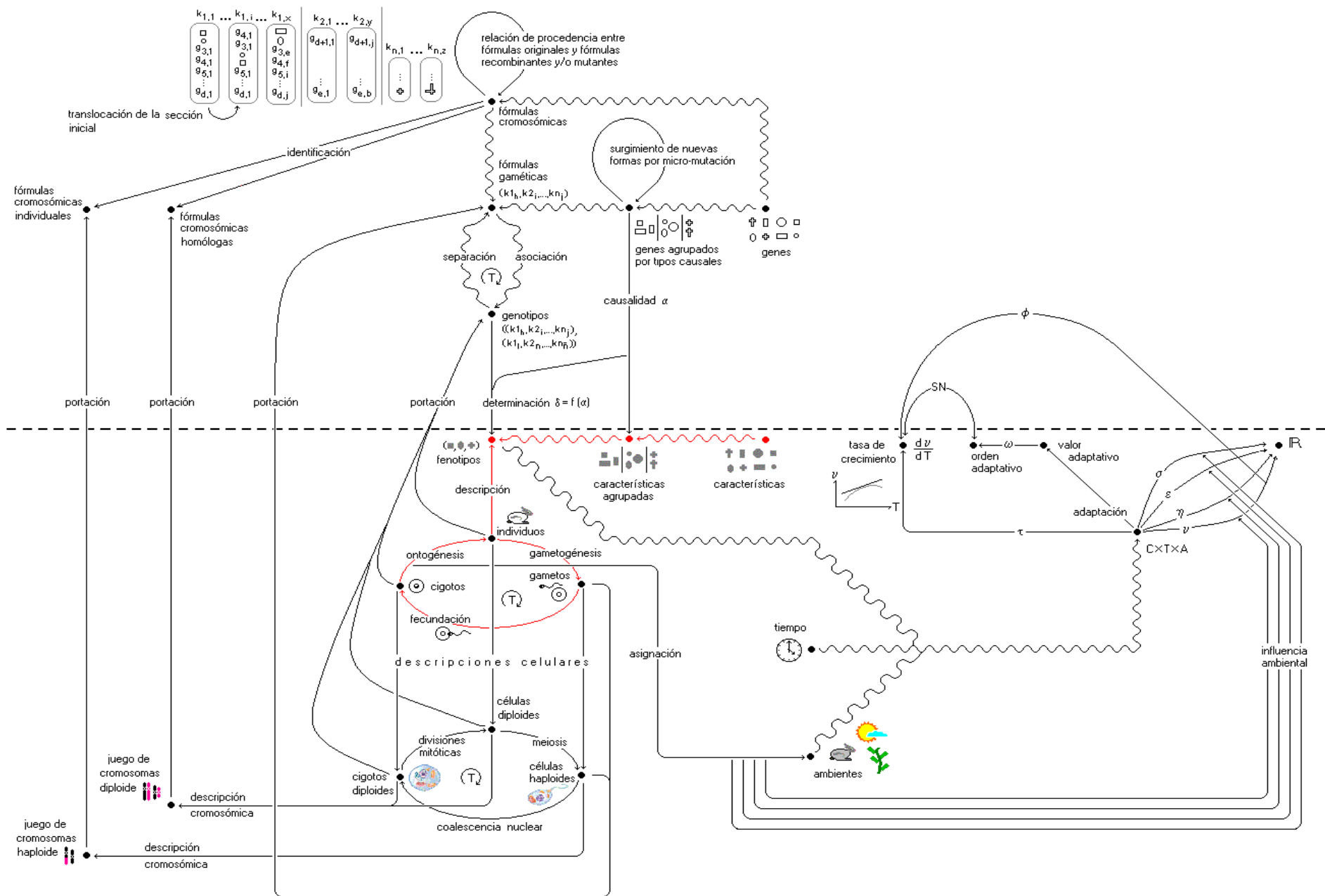


Figura 4. Diagrama de la estructura conceptual de la Teoría Sintética, en un nivel de desagregación intermedio.

## 4. PUNTOS CALIENTES EN LA RED

La red conceptual se encuentra en constante modificación (y de alguna manera su identidad depende de su historia). Siempre existen conceptos más propensos a ser eliminados (o añadidos). Las inconsistencias, los problemas no resueltos o anómalos (con los respectivos ajustes, tanto en el sentido laudaniano<sup>38</sup> como kuhniano<sup>39</sup>) y las políticas de investigación (que fijan nuevas directrices) crean tensiones y/o espacios para el desarrollo de la red. En general, denominaré a estas zonas “puntos calientes”. A continuación, nuevamente a título de ejemplo y sin jerarquía entre ellos, se presentan algunos, quizá no los más calientes, indicando el campo en el que primordialmente se insertan.

### 4.1. Sistemática

Seguimos sin contar con una caracterización universal de especie, exenta de problemas. La cuestión de fondo es la que, en filosofía, se conoce como el problema de los universales: ¿Qué es una clase natural, una especie? Los nominalistas dirían que especie y demás *taxa* son herramientas útiles sin ninguna realidad objetiva, el único taxón real sería el individuo<sup>40</sup>. Quienes piensan a las especies como clases naturales han fincado su “naturalidad” ya en la *scala naturae*, reflejo del plan divino, ya en la postulación de una peculiar historia evolutiva. Actualmente la idea del plan divino es ajena a la biología y, como veremos, nuestra (todavía) preponderante teoría evolucionista se encuentra en problemas.

### 4.2. Teoría celular

Si “*Todos los seres vivos están constituidos por células*”, como señaló Eugenio en su charla pasada: ¿qué hacemos con virus plásmidos y priones? El problema de fondo es que, antes de contar con una adecuada caracterización de la unidad anatómico funcional de los seres vivos (si la hay), debemos de contar con una, adecuada e independiente caracterización de la vida, actualmente ausente. Tanto si virus plásmidos y priones son un eslabón en el camino hacia las células, como si son un subproducto de éstas: ¿por qué, más allá de una mera convención terminológica que los excluya *a priori*, decimos que están o no están vivos?

---

<sup>38</sup> Para una teoría o tradición no es grave tener problemas no resueltos o recalcitrantes, siempre y cuando no los resuelvan los competidores.

<sup>39</sup> Un paradigma que acumula anomalías, entra en crisis.

<sup>40</sup> El memorioso Funes representa el caso más extremo del nominalismo. “No sólo le costaba comprender que el símbolo genérico *perro* abarcara tantos individuos dispares de diversos tamaños y diversa forma; le molestaba que el perro de las tres y catorce (visto de perfil) tuviera el mismo nombre que el perro de las tres y cuarto (visto de frente).” (Borges. 1944. p. 12) La idea de clase natural le parecería un insulto.

También dentro de este campo, se encuentra la cuestión acerca de la apropiada identificación de la estructura celular. Actualmente se ha abandonado la idea de que la matriz en la que se embeben los distintos orgánulos o estructuras celulares es más o menos amorfa y altamente fluida, a favor de una visión donde el movimiento de las moléculas intracelulares se encuentra bastante constreñido. El interior de la célula (y, si los hay, de sus orgánulos) se parece más a una banda de producción, con lugares fijos para cada una de las máquinas (macromoléculas con alguna actividad biológica), sus insumos y productos (metabolitos), que a una suspensión coloidal. Los procesos moleculares intracelulares ocurren de una forma ordenada espacio temporalmente y aún no somos totalmente conscientes de todas las consecuencias de este cambio de modelo.

#### 4.3. Genética y biología molecular

En el contexto molecular, la caracterización clásica de gen (segmento de ADN que codifica para (se transcribe en) un ARN que a su vez codifica para una proteína) ha dejado de ser funcional. Una misma secuencia de ADN puede participar en la codificación de muchas proteínas sin que sepamos cuántas ni cuáles. Para una misma región de ADN que se transcribe existen múltiples sitios de inicio y de término, múltiples maneras de edición, las dos hebras de una misma región pueden codificar para proteínas distintas, a veces la transcripción salta de una hebra a otra, una misma proteína puede ser codificada por regiones independientes y distantes, etc. Además, en determinados contextos legales (v.g. los relacionados con la patente de transgénicos) un gen no se caracteriza en términos de materia sino de información. La situación es tal que, en palabras de P. Chambon (Director del Instituto de Genética y Biología Celular y Molecular de París) “Nadie sabe ya realmente qué se entiende por ‘gen’ ni cuál definición adoptar cuándo se trata de contarlos”

Por otra parte, el nacimiento, en la última década de cuatro nuevos campos de investigación dedicados a la completa caracterización molecular (estructura y función) de una célula, línea celular, tejido u organismo en cualquier instante de su vida, respecto a (i) toda la dotación de ADN (genómica); (ii) toda la dotación de ARN mensajero (Transcriptómica); (iii) toda la dotación de proteínas (Proteómica) y (iv) la totalidad de moléculas presentes en un fluido –intra o extracelular– (Metabolómica), deja entrever que la biología molecular se encuentra en un proceso de reestructuración donde objetivos que antes se consideraban inalcanzables empiezan a ser enfrentados.

Más aún, esta modificación de objetivos no se ha detenido en las fronteras de los cuerpos, la Metagenómica, de creación más reciente, contempla como objetivo la caracterización de toda la dotación de ADN de muestras de paisajes, y asocia determinadas combinaciones de secuencias de nucleótidos con funciones ecológicas concretas. (v.g. la oxidación de determinados metales por las bacterias de una mina, cuestión que actualmente no puede ser estudiada por otros medios pues tales bacterias no crecen fuera de sus condiciones naturales).

#### 4.4. Evolución

Como he mencionado, actualmente la teoría de evolución por selección natural se enfrenta a varias tensiones; aquí tan sólo me ocuparé de dos de ellas, precedidas de algunas precisiones. Quien sostenga, como darwinistas y neodarwinistas, que la selección natural es *el principal* mecanismo del cambio evolutivo no puede limitarse a afirmar que la selección natural simplemente ocurre. La selección natural está presente en (o, al menos, es consistente con) todas las teorías evolucionistas, pero, en la mayoría constituye un mecanismo de importancia menor, cuya acción se limita a la eliminación de monstruos, el triste papel de un verdugo de aberraciones, o bien a la preservación de formas exitosas, el no menos triste papel de mero conservador. Un darwinista clásico o un neodarwinista ortodoxo conciben la selección natural como *el* mecanismo responsable de las principales formas y conductas de las especies. Es ella quien directamente se encarga del “diseño” de los organismos,<sup>41</sup> su contribución al cambio evolutivo es mayor que la de otros mecanismos. La variación --cuyo efecto es aleatorio y de poca monta-- proporciona la materia prima para el cambio, pero la “creatividad del diseño” se atribuye a la selección natural, cuya acción, lenta y fina, construye adaptaciones seleccionando pequeños cambios generación tras generación. El darwinismo y el neodarwinismo requieren de la presencia continua de pequeñas variaciones fenotípicas, no dirigidas, sobre las cuales pueda actuar la selección natural. Sólo así será ésta responsable de la dirección del cambio evolutivo. Las variaciones súbitas o dirigidas, aunque sean seleccionadas, no caen bajo el esquema del darwinismo, pues el “diseño” sería atribuible a la variación y no a la selección. Pasemos ahora a las tensiones

##### 4.4.1. Sobre el tiempo y modo de la evolución: el equilibrio puntuado

En 1972 Eldredge y Gould publicaron su artículo fundacional sobre el “equilibrio puntuado”, un modelo de patrón evolutivo según el cual las especies son esencialmente estables y la mayoría de los cambios ocurren sólo durante breves momentos (geológicamente hablando), en los que ocurre la generación de especies. Esta imagen se opone a la del cono de diversidad gradual y creciente,

---

<sup>41</sup> Cfr. Gould, S. J. 2002 pp. 163-186



creada por el propio Darwin. Este último sabía que las evidencias del registro fósil no correspondían con su imagen, pero atribuyó la falta de formas intermedias (o de transición) a imperfecciones del registro. Actualmente existen suficientes argumentos para sostener la idea de que una parte considerable de las especies del registro fósil para cuyos periodos de existencia se tiene una historia estratigráfica bastante completa (o completa), posee una historia que no se corresponde con las predicciones gradualistas darwinianas.

Gould sostuvo siempre el patrón de largos periodos de estasia y breves periodos de cambio asociados a su modelo, pero en cuanto a la interpretación que debía darse al mismo su posición no fue constante. Sucesivamente pasó por (i) una ortodoxia neodarwiniana ligeramente reformista (1972): el cambio —adaptativo y gradual— se concentra en tiempos y lugares particulares; (ii) el enfrentamiento abierto (c.1980) acompañó su modelo de la sugerencia de mecanismos evolutivos que contemplaban una rápida organización del genoma, probablemente no adaptativa (en esta etapa la respuesta del *establishment* fue terrible y los calificativos empleados por ambas partes durísimos); y, finalmente, (iii) una paz disimulada y consentida en la que las etapas efímeras de grandes cambios fenotípicos son provocadas por cambios genéticos pequeños que influyen sobre el desarrollo ontogénico inicial. Como bien ha señalado Javier Sanpedro, aunque esta propuesta no se consideró inaceptable “[...] para ser coherentes, los ortodoxos deberían haberla quemado en la misma hoguera que la anterior” (Sampedro, 2002. p. 74). El darwinismo requiere de pequeños cambios *fenotípicos*, de lo contrario el “diseño” debe atribuirse a la variación no a la selección.

#### 4.4.2 La teoría de la endosimbiosis serial sobre el origen de los eucariotes

Con antecedentes en el siglo XIX y en la segunda década del XX que pasaron totalmente desapercibidos, esta teoría reapareció —adecuadamente modificada— con vigor creciente en las propuestas de L. Margulis (1967, bajo la firma Lynn Sagan) y de R. Gupta hacia mediados de los noventa (cfr. v.g., Gupta 1998). La teoría tiene por objetivo dar cuenta de la mayor discontinuidad en el mundo de lo vivo. De acuerdo a la taxonomía actual, los seres vivos se clasifican en cinco reinos: *monera*, *protista*, *fungi*, *metafita* y *metazoa*. Existen dos grandes tipos celulares: procariontes (*monera*) y eucariontes (los cuatro reinos restantes). Los primeros carecen de orgánulos (estructuras membranales discretas como las mitocondrias, cloroplastos, aparato de Golgi, etc.) y su material genético se encuentra desnudo en el citoplasma, en forma de una sola molécula de ADN circular de doble banda que no posee proteínas asociadas. Los segundos presentan orgánulos y su material hereditario está en el núcleo, el cual está separado del resto de la célula por una membrana; dicho material se vincula con proteínas formando estructuras filamentosas discretas: los cromosomas eucariontes.

Según las hipótesis (ligeramente diferentes en sus detalles) de Margulis y Gupta, la célula eucariótica con su complejo sistema de orgánulos se formó por la asociación simbiótica de *tres* procariontes preexistentes y no como sostiene la ortodoxia darwiniana por la evolución gradual a partir de *un* solo procarionte. En la visión de Margulis la célula base (una arqueobacteria, en concreto una *Thermoplasma*) fue penetrada por una espiroqueta que aportó todo el sistema de microtúbulos (centríolos, flagelos, huso acromático, etc.); un tercer asociado que se sumó más tarde (una bacteria similar a la causante del cólera) dio origen a las mitocondrias (una posterior asociación con una cianobacteria dio origen a los cloroplastos de las plantas). En la versión de Gupta la fusión original no es entre arquea y espiroqueta sino entre una arquea que aportó la mayoría de los genes dedicados al procesamiento de la información genética y una bacteria gram- negativa que suministró buena parte de los genes relacionados con el metabolismo. Lo importante aquí es que la simbiosis no es un evento marginal sobre una pauta esencialmente darwiniana, sino un nuevo y radical mecanismo evolutivo donde la selección natural juega un mero papel de ajuste *posterior* al hecho fundamental.

#### 4.4.3. Otras anormalidades del patrón de cambio

La lista de los problemas del darwinismo podría seguir un rato largo, sólo mencionaré dos puntos más:

1) El surgimiento en *tan sólo dos millones de años* y en una sola línea filética de, entre otros: (i) la simetría bilateral; (ii) el plan de “diseño” de cuerpos divididos en al menos cabeza, tronco y abdomen; (iii) las tres capas germinales de los tripoblásticos, que siempre dan lugar a los mismos tipos de tejidos; (iv) la cuerda nerviosa central; (v) un sistema digestivo (vi) un sistema de regulación genético que se ocupa de que las estructuraciones propias de moscas, monos, caracoles, o en general cualquier animal tripoblástico, estén en el lugar correcto a lo largo de un eje (es decir que cosas tales como antenas, cabezas, tórax, abdomen y patas se encuentren dispuestos en la secuencia adecuada).

2) La llamada explosión del cámbrico originó la mayoría de los planes generales (*phyla*) de los animales en tan sólo 10 millones de años (anélidos, artrópodos, cordados, moluscos, priapúlidos y al menos siete *phyla* más ampliamente diversos entre sí). En comparación, en los 530 millones de años transcurridos desde entonces, sólo ha aparecido un nuevo *phylum* entre los animales. Estos patrones no son los esperables de acuerdo a la ortodoxia darwinista.

#### 4.5. Ecología

#### 4.5.1. ¿Selección o co-construcción?

Enunciaré este punto muy rápidamente. Si bien es cierto que no existe organismo biológico sin ambiente, también es cierto que no existe ambiente sin organismo. Entre algunos biólogos, de los que Lewontin es un representante destacado (cfr. v.g., Lewontin, R (1995)), comienza a calar hondo la idea de que la metáfora adecuada para el tratamiento de los problemas ecológicos no es la selección (del medio hacia el organismo) sino la co-construcción (entre organismo y ambiente). No sabemos hasta dónde llegará esta idea, pero su sola posibilidad genera un punto candente en la red del conocimiento biológico.

### 5. LO CONCEPTUAL Y LO EMPÍRICO

Como ha mostrado Hacking (1983), representar e intervenir son dos actividades ligadas, dos caras de la misma moneda. Hasta ahora, sólo hemos hablado de los aspectos conceptuales, pero detrás de cada punto y cada flecha (o al menos, de manera global, detrás de determinadas subestructuras) se encuentran métodos empíricos que permiten la identificación de entidades o bien la determinación de funciones. Es en esta dimensión donde modelos y teorías empíricas se enfrentan con los hechos (sin comillas). En ella determinadas subestructuras se asocian con otro tipo de redes que constituyen extensiones de la red conceptual original. Tales extensiones reciben una interpretación distinta. Los puntos ya no representan entidades conceptuales ni las flechas relaciones de inferencia, sino tipos de objetos empíricos y relaciones de actuación.

El operacionalismo sostenía que el significado de un concepto está dado por el conjunto de operaciones empíricas asociadas a su determinación. Carnap refutó con justeza tal pretensión señalando que de ser esto cierto habría tantos conceptos de longitud como maneras de medirla y, puesto que una de las notas más destacadas de los conceptos científicos es su universalidad, la posición operacionalista resultaba poco adecuada (si no completamente absurda) para el análisis de la ciencia. Sin embargo, algo hay de rescatable en ella, los conceptos de la ciencia empírica se introducen siempre con ayuda de determinadas operaciones. Por ejemplo, aunque en los libros o artículos sobre genética mendeliana no se encuentra normalmente ninguna definición de “característica mendeliana” (lo que abre la duda acerca de por qué el color de ojos en el humano, o la forma del lóbulo de la oreja si lo son, en tanto que el color de piel o la forma de la nariz no), si obligásemos a un mendeliano a decirnos qué es una característica mendeliana, nos diría algo así como: “en principio, una característica mendeliana es aquella que permanece constante en una cepa pura (*i.e.*, una línea de descendencia cerrada)”. Lo que aquí se está haciendo es relacionar el concepto con una determinada técnica *i.e.*, un conjunto de procedimientos, prácticas o protocolos (más o menos precisos)

que determinan una secuencia de operaciones que se realiza con (o sobre) determinados objetos empíricos. En este caso la técnica en cuestión es la “fecundación controlada”. Piénsese en Mendel emasculando las flores de sus plantas antes de la maduración de las anteras, colocando algunos granos de polen (de una planta previamente determinada) sobre el estigma de tales flores, cubriendo el gineceo con la quilla de la propia planta y finalmente esperando la maduración de las semillas para plantar la siguiente generación de chícharos y poder observar sus características fenotípicas.

Esta secuencia de acciones puede ser modelada representando los objetos empíricos (tierra, planta, flor, antera, polen, estigma, quilla, etc., más algunos objetos propios de la jardinería o de la manipulación de flores: maceta, pala, pincel, lupa, etc.) mediante puntos, y las relaciones de actuación (desprender, cubrir, plantar, recoger con pincel, etc.), mediante flechas.

Utilizando la clásica distinción de Frege entre los dos componentes del significado: sentido y referencia, podemos establecer un parangón en el que la porción conceptual de las teorías se corresponda con el referente (o extensión) y su porción técnico-experimental con el sentido. Existen infinitos sentidos para nombrar al planeta Venus: lucero matutino, lucero vespertino, segundo planeta, planeta con la atmósfera más densa. Pero todos son sentidos del mismo referente. De manera análoga, existen muchas maneras de determinar, por ejemplo, la longitud o la masa de un objeto, pero, si efectivamente determinan su longitud o su masa, todas deben coincidir (dentro de los márgenes del error experimental).

Los referentes de los conceptos longitud y masa son sendas funciones que asocian objetos con números<sup>42</sup>, pero para determinar las reglas de asociación es necesario realizar determinados procedimientos empíricos. Longitud y masa pueden determinarse usando técnicas muy variadas que emplean objetos y procedimientos distintos. Por ejemplo, concatenación de varas, conteo de pasos, reglas, triangulaciones, patrones espectrales, etc., para la longitud, y equilibrado de balanzas, tasación de básculas, determinación de velocidades de objetos que chocan, determinación de aceleraciones angulares de péndulos, etc., para las masas. Tales procedimientos son los sentidos y, al igual que en la distinción de Frege, nos proporcionan información que permite encontrar el referente. Por esto, si deseamos analizar cabalmente el significado de teorías y modelos debemos incluir las prácticas empíricas con las que se asocian (por lo menos una, de cada uno de aquellos conceptos que efectivamente la posean).

---

<sup>42</sup> En realidad, conjuntos de funciones puesto que las diferentes escalas deben considerarse. Tales funciones deben de satisfacer reglas de transformación previamente determinadas, en nuestro caso (transformaciones de proporcionalidad).

Así como a las funciones individuales se asocian con determinados conjuntos de técnicas de determinación, las entidades individuales se asocian con conjuntos de técnicas de identificación. Es posible que modelos o teorías postulen conceptos para los cuáles no existan (efectiva o potencialmente) técnicas de determinación o identificación, en ese caso, tales técnicas se asocian, no a los conceptos individuales, sino a subestructuras más complejas que los incluyen.

Además de la importancia que poseen en sí mismos, los procedimientos empíricos otorgan a modelos y teorías propiedades dinámicas difíciles de subestimar. La construcción o estabilización de procedimientos empíricos de identificación de entidades y/o determinación de funciones no es en absoluto un logro menor. La biología molecular, es una u otra antes o después de las técnicas coligadas a la ultracentrífuga, la electroforesis, las enzimas de restricción, la multiplicación en grandes cantidades de secuencias de ADN, o los robots que secuencian ácidos nucleicos, por mencionar sólo algunos componentes de tales procedimientos. La agenda de tareas de una determinada disciplina y/o la existencia de la disciplina misma, dependen de sus procedimientos empíricos. Genómica; Trascriptómica; Proteómica, Metabolómica y Metagenómica, simplemente no existirían sin las técnicas actuales. Por otra parte, conceptos individuales y subestructuras, se pueden asociar con muchas o con pocas técnicas empíricas, mientras más técnicas asociadas posean más difícilmente serán abandonados.

Para finalizar este punto quiero dejar asentados, aunque no puedo detenerme en ellos, algunos aspectos que diferencian la dimensión conceptual y la empírica, mismos que se muestran en el siguiente cuadro.

| Componente | Pregunta  | Tipo de racionalidad preponderante                 | Labor o tarea  | Actividad preponderante              |
|------------|---|--|--|--------------------------------------|
| Conceptual | ¿Cómo es el mundo?                                  | Argumentativo (inferencial), algorítmica o teórica | Construir modelos que sirvan de patrones, planes, esquemas, cuadros o diagramas explicativos | Conceptuar, estructurar, representar |
| Empírico   | ¿Cómo podemos darnos cuenta de que el mundo es así? | Técnica o fáctica                                  | Aislar, construir o estabilizar determinados sistemas o procesos empíricos.                  | Causar, intervenir,                  |

Cuadro 1. Aspectos que diferencian la dimensión conceptual y la empírica.

Así las cosas, no es difícil vislumbrar por qué el conocimiento biológico puede ser conceptualizado como un conjunto de entidades tecno-conceptuales que conforman

una inmensa red de relaciones de inferencia y de actuación. La red, históricamente cambiante, posee genidentidad (*i.e.*, es susceptible de cambio sin pérdida de identidad) y, a grandes rasgos, se encuentra estructurada tanto en torno a diversos “*hechos*”, teorías y modelos (considerados nucleares), como en torno a distintos grupos de métodos y técnicas de procedimiento empírico asociados a diferentes niveles ontológicos (molecular, subcelular, celular, tisular, orgánico, sistémico, individual, poblacional, ecológico e incluso planetario).

## Referencias

1. Balzer, W., Moulines, C. U., y Sneed, J. D. (1987). *An Architectonic for Science: the Structuralist Program*. Dordrecht: Springer Netherlands.
2. Bhaskar, R. (1978). *A realist theory of science* (2a ed.). Sussex/New Jersey: Harvester/Humanities.
3. Borges, J. L. (1993). *Artificios*. Madrid: Alianza Editorial.
4. Coleman, W. (2002). *La biología en el siglo XIX: problemas de forma, función y transformación*. México: Fondo de Cultura Económica.
5. Fisher, R. A. (1918). The Correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 52(02), 399–433.
6. Gabriel, M. L., y Fogel, S. (1955). *Great experiments in biology*. Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice-Hall.
7. Gould, S. J. (1980). Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology*, 6(01), 119–130.
8. Gould, S. J. (2010). *La estructura de la teoría de la evolución*. Barcelona: Tusquets.
9. Gupta, R. S. (1998). Protein phylogenies and signature sequences: A reappraisal of evolutionary relationships among archaeobacteria, eubacteria, and eukaryotes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews: MMBR*, 62(4), 1435–1491.
10. Hacking, I. (1983). *Representing and Intervening: Introductory Topics in the Philosophy of Natural Science*. Cambridge: Cambridge University Press.
11. Lakatos, I. (1970). Falsification and the Methodology of Scientific Research Programmes. En I. Lakatos y A. Musgrave (Eds.), *Criticism and the Growth of Knowledge: Proceedings of the International Colloquium in the Philosophy of Science, London, 1965* (pp. 91–147). Cambridge: Cambridge University Press.
12. Lewontin, R. C. (1995). Genes, environments and organisms. En R. B. Silvers (Ed.), *Hidden histories of science* (pp. 115–139). New York: A New York Review Book.
13. López-Beltrán, C. (2004). *El sesgo hereditario: ámbitos históricos del concepto de herencia biológica*. México: Universidad Nacional Autónoma de México.
14. Mayr, E. (1982). *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

15. Mayr, E. (1998). Some Thoughts on the History of the Evolutionary Synthesis. En: E. Mayr y W. Provine (Eds.), *The evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology* (4a ed., pp. 1–30). Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
16. Mayr, E. (2016). *Así es la biología*. Barcelona: Debate.
17. Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzen-Hybriden. En *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn Bd. 4, Abhandlungen*. Brünn: Im Verlage des Vereines.
18. Neurath, O. (1935). Pseudorracionalismo de la falsación. *Redes*, 10(19), 105–118.
19. Sagan, L. (1967). On the origin of mitosing cells. *Journal of Theoretical Biology*, 14(3), 225-274.
20. Sampedro, J. (2009). *Deconstruyendo a Darwin: los enigmas de la evolución a la luz de la nueva genética*. Barcelona: Crítica.
21. Schopf, T. J. M., Eldredge, N., y Gould, S. (Eds.). (1972). Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. En: *Models in paleobiology* (pp. 82–115). San Francisco: Freeman, Cooper.
22. Wimsatt, W. (1975). Complexity and organization. En: M. Grene y E. Mendelsohn (Eds.), *Topics in the Philosophy of Biology* (Vol. 27, pp. 174–193). Dordrecht: Springer Netherlands.

## Capítulo 2. Reconstrucción del mecanismo de selección natural en el formato de la teoría de conjuntos y de los grafos modelo

En este trabajo está inspirado en algunas de las principales ideas y métodos de la concepción estructuralista de teorías en la versión ofrecida en *An Architectonic for Science* de W. Balzer, C.U. Moulines y J.D. Sneed (1987, ), sin embargo, no he seguido un formalismo estricto. En acuerdo con esta corriente, se presenta un análisis no enunciativista (sintáctico) sino modelo-teórico (semántico); se asume que una teoría consta esencialmente de una familia de modelos, en el sentido lógico del término.<sup>43</sup> Los modelos representan una cierta porción del mundo (el objeto de estudio) indicando qué es lo hay y cómo se comporta. Para su caracterización, se utiliza el lenguaje de la teoría informal de conjuntos. Los modelos se presentan como una estructura matemática, *a la manera* de la teoría de modelos, esto es: un modelo ( $m$ ) es una estructura, esto es: serie ordenada que incluye ciertos y relaciones o funciones entre ellos.

$$m = \langle D_1, D_2, \dots, D_k, R_1, R_2, \dots, R_n \rangle$$

Se pide además que los dominios y relaciones cumplan determinadas restricciones estructurales o funcionales (“nomológicas”). Al interior de los modelos se establece una distinción entre aquellos postulados que sirven para construir el modelo y aquellos que enuncian su forma de funcionamiento (las leyes propiamente dichas). Los primeros incluyen los conceptos fundamentales de la teoría y algunas restricciones estructurales, los segundos establecen la “forma de funcionamiento” de las entidades postuladas por la teoría.

Adicionalmente, se distingue entre términos T-no-teóricos y términos T-teóricos (la distinción es relativa a cada teoría (T) y no depende del significado sino de la forma en que “funcionan” los términos. Los términos T-no teóricos expresan conceptos previamente disponibles, cuyo uso (identificación o determinación) no presupone la validez de las leyes de T. Por su parte, los términos T-teóricos expresan aquellos conceptos que T postula para explicar los datos o fenómenos sobre los que versa la teoría.<sup>44</sup> La distinción permite demarcar el dominio de aplicación de una teoría;

---

<sup>43</sup> Un modelo es una interpretación que satisface los axiomas o postulados de una estructura determinada

<sup>44</sup> Aunque es esta distinción, de alguna manera ya había sido anticipada por Hempel (1970), es en la Concepción Estructuralista en donde se desarrolla a cabalidad.



se exige que su caracterización no presuponga términos T-teóricos pues de hacerlo las teorías se tornarían auto-justificantes.

El esquema general de comportamiento del mecanismo (causal) propuesto por la teoría se denomina “ley fundamental” y enlaza de manera sinóptica a todos los conceptos postulados por la teoría, aunque existan términos a los que no se mencione expresamente, el significado de los términos que sí aparecen de manera explícita, los presupone. Por último, a diferencia del formalismo estructuralista, en este trabajo se considera que los términos que aparecen en los modelos se encuentran ya interpretados (si tarde o temprano hemos de apelar a la intuición, me parece que más vale hacerlo desde el principio.

Conviene aclarar que en este trabajo se reconstruye únicamente el mecanismo de selección natural y no la teoría evolucionista de Charles Darwin, o la teoría evolucionista neodarwinista, los cuales son mucho más vastas y contemplan, entre otros aspectos mecanismos evolutivos adicionales (v.g., el uso y desuso en el caso de Darwin o la deriva génica en el caso del neodarwinismo). Aquí tampoco se menciona nada sobre las causas de la variación, o el aislamiento reproductivo, o los procesos de desarrollo, ni se presenta una versión matematizada de la evolución. Este trabajo no es de naturaleza histórica y en él se habla del mecanismo de selección natural desde un punto de vista clásico, considerándolo más bien como un estereotipo ahistórico propio de los libros de texto. Aquí el objeto de análisis corresponde más a un ejemplar kuhniano que a las tesis de tal o cual autor. En este sentido, el trabajo se diferencia claramente de otros intentos de reconstrucción que, aunque pretendan haber reconstruido una teoría evolucionista clásica, tratan más bien de versiones matematizadas mucho más modernas o de desarrollos que más bien corresponden a la genética de poblaciones (p.e., Barbadilla, 1990; Lloyd, 1994; o Thompson, 1989).

## 1. UN ERROR MUY EXTENDIDO: EL MECANISMO DE SELECCIÓN NATURAL COMO “INFERENCIA DEDUCTIVA”

En su autobiografía, Darwin considera que llegó a la idea del mecanismo de selección natural inspirado por su primera lectura de *An Essay on the Principle of Population* T.R. Malthus.<sup>45</sup> En opinión de S.S. Schweber (1977) esta opinión expresa una falsa conciencia de Darwin, pues fue escrita a casi veinte años de distancia. En

---

<sup>45</sup> “En octubre de 1838, es decir, quince meses después de que comenzara mi investigación sistemática, leí por diversión [el ensayo de] Malthus Sobre la Población, y bien preparado a partir de la observación prolongada de los hábitos de animales y plantas para apreciar la lucha por la existencia que en todas partes continúa, inmediatamente me di cuenta de que en estas circunstancias las variaciones favorables tenderían a preservarse y las desfavorables a destruirse. Los resultados de esto serían la formación de una nueva especie. Finalmente obtuve una teoría con la cual trabajar”. Darwin (1876) p. 120 citado en Barlow, N., (1958).

su trabajo Schweber muestra como Darwin relee a Malthus varios años después, después de leer el curso de filosofía positiva de Comte, algunos trabajos del economista Dougal Stewart y ensayos estadísticos de Adolphe Quetelet. De cualquier manera, se trate o no de una falsa conciencia, en el capítulo cuatro de *El origen...* Darwin presenta el concepto de selección natural de una manera que recuerda fuertemente a Malthus y los problemas asociados a las tasas de crecimiento exponencial. Este hecho ha dado pie a una extendida “reconstrucción” del mecanismo de selección Natural según la cual la idea puede obtenerse “deductivamente” a partir de varios hechos e inferencias (cfr. v.g. Huxley, 1942, pp.13-18; Ghiselin 1969, Lewontin 1978, Mayr 1982 pp. 479-481).

H.1.- Entre los organismos existe la *potencialidad* de un crecimiento exponencial infinito.

H.2.- Sin embargo, el número de individuos de una población es aproximadamente constante, a lo largo de las generaciones.

H.3.- A través de las generaciones, entre los organismos aparecen pequeñas diferencias que se heredan.

I.1.- De (1) y (2) Se infiere que los organismos “luchan por la existencia” pues sólo sobrevive un número limitado de ellos.

I.2.- De (I.1) y (H.3) se infiere el mecanismo de selección natural. Esto es, si los organismos son diferentes y compiten entre ellos, sobrevivirán los mejores.

Aunque en principio pudiera parecer correcto y fiel a la estructura argumentativa del *Origen...*, este análisis resulta poco convincente (Cfr. v.g., Ginnobili (2006)), No es este el lugar para señalar sus dificultades, baste indicar que convierte a la “lucha por la existencia”, que es un postulado analógico dentro de un argumento inductivo, en un postulado teórico dentro de un argumento deductivo. Darwin mismo insistió en numerosas ocasiones en el carácter analógico o metafórico de la expresión de la expresión. (cfr. v.g., Darwin 1883, v. I, p. 9).

Como veremos a continuación la estructura del mecanismo de selección natural es mucho más compleja, aunque presenta una engañosa sencillez que ha sido fuente de muchos malos entendidos.

## 2. RECONSTRUCCIÓN ESTRUCTURALISTA DEL MECANISMO DE SELECCIÓN NATURAL

Como es usual en el estructuralismo, los modelos se presentan como una estructura matemática, es decir, una serie ordenada de dominios y funciones que se caracterizan como se indica a continuación.

(0)  $m \in SN$  si y solo si existen:  $O$ ,  $(R_i)_{i \in I}$ ,  $H$ ,  $P$ ,  $T$ ,  $\delta$ ,  $\pi$ ,  $\rho$ ,  $(\zeta_p)_{p \in P}$ ,  $\iota$ ,  $\varphi$  y  $\alpha$  tales que:

$$(1) O \neq \emptyset \wedge 1 < ||O|| < \aleph_0$$

O es un conjunto finito y no vacío de organismos (individuos) de una determinada población o especie. En principio, cada organismo se considera como único, aunque puede ocurrir que dos o más organismos compartan la totalidad de los rasgos (gemelos univitelinos). Se exige que haya más de un organismo.

$$(2) \forall i \in I: 1 < ||R_i|| < \aleph_0$$

Cada  $R_i$  es un conjunto finito de rasgos *heredables* de un mismo tipo. La cardinalidad de cada  $R_i$  es mayor que uno. Hay muchos tipos de rasgos o características: anatómicos, fisiológicos, psíquicos, ecológicos, etcétera. Para el mecanismo de selección natural es indistinto si tales rasgos correspondan a aspectos se describen en términos genotípicos o fenotípicos o cualesquiera otros, lo importante es que se trate de rasgos heredables. Cada rasgo presenta determinados valores; para que un tipo de rasgo pueda ser objeto de la teoría se requiere que existan al menos dos variantes del mismo (pues, como veremos, la teoría encuentra sustento en la comparación de frecuencias relativas).

$$(3) H \neq \emptyset \wedge ||H|| < \aleph_0$$

H es un conjunto finito y no vacío de ambientes. Para fines de esta reconstrucción, los distintos ambientes o habitats se consideran globalmente, como un todo. Un refinamiento posterior, puede descomponerlos en una serie de parámetros bio-físico-químicos. SN no es una teoría universal de la adaptación, sino que se restringe a ambientes locales; en este sentido, como veremos, sus afirmaciones están constreñidas a ambientes específicos. Las formas en que los organismos de una población o especie "sienten" o "perciben" los ambientes son muy variadas y esencialmente dependen de su forma de vida. Una misma región espacio-temporal puede ser habitada por distintas especies para las cuales sean pertinentes descripciones ambientales diferentes. Aquí la noción es un primitivo que se considera "dado".

$$(4) P \neq \emptyset \wedge ||P|| < \aleph_0$$

P es un conjunto finito y no vacío de problemas que los ambientes "plantean" al organismo (v.g., cómo alimentarse, cómo escapar de los predadores, cómo cavar una madriguera, etc.).

(5) T representa la noción de tiempo, se concibe como una sucesión de intervalos que pueden ser numerados de acuerdo al orden de los naturales. Las escalas consideradas por SN varían desde las geológicas (millones de años) hasta escalas propias de los eventos que transcurren en una vida (de años a minutos). Últimamente este aspecto ha cobrado una importancia creciente asociada a la temática en torno a los nexos entre evolución y desarrollo (evo-devo).

Adicionalmente, cabe mencionar que desarrollos más matematizados de los mecanismos de evolución, requieren introducir una noción de tiempo continuo, a fin de poder introducir funciones diferenciables. Para la versión que aquí se presenta basta una noción discreta de tiempo.

(Def. 1) Clases de organismos  $C \equiv_{df} \prod_i R_i$  donde  $i \in I$

C representa los distintos tipos o clases de individuos. Dado que C se define como el producto cartesiano de los distintos rasgos, cada clase se concibe como una determinada secuencia de rasgos o características que presentan los individuos que pertenecen a dicha clase, en un lenguaje “moderno” puede decirse que las distintas clases representan “fenotipos”. Los elementos de C se denominan  $C_c$  con  $1 \leq c \leq ||C||$ .

Esta visión se opone al esencialismo, en la formación de las clases no se considera ninguna jerarquía entre los rasgos. Para fines taxonómicos, no hay diferencias entre rasgos esenciales (propios del tipo) y rasgos accidentales (irrelevantes para las leyes), aunque, como veremos esto no significa que, desde un punto de vista fisiológico, metabólico, o en general funcional, todos los rasgos tengan la misma importancia.

Nótese que si bien esta noción no se considera un término primitivo, pues se construye como una definición (eliminable y no creativa) a partir de la idea de rasgo o característica heredable, su importancia dentro de la teoría es considerable y conviene mantenerlo diferenciada. Si bien se habla de que las poblaciones o especies que actualmente existen han sido moldeadas por la selección natural, lo cual es cierto, conviene tener presente que, aunque sean individuos concretos quienes superviven o se reproducen de mejor o peor manera, el mecanismo de selección natural opera sobre clases de individuos, otorgando ventajas o desventajas con respecto a otras clases de individuos de la misma población o especie. (Es común encontrar la consideración de que, en la versión clásica, la selección opera sobre individuos, esto no es del todo correcto pues ninguna teoría evolucionista diferencia entre gemelos univitelinos o clones de una determinada planta). Para concluir este punto, conviene añadir que, si bien en ocasiones las

definiciones se introducen simplemente con la intención de simplificar la notación, en este caso se trata más bien de un postulado de existencia que expresa un compromiso ontológico (no cualquier definición susceptible de ser introducida posee esta característica), lo mismo ocurre con aquellas entidades que sirvan de dominio o codominio a las funciones postuladas por la teoría.

$$(6) \delta: O \longrightarrow C$$

$\delta$  es una función que representa la asignación de clases o descripciones (C) a los organismos (O). A cada organismo se le asocia una determinada clase i.e., la serie de rasgos o características que corresponde a su descripción. En un lenguaje “moderno” diríamos que  $\delta$  asigna fenotipos a individuos (dada la existencia de reproducción asexual, clones, gemelos, etc. es posible que individuos distintos compartan una misma descripción).

(Def. 2) Clases de organismos en Ambientes y Tiempos determinados.

$$CHT \equiv_{df} CXHT.$$

Dado que ocupa un lugar destacado dentro de SN se introduce la definición “CHT”, misma representa al conjunto de ternas formadas por clases ambientes e intervalos temporales. Si se observan los dominios de las funciones que aparecen más abajo se encontrará que son estas ternas son el objeto primordial sobre el que opera el mecanismo de selección natural, el cual básicamente establece comparaciones y distinciones entre diferentes clases que existen en ambientes locales. Es claro que las distintas clases pueden (o no) compartir ambientes e intervalos. Los elementos de CHT se denominan  $C_cH_hT_t$

$$(7) \pi: CHT \longrightarrow \wp(P)$$

$\pi$  es una función que asigna a las diferentes  $C_cH_hT_t$  (dominio) un conjunto de problemas (codominio) en función de la interacción de las clases con ambientes particulares durante intervalos particulares. La relación que cada clase de organismos tiene con el ambiente es específica y determina conjuntos específicos de problemas.

$$(8) \forall p \in P, \forall C_cH_hT_t \in CHT \rho: \{ \langle p, C_cH_hT_t \rangle / p \in \pi(C_cH_hT_t) \} \longrightarrow X \subseteq C_c$$

Habitualmente los problemas que enfrenta una clase de organismos son de tal naturaleza que en su solución participa más de una característica o rasgo (v.g., la altura (o distancia) a la que una jirafa puede comer depende de una serie de rasgos como tamaño de patas, vértebras, cabeza y lengua; su velocidad de escape

dependerá de su talla y masa muscular, etcétera)<sup>46</sup>. La función  $\rho$  asocia a los pares formados por (i) un determinado problema y (ii) una terna: clase ambiente tiempo, i.e.,  $\langle p, C_c H_h T_t \rangle$ , el conjunto de rasgos que lo resuelve (codominio) mismo que obviamente forma parte de los rasgos que definen la clase en cuestión o dicho en otras palabras es un subconjunto de  $C_c$ .

$$(9) \forall p \in P, \forall C_c H_h T_t \in CHT \quad \zeta_p: \{x / x = \rho(\langle p, C_c H_h T_t \rangle)\} \longrightarrow \mathbb{N}$$

Las distintas combinaciones de rasgos, que en las diferentes  $C_c H_h T_t$ , solucionan un determinado problema, pueden ser ordenadas respecto a su eficiencia en la solución. Los rasgos “solucionadores” presentan variabilidad y las diferentes combinaciones de rasgos incrementan dicha variabilidad. El punto a destacar aquí es que las distintas posibilidades de combinación pueden ser ordenadas en función de su eficiencia en la solución del problema correspondiente.

Para cada problema ( $p$ ) y cada clase en un ambiente e instante dado ( $C_c H_h T_t$ ),  $\zeta_p$  representa una familia de funciones cuyo dominio es el conjunto de rasgos mediante los cuales la clase resuelve dicho problema ( $\{x / x = \rho(\langle p, C_c H_h T_t \rangle)\}$ ), siendo el codominio los números naturales. Los valores de la función representan meros ordinales. Cada  $\zeta_p$  expresa un concepto comparativo no uno métrico. Cada  $\zeta_p$ , es SN-no teórico. Con independencia de SN un análisis de las estructuras y procesos que participan en la solución de un problema puede señalar cuál es la combinación de rasgos que resulta óptima y porqué. Dicho en otras palabras  $\zeta_p$  no presupone la validez de la ley que expresa el mecanismo de SN; un ingeniero hábil podría señalar que estructuras o comportamientos brindan una mejor solución a un problema dado sin conocer nada de SN.

(Def. 3) Contador  $\#(C_c H_h T_t) \equiv_{df} n$  si y sólo si en el ambiente  $h$  durante el tiempo  $t$ :  $||\{o \in O \text{ tales que } \delta(o) = C_c\}|| = n$

Como veremos, SN posee una estructura matemática relativamente sencilla que, esencialmente, se basa en un conteo. Esta definición introduce el contador “#”. A cada clase, en cada ambiente e intervalo particulares, se le asocia el número de individuos cuya descripción se corresponde con esa clase. A diferencia de las anteriores, ésta y las otras dos definiciones que le siguen no representan ningún

---

<sup>46</sup> En palabras de Darwin: "La jirafa, por su alta estatura, sus muy elongados cuello, patas delanteras, cabeza y lengua, tiene todo su cuerpo bellamente adaptado para ramonear entre las ramas más altas de los árboles. Por lo tanto, puede obtener alimentos fuera del alcance de los demás Ungulata o animales con pezuña que habitan en el mismo país; y esto debe ser una gran ventaja para ellas durante la escasez " Darwin (1872) *Origen ...* 6a edición Capítulo 7: Objeciones misceláneas a la teoría de la selección natural disponible en: <http://www.literature.org/authors/darwin-charles/the-origin-of-species-6th-edition/chapter-07.html>

compromiso ontológico, *por parte de SN*, simplemente establecen una estructura matemática que nos permite introducir la noción de tasa de crecimiento.

$$(Def. 4) \forall C_c H_h T_t \in CHT \text{ definimos } v(C_c H_h T_t) \equiv_{df} \frac{\#(C_c H_h T_t)}{\sum_{c'=1}^n \#(C_{c'} H_h T_t)}$$

La frecuencia de las clases de los respectivos ambientes y tiempos se define, de manera habitual, como el número de individuos de una cierta clase entre el número total de los individuos.

(Def. 5)  $\forall C_c H_h T_t \in CHT$  definimos:

$$\frac{\Delta v(C_c H_h T_t)}{\Delta t} \equiv_{df} \frac{(v(C_c H_h T_{t+1}) - v(C_c H_h T_t))}{(t+1) - t}$$

Se define la tasa de incremento instantánea como el cambio en la frecuencia con respecto al tiempo. (nótese que  $\Delta t = 1$ ). Como veremos, SN no postula nada acerca de la cardinalidad de las clases, sino que establece *comparaciones* sobre las frecuencias *relativas*. Una determinada clase puede mejorar su posición comparativa incluso si “le va mal” siempre y cuando le vaya menos mal que a las demás clases, así, por ejemplo, una clase que pase de una frecuencia de 20/100 a una de 6/12 aumenta su frecuencia, aunque disminuya su número absoluto.

$$(10) \forall p \in P, \forall C_c H_h T_t \in CHT \quad \iota: \{ \langle p, C_c H_h T_t \rangle / p \in \pi(C_c H_h T_t) \} \longrightarrow IN$$

$\iota$  es una función SN-teórica que ordena los distintos problemas de cada  $C_c H_h T_t$ , con respecto a su relativa importancia evolutiva.

Al igual que para  $\rho$  el dominio de  $\iota$  es el conjunto de pares, cuyo primer elemento es un determinado problema y tiene por segundo elemento a la terna: clase ambiente tiempo, i.e.,  $\langle p, C_c H_h T_t \rangle$ , tales que los problemas lo son de esa terna y su codominio son los números naturales. La postulación de esta función rescata la idea de que no todos los problemas, que, en un determinado tiempo y lugar, enfrenta un organismo tienen la misma importancia. Muchas de las estructuras que posee un determinado organismo son el resultado de un compromiso en el que de alguna manera se realiza una ponderación (vg. los requerimientos del desarrollo ontogénico imponen límites a la variación de muchas estructuras).

En este punto es importante tener presente que la ordenación de problemas que realiza  $\iota$  va más allá de los aspectos estrictamente individuales. Por ejemplo, (dependiendo de la especie), puede ser que  $\iota$  otorgue una gran preponderancia a problemas relacionadas con el cuidado eficiente de las crías, sin embargo, desde un punto de vista estrictamente individual, el destino de la prole no es un asunto relevante pues se trata de otros organismos.  $\iota$  es una función SN-teórica porque su adecuada elucidación presupone la validez de la ley fundamental, de otra manera, dentro de SN no hay forma de justificar los criterios de ponderación. Para decirlo en términos de Mayr, se trata de un asunto que atañe a las causas últimas, más que a las causas próximas.

$$(11) \forall p \in P, \forall C_c H_h T_t \in CHT \quad \varphi: \{ \langle C_c H_h T_t, \{ \langle \zeta_p \circ \rho(\langle p, C_c H_h T_t \rangle), \iota(\langle p, C_c H_h T_t \rangle) \rangle \} \rangle \} \longrightarrow IN$$

$\varphi$  toma como argumento a pares de objetos el primer elemento nos indica de qué terna clase, ambiente tiempo estamos hablando,  $(C_c H_h T_t)$ , y el segundo elemento es un conjunto de pares de valores, a saber: el correspondiente al resultado de recorrer, problema a problema la asignación de posiciones que para la terna  $C_c H_h T_t$  establecen  $\zeta_p$  y  $\iota$  (en ese orden). La idea detrás de la postulación de la función  $\varphi$  es que si se consideran conjuntamente el grado de eficiencia de los rasgos que resuelven los problemas planteados por el ambiente y la importancia relativa de tales problemas es posible obtener una evaluación global de la eficiencia evolutiva de las clases respecto a ambientes locales dados. Dado el carácter SN teórico de  $\iota$ , es claro que  $\varphi$  también es una función SN-teórica.

$$(12) \alpha: CHT \longrightarrow IN$$

$\alpha$  representa la noción darwiniana de adaptación. Si  $\alpha(C_c H_h T_t) \leq \alpha(C_{c'} H_h T_t)$  decimos que, en el ambiente  $h$  durante el tiempo  $t$ ,  $C_c$  es tan o más adaptado que  $C_{c'}$ . La función considera las distintas  $C_c H_h T_t$  (i.e., los elementos del dominio y les asigna un valor *comparativo* (representado por un número natural).  $\alpha$  establece una ponderación de las clases en los distintos contextos ambiente-temporales particulares; los rasgos que constituyen una clase son considerados en conjunto y sin considerar si individualmente se emplean o no en la resolución de problemas.

Cabe aclarar que, en la literatura evolucionista, el término adaptación se emplea generalmente en tres sentidos distintos. Así, se habla de adaptación para referirse a un rasgo o carácter que ha sido “moldeado” por la selección natural (v.g., los huesos ligeros de las aves son una adaptación al vuelo), o también a un proceso dirigido por la selección natural (v.g., la transformación de las patas en aletas en los ancestros de la ballena) y finalmente el término se usa para referir a una relación



entre formas y ambientes. (v.g., la jirafa y el topo están adaptados a su habitat). Aquí se considera que el término expresa una escala comparativa entre los organismos que efectivamente refleja un grado de “bondad de ajuste” *comparativo*, entre las clases de organismos ( $C_c$ ) y los contextos locales ( $H_h T_t$ ).

Es importante señalar que el término es previo a la propuesta de Darwin, la idea de adaptación era común en la teología natural, al menos desde Boyle (Gould, 19XX) y era empleado para significar la patente armonía que existía entre las formas orgánicas y la función desempeñada por éstas. Esta armonía se consideraba una prueba del diseño divino que prefiguraba la relación entre la esencia (*eídos*) de las especies y sus funciones. Así la adaptación mostraba la sabiduría del creador y constituía una prueba más de su existencia. La obra de Darwin dotó al concepto de adaptación de un nuevo significado, convirtiéndolo en un concepto SN-teórico. Ya no se trata de una relación entre esencias y funciones, sino de una comparación entre las diferentes clases (no esenciales) de organismos y los contextos locales en lo que se insertan. Por otra parte, como veremos a continuación, la escala comparativa establecida por la función  $\alpha$  es puesta en relación con otras dos escalas y ello constituye la parte medular de su significado.

(13)  $\forall C_c, C_{c'} \in C, \forall h \in H, \forall t \in T$ :

$$\begin{aligned} &[(\alpha(C_c H_h T_t) \geq \alpha(C_{c'} H_h T_t)) \rightarrow (\varphi(\langle C_c H_h T_t, \{\{\zeta_p \circ \rho(\langle p, C_c H_h T_t \rangle), \iota(\langle p, C_c H_h T_t \rangle)\} \rangle) \\ &\geq \varphi(\langle C_{c'} H_h T_t, \{\{\zeta_p \circ \rho(\langle p, C_{c'} H_h T_t \rangle), \iota(\langle p, C_{c'} H_h T_t \rangle)\} \rangle))] \\ &\wedge (\alpha(C_c H_h T_t) \geq \alpha(C_{c'} H_h T_t)) \leftrightarrow (v\Delta(C_c H_h T_t) \leq v\Delta(C_{c'} H_h T_t)) \end{aligned}$$

Este punto expresa la ley fundamental de la teoría y establece la existencia de una preservación de posiciones dentro de tres órdenes con respecto a determinados ambientes locales, a saber: el orden de eficiencia evolutiva de las clases, ( $\varphi$ ) el orden adaptativo de las mismas ( $\alpha$ ) y el orden de sus tasas de crecimiento ( $\Delta v$ ) (como se ha señalado, aquí se considera que la selección actúa sobre las diferentes clases de organismos, valga decir las clases de fenotipos que presentan los individuos). La idea es que una mejor posición dentro del orden adaptativo se corresponde con una mejor posición dentro del orden de eficiencia evolutiva media y también nos indica que una mejor posición (i.e., un valor menor) dentro del orden adaptativo implica una mayor tasa de crecimiento (un valor mayor) y viceversa.

Volviendo a la resignificación del concepto de adaptación, de manera pre-darwiniana, el concepto habla sobre la perfección de las obras del creador, mismas que realizan sus funciones de manera eficiente, pues han sido diseñadas con tal propósito. El punto que introduce Darwin recupera *parte* del significado anterior pues conserva una relación entre adaptación y eficiencia (aunque la explica de otra

manera) pero estipula un aspecto totalmente novedoso al ligar el concepto, no con una perfección predeterminada sino con una mayor eficiencia reproductiva comparativamente hablando. Por otro lado, nótese la ley fundamental establece relaciones que involucran a tres escalas y no sólo como en la versión *vulgata* de SN a dos de ellas. Los organismos más adaptados son los que sobreviven mejor, pero también los que poseen al menos algunos rasgos que resuelven de manera más eficiente determinados problemas.

La figura 1 ilustra, la estructura conceptual de la teoría de selección natural para el caso de una especie particular (las jirafas). Los íconos pretenden ilustrar el concepto al que aluden y los números en el esquema refieren a los números de los postulados de la reconstrucción. Las flechas continuas representan funciones, correspondiendo el dominio al origen y el codominio al destino. Aquí, aparecen flechas con más de un origen, pero nunca con más de un destino (son, como toda función, unívocas por la derecha). Esto significa que tales flechas tienen por destino al producto cartesiano de los puntos origen. Las funciones de funciones, se representan mediante flechas cuyo origen es otra flecha. Por último, las flechas onduladas representan o bien la aplicación de diversos operadores conjuntistas sobre las entidades origen o bien la selección de partes de ellos. Tales flechas no añaden novedades ontológicas. Las flechas negras indican los conceptos SN-no teóricos, las flechas azules indican la introducción de conceptos SN teóricos, la flecha roja representa el cálculo SN-teórico y la verde representa la ley fundamental.

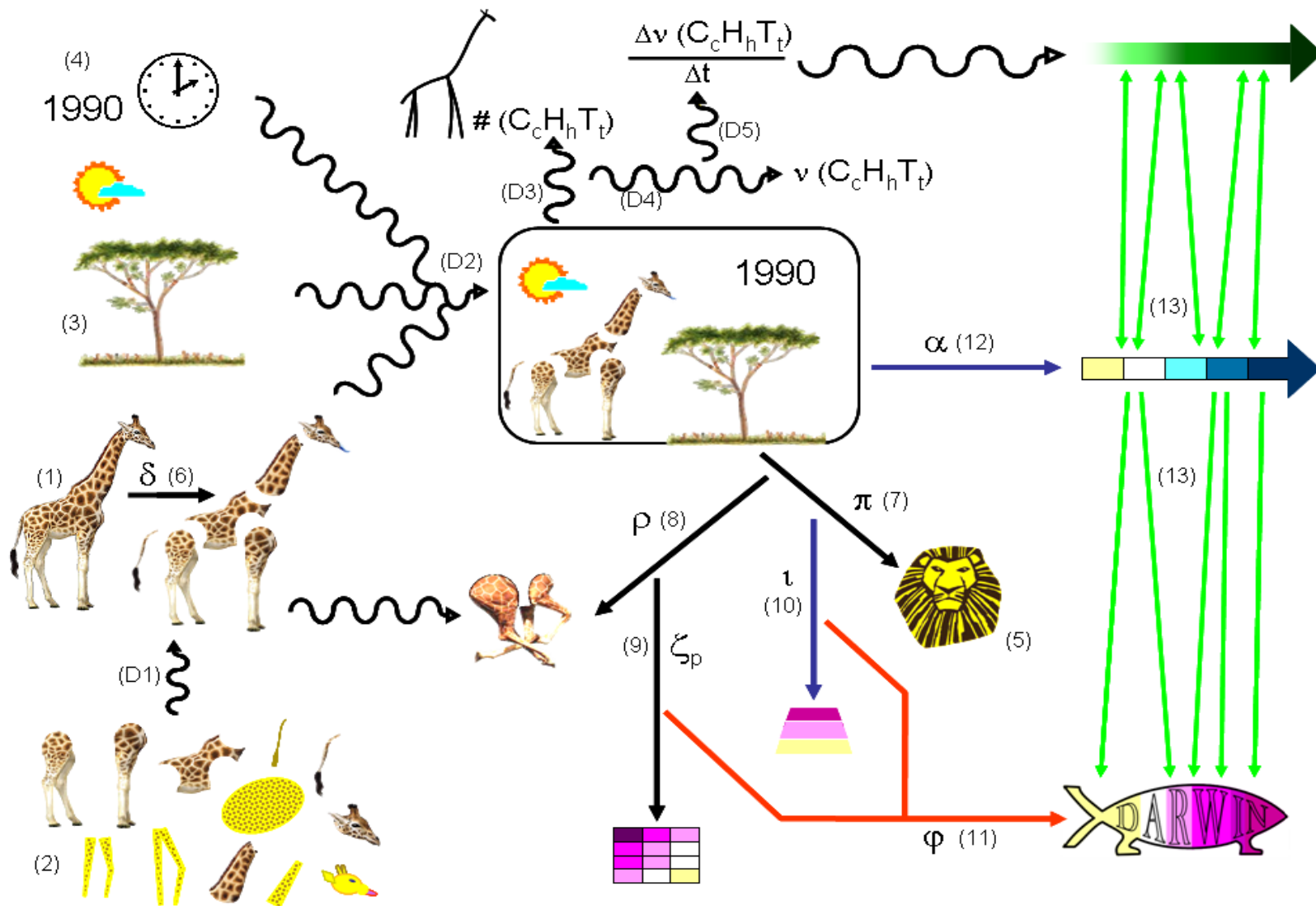


Figura 1. Estructura conceptual de teoría de selección natural para el caso de las jirafas.

Respecto a los iconos, la jirafa completa en la parte central izquierda representa la idea de un organismo completo. Abajo, a la izquierda, se representan un conjunto de hipotéticas partes de jirafas heredables; no todas, por supuesto, pertenecen a la jirafa individual representada, se trata del conjunto de características recombinantes presentes en la población reproductiva. Arriba, a la derecha, los árboles, el sol y las nubes representan la idea de conjunto de ambientes. La esquina superior izquierda, un reloj y un número de año representan la idea intuitiva de tiempo. D2 representa una operación que combina clases (C), ambientes (H) y tiempo (T) en una estructura que contiene ternas de la forma: " $\langle \text{clase}_c, \text{ambiente}_h, \text{tiempo}_t \rangle$ ". La silueta delineada de una jirafa junto al signo de numeral seguido del paréntesis: " $(C_c H_h T_t)$ " indica la cardinalidad de las clases en sus contextos particulares. Por medio de varias operaciones simples de estructuración, se puede construir la frecuencia ( $v$ ) y la tasa de crecimiento ( $\Delta v / \Delta t$ ). Otra operación de estructuración ordena las distintas tasas de crecimiento en una escala métrica, aquí representada mediante la flecha verde difuminada y gruesa, en la esquina superior derecha. Debajo del panel central, la función  $\pi$  asigna problemas a las estructuras ternarias ( $C_c H_h T_t$ ), aquellos que podrían enfrentar las clases de organismos en determinados ambientes y periodos temporales. Sobre  $\pi$  aparecen dos funcionales (funciones de funciones): la primera,  $\rho$ , indica qué rasgos resuelven un problema (para el caso ilustrado, escapar a carrera de un león, las patas largas de la jirafa son destacados rasgos anatómicos que participan de la solución del problema. La eficacia de resolución de problemas de los diferentes rasgos se puede ordenar en una escala comparativa (flecha marcada  $\zeta_p$ ) (hemos representado el codominio mediante un orden bidimensional y no uno lineal, para indicar que depende de más de un parámetro).

También se puede establecer un orden sobre la importancia relativa de los problemas ( $\iota$ ) generando así otra escala comparativa (representada por un trapecioide con patrones de color similares al rectángulo). Las dos últimas escalas se pueden combinar en una tercera ( $\varphi$ ), que he representado por una figura cromática conocida como Darwin-fish. Finalmente, aparece una gruesa flecha azul a amarilla en la parte central derecha de la figura. Esta flecha representa una escala comparativa de adaptación. Las flechas verdes marcadas con el número 13 entrelazan tres escalas, dos de las cuales son la adaptación comparativa y la eficiencia evolutiva, y una que es la tasa de crecimiento métrica.

## Referencias

1. Balzer, W., Moulines, C. U., y Sneed, J. D. (1987). *An Architectonic for Science: the Structuralist Program*. Dordrecht: Springer Netherlands.
2. Barbadilla, A. (1990). La estructura de la Teoría de la Selección Natural. En M. Santos y A. Ruiz (Eds.), *Temas actuales de biología evolutiva* (pp. 163–191). Barcelona: Universidad Autónoma de Barcelona.
3. Barwise, J., y Seligman, J. (1997). *Information flow: the logic of distributed systems*. Cambridge; New York: Cambridge University Press.
4. Endler, J. A. (1999). Natural selection: current usages. En: E. F. Keller y E. A. Lloyd (Eds.), *Keywords in evolutionary biology* (4. pr, pp. 220–224). Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
5. Fabian, A. C., y Gould, S. (Eds.). (1998). On transmuting Boyle's law into Darwin's revolution. En: *Evolution: society, science, and the universe* (pp. 4–27). Cambridge; New York: Cambridge University Press.
6. Ghiselin, M. T. (2003). *The triumph of the Darwinian method*. Mineola, New York: Dover Publications.
7. Ginnobili, S. (2006). La Selección Natural como conjunto de hechos e inferencias. En *Epistemología e Historia de la Ciencia*. Córdoba: Universidad Nacional de Córdoba.
8. Hempel, C. G. (1970). On the "Standard" Conception of Scientific Theories. En: M. Radnor y S. Winokur (Eds.), *Minnesota Studies in the Philosophy of Science*, 4 (pp. 142–163). Minneapolis: University of Minnesota Press.
9. Huxley, J. (2010). *Evolution: the modern synthesis* (Definitive ed). Cambridge, Mass.: MIT Press.
10. Lawvere, F. W., y Schanuel, S. H. (2009). *Conceptual mathematics: a first introduction to categories* (2nd ed). Cambridge, UK; New York: Cambridge University Press.
11. Lewontin, R. (1978). Adaptation. *Scientific American*, 239, 212–228.
12. Lloyd, E. A. (1988). *The structure and confirmation of evolutionary theory*. New York: Greenwood Press.
13. Mayr, E. (1982). *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
14. Schweber, S. S. (1977). The origin of the Origin revisited. *Journal of the History of Biology*, 10(2), 229–316.
15. Sowa, J. F. (2000). *Knowledge representation: logical, philosophical, and computational foundations*. Pacific Grove: Brooks/Cole.
16. Stjernfelt, F. (2007). *Diagrammatology: an investigation on the borderlines of phenomenology, ontology, and semiotics*. Dordrecht: Springer.
17. Thompson, P. (1989). *The structure of biological theories*. New York: State University of New York Press.

18. Balzer, W., Moulines, C. U., y Sneed, J. D. (1987). *An Architectonic for Science: the Structuralist Program*. Dordrecht: Springer Netherlands.
19. Barbadilla, A. (1990). La estructura de la Teoría de la Selección Natural. En: M. Santos y A. Ruiz (Eds.), *Temas actuales de biología evolutiva* (pp. 163–191). Barcelona: Universidad Autónoma de Barcelona.
20. Barwise, J., y Seligman, J. (1997). *Information flow: the logic of distributed systems*. Cambridge; New York: Cambridge University Press.
21. Endler, J. A. (1999). Natural selection: current usages. En: E. F. Keller y E. A. Lloyd (Eds.), *Keywords in evolutionary biology* (4. pr, pp. 220–224). Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
22. Fabian, A. C., y Gould, S. (Eds.). (1998). On transmuting Boyle's law into Darwin's revolution. En: *Evolution: society, science, and the universe* (pp. 4–27). Cambridge, U.K.; New York: Cambridge University Press.
23. Ghiselin, M. T. (2003). *The triumph of the Darwinian method*. New York: Dover Publications.
24. Ginnobili, S. (2006). La Selección Natural como conjunto de hechos e inferencias. En: *Epistemología e Historia de la Ciencia*. Córdoba: Universidad Nacional de Córdoba.
25. Hempel, C. G. (1970). On the "Standard" Conception of Scientific Theories. En: M. Radnor y S. Winokur (Eds.), *Minnesota Studies in the Philosophy of Science*, 4 (pp. 142–163). Minneapolis: University of Minnesota Press.
26. Huxley, J. (2010). *Evolution: the modern synthesis* (Definitive ed). Cambridge, Mass.: MIT Press.
27. Lawvere, F. W., y Schanuel, S. H. (2009). *Conceptual mathematics: a first introduction to categories* (2nd ed). Cambridge, UK; New York: Cambridge University Press.
28. Lewontin, R. (1978). Adaptation. *Scientific American*, 239, 212–228.
29. Lloyd, E. A. (1988). *The structure and confirmation of evolutionary theory*. New York: Greenwood Press.
30. Mayr, E. (1982). *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
31. Schweber, S. S. (1977). The origin of the Origin revisited. *Journal of the History of Biology*, 10(2), 229–316.
32. Sowa, J. F. (2000). *Knowledge representation: logical, philosophical, and computational foundations*. Pacific Grove: Brooks/Cole.
33. Stjernfelt, F. (2007). *Diagrammatology: an investigation on the borderlines of phenomenology, ontology, and semiotics*. Dordrecht: Springer.
34. Thompson, P. (1989). *The structure of biological theories*. New York: State University of New York Press.

## Capítulo 3. Reconstrucción de la Pangénesis de Darwin en formato grafo

En colaboración con Diego Méndez

A continuación, se presenta una reconstrucción de la Teoría de la Pangénesis de Darwin. El aparato utilizado para ello es afín a la concepción estructuralista de teorías, y en nuestra opinión, permite una lectura más amena, que recupera las distinciones centrales de esta escuela como aparecen en la presentación de Balzer, Moulines, y Sneed (1987).

A grandes rasgos, la teoría de la pangénesis supone que todas las células de un organismo producen y liberan unas partículas, que Darwin (1883. caps. 27 y 28) denominó gémulas, y que serían las encargadas de la transmisión hereditaria. Las gémulas migran desde las diferentes partes del cuerpo hacia los órganos reproductores y se reúnen en los gametos. Su acción en el organismo da lugar a la diferenciación de órganos y tejidos, cuyas diferentes estructuraciones espaciales dan lugar a las características.

El aparato que utilizaremos parte de las siguientes consideraciones. Los diferentes modelos teóricos, con independencia de la disciplina o campo del que procedan, postulan la existencia de un conjunto de entidades que se encuentran relacionadas de maneras determinadas. Si las entidades son representadas por puntos y las relaciones se muestran como flechas, entonces la estructura conceptual de los modelos puede representarse mediante cierto tipo de grafos. Los puntos pueden representar elementos simples, conjuntos de elementos simples, o alguna otra estructura obtenida mediante la aplicación de operadores de la teoría de conjuntos. En cualquier caso, una entidad puede ser descompuesta en sus constituyentes más simples (como si aplicásemos un acercamiento cinematográfico sobre la entidad), o puede ser reorganizada (habitualmente junto con otras) en una estructura más

compleja (como si realizáramos un alejamiento cinematográfico de la entidad). En lo que respecta a las relaciones, se consideran cuatro tipos de flechas: (i) funciones: flechas que se originan en uno o varios puntos; (ii) funcionales (funciones de funciones): flechas que se originan a partir de otras flechas, o que tienen al menos una flecha como fuente, y (iii) estructuras: flechas onduladas que a partir de las entidades origen (sean puntos o flechas) dan lugar a estructuras complejas y pueden ser vistas como funciones entre conjuntos unitarios.

## 1. Representación gráfica y estructura de explicación

La Figura 1 muestra la estructura de una explicación legal. Tal representación es una reminiscencia del análisis de Barwise y Seligman (1997)

ESQUEMA DE LA ESTRUCTURA CONCEPTUAL DE LA EXPLICACIÓN NÓMICA EN LOS MODELOS TEÓRICOS

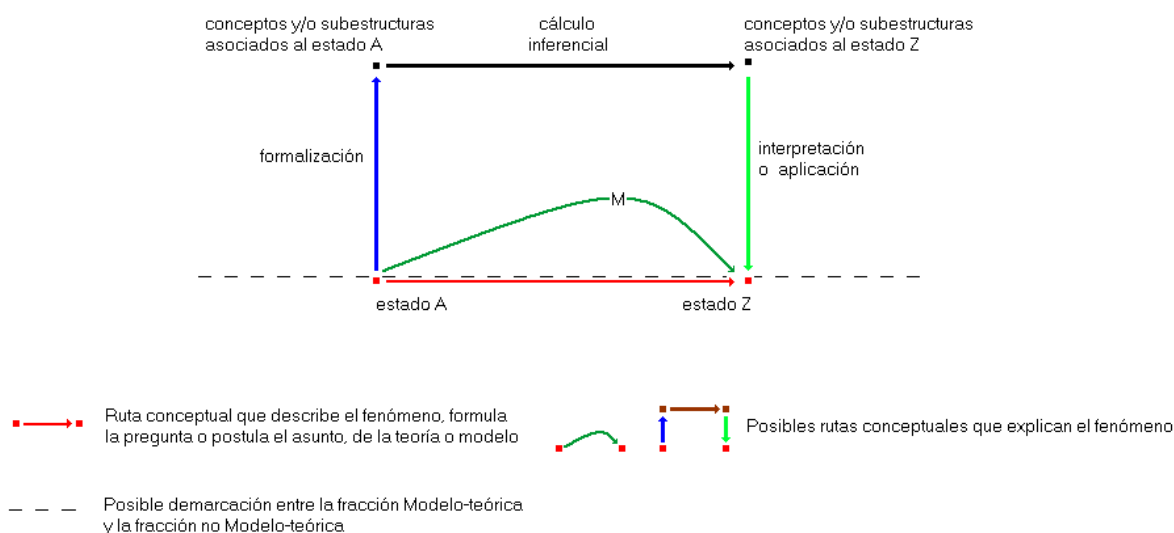


Figura 1. Esquema de la estructura conceptual de la explicación nómica en los modelos teóricos.

El grafo está dividido en dos regiones, la primera (por debajo de la línea punteada) contiene el asunto o problema que debe abordar el modelo, representado aquí por la flecha  $A \rightarrow Z$ . La región por encima de la flecha punteada, incluye la explicación ofrecida por dicho modelo ( $A \rightarrow C \rightarrow D \rightarrow Z$ ) La caracterización de  $A \rightarrow Z$  se da en



términos no modelo teóricos (flecha roja) cuyo significado es anterior a la existencia del modelo, y cuyo uso o determinación no depende de la validez de las restricciones legales que postula el modelo. Para explicar  $A \rightarrow Z$ , el modelo: (i) introduce entidades teóricas (C) mediante un movimiento que se puede caracterizar como una formalización o, si se prefiere un lenguaje más realista, un descubrimiento (flechas en azul); (ii) opera un cálculo inferencial sobre C para obtener D (flechas en negro); (iii) postula reglas de interpretación que conducen una vez más a la porción no teórica (Z) (flechas en verde). Ocasionalmente, un solo modelo matemático, M, realiza la vía:  $A \rightarrow C \rightarrow D \rightarrow Z$  en solo un paso.

La ruta  $A \rightarrow Z$  se yuxtapone con la ruta  $A \rightarrow C \rightarrow D \rightarrow Z$ , de tal manera que ambas conforman un circuito, en el que radica la capacidad explicativa del modelo. A grandes rasgos, los caminos desempeñan los roles que el modelo de la ley de cobertura asigna a los *explicans* ( $A \rightarrow C \rightarrow D \rightarrow Z$ ) y *explicandum* ( $A \rightarrow Z$ ). Si los caminos están relacionados por medio de una igualdad, es decir, llegan al mismo destino en Z, el circuito es conmutativo. Sin embargo, otros tipos de relaciones son posibles, como la inclusión, la desigualdad, la diferencia, la aproximación, etc. El problema en cuestión es que es posible inferir algo sobre un camino a partir de la información contenida en el otro. En cierto sentido, la forma en que ambas rutas están relacionadas caracteriza la capacidad explicativa del modelo. La igualdad o exactamente el mismo punto de llegada por ambos senderos, confiere la mayor capacidad explicativa. La diferencia confiere lo mínimo, las otras relaciones estarían en algún rango intermedio de poder explicativo. La lógica y las matemáticas desempeñan un papel en la construcción de nuevas rutas inferenciales al plantear definiciones adicionales (que figuran como nuevos puntos) y relaciones (que constituyen nuevas flechas).

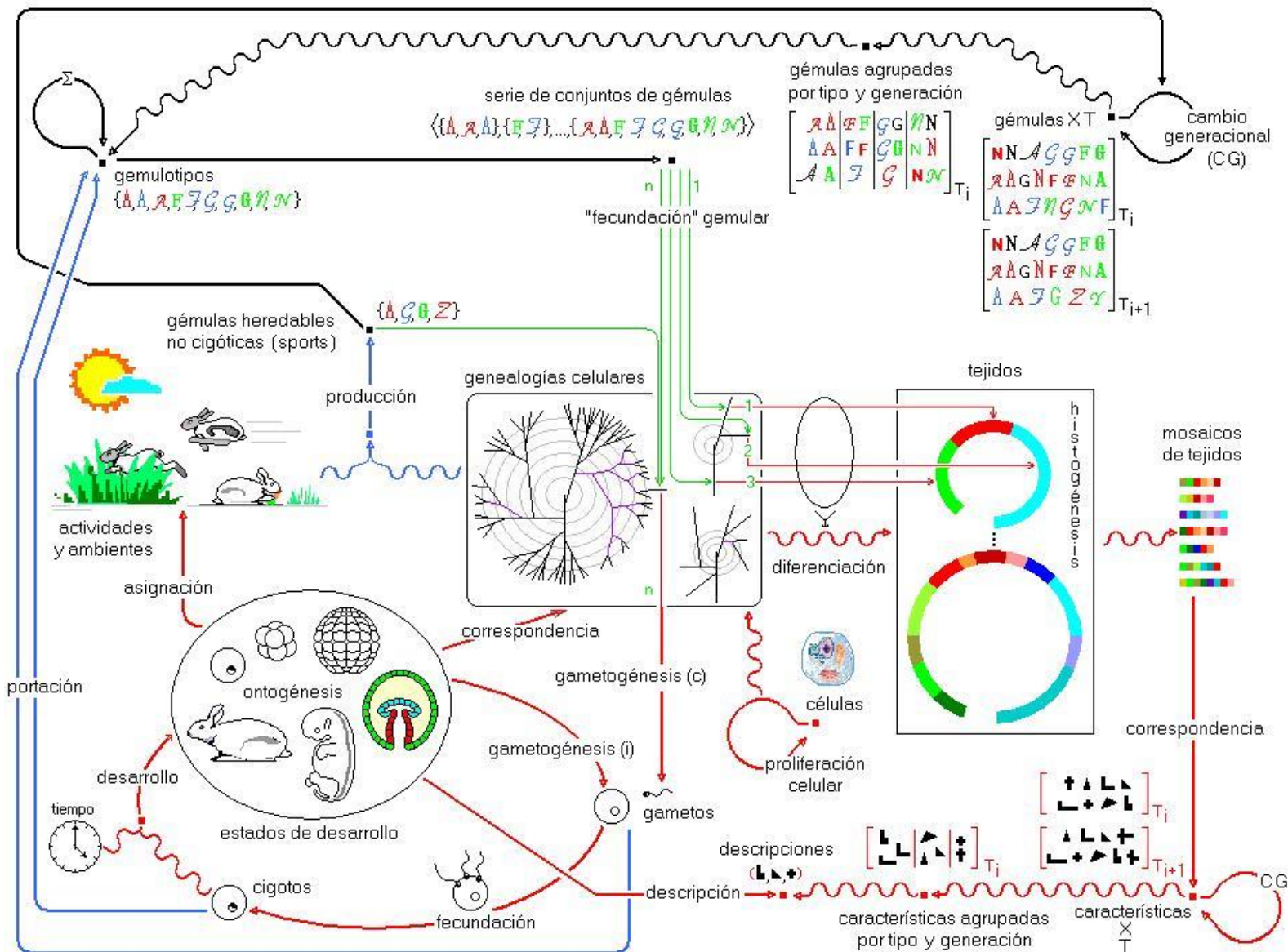


Figura 2. Estructura conceptual de la pangénesis explicación en el texto.

En la figura dos se representa la estructura conceptual de la pangénesis. La mayoría de los puntos han sido substituidos por íconos a fin de facilitar la interpretación intuitiva de los mismos – si tarde o temprano ha de apelarse a la intuición, preferimos hacerlo desde el principio. La explicación del esquema seguirá la pauta dada en la figura 1. En la parte inferior izquierda se representa una visión macroscópica de los ciclos de vida. Los organismos producen gametos (las hembras producen óvulos, los machos gametos masculinos). Uno o varios gametos masculinos fecundan un óvulo y de tal proceso surge un cigoto. Cabe la posibilidad de que los gametos

masculinos que participan en una misma fecundación no provengan del mismo padre, sino de varios individuos. Una vez obtenido el cigoto, los procesos de diferenciación y proliferación celular nos conducirán a la formación de un nuevo individuo. El proceso atraviesa por distintas etapas de la ontogénesis que pueden identificarse con un índice temporal. Estas etapas se representan en el óvalo denominado ontogénesis (sólo se ilustran algunas).

La pangénesis supone que todo individuo se compone de células y toda célula proviene de otra; esta última idea se rescata por la flecha denominada “proliferación celular”. Cada una de las etapas de la ontogénesis se corresponde con un determinado estado celular. La representación de estos aparece en el recuadro central denominado “genealogías celulares”, mismo que puede obtenerse a partir de diversas estructuraciones sobre la función de “proliferación celular” (tal estructuración consideraría pares formados por una determinada célula y el conjunto de sus descendientes y las organizaría en líneas genealógicas). Pero cabe señalar que la proliferación celular no necesariamente indica la mitosis como se entiende hoy. En Darwin, una célula da lugar a otra tanto por división como por gemación, y en este último caso la unidad madre no “muere” en el proceso (así, una misma célula puede producir varias otras durante su ciclo de vida, y el número total de vástagos no necesariamente es fijo, pues una determinada célula puede producir dos, otra seis, etcétera).

En “genealogías celulares” se incluyen tres figuras, mismas que ejemplifican tres momentos de la ontogénesis. En cada una de ellas, las células se representan mediante líneas rectas, una línea inicial en el centro representa a la célula “madre” de la que paulatinamente surgirá el resto. Los círculos concéntricos indican diferentes momentos de la proliferación (el más pequeño en el centro de las tres figuras corresponde a la primera génesis), de esta manera un determinado estado de la ontogénesis puede representarse como una estructura arborescente, sobre una estructura de círculos concéntricos, donde el conjunto de líneas representa una genealogía celular. Las líneas en negro representan las células existentes en el

último momento de proliferación. Dado que es posible que Darwin considerara la mitosis, el proceso de división eliminaría a la célula original y sólo tendríamos dos células hijas. La figura de la esquina superior derecha del recuadro corresponde a un momento del desarrollo en el que sólo hay tres células, una original y dos obtenidas por sucesivas gemaciones (una hija, una madre y una abuela). En la figura de la esquina inferior derecha se representa un estado con ocho células, sólo un par de ellas se han obtenido por mitosis (la célula “madre” eliminada se representa en morado). La tercera figura representa un estado de la ontogénesis de 64 células con una línea celular dividiéndose mitóticamente.

“Genealogías celulares” se asocia con otro recuadro denominado “tejidos” (a la derecha). “Tejidos” surge de una estructuración sobre las células vivas (representadas por las líneas que cortan el último círculo en las figuras de “Genealogías celulares”). Lo que aquí se destaca es que diversos tipos de células dan lugar a distintos tipos de tejido. Así, por ejemplo, las tres células de la primera figura dentro de “genealogías celulares” dan origen a tres tipos de tejidos (volveremos a este punto más adelante). La histogénesis no es otra cosa que la sucesiva diferenciación de tejidos que se asocia a cada estado de las genealogías celulares (que a su vez se asocian con los distintos estados de la ontogénesis).

Los distintos tejidos a su vez se estructuran en mosaicos de tejidos, los cuales se corresponden con distintos tipos de características (flecha rotulada correspondencia 2). Toda característica en una fase ontogénica determinada, se corresponde con un mosaico de tejidos (por ejemplo, una mancha policromada en el ala de una mariposa puede contener dos o más tipos de tejidos, cada uno con distintos pigmentos)

Las características se estructuran en descripciones y a cada estado de desarrollo se le asocia una determinada descripción. Por otra parte, a cada estado se le asigna un conjunto de actividades y ambientes. Con esto termina la fracción correspondiente a los modelos potenciales parciales de la pangénesis de Darwin.

Pasemos ahora a la parte del esquema donde está representado el cálculo de la pangénesis. En la parte superior de la figura 2, las letras y diferentes agrupaciones de letras representan, respectivamente, gémulas y diversas clases de agrupaciones de gémulas. El aspecto central del cálculo de la pangénesis radica simplemente en la obtención de distintas agrupaciones de gémulas, a partir de otras agrupaciones de gémulas. En la esquina derecha “gémulas x T” indica el conjunto de los conjuntos de gémulas que existen en distintas generaciones. La función “cambio generacional” va pasando de una a otra. Los conjuntos de gémulas de una generación dada se pueden agrupar según sus distintos tipos. Un gemulotipo se concibe como un conjunto de gémulas, donde todos los tipos están representados por al menos uno de sus elementos. A partir de cada gemulotipo se obtiene una serie de conjuntos de gémulas: SCG. Los integrantes de SCG corresponden a una restructuración del contenido de gémulas de un gemulotipo. Cada elemento de SCG es una secuencia de series de factores hereditarios, donde las primeras  $n$  series se componen de gémulas del mismo tipo –esto es, la  $i$ -ésima serie está constituida por gémulas del tipo  $i$ , la  $j$ -ésima serie consta de gémulas del tipo  $j$ , etcétera- y el último elemento de la secuencia es una secuencia de gémulas -de diversos tipos- que, como se verá más adelante, permanecen latentes.

Como lo indican las dos primeras flechas azules de la parte izquierda inferior, tanto gametos como cigotos portan gemulotipos.  $\Sigma$  representa la unión de los gemulotipos de los gametos para conformar el gemulotipo del cigoto (nótese que a diferencia de otras genéticas, la pangénesis no establece diferencias estructurales entre el material genético portado por el cigoto y aquél portado por los gametos). Dado que la pangénesis de Darwin tiene entre sus objetivos dar cuenta de los caracteres adquiridos (postulado que Darwin asume plenamente) debe de existir alguna manera mediante la cual el mecanismo de uso y desuso de órganos afecte la constitución de las partículas de la herencia. Por otra parte, las células producen gémulas, y la cantidad y cualidad de estas dependen de las actividades y los ambientes asociados al individuo (y en consecuencia, a sus tejidos y células). La flecha marcada “producción” recupera esta idea al asociar células y actividades con

nuevas gémulas que no proceden del cigoto, pero pueden incorporarse a la siguiente generación. *Grosso modo*, esta idea es análogo a nuestra actual idea de mutación génica. Darwin denominaba “sports” a tales cambios. Por tanto, es posible considerar al cambio generacional de gémulas (la flecha en el extremo derecho superior de la figura 2) como la gran adición de todas las funciones de producción (flecha que va de “sports” a “cambio generacional”) o, inversamente, podemos considerar a la producción de nuevas gémulas de un individuo como una porción de las nuevas gémulas de toda la generación.

Por último, las flechas trazadas en verde representan lo que podría considerarse la ley fundamental de la pangénesis darwiniana. Según esta tesis, las gémulas darán origen a células, pero no de manera directa. Deben impregnar una célula naciente y así imprimirle un carácter particular. De este modo, una célula del tipo i es penetrada por gémulas del tipo j para dar lugar a una célula del tipo j. Tal “fecundación gemular” –por llamarla de alguna manera- constituye la base de la diferenciación celular en el esquema darwiniano. Conviene recordar que SCG constituye una reorganización del gemulotipo en series de gémulas homólogas. Esta estructuración es en última instancia la responsable de la secuencia temporal de la diferenciación tisular. El desarrollo ontogénico está pautado por una secuencia precisa de fecundaciones gemulares, dada por el orden de SCG: la primera serie fecunda la primera célula y así sucesivamente. La última serie de SCG –la única de composición heterogénea- junto con nuevas gémulas producidas –según las actividades y ambientes a las que haya estado sometido el individuo- fecundará a la célula madre de los gametos, y de esta manera el material gemular portado por los gametos incluye tanto un componente hereditario como un componente que permite la herencia de caracteres adquiridos.

## Referencias

1. Balzer, W., Moulines, C. U., y Sneed, J. D. (1987). *An Architectonic for Science: the Structuralist Program*. Dordrecht: Springer Netherlands.
2. Barwise, J., y Seligman, J. (1997). *Information flow: the logic of distributed systems*. Cambridge; New York: Cambridge University Press.
3. Darwin, C. R. (1883). *The Variation of Animals and Plants under Domestication* (2a ed., Vols. 1–2). New York: Appleton & Co. Versión facsimilar disponible en: <http://www.esp.org/books/darwin/variation/facsimile/index.html>

# Capítulo 4. Teoría y experimento en genética mendeliana: una exposición en imágenes (extracto)

En colaboración con Diego Méndez

## 1. INDIVIDUOS, CÉLULAS Y MOLÉCULAS EN LA GENÉTICA DEL SIGLO XX

En términos generales, puede señalarse que la biología del siglo XX conoció tres grandes aproximaciones a la herencia. La primera de ellas, la genética mendeliana o Clásica, versa sobre la transmisión de las características individuales a lo largo de las generaciones. La segunda, la teoría cromosómica de la herencia, sin desatender los fenómenos individuales, canalizó sus baterías al estudio de fenómenos celulares. El mapeo cromosómico, las aberraciones cromosómicas y las estructuras celular, tisular y sistémica en relación a determinados genes en cromosomas, son algunos de sus principales temas. La tercera genética se adentra en el micromundo molecular e involucra ácidos nucleicos (secuencias de nucleótidos) y proteínas (secuencias de aminoácidos) Entre ellas existe una cierta continuidad, aunque otorgando una importancia real a las variaciones reales, debemos mantenerlas diferenciadas. Aquí hablaremos de la primera.

La expresión “genética mendeliana”, como muchos de los nombres usados para referir teorías empíricas, no tiene referente unívoco ni límites claros. Para los fines de este trabajo se entiende “genética mendeliana” como un término que refiriere a una clase de teorías, más que a una teoría individual. Tal clase incluye: las tesis de Mendel, las de los denominados “mendelianos” de principios del siglo XX (1900-1915, aprox.) (Bateson, Punnett, Castle, De Vries de 1900, Correns, etc.) y las de las distintas variantes que en los libros de texto aparecen bajo el nombre “genética mendeliana” (en adelante GM). (V.g., Sinnot, Dunn, y Dobzhansky, 1961. cap 3, y 6-9 y Luria, 1977 pp. 137-142) Estas tesis son distintas, pero pueden considerarse como variantes de un mismo estereotipo, podría decirse que entre ellas puede reconocerse un cierto “aire de familia”. De este estereotipo hemos excluido:

- i. La teoría cromosómica de la herencia (aunque a veces se le denomine teoría cromosómica de la herencia mendeliana) pues constituye un desarrollo teóricamente posterior y corresponde a otro desarrollo experimental, más asociado al mapeo genético que a la cruce entre variedades. Así, no hablaremos de cromosomas ni de *loci* dentro de ellos;



- ii. Todo lo que toca a los procesos de mutación (el uso contemporáneo del término fue introducido por Hermann Joseph. Muller en el contexto de la teoría cromosómica de la herencia y corresponde a ésta).
- iii. Los aspectos moleculares de los genes, tales como considerarlos una secuencia de nucleótidos, mismos que atañen a una genética molecular la cual no sólo presenta significativas reestructuraciones conceptuales, sino que posee una base experimental por completo distinta (incluirlos aquí sería un inaceptable presentismo; si bien el estereotipo que aquí se presenta es casi ahistórico, algunos límites deben de ser respetados).

Hemos ilustrado los aspectos teóricos de GM con ejemplos que corresponden más bien al mendelismo de los libros de texto; sin embargo, la porción experimental es mucho más cercana a los experimentos realizados por el monje del monasterio de Santo Tomás. Si bien, puede considerarse que las tesis del abad son distintas de lo que hoy aparece en los libros de texto bajo el nombre de "mendeliano", su desarrollo experimental es perfectamente subsumible bajo tales tesis.<sup>47</sup>

## 2. MODELOS Y TEORÍAS

En filosofía de la ciencia, la llamada corriente semanticista es una visión sobre las teorías empíricas centrada en la noción de modelo.<sup>48</sup> Bajo este enfoque, postular una teoría consiste, esencialmente, en postular una familia de modelos que se refieren a aquellas porciones del mundo de las que habla la teoría (por ejemplo, los modelos de dominancia estricta en los pares de alelos y sus correspondientes

---

<sup>47</sup> Las principales diferencias entre los escritos de Mendel y lo que en los libros de texto se denomina "genética mendeliana" obedecen a la forma en que Mendel conceptuaba a sus "elementos". En ocasiones, la notación del monje parece más bien corresponder a aspectos cualitativos que cuantitativos por lo que es difícil saber, a *ciencia cierta*, si éste poseía o no una concepción particularizada de sus "elementos". Por ejemplo, actualmente y desde las primeras obras mendelianas de Bateson, un genotipo homocigoto dominante es denotado mediante una doble mayúscula AA y un homocigoto recesivo mediante una doble minúscula aa; Mendel empleó una sola letra (A y a respectivamente) para tales denotaciones. O. Meijer (1983, p. 150) y F. V. Monaghan y A. Corcos (1990, p. 280) han propuesto la idea de que Mendel, a diferencia de los desarrollos posteriores del mendelismo, concebía el material hereditario como conformado por fluidos o emulsiones miscibles o no. Para Mendel la propiedad más importante de los "elementos" estriba en que su naturaleza permite asegurar la estabilidad y segregación de los componentes parentales; el hecho de que sean o no elementos particulados es secundario. Es posible tener una concepción materialista, pero no particulada de los genes. La elucidación completa de este punto excede a los límites del presente artículo. Para mayor información a este respecto, confrontar Casanueva (2003, pp.60-62. y 95-108).

<sup>48</sup> El término se utiliza en su sentido lógico-matemático. Dar un modelo es dar una interpretación de los términos de la teoría (i.e., dotarlos de un significado concreto) tal que los axiomas de la misma resulten verdaderos. Ya que esta noción es fundamentalmente semántica, el enfoque se ha denominado corriente semanticista, en oposición a la concepción clásica que, al considerar a las teorías como conjuntos de enunciados (más sus consecuencias lógicas), enfatiza los aspectos lingüístico-sintácticos de las mismas.

características estudiados por Mendel en *Pisum sativum* (chícharo, arveja o guisante), los procesos de interacción génica de la cresta de las gallinas, los distintos tipos de epistasis o de pleiotropía en numerosas especies, son modelos de GM; análogamente, el sistema Tierra-Luna, una canica en un plano inclinado, una bala disparada por un cañón, o un péndulo, son distintos modelos de la Mecánica Clásica de Partículas). Dentro de la concepción semántica los modelos se consideran estructuras conceptuales que pueden (re)presentarse de maneras muy diversas: (i) como estructuras topológicas de un determinado espacio de estados (Suppe, 1989; van Fraassen, 1970). (ii) mediante estructuras definidas por una oración o predicado formulado en el lenguaje de la teoría de conjuntos (Balzer, *et al.* 1987) y (iii) como grafos de puntos y flechas, a la manera de la teoría de categorías (Casanueva 2005, pp.29-53) etc. Ninguna de estas maneras posee un estatus privilegiado.<sup>49</sup> Sin embargo, para este trabajo hemos elegido la última forma, pues permite recuperar —literalmente de un solo vistazo— la estructura de los modelos.

Los modelos pueden conceptuarse como ensambles de entidades (sistemas o dominios) y relaciones —más específicamente mapeos, morfismos o funciones—<sup>50</sup> entre ellas. Si las entidades se representan por puntos o iconos y los morfismos por flechas, la estructura conceptual de los modelos puede representarse mediante cierto tipo de grafos o pictogramas.<sup>51</sup> En términos generales, nuestra propuesta pone de relieve el papel epistemológico que cumplen las distintas partes del modelo.

---

<sup>49</sup> Este aspecto ha sido señalado por van Fraassen (1989, p.188), Suppe (1977, pp. 204-205; 1989, p.82) y Giere (1988, p.84), Incluso este último presenta su noción de modelos sin hacer referencia a ninguna estructura matemática sino simplemente como "representaciones mentales".

<sup>50</sup> Una relación se define como un conjunto de pares ordenados, o en general de tuplas ordenadas (v.g., la relación "ser más alto que" es el conjunto de los pares ordenados  $\langle a, b \rangle$  donde  $a$  es más alto que  $b$ ). las funciones son un tipo particular de relaciones entre conjuntos en las que no hay dos pares ordenados diferentes con primer miembro idéntico o, en otras palabras, las funciones son relaciones unívocas por la derecha. Cuando las entidades involucradas no son conjuntos, sino entidades con una estructura interna (sistemas dinámicos, grafos, mapas, órdenes, etc.) no hablamos de funciones sino de mapeos o morfismos que también son relaciones unívocas por la derecha.

<sup>51</sup> Este enfoque permite distintos niveles de profundidad en el análisis y plasma, de manera formalmente precisa (o al menos tan precisa como se desee), la estructura conceptual del modelo o la teoría. Cada punto o flecha es susceptible de ser analizada más a fondo, desplegándola en subestructuras o grafos completos e, inversamente, determinadas subestructuras de un grafo, se pueden colapsar en un punto o una flecha, según el caso.

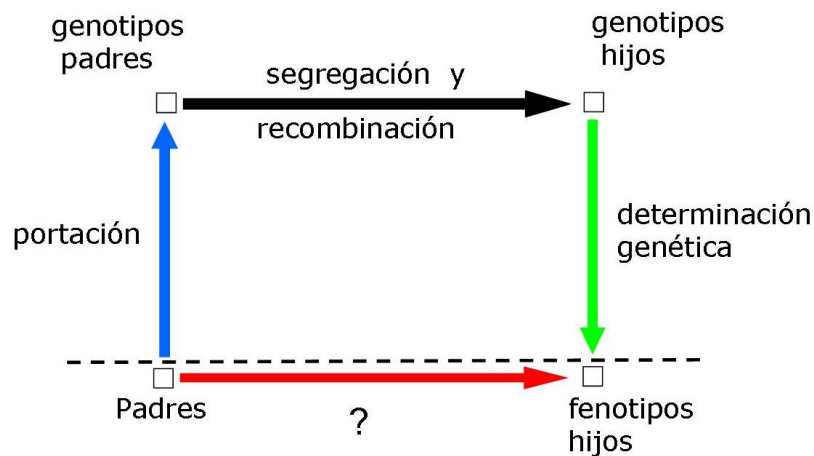


Figura 1. Instanciación del esquema general de la explicación para el caso de la genética mendeliana.\*

### 3. GENÉTICA MENDELIANA: UNA ESTRUCTURA TEÓRICA EN FORMA DE GRAFO\*\*

\* Nota Editorial: Hemos eliminado una sección que presentaba la estructura de la explicación en términos similares a los usados en el capítulo sobre pangénesis, pero hemos conservado el grafo que aparece como figura 2 y que instancia la visión general (macro) de la estructura de la explicación suministrada por la genética mendeliana bajo los cánones presentados en el capítulo tres.

\*\* Nota Editorial: Dado que una versión bastante parecida al grafo que se muestra aquí ya fue presentada en el capítulo uno y considerando que la iconografía y las leyendas facilitan un acercamiento intuitivo al significado de dominios (iconos) y funciones (flechas), a continuación, se incluye el grafo de la Genética, ya sin las notas que lo presentan. Hemos decidido preservar la imagen pues los iconos empleados hacen referencia a otras figuras del capítulo y muestran la conexión con ellas.

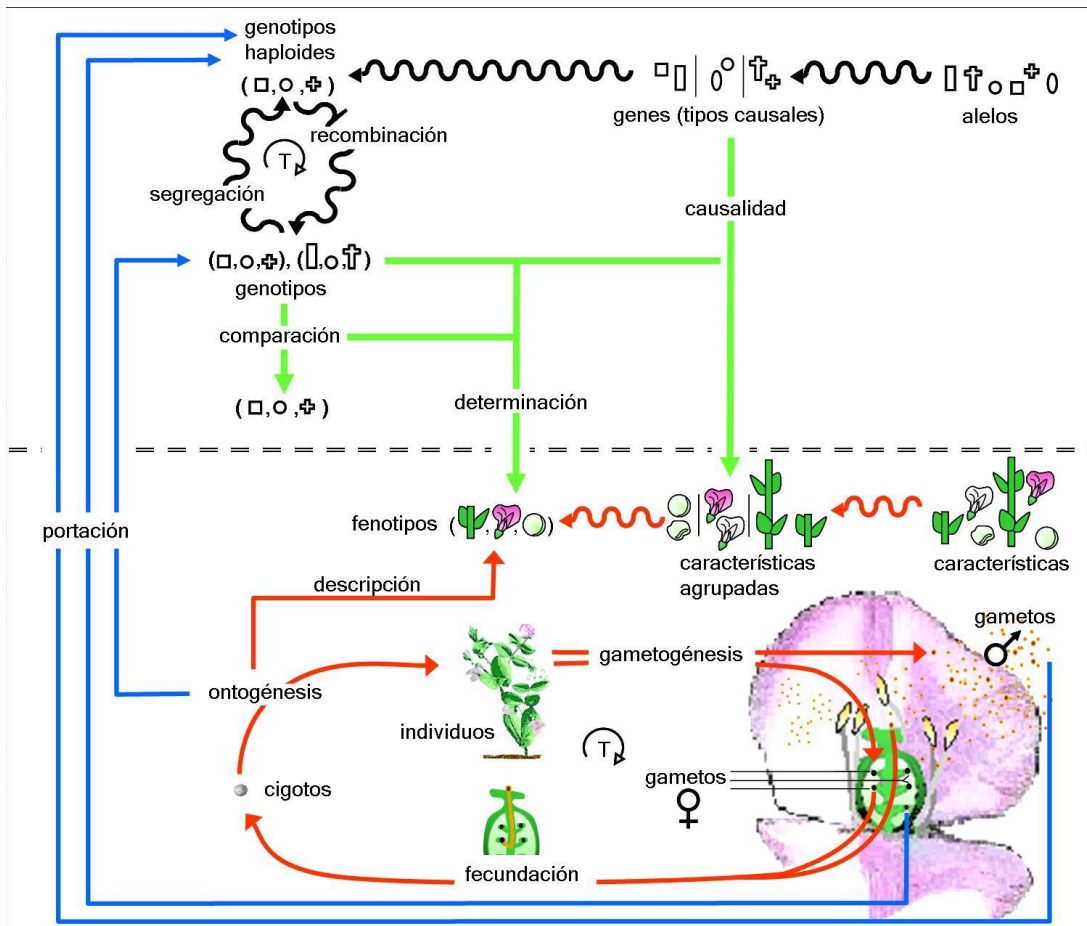


Figura 2. Grafo conceptual de la genética mendeliana

#### 4. LA PORCIÓN EXPERIMENTAL DEL MENDELISMO

Una teoría empírica pretende subordinar un conjunto de parcelas del mundo, pero para ello requiere construir una base de datos, la cual suministra la información que la teoría en cuestión va a explicar. Dado que es humanamente imposible considerar *todos* los datos de un sistema empírico, para la obtención de los datos por lo común se idealizan determinados rasgos previamente seleccionados (o estabilizados). Este proceso hace uso de regularidades conocidas y de otras teorías auxiliares, por ello la obtención de datos es un proceso de abstracción que, sin menoscabo a la honestidad, privilegia ciertos aspectos de los sistemas bajo estudio y discrimina otros. Implica también la manipulación física de los objetos, sea medirlos, etiquetarlos, almacenarlos, ubicarlos en ambientes controlados, etc. Más aún, para ello es menester la elaboración y ejecución de una ruta crítica, cuyo seguimiento resulte en la adquisición de los datos, y a la vez sirva de registro que permita rastrear los pasos en sentido inverso, es decir, en dirección al sistema original. Semejante registro es fundamental para la comunicación científica, pero también para anclar la

teoría al mundo, pues, como veremos, parte del significado de los conceptos teóricos depende de esta conexión.

#### 4.1 Grafo de la estructura experimental de la obtención de cepas puras

A continuación, se tratarán algunos de los aspectos experimentales más básicos del mendelismo. El objetivo de la experimentación no es representar, sino intervenir en (estabilizar a, en el sentido empleado por Ian Hacking) los fenómenos, este aspecto de la práctica científica, para fines del análisis filosófico, también puede ser modelado mediante diagramas de puntos o iconos y flechas. Siguiendo este tenor, el diagrama que se muestra a continuación recupera una faceta fundamental de la estructura experimental del mendelismo, misma que se remonta al trabajo original de Mendel, a saber, la obtención de cepas puras.

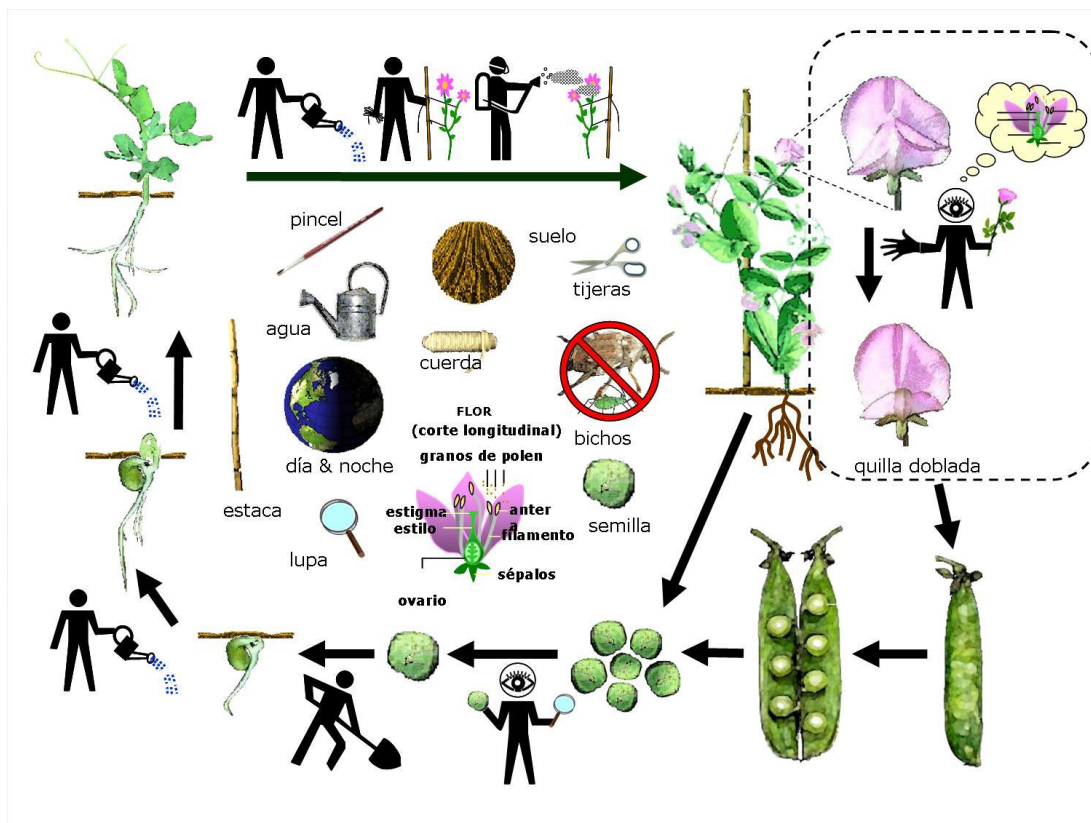


Figura 3. Diseño experimental para la obtención de cepas puras.

La figura 3 ilustra los procedimientos seguidos reiteradamente para la obtención de una cepa pura de chícharos (no se muestran los procesos de obtención de híbridos). En ella aparecen los instrumentos materiales requeridos, así como ciertas

condiciones naturales necesarias (por ejemplo, la alternancia del día y la noche); en la periferia destacan las acciones agrícolas que es menester realizar a lo largo del ciclo de vida de la planta (nuestra intención al incluir iconos que representan sujetos humanos es destacar el papel causal de los mismos y, resaltar la idea de trabajo en la práctica científica). El diagrama inicia en la parte inferior con la semilla aislada y, en el sentido de las manecillas del reloj, se suceden las distintas etapas de siembra y cuidado de la planta durante su desarrollo.

Nótese que algunos de estos insumos no son estrictamente de carácter material sino que incluyen un componente conceptual, v.g. el esquema de la flor (el reconocimiento de las estructuras florales es importante en el diseño experimental).<sup>52</sup> Algunas de las técnicas presupuestas no poseen un patrón de aplicación determinado. Así el icono que prohíbe la presencia de gorgojos y pulgones puede ser instanciado de múltiples maneras (mediante el crecimiento en espacios controlados tipo invernadero —como hizo Mendel— mediante la aplicación de pesticidas, mediante la eliminación manual de los insectos o la introducción de algún predador natural, etc.).<sup>53</sup> Mendel fue consciente de las posibles perturbaciones generadas por insectos, y tuvo especial cuidado en las labores de jardinería, como lo atestigua el siguiente pasaje:

Las plantas fueron cultivadas en cuadros de jardín —unas pocas lo fueron en macetas— y se las mantuvo en su natural posición, erguida, por medio de palos, ramitas y cuerdas tendidas. Para cada experimento, un número de plantas cultivadas en macetas fueron colocadas en un invernadero durante el periodo de floración. Debían servir de control para el experimento principal en el jardín contra posibles perturbaciones causadas por insectos (Mendel, 1866, p.9).

El lado izquierdo de la figura refiere a un conocimiento práctico antecedente, propio de los horticultores, tanto que el lado derecho ilustra los aspectos metodológicos introducidos por Mendel. En este caso, el simple doblado de la quilla para evitar la fecundación externa (ver recuadro: aquí incluimos insumos y técnicas no usadas por los hortelanos, sino introducidas por el diseño experimental, como se verá más adelante). Aunque los aspectos representados en el lado izquierdo no son propios de GM, deben ser considerados si no se desea comprometer el éxito desde el principio.

---

<sup>52</sup> Nos interesa destacar que, en el proceso educativo formal, usualmente se aprende a reconocer tales estructuras en diagramas (donde son más claras) y posteriormente se identifican en flores reales.

<sup>53</sup> En estricto sentido, la eliminación de insectos perturbadores no es necesaria, pero su presencia en gran número puede perturbar significativamente los resultados por lo que su control es recomendable.

El proceso representado en la figura 3 debe iterarse hasta obtener plantas con una apariencia constante a lo largo de las generaciones o, para decirlo en los términos de Mendel, individuos que “permanecen constantes en su progenie” (Mendel, 1866, p.42).

Para dar cuenta de la obtención de híbridos, el recuadro de la figura 3 (doblado de la quilla) debe ser sustituido por el diagrama de la figura 4. En este último se incluyen los procesos de emasculación y polinización cruzada.

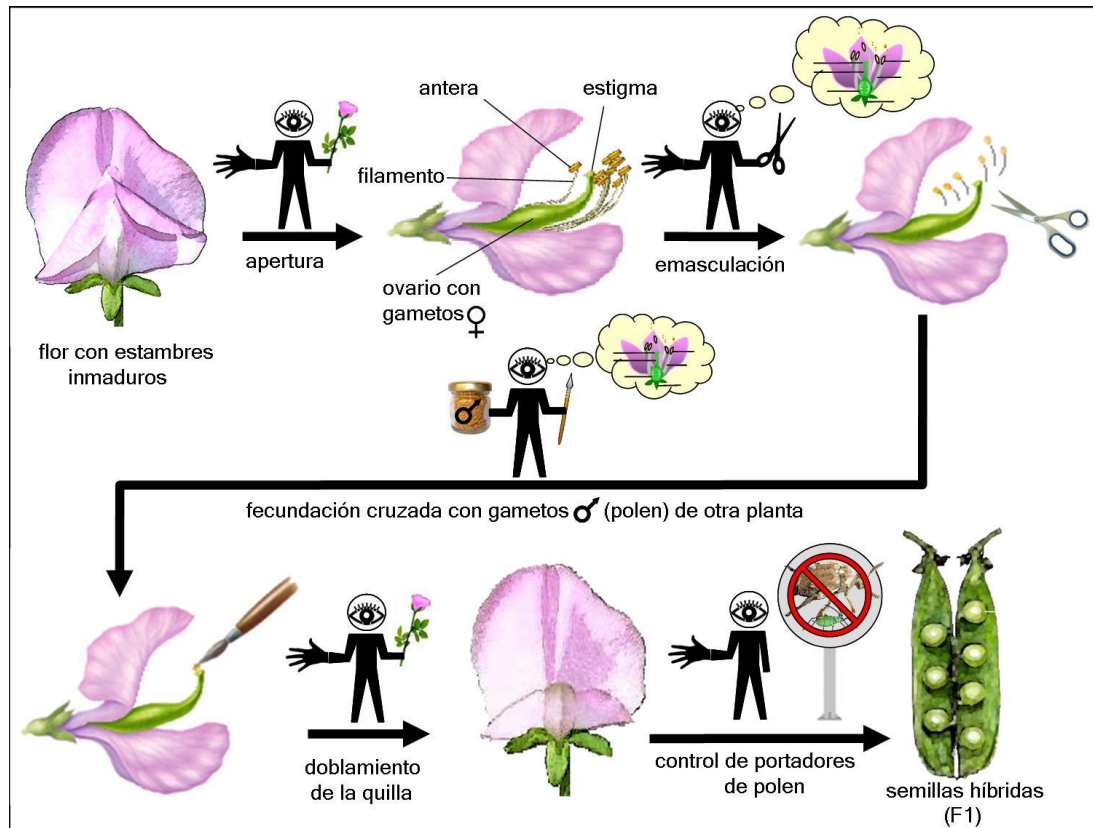


Figura 4. Diseño experimental para la obtención de híbridos.

Más allá de lo representado en el esquema, en las consideraciones acerca de los asuntos experimentales conviene, además, estipular dos modalidades referentes a la construcción de la base de datos: una específica, en tanto procedimiento particular, con materiales concretos, para obtener datos a partir de un fenómeno determinado (misma que hemos ilustrado aquí); la otra indefinida, en tanto modo general del cual se desprende el tipo de datos o modelo de datos para el conjunto de sistemas empíricos que pretende subsumir la teoría. Ejemplos del primer caso son los experimentos de Mendel con plantas del género *Pisum* o los de Bateson con ratones (Bateson, 1903). La ejemplificación del segundo caso, en el contexto de GM, pone de relieve prácticas y materiales genéricos para la obtención de cepas

puras e híbridos, en atención a diversos organismos con reproducción sexual y fecundación unigamética. Pudiera pensarse que los procedimientos de trabajo experimental no son universales, sino que dependen de las operaciones posibles con cada organismo (por ejemplo, algunas plantas se pueden autofecundar, en tanto que las líneas puras de los mamíferos se obtienen por incesto (actualmente cabría la posibilidad de clonación)). Sin embargo cabe abstraer estas particularidades y plantear protocolos más generales que puedan ser instanciados de diversas maneras, así, en lugar de estipular cosas concretas como “chícharos”, “macetas”, “tierra”, “pinzas”, “emasculación”, etc., se indicarían cuestiones más difusas como “organismos”, “nutrientes”, “espacios de confinamiento”, “acciones e instrumentos que garantizan la obtención de líneas puras”, etc. (nótese que la última serie de términos constituye una enunciación de clases generales que abarcan a las clases de la primera serie). Esto no significa otra cosa que la posibilidad de que los protocolos experimentales sean agrupados por familias, según el tipo de objetos a los que se desee aplicar la teoría, siguiendo, *mutatis mutandis* el mismo canon que sirve para agrupar a las aplicaciones intencionales de la teoría, a la manera de la Concepción Estructuralista de Teorías.

## 5. GRAFO DE LOS VÍNCULOS ENTRE TEORÍA Y EXPERIMENTO EN LA GENÉTICA MENDELIANA

La figura 5 yuxtapone fragmentos de las figuras 2 y 3 y representa la unión entre las porciones GM-no teórica y experimental del mendelismo. La parte inferior del diagrama refiere parcialmente a la estructura de la porción GM-no teórica, es decir a la fecundación unigamética. La parte superior pone de relieve el diseño experimental para la obtención de cepas puras. Una serie de flechas engarzan ambos niveles, todas ellas están asociadas a momentos de la práctica experimental.



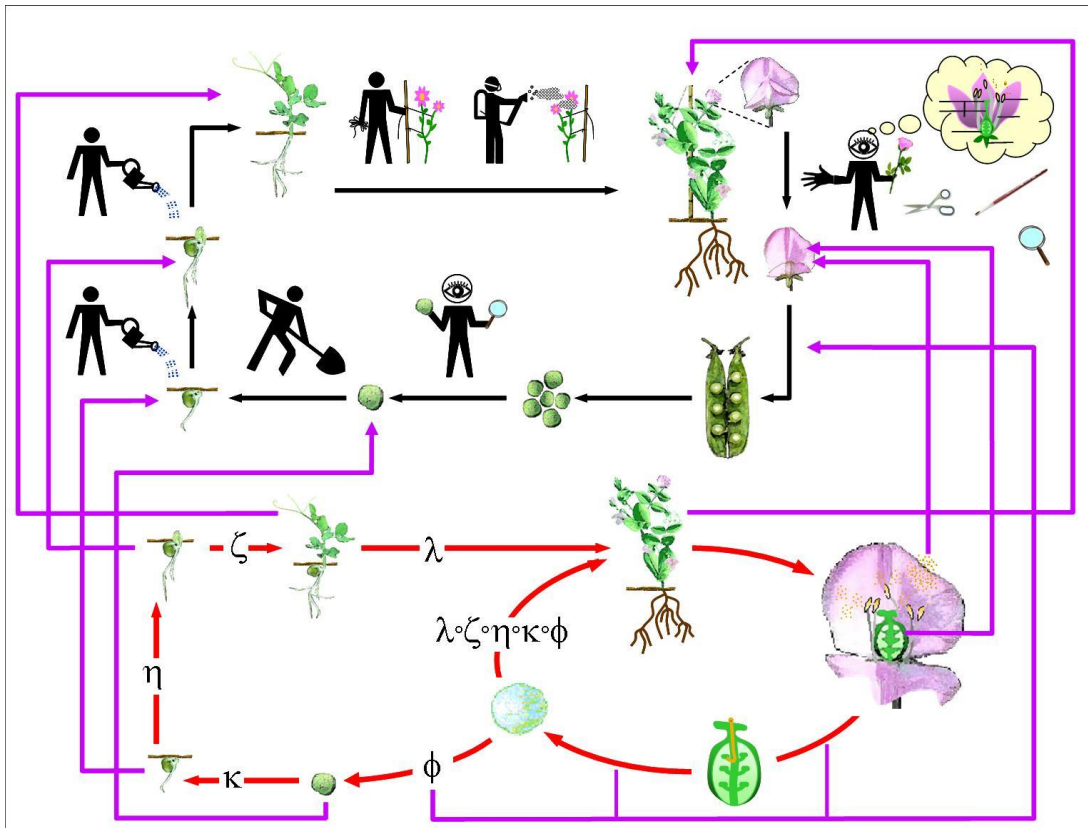


Figura 5. Vínculos entre teoría y experimento en la genética mendeliana

La flecha denominada “ontogénesis” en la figura 2, aquí ha sido descompuesta en cinco flechas. En la figura 2, la flecha "ontogénesis" asocia un cigoto con un individuo adulto; aquí esta asociación está mediada por una serie de pasos que transitan por: la semilla, dos estados iniciales de germinación, la plántula y la planta adulta. Hemos procedido de esta manera, ya que, si bien conceptualmente a GM no le interesa el desarrollo, éste cobra una importancia fundamental en los procedimientos experimentales. La descomposición de la ontogénesis en estas cinco flechas no expresa sino un “refinamiento” de la flecha original, misma que se obtiene de la composición:  $\lambda \circ \varphi \circ \eta \circ \kappa \circ \phi$ . Como puede verse, las fases del ciclo de vida, en la parte inferior, se mapean a estados correspondientes en la parte experimental. Sin embargo, no se trata de un mapeo puntual. Por un lado, todo el proceso de fecundación y desarrollo original de la semilla, en la parte inferior, queda enmascarado en el tránsito de la flor a la vaina, en la parte superior. Los términos GM-teóricos no se muestran pues no participan del diseño experimental: un hortelano, sin ningún conocimiento de la genética puede repetir los experimentos de Mendel, siguiendo un protocolo. Algo que no podría hacerse excluyendo toda referencia a estructuras florales, granos de polen o semillas.

## 6. INTEGRACIÓN DEL TRABAJO EN LA GENÉTICA MENDELIANA

El experimentador, en el desempeño de su actividad, conjunta representar e intervenir. Más aún, el diseño experimental mismo no tiene sentido para alguien que no está buscando contestar una pregunta y que, de alguna manera, prefigura una respuesta (por lo menos, conoce de antemano cierta clase de respuestas carentes de sentido). Por otra parte, podría pensarse que la actividad teórica ocurre por completo dentro de una esfera ajena a la práctica empírica, pero dicha actividad puede ser vista como una manipulación de símbolos y, en consecuencia, una intervención sobre un tipo particular de objetos (las ideas universales del tercer mundo popperiano).

La lectura del artículo original de Mendel sugiere que el agustino primero realizó sus cruza controladas y luego, al interpretar los resultados, vislumbró la existencia de elementos causales de la herencia (Olby, 1979)<sup>54</sup> Pero algunos intérpretes han señalado que es difícil creer que el diseño experimental descrito en ese trabajo fuese previo a la noción de factores hereditarios inobservables. En palabras de Jacob Bronowsky: "Nadie pudo haber concebido, esos experimentos a menos que tuviera claramente en mente la respuesta que iba a conseguir" (Bronowsky, 1973 p. 386).<sup>55</sup>

El trabajo experimental de Mendel privilegia determinadas estructuras morfológicas y para cada una de ellas produce dos cepas puras (correspondientes a las formas

---

<sup>54</sup> Olby señala que el abad ni siquiera llegó a tal conjetura, pero en lo últimos párrafos de "Versuche über Pflanzen-Hybriden" se habla de elementos portados por los gametos, la unión de dichos elementos en el cigoto y el efecto que tienen sobre la constitución del individuo. Baste el siguiente fragmento para ilustrar:

Según la opinión de famosos fisiologistas, la propagación en fanerógamas se inicia por la propagación de una célula germinal y una polínica, para formar una sola célula, que es capaz de desarrollarse en un organismo independiente, por la incorporación de materia y la formación de nuevas células. Este desarrollo procede en conformidad con una ley constante basada en la composición material y el orden de los *elementos* que logran una unión viable dentro de la célula. Cuando las células reproductoras son de la misma clase y semejantes a la célula primordial de la madre, el desarrollo del nuevo individuo se rige por la misma ley que es válida para la planta madre. Cuando una célula germinal logra combinarse con una célula polen desemejante, debemos suponer que ha tenido lugar un compromiso entre los *elementos* de las dos células que causan sus diferencias. (Mendel, 1866, p. 43, cursivas añadidas).

<sup>55</sup> Para asentar el punto Bronowsky señala:

" [...] Mendel eligió siete diferencias entre los guisantes [...] el guisante posee siete pares de cromosomas [...] no se puede experimentar con ocho caracteres distintos sin ubicar dos genes en un mismo cromosoma, los cuales estarían ligados al menos parcialmente [...]. Si alguno de nosotros fuese nombrado abad de un monasterio, ciertamente que sería un elegido de Dios: pero no podría tener *aquella* suerte. [...] Mendel debió haber efectuado muchos experimentos y frecuentes observaciones antes de realizar su trabajo formal. [...]". (Bronowsky, 1973, p. 386).

dominante y recesiva); identifica individuos de cada variedad complementaria y los cruza, de tal suerte que alterna la filiación de cepa del donador de polen y el donador del óvulo; obtiene híbridos y luego procura que estos se autofecunden; finalmente registra las proporciones de los caracteres en las generaciones sucesivas. La constancia de la apariencia de las cepas puras apunta hacia la pureza del “potencial expresivo” que contienen los gametos, la cruza de variedades que difieren en el aspecto de un carácter, así como la alternancia del donador masculino y femenino, según la variedad, apunta hacia una contribución hereditaria equitativa de ambos padres, independientemente de su sexo. Por otra parte, garantizar la autofecundación de híbridos y tener el cuidado de registrar —en tablas— las proporciones de la prole resultante y comparar estos resultados con el desarrollo de un binomio cuadrado, es una estrategia realmente inspirada: resulta difícil creer que este paso lo diese alguien que no estuviera vislumbrando *algo* sobre el comportamiento de factores hereditarios.<sup>56</sup> La figura 6 integra la estructura teórica del mendelismo y su quehacer experimental, conjunta e imbrica lo teórico, lo instrumental y lo práctico mientras refleja el quehacer científico como un todo.

---

<sup>56</sup> Considérese, por ejemplo, que al hablar de la selección de plantas para el experimento Mendel señala que “No deben observarse marcadas perturbaciones en la fertilidad de los híbridos y de su descendencia en las sucesivas generaciones” Lo que da a entender que ya hubo un trabajo previo. Igualmente al hablar del ordenamiento y secuencia de los experimentos, indica:

“Cuando se cruzan dos plantas, constantemente diferentes en uno o más aspectos, los caracteres comunes que poseen se transmiten, sin cambio alguno, a los híbridos y su progenie, según han demostrado numerosos experimentos. Pero un par de caracteres diferentes se unen en el híbrido para formar un nuevo carácter que, ordinariamente, está sujeto a cambios en la progenie de híbridos.

“El propósito de los experimentos era el de observar esos cambios por cada par de caracteres diferentes, y deducir la ley conforme a la cual aparecían en las sucesivas generaciones. Así, el estudio se convierte justamente en tantos experimentos, cuantos son los caracteres constantemente diferentes que se dan en las plantas seleccionadas” (Mendel, 1866, p. 7).

Aquí nuevamente se nos da a entender que ya hubo un trabajo previo considerable.

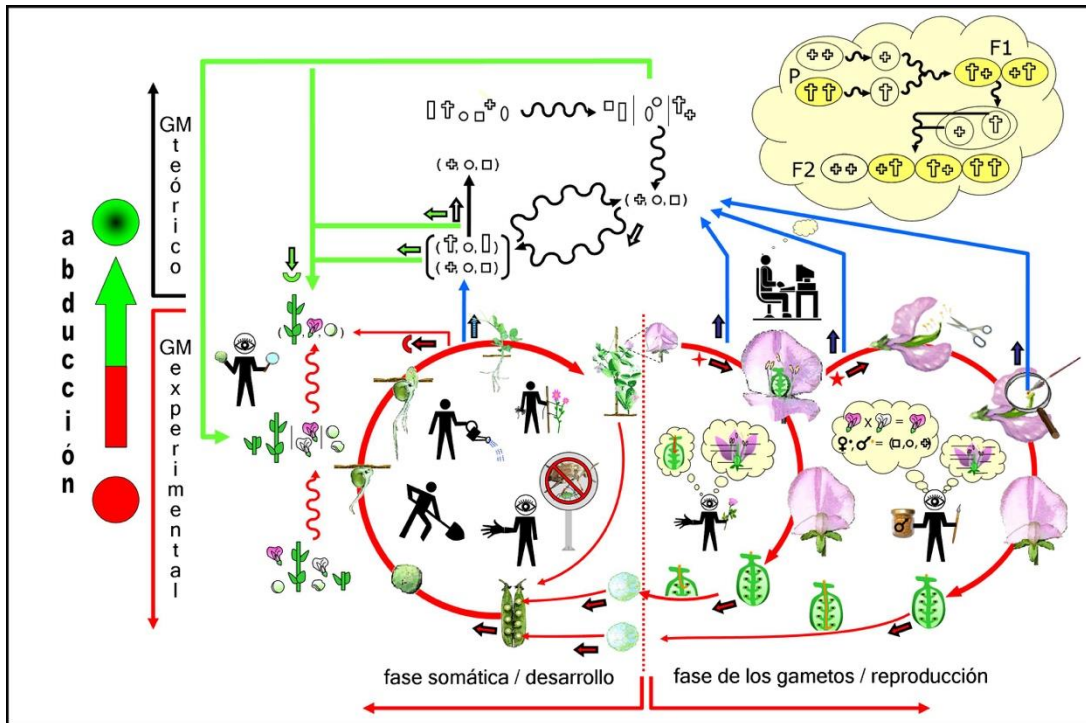


Figura 6. Teoría y experimento en genética mendeliana.

A la luz de las explicaciones de las figuras 2 a 5, queda claro que en la figura 6 el trayecto rojo representa el protocolo experimental de Mendel, subdividido en tres circuitos que corren de izquierda a derecha y que representan, en ese orden, la práctica del hortelano, la del constructor de cepas puras y la del hibridista.

En el primer circuito, la actividad causal de los humanos se restringe a la siembra y cuidado de las plantas. La línea roja gruesa que inicia con las semillas en la vaina y se extiende hasta la planta adulta, representa el desarrollo ontogénico y corresponde a la composición de las flechas que desembocan en las diferentes fases de crecimiento de la figura 4. Sobre este circuito se monta la actividad experimental genética.

En lo que toca al siguiente circuito, un productor de cepas puras no trabaja sólo con el desarrollo de las plantas, sino que más bien centra su actividad en la fase de los gametos. En este caso, al igual que en la figura 3, se limita al doblado de la quilla para propiciar la autofecundación. La iteración de este proceso, aunado a la selección de plantas con un determinado carácter, da lugar a la obtención de cepas puras. Recordemos que la determinación de las características deriva de la producción de cepas puras, esto es, depende de la posibilidad experimental de generar líneas de descendencia que se distinguen entre sí respecto a una misma estructura anatómica (una característica es aquello que permanece constante en

una línea de descendencia cerrada)· Nuevamente la flecha roja gruesa que atraviesa los estados florales representa una composición de flechas. Los globos imaginativos, asociados al icono que representa al experimentador (del cual hemos destacado su capacidad de observación y manipulación sobre las estructuras florales), refieren a la identificación de estructuras florales y a una concepción de la fecundación unigámica. Nótese que la posición del cigoto obtenido, en el ovario, se corresponde con la posición de la semilla en la vaina (se destaca la formación del tubo polínico).

En el último circuito rojo, nuevamente la línea gruesa que atraviesa distintos estados florales corresponde a una composición de flechas. Es en este circuito donde radica el aspecto medular de la experimentación mendeliana: la emasculación y la fecundación controlada de distintas cepas puras, para la obtención de híbridos, se llevan a cabo aquí. El icono que representa al experimentador destaca dos insumos materiales (un pincel y un frasco de granos de polen) y dos globos imaginativos, uno refiere a la identificación de estructuras florales, y el otro apunta al comportamiento relativo de características y a la pureza genética de los gametos. Es decir “prefigura” los términos teóricos de GM, por ejemplo, el que los genotipos de los gametos son haploides. La obtención de híbridos y su posterior autofecundación no tiene sentido si no se presupone la existencia de factores causales de las características. El experimento se realiza con la intención de indagar su comportamiento, aunque no tengamos una idea previa de cuál será.

Las flechas verdes, azules y negras guardan un significado semejante a las igualmente coloreadas saetas de la figura 2. En azul se pone de realce que las semillas y las plantas portan genotipos y, por otra parte, que los óvulos y granos de polen de dichas plantas portan genotipos haploides.<sup>57</sup> En verde se asocian genes con los tipos de características que presentan las plantas experimentales, así como genotipos de individuos con fenotipos. En la parte superior derecha del esquema hay un obvio anacronismo: se muestra una persona frente a una computadora (ordenador); la finalidad es destacar el momento de cálculo teórico (flechas negras) de GM y poner el acento en que se trata de un cálculo (deductivo). El globo imaginativo corresponde al caso más sencillo de los experimentos tipo mendeliano, mediante una sucesión de segregaciones y recombinaciones, a partir de dos genotipos parentales puros (P) se obtienen los genotipos de la primera generación (híbrida) (F1) y de la segunda generación (descendiente de híbridos) (F2). En ambos casos existe un paso intermedio que refiere a obtención de los genotipos

---

<sup>57</sup> El agustino no conoció el proceso de doble fecundación de las fanerógamas y en consecuencia consideraba a los granos de polen como gametos individuales.

haploides de las células gaméticas. Los genotipos que incluyen alelos dominantes aparecen sombreados en amarillo.

La estructura de la explicación está dada por la obtención de circuitos que enlazan preguntas y respuestas. En este caso, “LA” pregunta genética puede ser fraseada en los siguientes términos: ¿por qué a partir de determinados padres se obtienen hijos con ciertas características? De hecho, esta pregunta se puede desglosar de muchas maneras; el diagrama destaca dos de ellas: ¿cuál será el fenotipo de los hijos en una línea de descendencia cerrada (autofecundación)?, ¿cuál será el fenotipo de los hijos de padres que provienen de cepas puras distintas (híbridos)? La primera se representa mediante la trayectoria que inicia con la estrella de cuatro puntos y siguiendo la indicación de las pequeñas flechas rojas de contorno negro, concluye con los fenotipos (el último paso incluye una acotación de cierre). La segunda, también concluye con los fenotipos, pero inicia con la estrella de cinco puntos. La respuesta a ambas está dada por trayectorias que, atravesando por la porción GM-teórica, igualmente concluyen en los fenotipos. Para el primer caso, el ascenso hacia la porción teórica (flecha única) se inicia con la asignación de genotipos haploides homogéneos (idénticas para gametos masculinos y femeninos), puesto que se trata de una cepa pura. En el segundo caso, los genotipos haploides asociados a los gametos masculinos y femeninos no serán equivalentes (dos flechas). En todos los casos, a partir de los genotipos de los gametos se obtienen los genotipos de los individuos. De éstos, junto con el comportamiento relativo de los alelos y la asignación de causalidad entre genes y características, se obtienen los fenotipos correspondientes. Cabe señalar que, en las cepas puras de recesivos es posible asignar directamente un genotipo a un fenotipo dado.

Ahora bien, la asignación de gametos a genotipos haploides no siempre es evidente, puesto que un genotipo puede dar lugar a varios genotipos haploides. En el caso de los homocigotos, los genotipos de los gametos son homogéneos, pero los híbridos dan lugar a distintos genotipos haploides. En este caso, saber cuáles fueron exactamente los que portaban los gametos que dieron origen a un cigoto dado es una cuestión de probabilidad. Y es aquí donde radica el carácter estadístico de GM.<sup>58</sup> Queda pendiente averiguar qué es lo que ocurre con el

---

<sup>58</sup> La asignación de probabilidades cambia según la información disponible. Supóngase que el alelo A es responsable de la característica A y el alelo a es el factor causal del carácter a; por otra parte, A domina sobre a. ¿Cómo saber si un individuo con apariencia A porta un genotipo AA o un genotipo Aa?. La respuesta mendeliana consiste en realizar una cruce con un individuo de fenotipo recesivo (y en consecuencia con genotipo conocido aa) y analizar las frecuencias fenotípicas de la

comportamiento de las sucesivas generaciones de híbridos. Aquí, el asunto a destacar es que mediante un buen programa de cruzas controladas y un buen registro de datos, tarde o temprano se tendrá la suficiente evidencia para asignarle un genotipo al organismo bajo estudio.

La relación que los términos GM-teóricos guardan con el quehacer experimental es relativamente compleja: es menester considerar la hibridación y más importante aún, la obtención de la primera y segunda generación filial de híbridos, así como el registro de datos estadísticos y la interpretación de los patrones. Los términos “alelo”, “gen”, “genotipo diploide”, “genotipo haploide”, “segregación”, “recombinación”, etc. se inventan justamente para dar cuenta de tales resultados, y su existencia se postula a modo de la hipótesis más sencilla que lo consigue. Adquieren su significado en relación tanto a los objetos, y procesos representados en la figura 6 como en relación a conceptos teóricos con los que se vinculan a través del formalismo (el programa reduccionista empirista radical -habitualmente atribuido a Bridgman- y conocido como operacionalismo consideraba que el significado de los términos teóricos podía reducirse al significado empírico o experimental. Este programa fue abandonado a mitad del siglo XX por inviable).

Lo anterior no es sino una presentación más de la tesis del holismo semántico de los términos M-teóricos. Cabe resaltar el siguiente asunto: la flecha que indica la asignación de causalidad puede ser obtenida mediante un proceso abductivo sobre el comportamiento señalado por las flechas rojas. Podría pensarse como una “convención” que consiste en asignar un alelo (para el caso más sencillo) o un grupo de alelos de distintos genes (para modelos más complicados) a todas las características emblemáticas de una cepa pura. De hecho, puede considerarse que todos los conceptos GM-teóricos se obtienen por abducción del comportamiento experimental. Ahora bien, aquí, a diferencia de lo que ocurre en la Mecánica Clásica de Partículas y otras teorías físicas, la postulación de entidades GM-teóricas —y no sólo de funciones GM-teóricas— obliga a que los métodos de determinación de funciones y/o identificación de entidades no se asocien con técnicas simples de determinación de magnitudes, sino más bien con toda una constelación de procesos que, en este caso, implican el seguimiento de varias generaciones de sujetos experimentales.<sup>59</sup>

A nuestro parecer, existe una diferencia interesante entre los aspectos teóricos y

---

descendencia. En el primer caso (AA X aa) todos los hijos serán híbridos (Aa) con apariencia A y en el segundo obtendremos ambos fenotipos (A y a) en iguales proporciones.

<sup>59</sup> Desarrollos posteriores de la genética sí postularán un referente material de los términos gen y genotipo, pero eso escapa para los fines de este artículo.

experimentales del mendelismo. En tanto que cualquier esquema teórico completo de GM debe hacer referencia a genes, características, genotipos, fenotipos, cigotos y gametos, un esquema de la estructura experimental podría no hacer ninguna referencia a chícharos, polen, macetas y autofecundación (si tal fuera el caso) sino, por ejemplo, a conejos, espermatozoides, jaulas y cópulas controladas. Podría decirse que, de alguna manera, la estructura experimental posee una plasticidad mayor que la estructura teórica.

Permítasenos establecer una analogía entre GM y la mecánica clásica de partículas. Si quisiéramos averiguar el significado del término “masa” deberíamos señalar que “masa” es un concepto métrico y, en consecuencia, su extensión es una función que asigna números reales positivos a las partículas. También deberíamos señalar que ello ocurre de forma tal que se satisfacen tanto la segunda ley de Newton ( $m(p) \times d_t^2 s(p,t) = f(p,t)$ ), donde  $p$  significa partícula,  $m$  es la función masa,  $s$  es la función de posición —a cada partícula en cada instante le asigna una posición espacial—,  $f$  es la función de fuerza resultante y  $d_t^2 s(p,t)$  es la segunda derivada de la posición respecto al tiempo) al igual que algunas otras leyes especiales (vg. ley gravitacional, ley de Hooke, etc.) según el caso. Pero aún así, no habremos determinado por completo el significado del término masa. Si “masa” es una función, su completa caracterización requiere estipular no sólo su dominio, codominio y algunas constricciones adicionales, además se requiere estipular cuál es exactamente la regla de asociación entre los elementos del dominio y el codominio. Esto último puede hacerse de muchas maneras: con balanzas, determinando trayectorias espaciales o impactos, etc. Ninguna manera en particular es necesaria, pero sí es menester al menos una. La carga teórica del término “masa” estipula que, si efectivamente todos estos procedimientos determinan la masa de un objeto, dentro de los límites del error experimental, los valores obtenidos, mediante los distintos procedimientos, deben coincidir. Dicho en otras palabras, el significado del término “masa” incluye no sólo la caracterización dada por los aspectos teóricos, sino que requiere además de una caracterización dada por los métodos empíricos.

Bridgman y el resto de los operacionalistas fallaron al señalar que el significado de un término estaba dado por la totalidad de operaciones empíricas asociadas al mismo. De ser así, habría tantos conceptos de longitud como formas de determinarla, con lo cual se perdería una de las propiedades más importantes de los conceptos científicos, a saber: su universalidad. Sin embargo, si bien es cierto que los métodos de determinación o aplicación de un concepto no proporcionan la parte medular del significado, también es cierto que son necesarios para determinar la totalidad del significado. Si no contásemos con absolutamente ningún método para la determinación del término “masa” (ya sea directo, como es el caso, o



indirecto, como podría ser el caso), simple y sencillamente toda la mecánica clásica de partículas carecería de sentido.<sup>60</sup>

En GM, para determinar el significado de la expresión “genotipo de un individuo”, no sólo es menester considerar que éste está formado por un par de genotipos haploides con los que se relaciona según las reglas de segregación y recombinación mendelianas, o que es algo portado por cigotos e individuos, etc. Para averiguar el significado completo la expresión “genotipo de un individuo” es menester apelar a los procedimientos empíricos que nos permiten diferenciar genotipos (uso de cepas puras, cruza controlada, análisis de frecuencia de la descendencia, etc.). Si se trata de un vegetal, la fecundación controlada se realizará de manera diferente a la que se llevaría a cabo en un animal. No obstante, entre ambos diseños experimentales existen vínculos que deben respetarse. De esta manera, granos de polen y espermatozoides son análogos entre sí, y de igual manera son análogos óvulos y “células huevo” (para emplear la terminología de Mendel), también en ambos casos se entiende que, *mutatis mutandis*, en principio, una característica mendeliana es algo que permanece en determinadas líneas de descendencia, etc.

En resumen: la determinación cabal del significado de los términos T-teóricos en las teorías empíricas requiere apelar, no sólo a sus caracterizaciones y constricciones teóricas, sino también a los procedimientos empíricos que subyacen a los métodos de determinación de las asociaciones dadas por las flechas.

## 7. CONCLUSIONES

Una cepa pura es un objeto que podría darse naturalmente (como sucede en poblaciones geográficamente aisladas), pero las cepas puras con las que trabajó Mendel fueron construidas por él, y no hubiesen existido sin su intervención. Y, si como hemos visto, las cepas puras son necesarias para determinar el significado completo de los términos GM-teóricos, el representar requiere del intervenir.

Por otra parte, Mendel era perfectamente consciente que para lograr una cepa pura requería garantizar la auto fecundación iterativa de una línea de descendencia, y para ello, basándose en sus ideas acerca de la fecundación en fanerógamas, simplemente dobló la quilla de las flores de la planta elegida, pues sus teorías acerca de la fecundación “garantizaban” que de esta manera las células huevo de la flor sólo estarían en contacto con los granos de polen de la propia flor. Por otra

---

<sup>60</sup> Cabe señalar que hay términos teóricos que no tienen procedimientos de determinación (al menos no métodos propios, como el uso de balanzas para determinar la masa), por ejemplo “entropía”. Lo relevante es que, dentro de la teoría al menos algún término teórico (TT) tenga tales métodos; otros términos pueden adquirir su significado de manera indirecta por la relación que guardan con TT.

parte, para la generación de híbridos, Mendel emasculó a las flores, colocó sobre los estigmas granos de polen provenientes de otra planta, y a continuación dobló la quilla. Todo esto presupone la identificación de las estructuras florales como órganos sexuales de las plantas, y una determinada teoría de la fecundación, a saber: la teoría de la fecundación unigamética. Pero estas presuposiciones —si bien descansan en una teoría— no son GM-teóricas. Sin embargo, como se mostró en el diagrama 6 el diseño experimental de alguna manera supone una prefiguración de entidades teóricas. Así, el intervenir requiere del representar.

## 8. EPÍLOGO

En nuestra opinión la racionalidad científica incluye tres aspectos o fases que son dignas de consideración, a saber: 1) una racionalidad que podríamos calificar de epistémica o inferencial, propia de los aspectos conceptuales; 2) una racionalidad técnica o procedimental, propia de los aspectos de laboratorio e instrumentales; y 3) una racionalidad fronética o prudencial en la que caben aspectos práctico-sociales. Tradicionalmente, los aspectos epistémicos han sido objeto de estudio de la filosofía de la ciencia, la revolución kuhniana enfatizó los terceros, y Hacking los segundos. Sin embargo, estos últimos han sido los más descuidados por la filosofía contemporánea. Nuestra idea con el presente trabajo es contribuir a subsanar dicho hueco.

## Referencias

1. Balzer, W., Moulines, C. U., y Sneed, J. D. (1987). *An Architectonic for Science: the Structuralist Program*. Dordrecht: Springer Netherlands.
2. Barwise, J., y Seligman, J. (1997). *Information flow: the logic of distributed systems*. Cambridge; New York: Cambridge University Press.
3. Bateson, W. (1903). The present state of knowledge of colour-heredity in mice and rats. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 72(2), 71–99.
4. Bronowski, J., y British Broadcasting Corporation. (2011). *The ascent of man*.
5. Casanueva, M. (2003). *Mendeliana*. México: Miguel Ángel Porrúa.
6. Casanueva, M. (2005). Los Modelos en la Filosofía de la Ciencia del Siglo XX. En: A. López Austin (Ed.), *El modelo en la ciencia y la cultura* (pp. 29–53). México: Siglo XXI; UNAM.
7. Casanueva, M., y Méndez, D. C. (2005). Tres teorías y tres niveles en la genética del siglo XX. En: A. Estany (Ed.), *Ciencias matemáticas, naturales y sociales. Enciclopedia Iberoamericana de Filosofía* (pp. 197–224). Madrid: Trotta.
8. Giere, R. N. (1997). *Explaining science: a cognitive approach* (4. reprint). Chicago, Ill.: The University of Chicago Press.

9. Hacking, I. (1983). *Representing and Intervening: Introductory Topics in the Philosophy of Natural Science*. Cambridge: Cambridge University Press.
10. Ibarra, A., y Mormann, T. (2000). Una Teoría Combinatoria de Las Representaciones Científicas. *Critica*, 32(95), 3–46.
11. Lawvere, F. W., y Schanuel, S. H. (2009). *Conceptual mathematics: a first introduction to categories* (2nd ed). Cambridge, UK; New York: Cambridge University Press.
12. Luria, S. E. (1979). *Treinta y seis lecciones de biología*. Madrid: Blume.
13. Mayr, E. (1982). *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
14. Meijer, O. (1983). The Essence of Mendel's Discovery. En V. Orel y A. Matalová (Eds.), *Gregor Mendel and the Foundation of Genetics* (pp. 123–172). Brno, Czechoslovakia: Mendelianum of the Moravian Museum.
15. Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzen-Hybriden. En *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn Bd. 4, Abhandlungen*. Brünn: Im Verlage des Vereines.
16. Monaghan, F. V., y Corcos, A. F. (1990). The real objective of Mendel's paper. *Biology and Philosophy*, 5(3), 267–292.
17. Olby, R. (1979). Mendel No Mendelian? *History of Science*, 17(1), 53–72.
18. Orel, V., y Matalová, A. (Eds.). (1983). *Gregor Mendel and the Foundation of Genetics*. Brno, Czechoslovakia: Mendelianum of the Moravian Museum.
19. Sinnott, E. W., Dunn, L. C., y Dobzhansky, T. (1961). *Principios de genética*. Omega.
20. Stern, C., y Sherwood, E. R. (1973). *El origen de la genética: un libro fontal de Mendel*. Madrid: Alhambra.
21. Suppe, F. (1979). The Search for Philosophic Understanding of Scientific Theories. En F. Suppe (Ed.), *The structure of scientific theories: this volume is an outgrowth of a Symposium on the Structure of Scientific Theories held in Urbana, March 26 to 29, 1969* (2. ed., 2. print, pp. 1–244). Urbana, Ill.: University of Illinois Press.
22. Suppe, F. (1989). *The semantic conception of theories and scientific realism*. Chicago: University of Illinois Press.
23. van Fraassen, B. C. (1970). On the Extension of Beth's Semantics of Physical Theories. *Philosophy of Science*, 37(3), 325–339.
24. van Fraassen, B. C. (1989). *Laws and Symmetry*. Oxford: Oxford University Press.

## Capítulo 5. Diagramas y esquemas en y sobre la genética mendeliana

*"We ought to talk less and draw more. I personally should like to renounce speech altogether and, like organic nature, communicate everything I have to say in sketches"*

Johann Wolfgang von Goethe<sup>61</sup>

### 1. SOBRE LA IMPORTANCIA DE LOS DIAGRAMAS Y SU PONDERACIÓN EN BIOLOGÍA Y FILOSOFÍA DE LA BIOLOGÍA

Animaciones, bocetos y diagramas, son útiles herramientas para la creación, manejo, adecuación, comunicación, transferencia y entendimiento de sistemas conceptuales y prácticos (Tversky, et al., 2009; Tversky, 2011). Actúan como instrumentos de representación y procesamiento de datos o relaciones de inferencia y constituyen herramientas cognitivas que asisten al razonamiento, a la solución de problemas y a la obtención de explicaciones de diversa índole (Wimsatt, 2012; Tylén, et. al. 2014; Burnston, et al., 2014; Abrahamsen y Bechtel 2015; Burnston, 2016;). Permiten externalizar, fijar, vincular y recrear ideas y arquitecturas conceptuales (Tversky, y Suwa, 2009), facilitan la transmisión de información condensada (densa) y son eficientes potenciadores heurísticos, e inductores de vías insospechadas para la relación de conceptos, contextos, perspectivas y niveles de profundidad de análisis (Larkin y Simon, 1987; Darden, y Craver, 2002; Kozma, 2003; Perini, 2005, 2013; Ainsworth, Prain, y Tytler 2011; Jones, y Wolkenhauer, 2012; Wimsatt, 2012; Sheredos, et al., 2013; Jones, 2014).

El potencial heurístico de visualizaciones y diagramas en los procesos de generación y adecuación de modelos es una herramienta concomitante al desarrollo y transmisión del conocimiento, pues las expresiones visuales, son anteriores al lenguaje y al texto, poseen analogías con ellos, y se encuentran vinculadas a las interconexiones espacio-abstracción-acción. (Lakoff y Johnson, 1980, 1999; Tversky, et al., 2000; Tversky, y Suwa, 2009; Tversky, 2011). Diagramas, bocetos e imágenes sesgan y canalizan nuestro pensamiento (Daston y Gallison 1992; Galison, 2006; Giere, 2010, Vorms, 2013) y son parte de nuestros recursos cognitivos, que junto a las teorías, los modelos y las metáforas, participan de prácticas cognitivas extendidas y soportan procesos de razonamiento construcción y aprehensión de conocimientos (Cheon, 2014; Osbeck, y Nersessian, 2014; Chandrasekharan y Nersessian, 2015). Adicionalmente, el despliegue de imágenes

---

<sup>61</sup> Citado en Rudwick (1976) p. 149, a su vez tomado de Auden y Mayer (1962), *Introduction*.

mentales implica el cumplimiento de exigencias de visualización (Mast y Ellis, 2015; Binder et al., 2014; Moreau, 2012; Sollfrank et al., 2015), vinculadas con estados sensorio motrices particulares (Aglioti, Bufalari y Candidi, 2014; Ferri et al., 2012), lo que les confiere el carácter de experiencia multimodal y facilita su recuerdo y evocación.

Por otro lado, la biología moderna es impensable sin el uso de los diagramas, esquemas o imágenes. Basta hojear cualquier revista especializada en el campo para constatarlo. Piénsese en la importancia *constitutiva* que en sus respectivos contextos han tenido las imágenes de, por ejemplo, los árboles de pedigrí, en la genética clásica; los árboles de la vida, y dendogramas en la biología evolucionista; los mapas de destino celular, en embriología; los mapas cromosómicos, en la teoría cromosómica de la herencia; la representación diagramática de las vías metabólicas, en la bioquímica; las redes tróficas y los ciclos biogeoquímicos en ecología; la hélice alfa y la capa beta de las proteínas o la doble hélice del ADN, en la biología molecular; los diagramas florales, en botánica; etc.. La relevancia que, en sus respectivos campos, posee esta mínima muestra de la diversidad de diagramas e imágenes usados en la biología, pone de manifiesto que es erróneo considerarlos como recursos secundarios o adicionales, finalmente prescindibles. Las numerosas inferencias que pueden “deducirse o extraerse” de cada una de ellas, inducen a pensarlas como modelos teóricos en sí mismos.<sup>62</sup>

No obstante, a diferencia del cambio ocurrido en la historiografía de la ciencia, donde el análisis de las imágenes esquemas y diagramas ha cobrado gran relevancia,<sup>63</sup> en la filosofía de la ciencia, en general, o de la biología en particular, aún son relativamente pocos los territorios o escuelas que prestan atención al uso de imágenes y diagramas. Una clara excepción la constituye el llamado nuevo mecanicismo en biología, donde los diagramas se consideran importantes recursos del razonamiento útiles a la representación y la intervención. (cfr., i.a., Bechtel y

---

<sup>62</sup> Los diagramas también han sido destacados como privilegiados objetos de estudio del cambio cultural Wimsatt (2012), llamó la atención sobre una serie de propiedades que les confieren ventajas a este respecto, sobre teorías o ideas: son claramente localizables y tienen fronteras bien delimitadas; son de fácil conteo y poseen características de fácil evaluación y comparación, por lo que permiten el empleo de métodos taxonómicos convencionales; su ascendencia es fácil de determinar; son relativamente independientes del contexto en el que se presentan; son altamente portables, lo que les confiere una alta capacidad de reproducción y migración hacia otros textos; su éxito en la comunicación de ideas es de fácil evaluación, pues los diagramas exitosos son multicopiados en diferentes textos; sirven como casos de razonamiento paradigmáticos; sus caracteres cruciales están sometidos a una intensa selección por lo que rápidamente estabilizan ciertos rasgos exitosos y poseen un alto grado de transmisión horizontal.

<sup>63</sup> Considérese, por ejemplo, que “*The emergence of a visual language for geological science 1760-1840*” de M. J. Rudwick, (1976), es, a la fecha, el artículo con mayor número de citas de la revista *History of Science*.

Richardson, 1993; Glennan 2002; Machamer; Darden y Craver, 2000; Bechtel y Abrahamsen, 2005; Perini, 2005, 2013; Sheredos et al., 2013; Craver y Kaiser, 2013; Gebharder y Kaiser, 2013). Otras notorias excepciones provienen de la atención que algunos historiadores y filósofos de la biología han brindado a casos particulares, como los diagramas de Weismann (Griesemer, and Wimsatt. 1989) o los cuadros de Punnett (Wimsatt, 2012; Edwards 2012, 2016; Vorms, 2013, 2014).

## 2. GRAFO MODELO (SEMI-DESGLOSADO) DE LA ESTRUCTURA DE LA GENÉTICA MENDELIANA<sup>64</sup>

Al interior de la corriente semanticista en filosofía de la ciencia, las teorías empíricas se conciben como una clase o familia de modelos, mas no existe una manera única de caracterizarlos y se reconoce que ninguna posee un estatus privilegiado (Suppe, F. 1977; van Fraassen, 1970; Suppe, F. 1977; Balzer; Moulines y Sneed, 1987; Giere, 1988, 2004, 2010; Díez y Moulines, 2000; Casanueva, 2005, Méndez y Casanueva, 2006; Zenker y Gärdenfors, 2015).

A continuación, se presenta la estructura de la genética mendeliana de manera *similar* a como se hace en la teoría matemática de modelos. Prescindiendo del formalismo, se le considera como un ensamble arquitectónico de entidades (conjuntos) y funciones (morfismos). Las entidades se representan como íconos y las funciones como flechas. Las últimas pueden ser vistas como reglas de inferencia que permiten asignar o asociar entidades del destino a entidades del origen. La propuesta destaca (mediante varios tipos de flechas) diferentes papeles epistémicos que desempeñan las distintas partes del modelo en la obtención de respuestas a la pregunta que es objeto de la teoría. En este caso: ¿por qué la apariencia de los hijos puede ser semejante o diferente, de la de sus padres?, o en otras palabras, ¿cómo se transmiten las características a lo largo de las generaciones?

---

<sup>64</sup> Las ideas de este apartado están basadas en trabajos previos sobre la genética mendeliana (Casanueva 1987, 2003), y en un artículo escrito en colaboración con Diego Méndez, que enfatiza el uso de imágenes (Casanueva y Méndez, 2008). En la presente formulación, se emplean algunas distinciones propias del programa estructuralista (Balzer; Moulines y Sneed, 1987), sin ahondar en su explicación, cuando se ha considerado necesario, se proporciona una idea intuitiva de las mismas, a medida que aparecen.

Conviene señalar que, tanto en biología, como en la filosofía de la biología, el término “genética mendeliana” se usa de manera ambigua. Para unos es el nombre de una entidad individual (una teoría), para otros refiere a un colectivo que abarca, i.a., los escritos de Mendel, los de sus, llamados, “redescubridores”, las versiones divulgadas por Bateson, Punnett o Castle, o las consideraciones precromosómicas sobre el mendelismo de Morgan y su escuela. En aras de la brevedad, esta presentación prescinde de distinciones finas y, es más cercana a lo que en los libros de texto contemporáneos se denomina “mendelismo” o “genética mendeliana” De este estereotipo se han relegado las tesis de la mutación génica, y la consideración de que los genes se agrupan en cromosomas, pues corresponden a desarrollos teóricos distintos.

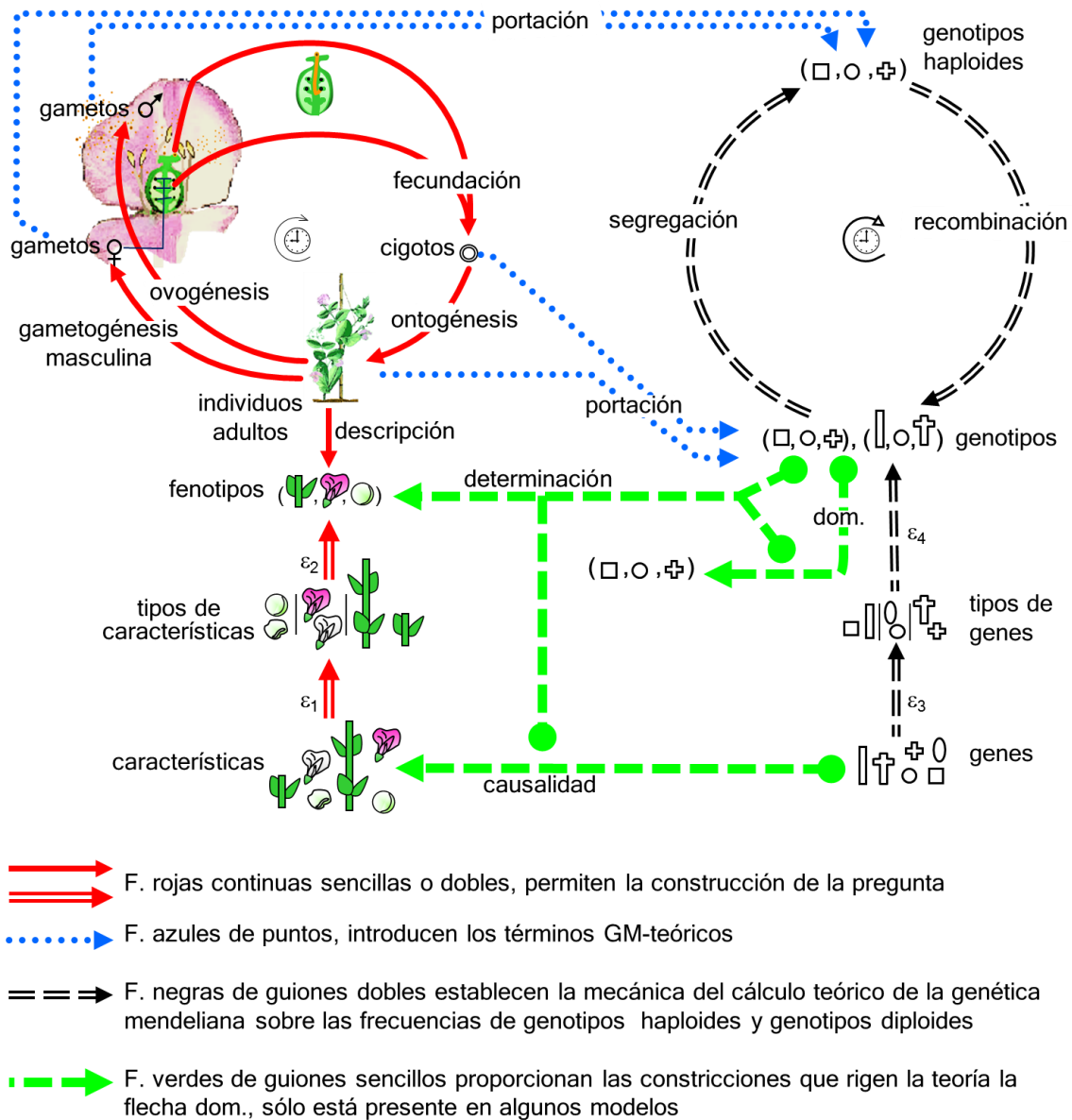


Figura 1. Grafo-modelo de la genética mendeliana. \*

### 3. EL CUADRO DE PUNNETT: UN DIAGRAMA EJEMPLAR

Desde los *Experimentos en Híbridos de Plantas* (Mendel, 1866), la distribución de las distintas combinaciones de elementos formativos unidos por la fecundación (hoy

\* Nota Editorial: este grafo es una variante menor de los presentado en los capítulos uno y cuatro, pero hemos decidido conservar la imagen. pues representa una versión que atiende a algunos aspectos de diseño y es más fácil de recordar. El grafo se presenta ya sin explicación.

“genotipos somáticos diploides”), a partir de los elementos formativos portados por la célula huevo y la célula polen (hoy “genotipos gaméticos haploides”) y su expresión como caracteres asociados (hoy fenotipos) se ha presentado mediante algún (algunos) tipo(s) de cuadro(s) o diagrama(s) que permite(n) la construcción de una combinatoria. El desarrollo y evolución de los cuadros de Punnett, (introducidos por Bateson, Punnett, y Saunders en 1906) han sido objeto de recientes reflexiones con la intención, i.a., de trazar vínculos históricos con otros diagramas, destacar las ventajas relativas de determinadas formas de cálculo, mostrar su forma de adecuación a diferentes exigencias teóricas y contextos particulares, o relevar su considerable variación temprana y la estabilización convencional de algunos de sus rasgos más frecuentes (v.g., la posición de relativa de los gametos) (Wimsatt, 2012; Edwards 2012,<sup>65</sup> 2016), Sin embargo, su articulación con el resto de la teoría no ha sido plenamente señalada.

|          |          |          |          |
|----------|----------|----------|----------|
| AA<br>BB | AA<br>Bb | Aa<br>BB | Aa<br>Bb |
| AA<br>bB | AA<br>bb | Aa<br>bB | Aa<br>bb |
| aA<br>BB | aA<br>Bb | aa<br>BB | aa<br>Bb |
| aA<br>bB | aA<br>bb | aa<br>bB | aa<br>bb |

Figura 2. Copia redibujada (con los achurados con mayor distancia entre las líneas) de un temprano cuadro de Punnett (Punnett, 1907, p.45). El diagrama despliega la descendencia genotípica y fenotípica de la cruce de un doble heterocigoto, consigo mismo y muestra la característica proporción fenotípica 9:3:3:1. Cada una de las dieciséis celdas representa un cigoto, las letras simbolizan los diferentes alelos con *A* dominante sobre *a* y *B* sobre *b*, los fenotipos se indican mediante achurados (líneas verticales para el fenotipo **Ab**, horizontales el **aB**, cuadrícula para el doble dominante **AB**, y blanco para el doble recesivo **ab**).<sup>66</sup>

<sup>65</sup> El texto señala posibles nexos entre el cuadro de Punnett y otros cuadros o diagramas, como los del propio Mendel, o los de Venn, que destacan la presencia (dominancia) o ausencia (recesividad) de determinadas propiedades, entre los miembros de una clase.

<sup>66</sup> Vorns (2014) considera que este tipo de representaciones no refleja *ninguna* propiedad estructural, en contra, puede señalarse que las celdas *contienen* a los símbolos que representan los alelos, tal como el cigoto contiene a su genoma o que, de manera más débil, implícitamente, deben ser consideradas como reuniendo alelos contenidos en los *dos* gametos de los que proceden.



Desde sus orígenes, el cuadro de Punnett ha permitido: “la descomposición visual natural de un problema complejo en una serie de etapas relacionadas entre sí” (Wimsatt, 2012, 359), lo que permite el tratamiento sistemático de diversos tipos de problemas y da cuenta de su potencia conceptual y de cómputo.

El diagrama permite al menos dos diferentes estrategias cognitivas de llenado (una celda puede ser llenada por varias vías de acceso que son lógicamente equivalentes, pero cognitivamente distintas), la primera sigue una lógica matricial de cruces de información gamética invariante (renglón por columna o viceversa), la segunda está basada en una lógica de subdivisión jerárquica de áreas (recursiva-fractal) (Wimsatt, 2012). Un cuadrado inicial se divide tanto horizontal como verticalmente en dos zonas (digamos A y a), ello da lugar a cuatro cuadrados que corresponden a las combinaciones para el primer par de alelos (AA, Aa, aA, y aa), cada uno se divide a su vez en otros cuatro (que corresponden a las combinaciones para el segundo par de alelos (digamos, BB, Bb, bB y bb), de esta forma, por ejemplo, el cuadrado AA queda dividido en cuatro zonas: AABB, AABb, AAbB y AAbb y lo mismo ocurre con los primeros cuatro cuadrados, resultando dieciséis cuadrados que se pueden volver a dividir en las cuatro combinaciones a que da lugar el tercer par de alelos... y así recursivamente.

Inicialmente los cuadros de Punnett eran similares a la figura dos, mostraban sólo el resultado de la combinatoria genética y los fenotipos esperados, según la especialización concreta representada (v.g., dominancia estricta, codominancia o alguna de las múltiples formas de la epistasis). Actualmente es frecuente encontrar en ellos, una cantidad significativa de trazos subsidiarios que añaden o explicitan información, (por ejemplo, el significado genético de renglones y columnas).<sup>67</sup> Ver figura 3.

---

<sup>67</sup> El diagrama de Punnett permite la incorporación de información cromosómica o incluso han sido usados como herramientas de análisis metapoblacional (Griesemer y Wade, 2000).

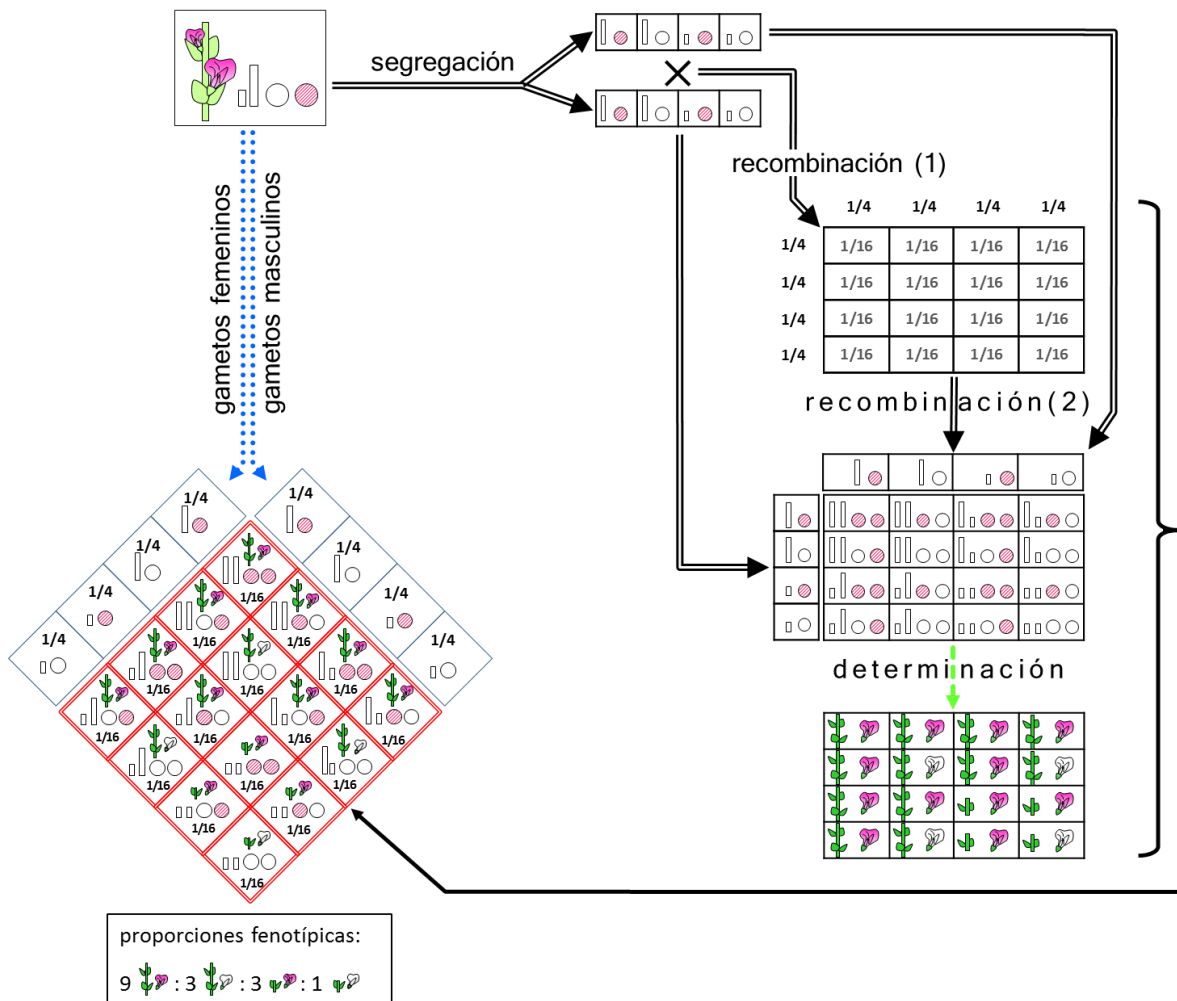


Figura 3. Versión contemporánea de un cuadro de Punnett (lado izquierdo) y descomposición del mismo en distintos momentos y funciones involucrados en su construcción (lado derecho). Explicación en el texto.

El lado izquierdo de la figura 3 muestra un cuadro de Punnett contemporáneo, a la matriz combinatoria, ejemplificada por la figura 2, se ha añadido información subsidiaria y se han cambiado algunas convenciones. La matriz se representa inclinada, los alelos están representados por símbolos y no por letras, los fenotipos se muestran mediante íconos que, a diferencia de los distintos achurados, guardan semejanza con la característica que representan, pero las celdas siguen representando cigotos. Respecto a las adiciones: el recuadro arriba a la izquierda, indica tanto la apariencia fenotípica como la constitución genotípica de un organismo doblemente heterocigoto que se cruzará consigo mismo o con otro semejante (a veces, se incluye información acerca de su procedencia, normalmente, se trata de un dihíbrido resultado de la cruce de un doble homocigoto dominante con un doble homocigoto recesivo). Las flechas de puntos azules muestran la procedencia de las entradas de la matriz (los genotipos haploides portados por los

gametos, femeninos del lado izquierdo y masculinos, del derecho). Las entradas mismas, antes ausentes, constituyen los genotipos haploides portados por los gametos femeninos o masculinos (al igual que las celdas, preservan la relación estructural contenido continente que se da entre los genes y los gametos o cigotos). Se ha agregado información sobre las frecuencias relativas de los diferentes tipos de gametos y de los genotipos obtenidos por su unión y finalmente el recuadro inferior compendia la información sobre las proporciones fenotípicas.

El lado derecho de la imagen, descompone las operaciones necesarias para la obtención de la matriz y señala su correspondencia con diferentes funciones en la estructura lógico conceptual de la genética mendeliana (figura 1). Se ha respetado la clave de los distintos tipos de flechas señalada en la figura 1. La recombinación se ha desdoblado en dos matrices, la primera indica el cálculo frecuencialista, la segunda muestra la ocurrencia de los diferentes alelos en gametos y cigotos. Una tercera matriz, indica los fenotipos correspondientes a los genotipos de la segunda matriz (flecha marcada determinación). Las tres matrices se encuentran vinculadas en el cuadro de Punnett. Dado que las celdas representan cigotos su perímetro se ha representado por líneas dobles, rojas.

#### 4. CONCLUSIONES

La comparación de la estructura subyacente a los cuadros de Punnett y la arquitectura conceptual de la genética mendeliana muestran con claridad la manera en que los cuadros de Punnett se encuentran articulados a la estructura de la genética mendeliana. En sus versiones actuales presentes en libros de texto y numerosas páginas web los cuadros de Punnett incluyen elementos de los cuatro momentos epistémicos presentes en la teoría: (i) La formulación de la pregunta implícita sería: ¿cuál es la naturaleza de los cigotos que proceden de la cruce de organismos con genotipos conocidos? (ii) Los términos genética mendeliana-teóricos se introducen mediante el señalamiento de cuáles son los genes que portan los gametos. (iii) la parte del cálculo teórico constituye el aspecto más destacado del diagrama pues recupera tanto la idea de la segregación como la recombinación independiente y (iv) las leyes de la determinación genética se compendian al traducir combinaciones genéticas a combinaciones de caracteres dentro de cada celda. Así, puede señalarse que, esencialmente, un cuadro de Punnett es un modelo de una subestructura de la genética clásica que representa los aspectos más destacados de su propuesta teórica. Constituye, por así decirlo un mini-resumen de la estructura de la teoría que sistematiza, y facilita mediante la construcción de un proceso estandarizado y multirrealizable, la obtención de las diferentes frecuencias genotípicas y fenotípicas a que da lugar la cruce de dos genotipos dados, al tiempo que permite la adición de información con contenido

estructural. Son estas características las que le confieren su gran capacidad como herramienta para el desarrollo y enseñanza de la genética clásica.

## Referencias

1. Abrahamsen, A., y Bechtel, W. (2015). Diagrams as Tools for Scientific Reasoning. *Review of Philosophy and Psychology*, 6(1), 117–131.
2. Aglioti, S. M., Bufalari, I., y Candidi, M. (2014). Multisensory mental simulation and aesthetic perception. En: N. S. Levent, A. Pascual-Leone, y S. Lacey (Eds.), *The Multisensory museum: cross-disciplinary perspectives on touch, sound, smell, memory, and space* (pp. 301–318). Lanham, Maryland: Rowman & Littlefield.
3. Ainsworth, S., Prain, V., y Tytler, R. (2011). Drawing to Learn in Science. *Science*, 333(6046), 1096–1097.
4. Auden, W. H., y Mayer, E. (1970). *Italian journey (1786-1788)*. London: Penguin.
5. Balzer, W. (1985). On a new Definition of Theoreticity. *Dialectica*, 39(2), 127–145.
6. Balzer, W., y Dawe, C. M. (1986). Structure and Comparison of Genetic Theories: (I) Classical Genetics. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 37(1), 55–69.
7. Balzer, Wolfgang, Moulines, C. U., y Sneed, J. D. (1987). *An Architectonic for Science: The Structuralist Program*. Dordrecht: Springer Netherlands.
8. Bateson, W. (1902). *Reports to the Evolution Committee*. London: Harrison & Sons.
9. Bechtel, W., y Abrahamsen, A. (2005). Explanation: a mechanist alternative. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 36(2), 421–441.
10. Bechtel, W., y Richardson, R. C. (2010). *Discovering Complexity: Decomposition and Localization as Strategies in Scientific Research*. Cambridge, Mass.: MIT Press.
11. Binder, E., Hagelweide, K., Wang, L. E., Kornysheva, K., Grefkes, C., Fink, G. R., y Schubotz, R. I. (2014). Sensory-guided motor tasks benefit from mental training based on serial prediction. *Neuropsychologia*, 54, 18–27.
12. Burnston, D. C. (2016). Data graphs and mechanistic explanation. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 57, 1–12.
13. Burnston, D., Sheredos, B., Abrahamsen, A., y Bechtel, W. (2015). Scientists' use of diagrams in developing mechanistic explanations: A case study from chronobiology. *Pragmatics and Cognition*, 22(2), 224–243.

14. Casanueva, M. (1987). La estructura lógica de la genética clásica. En *Memorias del LVII Congreso de la Asociación de Investigación Pediátrica* (Vol. 1, pp. 99–108). México.
15. Casanueva, M. (2003). *Mendeliana*. México: Miguel Ángel Porrúa.
16. Casanueva, M. (2005). Los Modelos en la Filosofía de la Ciencia del Siglo XX. En A. López Austin (Ed.), *El modelo en la ciencia y la cultura* (pp. 29–53). México: Siglo XXI: UNAM.
17. Casanueva, M., y Méndez, D. (2008). Teoría y experimento en Genética Mendeliana: una exposición en imágenes. *THEORIA. An International Journal for Theory, History and Foundations of Science*, 23(3), 285–306.
18. Casanueva, M., y Méndez, D. (2012). Graphs and Lattices as Conceptual Representation Formats. An Exploratory Exercise with Five Specializations of Mendelian Genetics. *Metatheoria – Revista de Filosofía e Historia de La Ciencia*, 3(1), 19–37.
19. Chandrasekharan, S., y Nersessian, N. J. (2015). Building Cognition: The Construction of Computational Representations for Scientific Discovery. *Cognitive Science*, 39(8), 1727–1763.
20. Cheon, H. (2014). Distributed Cognition in Scientific Contexts. *Journal for General Philosophy of Science*, 45(1), 23–33.
21. Craver, C. F., y Kaiser, M. I. (2013). Mechanisms and laws: clarifying the debate. En: H.-K. Chao, S.-T. Chen, y R. L. Millstein (Eds.), *Mechanism and Causality in Biology and Economics* (pp. 125–145). Springer Netherlands.
22. Darden, L., y Craver, C. (2002). Strategies in the interfield discovery of the mechanism of protein synthesis. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 33(1), 1–28.
23. Daston, L., y Galison, P. (1992). The Image of Objectivity. *Representations*, (40), 81–128.
24. Díez, J. A., y Moulines, C. U. (2016). *Fundamentos de filosofía de la ciencia*. Barcelona: Ariel.
25. Echeverría, J. (1995). *Filosofía de la ciencia*. Madrid: Akal.
26. Edwards, A. W. F. (2012). Punnett's square. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 43(1), 219–224.
27. Edwards, A. W. F. (2016). Punnett's square: A postscript. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 57, 69–70.
28. Elgin, M. (2003). Biology and A Priori Laws. *Philosophy of Science*, 70(5), 1380–1389.

29. Ferri, F., Frassinetti, F., Ardizzi, M., Costantini, M., y Gallese, V. (2012). A Sensorimotor Network for the Bodily Self. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(7), 1584–1595.
30. Galison, P. (2006). Images scatter into data, data gather into images. En: S. Manghani, A. Piper, y J. Simons (Eds.), *Images: a reader* (pp. 236–241). London; Thousand Oaks: SAGE Publications.
31. Gebharder, A., y Kaiser, M. I. (2014). Causal graphs and biological mechanisms. En M. I. Kaiser, O. R. Scholz, D. Plenge, y A. Hüttemann (Eds.), *Explanation in the Special Sciences* (pp. 55–85). Dordrecht: Springer Netherlands.
32. Giere, R. N. (1997). *Explaining science: a cognitive approach* (4. reprint). Chicago, Ill.: The University of Chicago Press.
33. Giere, R. N. (2004). How Models Are Used to Represent Reality. *Philosophy of Science*, 71(5), 742–752.
34. Giere, R. N. (2009). An agent-based conception of models and scientific representation. *Synthese*, 172(2), 269.
35. Glennan, S. (2002). Rethinking Mechanistic Explanation. *Philosophy of Science*, 69(S3), S342–S353.
36. Griesemer, J. R., y Wimsatt, W. C. (1989). Picturing Weismannism: A case study in conceptual evolution. En M. Ruse (Ed.), *What the Philosophy of Biology Is: Essays dedicated to David Hull* (pp. 75–137). Dordrecht: Springer Netherlands.
37. Griesemer, James R., y Wade, M. J. (2000). Populational Heritability: Extending Punnett Square Concepts to Evolution at the Metapopulation Level. *Biology and Philosophy*, 15(1), 1–17.
38. Jones, N. (2014). Bowtie Structures, Pathway Diagrams, and Topological Explanation. *Erkenntnis*, 79(5), 1135–1155.
39. Jones, N., y Wolkenhauer, O. (2012). Diagrams as locality aids for explanation and model construction in cell biology. *Biology and Philosophy*, 27(5), 705–721.
40. Kozma, R. (2003). The material features of multiple representations and their cognitive and social affordances for science understanding. *Learning and Instruction*, 13(2), 205–226.
41. Lakoff, G., y Johnson, M. (2003). *Metaphors we live by*. Chicago, Ill.: University of Chicago Press.
42. Lakoff, G., y Johnson, M. (2010). *Philosophy in the flesh: the embodied mind and its challenge to Western thought* (Nachdr.). New York: Basic Books.
43. Larkin, J. H., y Simon, H. A. (1987). Why a Diagram is (Sometimes) Worth Ten Thousand Words. *Cognitive Science*, 11(1), 65–100.
44. Lorenzano, P. (1995). *Geschichte und Struktur der klassischen Genetik*. Frankfurt am Main: Lang.

45. Mast, F. W., y Ellis, A. W. (2015). Internal Models, Vestibular Cognition, and Mental Imagery: Conceptual Considerations. *Multisensory Research*, 28(5–6), 443–460.
46. Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzen-Hybriden. En *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn Bd. 4, Abhandlungen*. Brünn: Im Verlage des Vereines.
47. Méndez, D., y Casanueva, M. (2006). A reconstruction of Darwin's pangenesis in a graph format. En: K.-G. Niebergall (Ed.), *Philosophie der Wissenschaft, Wissenschaft der Philosophie: Festschrift für C. Ulises Moulines zum 60. Geburtstag* (pp. 157–164). Paderborn: Mentis.
48. Moreau, D. (2012). The role of motor processes in three-dimensional mental rotation: Shaping cognitive processing via sensorimotor experience. *Learning and Individual Differences*, 22(3), 354–359.
49. Osbeck, L. M., y Nersessian, N. J. (2014). Situating distributed cognition. *Philosophical Psychology*, 27(1), 82–97.
50. Perini, L. (2005). Explanation in Two Dimensions: Diagrams and Biological Explanation. *Biology and Philosophy*, 20(2), 257–269.
51. Perini, L. (2013). Diagrams in biology. *The Knowledge Engineering Review*, 28(03), 273–286.
52. Provine, W. B. (1989). *Sewall Wright and evolutionary biology*. Chicago, Ill.: University of Chicago Press.
53. Punnett, R. C. (1907). *Mendelism*. Cambridge: Macmillan and Bowes.
54. Rudwick, M. J. S. (1976). The Emergence of a Visual Language for Geological Science 1760—1840. *History of Science*, 14(3), 149–195.
55. Sheredos, B., Burnston, D., Abrahamsen, A., y Bechtel, W. (2013). Why Do Biologists Use So Many Diagrams? *Philosophy of Science*, 80(5), 931–944.
56. Sollfrank, T., Hart, D., Goodsell, R., Foster, J., y Tan, T. (2015). 3D visualization of movements can amplify motor cortex activation during subsequent motor imagery. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9, 463.
57. Suppe, F. (1979). The Search for Philosophic Understanding of Scientific Theories. En: F. Suppe (Ed.), *The structure of scientific theories: this volume is an outgrowth of a Symposium on the Structure of Scientific Theories held in Urbana, March 26 to 29, 1969* (2. ed., 2. print, pp. 1–244). Urbana, Ill.: University of Illinois Press.
58. Tversky, B., Heiser, J., Lee, P., y Daniel, M. P. (2009). Explanations in gesture, diagram, and word. En: K. R. Coventry, T. Tenbrink, y J. Bateman (Eds.), *Spatial Language and Dialogue* (Vol. 3, pp. 119–131). Oxford: Oxford University Press.
59. Tversky, B., y Suwa, M. (2009). Thinking with sketches. En: A. B. Markman y K. L. Wood (Eds.), *Tools for Innovation: The Science Behind the Practical*

- Methods That Drive New Ideas* (1 edition, pp. 75–84). Oxford; New York: Oxford University Press.
60. Tversky, Barbara. (2011). Visualizing thought. *Topics in Cognitive Science*, 3(3), 499–535.
  61. Tversky, Barbara, Zacks, J., Lee, P., y Heiser, J. (2000). Lines, Blobs, Crosses and Arrows: Diagrammatic Communication with Schematic Figures. En: M. Anderson, P. Cheng, y V. Haarslev (Eds.), *Theory and Application of Diagrams* (pp. 221–230). Berlin: Springer Berlin Heidelberg.
  62. Tylén, K., Fusaroli, R., Bjørndahl, J. S., Raczaszek-Leonardi, J., y Stjernfelt, F. (2015). Diagrammatic reasoning: Abstraction, interaction, and insight. *Pragmatics y Cognition*, 22(2), 264–283.
  63. van Fraassen, B. C. (1970). On the Extension of Beth's Semantics of Physical Theories. *Philosophy of Science*, 37(3), 325–339.
  64. van Fraassen, B. C. (1989). *Laws and Symmetry*. Oxford University Press.
  65. Vorms, M. (2013). Theorizing and Representational Practices in Classical Genetics. *Biological Theory*, 7(4), 311–324.
  66. Vorms, M. (2014). The birth of classical genetics as the junction of two disciplines: Conceptual change as representational change. *Studies in History and Philosophy of Science Part A*, 48, 105–116.
  67. Wimsatt, W. C. (2012). The analytic geometry of genetics: part I: the structure, function, and early evolution of Punnett squares. *Archive for History of Exact Sciences*, 66(4), 359–396.
  68. Wimsatt, William C. (1990). Taming the Dimensions-Visualizations in Science. *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, 1990, 111–135.
  69. Zenker, F., y Gärdenfors, P. (2015). Communication, rationality, and conceptual changes in scientific theories. En: F. Zenker y P. Gärdenfors (Eds.), *Applications of Conceptual Spaces: The Case for Geometric Knowledge Representation* (pp. 259–277). New York: Springer International Publishing.



## **Parte II. Horizontes en Biología y en Filosofía de la Biología**

# Capítulo 6. Flujos informativos, mecanismos y modelos en la síntesis de proteínas

En colaboración con Rubén Madrigal

## 1. LA CRECIENTE IMPORTANCIA DE LOS DIAGRAMAS

En filosofía de la ciencia, la tradición que cultiva el desarrollo, análisis, y uso de los diagramas y de diferentes formas de cálculo y representación basadas en ellos, se remite, cuando menos, a Euclides (sus cada vez más vastas filas incluyen grandes hitos: Lull, Leibniz, Euler, Venn, Carroll, Peirce, Frege o Neurath, son unos cuantos). Sin embargo, esta tradición fue, por mucho tiempo, relegada a un segundo plano. No obstante, en las últimas décadas, ha conocido un crecimiento acelerado que, junto a otros factores, contribuyó a la merma del cultivo de los análisis enfocados en los aspectos proposicionales o nomológicos de las teorías, atrayendo la atención sobre sí misma (cf. Larkin y Simon, 1987; Tiles, 1988; Thagard, 1992, 2010; Nelsen, 1993; Shin, 1994; Barwise y Etchemendy 1995; Allwein y Barwise, 1996; Barwise y Shimojima, 1996; Barwise y Seligman; 1997; Anderson, Meyer y Olivier, 2002; Stjernfelt, 2007; Nyíri, 2009; Goodwin, 2009; Kulpa, 2009; Hoffmann, 2011; Chein, Mugnier y Croitoru, 2013; Giardino, 2013; Perini, 2013; Purchase, 2014; Rodgers, 2014; Tversky, 2015).

Las imágenes y los diagramas han capturado nuestra atención gracias a las ventajas de representación e inferencia que su uso brinda al pensamiento y a la creación, manejo y entendimiento de sistemas conceptuales, en particular, en los procesos de generación, desarrollo, adaptación o transferencia de conocimiento (cf. Sowa, 2000, 2002, 2011; Gärdenfors, 2000; Magnani; Nersessian y Thagard, 2012; Abrahamsen y Bechtel, 2015). Imágenes y diagramas actúan como instrumentos de representación-construcción y cálculo que asisten en la obtención de inferencias y solución de problemas teóricos y prácticos (tecnológicos). En particular, los diagramas científicos, en la medida en que proporcionan o encarnan reglas de representación, lectura y transformación de imágenes, se pueden usar como herramientas del pensamiento, de manera similar a lo que Leibniz deseaba para su *characteristica universalis*. Los diagramas de mecanismos tienen la propiedad de ser estructuras, de estar conformados por diferentes partes. Al igual que un texto, contienen caracteres o iconos articulados entre sí y poseen una cierta lógica de modificación, interacción o, al menos lectura, de forma tal que nuestra interacción con ellos, produce descripciones, “narrativas”, cálculos y explicaciones correcta y coherentemente construidas.

Dado que el pensamiento en imágenes es anterior a los lenguajes, su estructura puede ser más afín a la estructura natural del pensamiento humano, que la de éstos. En otras palabras, la construcción, manipulación e interpretación de signos y diagramas, puede acercarse al pensamiento natural más que las operaciones con estructuras lingüísticas. Según una conocida y a nuestro juicio, preclara opinión de Einstein:

Las palabras o el lenguaje, ya sean escritos o hablados, no parecen desempeñar ningún papel en mi mecanismo de pensamiento. Las entidades físicas que parecen servir como elementos en el pensamiento son ciertos signos e imágenes más o menos claras que pueden ser "voluntariamente" reproducidas y combinadas. Hay, por supuesto, una cierta conexión entre esos elementos y conceptos lógicos relevantes. También es claro que el deseo de llegar finalmente a conceptos lógicamente conectados es la base emocional de este juego bastante impreciso con los elementos antes mencionados. Pero desde un punto de vista psicológico, este juego combinatorio parece ser la característica esencial del pensamiento productivo—antes de que haya alguna relación con la construcción lógica en palabras u otro tipo de signos que puedan ser comunicados a otros (Einstein, 1945, p. 142-3).

En virtud de su gran capacidad para la evocación y la heurística, su utilidad para la representación y el cálculo, su potencia sinóptica y su naturaleza de experiencia multimodal corporizada, los diagramas científicos constituyen apoyos, soportes, o andamiajes (*affordances*) útiles y estratégicos para la obtención de inferencias, respuestas y explicaciones pues, entre otros, facilitan la integración de distintos niveles de profundidad de análisis y de perspectivas diversas.

Aunque parte del contenido informativo de imágenes y diagramas pueda ser enunciado proposicionalmente, es claro que no tienen un correlato unívoco con enunciados proposicionales. La relación entre imágenes y enunciados es ambigua, en ambos sentidos. Así como de un hecho nunca se sigue un enunciado, sino, si acaso, un número infinito de ellos (en diferentes idiomas y apelando a diferentes convenciones lingüísticas), el estado de cosas que describe un enunciado puede ser representado mediante un número potencialmente infinito de imágenes. Por otro lado, en tanto objeto del mundo, una imagen puede ser descrita de infinitas maneras. Esta ambigüedad brinda un enorme potencial heurístico a las imágenes (ver figura 1). La potencia heurística, de diagramas y modelos, antes soslayada por no ser necesaria para la justificación, teórica o la correcta aplicación de la teoría (por ejemplo, Carnap, 1939) ahora se destaca por su papel en los procesos de construcción y desarrollo de teorías y modelos.

(i)  $\langle \{a,e,i,o,u\}, \{(a,e),(a,u),(e,a),(e,i),(e,u),(i,e),(i,o),(o,i),(o,u),(u,a),(u,e),(u,o)\} \rangle$

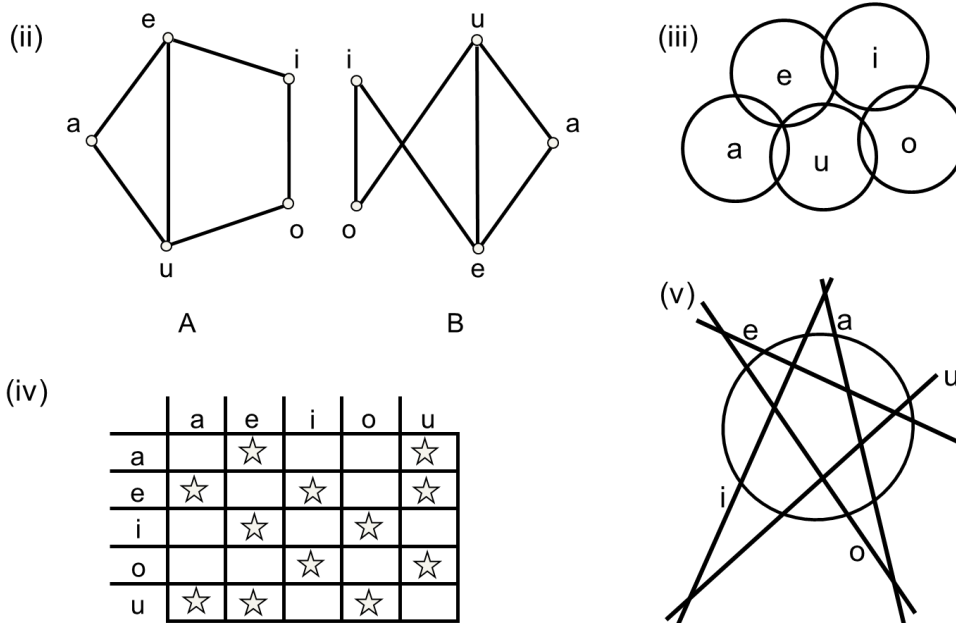


Figura 1. Ilustración de la potencia heurística de las imágenes. Se muestran diferentes representaciones gráficas y una lingüística de una misma relación en el dominio de las vocales latinas. Cada una de ellas hace uso de diferentes convenciones. En (i) la relación se representa de manera lingüística, en forma de un par ordenado. El primer elemento, es el dominio de la relación, el segundo, el conjunto de pares ordenados que la conforman; en (ii) en A y B, los elementos del dominio se representa mediante puntos sobre el plano y se traza una línea entre aquellos que están unidos bidireccionalmente; (iii) representa los elementos del dominio mediante círculos, su solapamiento indica que los elementos en cuestión están relacionados; (iv) representa la relación mediante una matriz, las marcas indican relación entre columna y renglón y (v) los elementos se representan mediante líneas, si dos líneas se cruzan dentro del círculo entonces sus elementos están relacionados. Cada una de estas representaciones induce diferentes preguntas o estados conceptocognitivos, por ejemplo: al ser una representación lineal, (i) da pie a preguntarnos si la longitud (tamaño) de la relación tiene algún significado, pero también, dada su naturaleza lingüística, puede incitar a la búsqueda de una frase mnemotécnica o especialmente significativa; (ii) sugiere la pregunta sobre el número de grafos equivalentes (iii) induce una interpretación de los elementos como conjuntos debido a su semejanza con los diagramas de Venn, (iv) conduce a preguntarnos sobre los posibles significados de la diagonal y (v) permite formular la pregunta sobre la asignación de significado al círculo o la distancia entre el círculo y los puntos de cruce dentro o fuera de éste.

Una vez abandonada la centralidad de la adversativa, contexto de descubrimiento-contexto de justificación, se revalorizó el papel y los alcances de las guías y constricciones que las imágenes imponen al pensamiento. Lejos de ser accidentes, si acaso, con valor heurístico, los diagramas científicos y su construcción, modificación e interpretación son considerados herramientas de uso corriente en la construcción, modificación e interpretación de teorías.

Los diagramas guían nuestro pensamiento (cf. Galison, 2006) y nuestro cuerpo, pues la puesta en juego de las imágenes mentales conlleva la satisfacción y concomitancia de determinados requerimientos de visualización (cf. Mast y Ellis, 2015; Binder *et al.*, 2014; Moreau, 2012; Sollfrank *et al.*, 2015), que a su vez están asociados a determinados estados sensorio motrices (Aglioti, Bufalari y Candidi, 2014; Ferri *et al.*, 2012).

## 2. EL NUEVO MECANICISMO (NM) EN BIOLOGÍA

Desde hace ya más de dos décadas, un grupo creciente de filósofos e historiadores de la biología ha otorgado a los mecanismos un papel muy destacado al interior de la biología misma, de su desarrollo, y de las explicaciones causales dadas en biología (cf. Bechtel y Richardson, 1993; Machamer, Darden y Craver, 2000; Craver, 2001; Craver y Darden, 2001; Glennan, 2002; Darden 2002; Bechtel y Abrahamsen, 2005; Illari y Williamson, 2012). Este énfasis ha ido creciendo, en su anuncio del nuevo *dictum* en filosofía e historia de la biología, Craver y Darden, parafrasean a Dobzhansky: “nada en biología tiene ningún sentido sin la idea de que los biólogos están en búsqueda de mecanismos” (2013, p. 202).

Dentro de las caracterizaciones de mecanismo que ofrece el NM, desde muy temprano, se distinguen dos orientaciones, la de Machamer, Darden y Craver: y la de Glennan. Para la primera: “los mecanismos son entidades y actividades organizadas de manera que son productivas de cambios regulares desde su inicio (o preparación) hasta su final (o condiciones de término)” (Machamer, Darden y Craver, 2000, p. 3).

En tanto que para Glennan,

Un mecanismo para un comportamiento es un sistema complejo que produce ese comportamiento mediante la interacción de un número de partes, en donde las interacciones entre las partes pueden ser caracterizadas por generalizaciones directas, invariantes y relacionadas al cambio (Glennan 2002, p. 344).

Es de señalarse que ambas caracterizaciones no son incompatibles, y, *mutatis mutandis*, incluso pueden ser combinadas: un mecanismo para un fenómeno se concibe como un conjunto o colección de entidades o partes (espacio-temporalmente localizadas) cuyas actividades relaciones e interacciones (correspondientemente organizadas) producen cambios específicos e invariantes

que, considerados globalmente, desde su inicio hasta su término, dan cuenta del fenómeno en cuestión de manera completa.

Dentro de los ejemplos paradigmáticos del NM destaca la atención puesta sobre los contextos moleculares, donde, la agencia causal de las biomoléculas, empata bien con las consideraciones de un mecanicismo tipo máquina o las explicaciones causalistas que apelan a mecanismos en los términos antes descritos (cf. Darden y Craver, 2002; Darden, 2008, 2013; Nicholson, 2012). Uno de estos ejemplos es el mecanismo de la síntesis de proteínas. Para Machamer, Darden y Craver (2000), el mecanismo de la síntesis de proteínas frecuentemente es presentado mediante un “esquema abstracto” conocido como el “Dogma central” de la biología molecular, cuya versión sintética (ver fig. 2), muestra, mediante flechas, los flujos de información, entre los ácidos nucleicos y las proteínas.

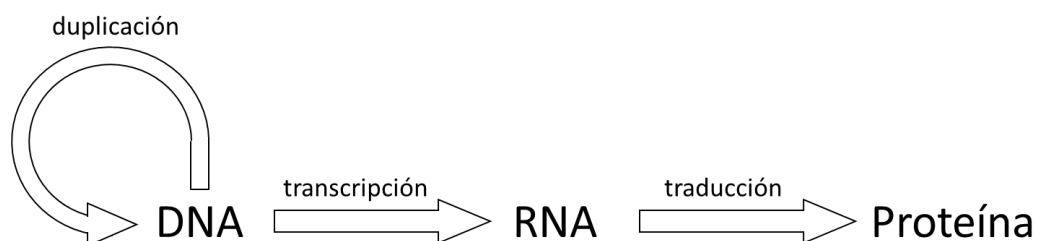


Figura 2. Versión sintética del dogma central de la biología molecular, (redibujado de Machamer, Darden y Craver, 2000, p. 16, a su vez redibujado de Watson, 1965, p.298).

Darden (2013) presenta una versión más detallada de la síntesis proteica en la que muestra la estructura y organización, dentro de la célula eucariota, de las entidades que participan de la acción del mecanismo, indicando mediante flechas sus movimientos y estadías temporales (fig.3). Destaca las diferencias de tamaño entre los distintos componentes (iones, monómeros, polímeros y orgánulos celulares), la organización espacial (regionalización, estructura interna, orientación y conectividad) y temporal de las diferentes actividades que participan en la síntesis de proteínas (los procesos ocurren en un orden particular y con duración específica, algunos se presentan con cierta frecuencia o se repiten periódicamente).

El esquema considera algunos aspectos que no son frecuentemente contemplados en los diagramas de la síntesis proteica pero que destacan la integración de múltiples mecanismos en el sistema celular en tanto sistema jerárquico, abierto e integrado de mecanismos celulares (por ejemplo, la consideración sobre la formación de las subunidades ribosómicas en el nucléolo conjuntando RNA ribosomal con proteínas ribosomales, que migran desde el citoplasma). Sin embargo, no destaca, aunque sí otorga un importante lugar en el esquema, lo que habitualmente se consideraría la síntesis propiamente dicha, e.e., lo que ocurre en

el ribosoma, donde se forma la proteína. Darden y Craver (2002), con intereses distintos, se ocuparon de ello.

En ocasiones tanto diagramas como mecanismos están organizados en módulos funcionales (conjuntos de entidades y mecanismos que mantienen una cierta continuidad y desempeñan un papel dentro del mecanismo). En las tesis del NM, cabe destacar cierto reduccionismo, no uno de corte fisicalista, centrado en un nivel inferior, sino uno que contempla la totalidad del fenómeno (la síntesis de proteínas de nuestro ejemplo), como no otra cosa que la suma de la acción espacio-temporalmente coordinada de sus partes. Sin embargo, no puede ser considerado anti-emergentista, pues, como veremos, abre la posibilidad de integración y coordinación entre mecanismos.

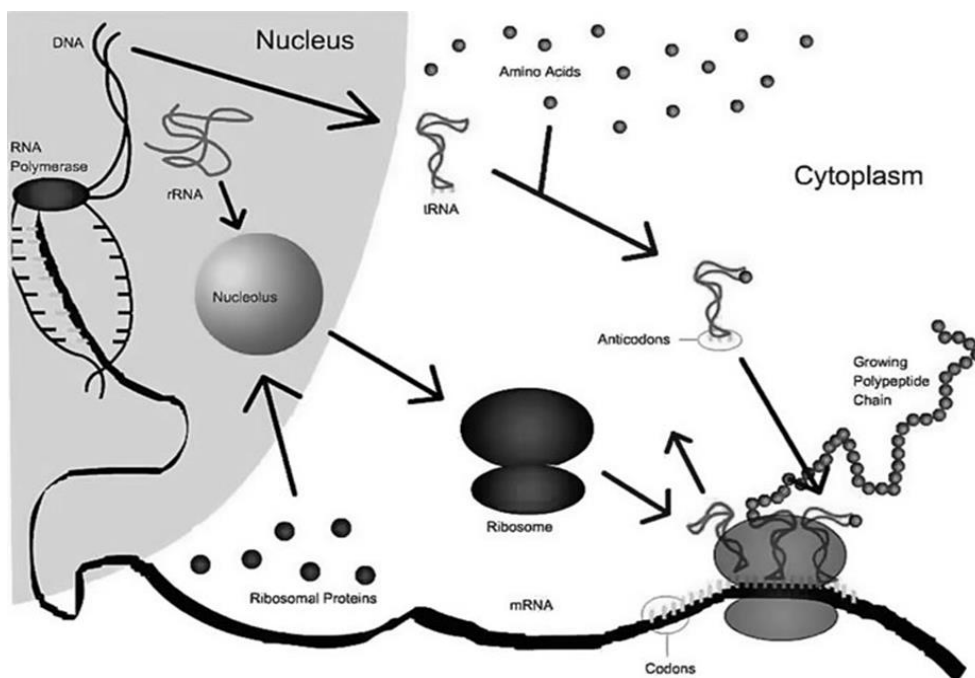


Figura 3. Diagrama del mecanismo de síntesis de proteínas (Darden, 2013, p. 22.)

Por lo general, determinadas subestructuras o partes de un diagrama, se encuentran organizadas en módulos funcionales o subestructuras que pueden reaparecer en otros diagramas (cf. Darden, 2013). Los diagramas de mecanismos en su conjunto y sus diferentes partes pueden presentarse con diferentes grados de detalle o niveles de profundidad o, de conocimiento. Los módulos pueden ser plegados o desplegados en cualquier momento. A título de ejemplo, la figura 3 despliega el módulo “traducción” de la figura 2. Lo que ocurre es análogo a los movimientos de una cámara con sus acercamientos (*zoom in*) y panorámicas (*zoom out*). Los módulos (o subestructuras) presentes en los diagramas, pueden ser

considerados como mosaicos de partes que poseen cierta intercambiabilidad, pues en principio, quizá con pequeños ajustes, cualquier módulo (o grupo de módulos) puede ser reemplazado por una versión más (o menos) detallada de lo que él representa. El nivel de detalle de las representaciones depende del contexto en el que se presenta la explicación del fenómeno en cuestión, y de nuestros objetivos y limitaciones (tanto materiales como conceptuales).

Darden (2013), diferencia entre esquemas de mecanismos y bocetos o *sketchs*. Los primeros son una descripción incompleta, abstracta, de un mecanismo, que sabemos cómo llenar con descripciones específicas de sus entidades y actividades. En contraste, un boceto es una representación dónde algunos de sus componentes no son conocidos (al menos, no todavía). Los bocetos, pueden contener cajas negras para componentes y actividades que desconocemos. La representación de las cajas negras dentro de la estructura general del sistema ayuda a la clarificación de sus posibles funciones, proporcionando una poderosa herramienta heurística.

El NM otorga preeminencia al papel que juegan los mecanismos y sus representaciones visuales (diagramas) en la obtención de explicaciones (cf. Darden y Craver, 2002; Bechtel y Abrahamsen, 2005; Abrahamsen y Bechtel, 2015; Burnston, 2016). Dar una explicación mecanística, es describir el sistema físico responsable del fenómeno a ser explicado (cf. Craver, 2007), esto es, señalar cómo las diferentes características del fenómeno dependen de la organización (acción coordinada) de las entidades y las actividades que componen el mecanismo. No es difícil imaginar por qué las explicaciones que involucran mecanismos propios de la biología, pueden ser muy bien capturadas mediante diagramas (cf. Machamer; Darden y Craver, 2000; Bechtel y Abrahamsen, 2005; Perini, 2005; Sheredos *et al.*, 2013; Craver y Kaiser, 2013; Gebharter y Kaiser, 2014). El formato bidimensional de los diagramas es más adecuado que las representaciones necesariamente lineales de un texto, pues permite referirnos simultáneamente a los diferentes componentes del sistema, sus actividades y sus relaciones con el propio sistema, como un todo, o con otras de sus partes (cf. Perini, 2005).

Dentro del NM, los diagramas son recursos importantes que se han destacado como herramientas para el razonamiento. Hablando de los mecanismos Betchel señala:

(...) a pesar de que esas partes, operaciones, y su organización se pueden describir lingüísticamente, a menudo es más productivo representarlas mediante diagramas, con el texto sirviendo de comentario para guiar la interpretación de los diagramas (Betchel, 2011, p. 537).



Se considera que los mecanismos efectivamente actuantes, explican causalmente el fenómeno. Sus diagramas, constituyen un marco para la construcción, revisión, articulación y extensión de tales explicaciones, pues permiten tanto delimitar el fenómeno a ser explicado, como identificar las relaciones explicativas (cf. Darden 2002; Abrahamsen y Bechtel, 2015).

Esta buena evaluación de los diagramas contrasta con el poco entusiasmo o franca animadversión con que se reciben los enfoques centrados en teorías, leyes y modelos. Bajo las consideraciones del NM, la visión de los mecanismos no se aviene a una narrativa centrada en las teorías y en una idea de la explicación dictada por los cánones de un modelo basado en leyes (cf. Bechtel y Richardson, 1993; Machamer; Darden y Craver, 2000; Craver, 2001; Craver y Darden, 2001; Darden, 2002, 2006; Darden y Craver, 2002; Glennan, 2002; Woodward, 2002; Tabery, 2004; Bechtel y Abrahamsen, 2005, 2007, 2011; Craver, 2008; Craver y Kaiser, 2013; Bechtel, 2011; Sheredos *et al.*, 2013; Abrahamsen y Bechtel, 2015).

En las últimas dos décadas, las posiciones se han movido poco, desde la idea de que “la noción tradicional de ley universal de la naturaleza tiene pocas aplicaciones (si es que alguna) en la neurobiología o en la biología molecular” (Machamer, Darden y Craver, 2000, p. 7), hasta una posición que mira las cosas como una suerte de cambio gestáltico:

Desde ese punto de vista tradicional, es razonable preguntarse cómo exactamente es que el concepto de mecanismo, que desempeña muchas de las mismas funciones en el nuevo paradigma [mecanicista], se relaciona con el concepto de una ley de la naturaleza (Craver y Kaiser, 2013, p. 126).

Pero, aunque se otorga la posibilidad de mirar desde el punto de vista centrado en leyes, se piensa que poco se gana con ello:

Los mecanicistas restan centralidad a las leyes en su pensamiento sobre la ciencia debido a que el viejo paradigma, centrado leyes, se ha visto involucrado en debates intrascendentes y, como resultado, ha dejado de generar nuevas preguntas y producir nuevos resultados (Craver y Kaiser, 2013, p. 144).

Se considera que un marco descriptivo en términos de leyes, teorías aporta poco, pues el quid de la cuestión radica en la actividad de los mecanismos.

Las leyes pueden ser invocadas para caracterizar el funcionamiento general del mecanismo o algunas de sus operaciones, pero es el descubrimiento de

que se llevan a cabo operaciones particulares lo requerido para especificar el mecanismo (Betchel, 2011, p. 537).

En estas discusiones, en general, el nuevo mecanicismo, se contrapone con una idea demasiado restrictiva de las teorías, de las explicaciones que apelan a leyes y de las leyes mismas. Se considera que la explicación por mecanismos, común en numerosos e importantes campos de la biología, es algo distinto, que no puede ser adecuadamente caracterizado bajo noción de teoría o de ley biológica (cf. Machamer; Darden y Craver 2000; Betchel, 2011; Schurz, 2014; Woodward, 2015.)<sup>68</sup>

Concepciones semanticistas (centradas en los modelos), no consideradas por el NM (cf. Craver, 2001, 2014; Bechtel y Abrahamsen, 2005) y con caracterizaciones menos rigurosas de las leyes y una estructura jerárquica entre ellas, permiten dar cuenta de los aspectos más destacados de la explicación mecánico-causal. Alleva, Díez y Federico (2012) mostraron como el caso del alosterismo, tal como fue propuesto por Monod, Wyman y Changeux (1965) puede ser reconstruido bajo un marco estructuralista que reconoce entidades (dominios) y actividades (funciones) e impone ciertas formas de acción sobre ellos.<sup>69</sup>

### 3. GRAFO-MODELO DE LA SÍNTESIS DE PROTEÍNA

En lo que sigue, en contra del NM, se darán argumentos en favor de una interpretación de las leyes y de las explicaciones mecanísticas que torna compatibles las ideas de mecanismo y de ley. Se utilizará el mecanismo de la síntesis de proteínas como caso ilustrativo.<sup>70</sup> Se partirá del *dictum* semanticista que

---

<sup>68</sup> Para una primera visión de la discusión acerca de la forma y función de las leyes en las explicaciones en biología véase, entre otros, Sober, 1997; Mitchell, 2000; Kaiser, Scholz, Plenge y Hüttemann, 2014; Reutlinger, 2014.

<sup>69</sup> Como para otras concepciones de la familia semanticista, para la Concepción estructuralista, las teorías se identifican con una cierta clase de modelos. Ha sido característico de esta escuela presentar los modelos en forma de una estructura matemática caracterizada en el lenguaje de la teoría de conjuntos, de manera similar a como se hace en la teoría matemática de modelos. Así, un modelo teórico ( $m$ ) se representa por una tupla ordenada que incluye determinados dominios y funciones entre ellos ( $m = \langle D_1, D_2, \dots, D_k, f_1, f_2, \dots, f_n \rangle$ ). Dominios y relaciones deben satisfacer una serie jerarquizada de constricciones no accidentales, tanto estructurales como funcionales, propias de la teoría. A tales constricciones se les denomina leyes.

<sup>70</sup> Conviene señalar que nombres tales como: “diagrama de la estructura del DNA”, “diagrama del modelo del operón de la lactosa”, “diagrama de la síntesis de proteínas” etc., no son nombres que refieran a entidades particulares (*tokens*) sino que denotan, o bien clases de entidades (conjuntos), o bien descripciones que deben satisfacer los miembros de una clase (*types*). No existe “El” diagrama de la síntesis de proteínas, sino un conjunto de ellos que, haciendo abstracción del estilo pictórico, varían entre sí en diferentes aspectos. En el nivel de detalle (en general o en sus diferentes partes), en los límites considerados (espaciales y temporales), en los contextos del mecanismo que se describe, en su contenido informativo, en su contenido epistémico, en sus vínculos y presupuestos

consiste en identificar una teoría empírica, con una familia de modelos. Dentro de las posiciones semanticistas, los modelos teóricos se conciben como estructuras compuestas, y han sido caracterizadas de muy diferentes formas y en lenguajes muy diferentes. Por ejemplo: como arquitecturas topológicas de un espacio de estados (cf. van Fraassen, 1970), mediante estructuras matemáticas con dominios y relaciones caracterizadas en el lenguaje de la teoría de conjuntos (cf. Balzer; Moulines y Sneed, 1987), como espacios conceptuales regionalizados con dominios, dimensiones y posiciones relativas (cf. Gärdenfors, 2000; Zenker y Gärdenfors, 2015), como grafos-modelo caracterizados a la manera de la teoría de categorías (cf. Méndez y Casanueva, 2006) o como estructuras concepto-cognitivas que median entre la teoría y la realidad, sin describirlas en algún lenguaje matemático particular (cf. Giere, 1988, 2004, 2010). Ninguna de estas formas posee un estatus privilegiado (cf. van Fraassen, 1989; Díez y Moulines, 2000) y entre algunas existe la suficiente cercanía como para intentar la confección de diccionarios de traducción.

Dentro del NM se ha otorgado preeminencia a la explicación, pues se considera que la existencia de los mecanicismos proporciona una muy importante si no la única vía para la obtención de genuinas explicaciones. La existencia del mecanismo es un garante “material” de que el fenómeno ocurre, en virtud de la coordinación espacio temporal de las acciones mecanísticamente causales de las partes del mecanismo (cf. Machamer; Darden y Craver, 2000; Woodward, 2002; Nicholson, 2012; Darden, 2008, 2013; Illari y Williamson, 2012; van Mil; Boerwinkel y Waarlo, 2013; Craver 2014; Mekios, 2015).

Aunque no compartimos la tesis de la primacía explicativa de los mecanismos,<sup>71</sup> sí compartimos el énfasis puesto en las explicaciones, así, ubicaremos la presente

---

etc. En la medida en que pretenden describir o referir al “mismo” mecanismo. Todos ellos comparten ciertos aspectos generales, pero se pueden diferenciar mucho, la suma de particularidades de lo que ocurre en diferentes casos, o los grados de profundidad o de conocimiento con que se trata un ítem, pueden llevarnos a esquemas muy distintas. Por otro lado, no hay que olvidar que existe cierto holismo semántico en un diagrama, pues si bien es cierto que el significado de la totalidad del diagrama depende tanto de la identidad de sus símbolos individuales o “atómicos”, como de su composición o arreglo (cf. Perini 2005), también es cierto que el significado completo de los símbolos individuales, a su vez, depende del diagrama en el que se inscriben; de manera análoga a como el significado de los términos y conceptos depende del contexto en que se insertan (Moulines, 1992). Así como el significado del término o del concepto “masa” varía si se ubica en el contexto de la mecánica clásica o en el de la relativista, el significado de un símbolo que represente, por ejemplo, “gen” no es el mismo si se ubica en un diagrama del sobrecruzamiento cromosómico, con los genes como cuentas en un collar, o en uno sobre el operón de la lactosa, con los genes como regiones de una hebra de DNA.

<sup>71</sup> La idea nos parece un error categorial, como mencionamos, los hechos no se eslabonan lógicamente con los enunciados, la explicación es un acto de habla que postula relaciones entre enunciados. No es el mecanismo, sino la veracidad del enunciado que afirma su existencia y su particular comportamiento, lo que explica por qué se produce un fenómeno.

propuesta en el contexto de la naturaleza de las explicaciones dadas en biología molecular. Hemos elegido presentar el modelo de la síntesis de proteínas en el código de escritura de los grafos-modelo, ya que su formato bidimensional (de manera similar a lo que pasa en los diagramas empleados en biología) captura de un solo vistazo la estructura conceptual. Adicionalmente permite identificar, con relativa sencillez, diferentes funciones epistémicas implicadas en la obtención de explicaciones, pues se corresponden con diferentes partes o regiones del esquema que destacan los flujos de información presentes en una explicación.

La idea básica es sencilla, si los modelos teóricos se conciben como estructuras matemáticas que constan de una serie de entidades (partes, sistemas o dominios) entre las cuales (o dentro de las cuales) se postulan diversas relaciones, más específicamente, funciones ( $m = \langle E_1, \dots, E_n, f_1, \dots, f_n \rangle$ ), entonces, su estructura conceptual se puede simbolizar mediante un grafo, donde las entidades estén representadas por puntos (signos o imágenes) y las funciones por flechas (cf. Casanueva y Méndez, 2008). De manera análoga a lo que ocurre con los diagramas en biología, los grafos-modelo, pueden representarse con diferentes niveles de profundidad de análisis (cf. Casanueva, 2009).

### 3.1 Los diferentes componentes del grafo de la síntesis proteica

La figura 4, muestra un grafo muy general sobre la síntesis de proteínas, de manera análoga a los diagramas esquema (por ejemplo, la figura 2), sabemos cómo extender dicho grafo. Ante todo, el asunto, fenómeno o mecanismo del que pretendemos dar cuenta mediante nuestros modelos, debe delimitarse con claridad, más allá de simplemente decir es la forma en que se producen las proteínas, su biosíntesis. En el grafo se distingue entre las subestructuras que se usan en el planteamiento de la pregunta acerca de la síntesis (por debajo de la línea punteada) y las que sirven para la obtención de la respuesta (por encima de la línea).

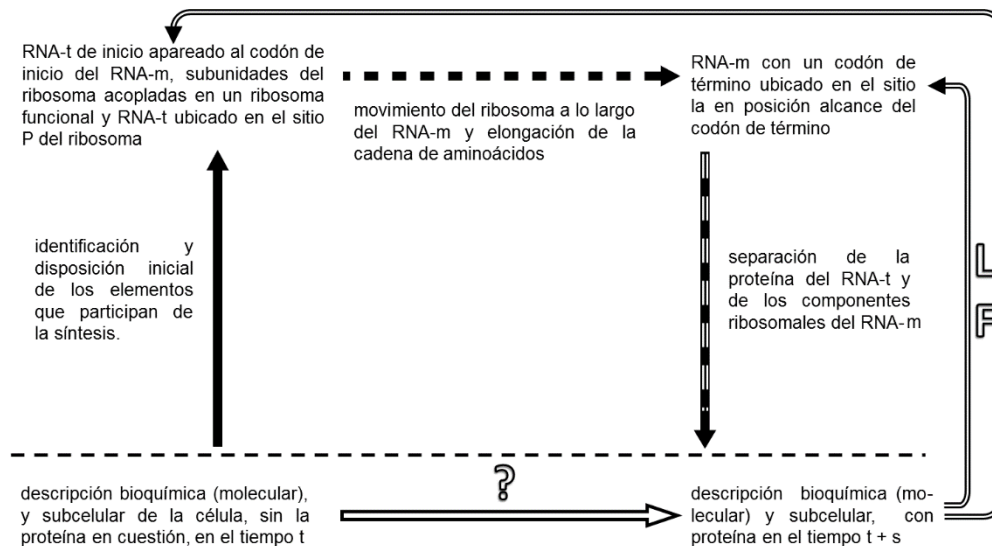


Figura 4. Diagrama del mecanismo de síntesis de proteínas que destaca los flujos informativos de la pregunta o asunto y la respuesta.

La pregunta está representada por tres componentes, en la parte inferior del esquema: la flecha horizontal marcada con un signo de interrogación, su origen y su destino. ¿Cómo, dentro de la célula, pasamos de un estado (en  $t$ ) cuya descripción, (en términos de una amplia gama de biomoléculas —iones, monómeros y biopolímeros informacionales— y orgánulos subcelulares, de diferentes tipos), no incluye la proteína en cuestión, a otro estado posterior ( $t + s$ ), cuya descripción sí la incluye? Aquí, se nos indica que la pregunta acerca del mecanismo o proceso de formación de las proteínas, se formula en un contexto subcelular, biomolecular y temporalizado. Tanto el estado pre-síntesis como el post-síntesis, se describen en términos del tipo, abundancia, y ubicación de las especies bioquímicas (moleculares) y orgánulos que se hallan presentes en determinadas regiones de la célula en determinados momentos. Éste es el marco conceptual que, por decirlo en los términos de van Fraassen, fija la clase de contraste, o, en lenguaje de la concepción estructuralista, delimita el territorio donde se ubican las aplicaciones intencionales, (territorio que prescriptivamente se debe describir en términos que no presupongan la validez de las leyes enunciadas por el modelo o teoría).

Cabe destacar que, si bien la carga teórica de las descripciones arriba mencionadas es clara, su origen se encuentra en la bioquímica o en la biología celular, no en el mecanismo de síntesis de proteínas. En algunos esquemas puede perderse de vista la naturaleza, fundamentalmente bio-química de las entidades que participan de la síntesis proteica. Ello se debe al grado de detalle con que se representan, por ejemplo, en ocasiones, propias de contextos biomoleculares o celulares, el RNA está representado como una cinta en la que se indican las posiciones relativas de

una serie de bases nitrogenadas (que a veces se identifican mediante letras, o incluso fórmulas químicas), no se hace énfasis en su estructura en tanto biopolímero (cadena de nucleótidos). En otras ocasiones, en contextos más cercanos a la bioquímica, se muestra, con detalle estereoquímico, la estructura espacial del RNA como una cadena molecular de ribosas, cuyo carbono 1' está unido covalentemente a una base nitrogenada y las ribosas se encuentran unidas entre sí en dirección 5'-3' mediante enlaces fosfo-diéster. A veces, incluso se particulariza sobre los pormenores de la plasticidad estructural del RNA, pues presenta estructuras terciarias muy variables (desde una hélice de banda simple, o doble, hasta ovillamientos muy complicados). Idealmente, en cualquier momento podemos pasar de un tipo de representación a otro y existen representaciones mixtas.<sup>72</sup>

En la parte correspondiente a la respuesta, a fines de su presentación, se dividirán las subestructuras en tres tipos o momentos: (i) las que realizan la introducción de los términos teóricos, (ii) las que corresponden a una serie de transformaciones concatenables donde, de manera justificada, se obtienen determinados estados de cosas a partir de otros y (iii) las que corresponden a la aplicación o desenlace que cierra la respuesta, pues permite obtener la situación buscada. En este caso, la descripción (en términos de las biomoléculas y orgánulos subcelulares), de un estado que, de manera posterior al momento de inicio, incluye la proteína en cuestión.

La flecha negra ascendente representa lo que en lenguaje de la concepción estructuralista de teorías correspondería a la introducción de los términos síntesis-proteica-teóricos. Se considera que el significado de éstos cobra sentido al interior del modelo de la síntesis de proteínas, pues se introducen con la intención de explicar a, o dar cuenta de, dicha síntesis (cf. Balzer; Moulines y Sneed, 1987). La flecha vincula la descripción inicial de la pregunta (formulada de manera no síntesis-proteica-teórica), con una descripción síntesis-proteica-teórica. Esto constituye una ampliación de los horizontes lingüísticos, que establece la existencia de nuevos tipos de entidades, no considerados con anterioridad.

A diferencia de lo que ocurre en física, donde la mayoría de los términos T-teóricos, en muy diferentes teorías (T), suelen ser funciones métricas o funcionales (funciones de funciones) métricos,<sup>73</sup> en biología molecular, muchos de los términos T-teóricos corresponden a entidades (materiales), a propiedades o partes de tales

---

<sup>72</sup> En biología es muy común que un determinado asunto o fenómeno se enlace, no con un tipo de representación, sino con una serie conectada de ellos (y parte del trabajo consiste en transitar de uno a otro).

<sup>73</sup> Piénsese, por ejemplo, en funciones como masa, o temperatura, o funcionales como aceleración, fuerza, energía, entropía etc.

entidades, mas también se pueden presentar, relaciones, funciones y funcionales. En el caso que nos ocupa, esencialmente, los términos síntesis-proteica-teóricos son:

- (i) Dos tipos de RNA. El RNA-mensajero (RNA-m) y el RNA de transferencia (RNA-t).
- (ii) Una enzima: la peptidil transferasa.
- (iii) Un conjunto de factores de liberación.
- (iv) Los tres sitios del ribosoma funcional (sitio A (del Aminoácido), sitio P (del Péptido), y sitio E (de salida (Exít))).
- (v) Una función de identificación de los codones del RNA-m, Una función de identificación de los anticodones de los diferentes RNA-t.
- (vi) Una función de identificación del estado de los RNA-t (libre, unido a su respectivo aminoácido o unido a una cadena peptídica cuyo último aminoácido es el que corresponde al RNA-t en cuestión).
- (vii) Una serie de funciones, dependientes del tiempo, que nos permiten establecer el contenido molecular de los sitios del ribosoma.

La identificación del RNA como una molécula de ácido ribonucleico con cierto rango de peso molecular y determinadas posibilidades de estructura terciaria o cuaternaria, posee un fuerte contenido bioquímico teórico. Su postulación como RNA-m o RNA-t añade contenido síntesis proteica-teórico. De manera semejante, saber que la peptidil transferasa es una enzima, es una caracterización propia de la bioquímica o de la enzimología, el postular que en ausencia de ribosomas es inerte y su forma de acción en el ribosoma, añade contenido síntesis proteica-teórico. La identificación de las subunidades ribosomales tiene contenido con carga teórica derivado de la biología celular, la postulación de que el ribosoma activo está conformado por un par de subunidades, de tamaño desigual, cuyo acoplamiento conforma los diferentes sitios donde se lleva a cabo la síntesis de proteínas, agrega contenido síntesis proteica-teórico, como también lo añade el señalar que los factores de liberación se unen en el sitio A. La caracterización de que un trinucleótido posee tales bases nitrogenadas, es bioquímica, la afirmación de que se trata del iésimo codón de un RNA-m, o del anticodón de un RNA-t que corresponde a determinado aminoácido, o que dicho trinucleótido se encuentra en sitio A de un ribosoma en el instante i son afirmaciones con carga teórica derivada de la síntesis proteica.

Esencialmente, la flecha negra ascendente, es la abreviatura de la aplicación de una serie de funciones que en una serie de pasos operan sobre la descripción de inicio de la pregunta y que, tomadas conjuntamente, nos indican que en un determinado momento (i) en el sitio P de un ribosoma activo (e.e., uno donde las

subunidades ribosomales se encuentran acopladas en un ribosoma funcional), un RNA-t de inicio portando el aminoácido (i) se aparea con el codón de inicio del RNA-m. y a continuación, en el sitio A un RNA-t cargado con su correspondiente aminoácido, según la clave dada por el código genético se aparea con el anticodón correspondiente al codón (i+1)

La flecha horizontal punteada en la parte superior de la figura 4 representa la parte medular de la síntesis: una sucesión temporal de estados o episodios efectivamente concatenados en virtud de la permanencia o modificación coherente de las entidades que participan de la síntesis y de sus posiciones relativas. La disposición, en los diferentes sitios del ribosoma, de las biomoléculas que participan en diferentes momentos de la síntesis se indica en la figura 5. Mientras el ribosoma se desplaza a lo largo del RNA-m, sucesivos RNA-t que portan los aminoácidos que conformarán la proteína,<sup>74</sup> se van apareando, en consonancia con el apareamiento complementario de las bases nitrogenadas presentes en el codón y el anticodón, con la serie de codones del RNA-m en el sitio A. En una serie de procesos que se repiten codón a codón, el RNA-t, que recién ingresa al ribosoma, recibe la creciente cadena de aminoácidos quedando el suyo en el extremo final, y a continuación al tiempo que va avanzando por el ribosoma pasa la cadena al siguiente RNA-t. Una vez que ha quedado sin carga de aminoácidos, abandona el ribosoma.<sup>75</sup>

---

<sup>74</sup> El carbono 3' de la ribosa terminal se encuentra unido covalentemente a una molécula de aminoácido, esta unión es específica y depende del anti-codón que porta la molécula de RNA-t.

<sup>75</sup> Cabe señalar que la narración de esta sucesión episódica constituye la parte medular de la historia de la síntesis de proteínas y su descripción podría hacerse en términos de una explicación narrativa, con la salvedad de que estos eventos no son únicos sino que ocurren regularmente en cada síntesis. Adicionalmente, desde un punto de vista cognitivo esta narrativa está asociada a el esquema imaginario “fuente de movimiento-sendero-meta” mismo que es el principal esquema relacionado con las explicaciones narrativas (cf. Lakoff y Nuñez, 2005),



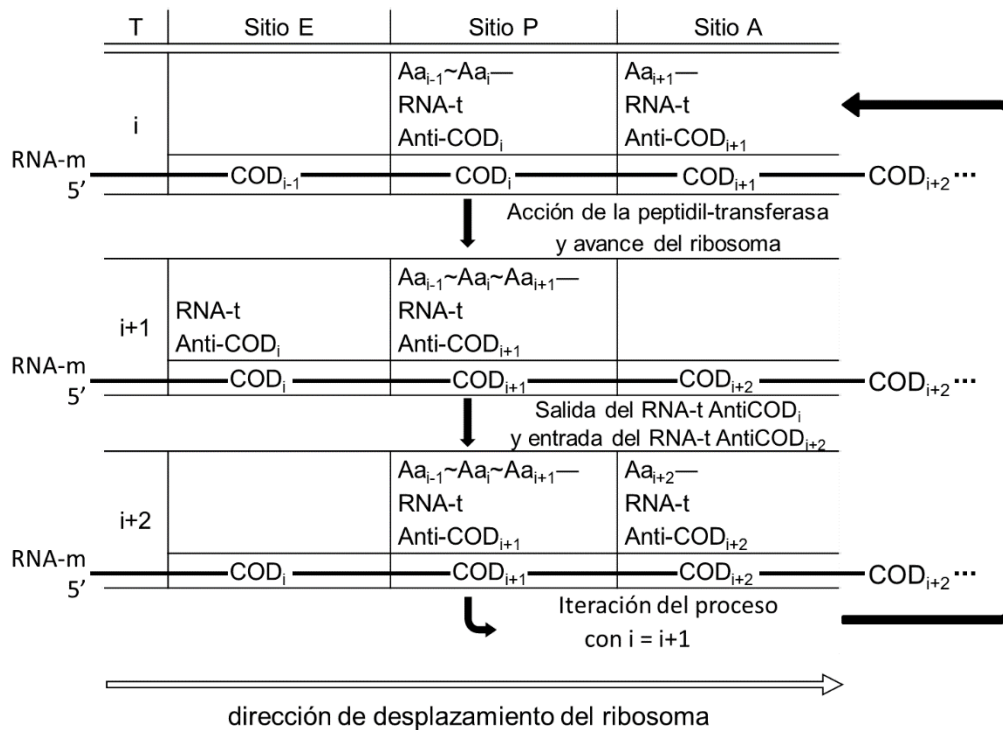


Figura 5. Estados de ocupación sucesivos de los diferentes sitios del ribosoma. La columna de la izquierda, representa el tiempo, indica el paso o intervalo temporal del que se trata. El resto de las columnas indican cuáles moléculas (o porciones de moléculas) ocupan los distintos sitios del ribosoma en los sucesivos instantes.

La flecha descendente de guiones blancos y negros, de la figura 4 representa le término de la síntesis, la separación de la proteína del sistema molecular donde se ha formado. Cuando el ribosoma llega a un codón de término (un triplete de bases no asociado a ningún RNA-t), el sitio A es ocupado por una serie de (factores de liberación, que en conjunción con la RNA-polimerasa separan la proteína del RNA-t que corresponde al último de los aminoácidos de la cadena, a continuación, las dos subunidades del ribosoma se separan del RNA-m.

Hemos visto cómo actúan las distintas entidades que participan de la síntesis proteica sin embargo, para que todo marche adecuadamente es necesario agregar algo más, algo que coordine la forma en que están relacionadas entidades y funciones (su modo de acción). Algo que proporcione un garante de que necesariamente el proceso será así. Bajo los cánones del NM diríamos que lo que hace falta es postular la efectiva existencia del mecanismo, bajo los de un enfoque modelo-teórico como el que hemos seguido, lo faltante es una ley, que, de manera sinóptica, postule la existencia y concatene o ponga en relación, las diferentes entidades y funciones postuladas por el modelo.

Antes de enunciar la forma que tomaría la ley permítasenos señalar la relación que existe entre leyes y modelos. Un modelo es una interpretación que fija el significado de las entidades y funciones de una manera global, sistémica. En la asignación de significado no se buscan (o se construyen) uno a uno los términos en (o de) un diccionario de definiciones, el significado se fija fundamentalmente mediante una constricción que involucra a todas las entidades y funciones postuladas por el modelo. El modelo explicita la ontología de la porción del mundo de la cual se pretende hablar, nos indica cuál es su estructura y, de forma sinóptica, señala su dinámica. Un modelo nos dice de manera holista qué es lo que hay en el mundo y cómo se comporta, esto es, nos indica las constricciones a las que la ontología está sometida. Nos dice a qué leyes obedece su comportamiento. Las leyes regulan el comportamiento de las entidades (dominios) y actividades (funciones) que conforman los mecanismos, dando lugar al apoyo a contrafácticos.

Como hemos apuntado, concepciones semanticistas, con una estructura de leyes jerárquica y una caracterización de las leyes como generalizaciones no accidentales, permiten dar cuenta de los aspectos más destacados de la explicación mecánico-causal. En el caso que nos ocupa la ley postula la existencia de las diferentes entidades involucradas en la síntesis proteica. Así como el segundo principio de Newton postula la existencia de fuerzas que dan cuenta del movimiento, la ley, o si se prefiere generalización no accidental, de la síntesis de proteínas postula la existencia de entidades subcelulares que interactúan de maneras específicas a fin de que la síntesis ocurra. Las flechas marcadas LF, en la figura 4 representan tal ley, un posible enunciado para la misma sería:

“Para toda proteína existe:

- un RNA m;
- un conjunto de RNA-t, (en sus tres estados (libre, unido a su respectivo aminoácido o unido a una cadena peptídica cuyo último aminoácido es el que corresponde al RNA-t en cuestión);
- un par de subunidades ribosómicas, acopladas en un ribosoma funcional;
- una enzima peptidil transferasa;
- tres sitios del ribosoma funcional (A, P y E) de síntesis;
- una función de identificación de los codones del RNA-m;
- una función de identificación de los anticodones de los diferentes RNA-t;
- una función de identificación del estado de los RNA-t;
- un conjunto de funciones, dependientes del tiempo, que nos permiten establecer el contenido molecular de los sitios del ribosoma y
- un conjunto de factores de liberación,

tales que:

- en un determinado momento, que podríamos llamar de inicio, el sitio P del ribosoma funcional se encuentra ocupado por: un RNA-t de inicio,(con su respectivo aminoácido de inicio (aai)) apareado al codón de inicio del RNA-m que se encuentra en el mismo sitio;
- en el instante posterior, en el sitio A del ribosoma funcional un RNA-t cargado con su correspondiente aminoácido, se aparea con el anticodón correspondiente al codón (i+1) según la clave dada por el código genético;
- el resto de las moléculas involucradas van dando lugar a una serie de episodios concatenados según la pauta de la figura 5 y lo indicado para la flecha descendente de guiones blancos y negros.”

En la manera utilizada aquí (al igual que en las reconstrucciones de la escuela estructuralista), las leyes presentan una estructura jerárquica. A la construcción indicada arriba se van añadiendo otras abriendo sucesivamente distintas ramas, especificando la naturaleza de las entidades y funciones cuya naturaleza se ha dejado parcialmente sin definir en las leyes anteriores de la rama, al final de cada rama obtenemos una formulación completamente especificada de la ley. Las constricciones sucesivas, se encuentra en una relación de especialización, en el sentido estructuralista (cf. Balzer, Moulines y Sneed, 1987).

A continuación, sin pretender exhaustividad, se enuncian algunas líneas de especialización, mismas que construyen especificando: (i) el tipo particular de código genético utilizado (si bien el código más frecuente se encuentra casi universalmente extendido, existen versiones alternativas (cf. Osawa *et al.*, 1993)) Los diferentes códigos pueden presentarse de manera independiente o mediante una estructura de ramificaciones evolutiva (cf. Jukes y Osawa, 1993). (ii) El tipo de estructuras ribosomales, aquí debe considerarse la enorme variedad de estructuras ribosomales a lo largo de los grandes dominios biológicos (*Archaea*, *Bacteria* y *Eucarya*), pudiendo llegar a la particularización de especies biológicas (cf. Noll y Miller, 1970). (iii) El tipo de codones de inicio, (iv) el tipo de codones de termino, (v) los diferentes tipos de peptidil, transferasa etc.

#### 4. CONCLUSIONES

La formulación de la síntesis proteica, en términos de mecanismos no es incompatible con su formulación en términos de modelos y leyes, el asunto parece una mera cuestión de perspectivas lo que resta fuerza a la tesis de la incompatibilidad de enfoques. En principio esta conclusión puede ser extendida a la totalidad de los mecanismos postulados en biología molecular.

## Referencias

1. Abrahamsen, A., y Bechtel, W. (2015). Diagrams as Tools for Scientific Reasoning. *Review of Philosophy and Psychology*, 6(1), 117–131.
2. Aglioti, S. M., Bufalari, I., y Candidi, M. (2014). Multisensory mental simulation and aesthetic perception. En: N. S. Levent, A. Pascual-Leone, y S. Lacey (Eds.), *The Multisensory museum: cross-disciplinary perspectives on touch, sound, smell, memory, and space* (pp. 301–318). Lanham, Maryland: Rowman y Littlefield.
3. Alleva, K., Díaz, J. A., y Federico, L. (2012). La teoría MWC (Monod, Wyman y Changeux): el sistema alostérico. *Agora: papeles de Filosofía*, 31(2).
4. Allwein, G., y Barwise, J. (Eds.). (1996). *Logical reasoning with diagrams*. New York: Oxford University Press.
5. Anderson, M., Meyer, B., y Olivier, P. (Eds.). (2002). *Diagrammatic Representation and Reasoning*. London: Springer-Verlag.
6. Andrews, S., Polovina, S., Hill, R., y Akhgar, B. (Eds.). (2011). *Conceptual Structures for Discovering Knowledge: 19th International Conference on Conceptual Structures, ICCS 2011, Derby, UK, July 25-29, 2011, Proceedings*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
7. Balzer, W., Moulines, C. U., y Sneed, J. D. (1987). *An Architectonic for Science: the Structuralist Program*. Dordrecht: Springer Netherlands.
8. Barwise, J., y Etchemendy, J. (1989). Information, infons, and inference. En: J. Barwise, J. M. Gawron, G. Plotkin, y S. Tutiya (Eds.), *Situation Theory and Its Applications*: (pp. 33–78). Center for the Study of Language (CSLI).
9. Barwise, J., y Seligman, J. (1997). *Information flow: the logic of distributed systems*. Cambridge; New York: Cambridge University Press.
10. Barwise, J., y Shimojima, A. (1995). Surrogate reasoning, cognitive studies. *Bulletin of Japanese Cognitive Science Society*, 4(2), 7–27.
11. Bechtel, W. (2011). Mechanism and Biological Explanation\*. *Philosophy of Science*, 78(4), 533–557.
12. Bechtel, W., y Abrahamsen, A. (2005). Explanation: a mechanist alternative. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 36(2), 421–441.
13. Bechtel, W., y Abrahamsen, A. (2007). In search of mitochondrial mechanisms: interfield excursions between cell biology and biochemistry. *Journal of the History of Biology*, 40(1), 1–33.
14. Bechtel, W., y Abrahamsen, A. (2011). Complex biological mechanisms: Cyclic, oscillatory, and autonomous. En: C. A. Hooker (Ed.), *Philosophy of complex systems* (pp. 257–286). Amsterdam; Boston: Elsevier/North-Holland.

15. Bechtel, W., y Richardson, R. C. (2010). *Discovering complexity: decomposition and localization as strategies in scientific research*. Cambridge, Mass: MIT Press.
16. Binder, E., Hagelweide, K., Wang, L. E., Kornysheva, K., Grefkes, C., Fink, G. R., y Schubotz, R. I. (2014). Sensory-guided motor tasks benefit from mental training based on serial prediction. *Neuropsychologia*, 54, 18–27.
17. Braillard, P.-A., y Malaterre, C. (2015). *Explanation in Biology* (Vol. 11). Dordrecht: Springer Netherlands.
18. Burnston, D. C. (2016). Data graphs and mechanistic explanation. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 57, 1–12.
19. Carnap, R. (1939). *Foundations of logic and mathematics*. The University of Chicago press.
20. Casanueva, M. (2009). Transmisión visual del conocimiento. En: M. Casanueva y B. Bolados (Eds.), *El giro pictórico: epistemología de la imagen* (pp. 213–234). Rubí, Barcelona, España; México: Anthropos; Universidad Autónoma Metropolitana Cuajimalpa.
21. Casanueva, M., y Bolaños, B. (2009). *Giro pictórico: epistemología de la imagen*. Rubí: Anthropos.
22. Casanueva, M., y Méndez, D. (2008). Teoría y experimento en Genética Mendeliana: una exposición en imágenes. *THEORIA. Revista de Teoría, Historia y Fundamentos de la Ciencia*, 23(3), 285–306.
23. Chao, H.-K., Chen, S.-T., y Millstein, R. L. (Eds.). (2013). *Mechanism and Causality in Biology and Economics*. Springer Netherlands.
24. Chein, M., Mugnier, M.-L., y Croitoru, M. (2013). Visual reasoning with graph-based mechanisms: the good, the better and the best. *The Knowledge Engineering Review*, 28(3), 249–271.
25. Cooper, R., Mukai, K., Barwise, J., Perry, J., y Information (U.S.), C. for the S. of L. and. (1989). *Situation Theory and Its Applications*. Stanford: Center for the Study of Language (CSLI).
26. Craver, C., y Darden, L. (2001). Discovering mechanisms in neurobiology: the case of spatial memory. En: P. K. Machamer, R. Grush, y P. McLaughlin (Eds.), *Theory and Method in the Neurosciences* (pp. 112–137). Pittsburgh: University of Pittsburgh Press.
27. Craver, C. F. (2001). Role Functions, Mechanisms, and Hierarchy. *Philosophy of Science*, 68(1), 53–74.
28. Craver, C. F. (2006). When mechanistic models explain. *Synthese*, 153(3), 355–376.
29. Craver, C. F. (2007). *Explaining the brain: mechanisms and the mosaic unity of neuroscience*. Oxford; New York: Oxford University Press; Clarendon Press.

30. Craver, C. F. (2008). Physical Law and Mechanistic Explanation in the Hodgkin and Huxley Model of the Action Potential. *Philosophy of Science*, 75(5), 1022–1033.
31. Craver, C. F. (2014). The Ontic Account of Scientific Explanation. En: M. I. Kaiser, O. R. Scholz, D. Plenge, y A. Hüttemann (Eds.), *Explanation in the Special Sciences: The Case of Biology and History* (pp. 27–52). Dordrecht: Springer Netherlands.
32. Craver, C. F., y Darden, L. (2013). *In search of mechanisms: discoveries across the life sciences*. Chicago; London: The University of Chicago Press.
33. Craver, C. F., y Kaiser, M. I. (2013). Mechanisms and laws: clarifying the debate. En: H.-K. Chao, S.-T. Chen, y R. L. Millstein (Eds.), *Mechanism and Causality in Biology and Economics* (pp. 125–145). Dordrecht: Springer Netherlands.
34. Darden, L. (2002). Strategies for Discovering Mechanisms: Schema Instantiation, Modular Subassembly, Forward/Backward Chaining. *Philosophy of Science*, 69(S3), S354–S365.
35. Darden, L. (2006). Flow of Information in Molecular Biological Mechanisms. *Biological Theory*, 1(3), 280–287.
36. Darden, L. (2008). Thinking Again about Biological Mechanisms. *Philosophy of Science*, 75(5), 958–969.
37. Darden, L. (2013). Mechanisms versus causes in biology and medicine. En: H.-K. Chao, S.-T. Chen, y R. L. Millstein (Eds.), *Mechanism and Causality in Biology and Economics* (pp. 19–34). Dordrecht: Springer Netherlands.
38. Darden, L., y Craver, C. (2002). Strategies in the interfield discovery of the mechanism of protein synthesis. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 33(1), 1–28.
39. Díez, J. A., y Moulines, C. U. (2016). *Fundamentos de filosofía de la ciencia*. Barcelona: Ariel.
40. Einstein, A. (1945). Testimonial on the psychology of mathematical invention. En: J. Hadamard (Ed.), *An essay on the psychology of invention in the mathematical field* (Unaltered and unabridged reprint of the enlarged (1949) ed, pp. 142–143). Princeton: Princeton University Press.
41. Ferri, F., Frassinetti, F., Ardizzi, M., Costantini, M., y Gallese, V. (2012). A sensorimotor network for the bodily self. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(7), 1584–1595.
42. Galison, P. (2006). Images scatter into data, data gather into images. En: S. Manghani, A. Piper, y J. Simons (Eds.), *Images: a reader* (pp. 236–241). London; Thousand Oaks: SAGE Publications.
43. Gärdenfors, P. (2004). *Conceptual spaces: the geometry of thought*. Cambridge, Mass.: MIT Press.

44. Gebharder, A., y Kaiser, M. I. (2014). Causal graphs and biological mechanisms. En: M. I. Kaiser, O. R. Scholz, D. Plenge, y A. Hüttemann (Eds.), *Explanation in the Special Sciences: The Case of Biology and History* (pp. 55–85). Dordrecht: Springer Netherlands.
45. Giardino, V. (2013). Towards a diagrammatic classification. *The Knowledge Engineering Review*, 28(3), 237–248.
46. Giere, R. N. (1997). *Explaining science: a cognitive approach* (4. reprint). Chicago, Ill.: The University of Chicago Press.
47. Giere, R. N. (2004). How Models Are Used to Represent Reality. *Philosophy of Science*, 71(5), 742–752.
48. Giere, R. N. (2009). An agent-based conception of models and scientific representation. *Synthese*, 172(2), 269.
49. Glennan, S. (2002). Rethinking Mechanistic Explanation. *Philosophy of Science*, 69(S3), S342–S353.
50. Goodwin, W. (2009). Visual Representations in Science\*. *Philosophy of Science*, 76(3), 372–390.
51. Hadamard, J. (Ed.). (1945). *An essay on the psychology of invention in the mathematical field* (Unaltered and unabridged reprint of the enlarged (1949) ed). Princeton: Princeton University Press.
52. Hoffmann, M. H. G. (2011). Cognitive conditions of diagrammatic reasoning. *Semiotica*, 2011(186).
53. Illari, P. M., y Williamson, J. (2012). What is a mechanism? Thinking about mechanisms across the sciences. *European Journal for Philosophy of Science*, 2(1), 119–135.
54. Jukes, T. H., y Osawa, S. (1993). Evolutionary changes in the genetic code. *Comparative Biochemistry and Physiology. B, Comparative Biochemistry*, 106(3), 489–494.
55. Kaiser, M. I., Scholz, O. R., Plenge, D., y Hüttemann, A. (Eds.). (2014). *Explanation in the Special Sciences: The Case of Biology and History*. Dordrecht: Springer Netherlands.
56. Kulpa, Z. (2009). Main Problems of Diagrammatic Reasoning. Part I: The generalization problem. *Foundations of Science*, 14(1), 75–96.
57. Lakoff, G., y Núñez, R. E. (2011). *Where mathematics comes from: how the embodied mind brings mathematics into being* (Nachdr.). New York, NY: Basic Books.
58. Larkin, J. H., y Simon, H. A. (1987). Why a Diagram is (Sometimes) Worth Ten Thousand Words. *Cognitive Science*, 11(1), 65–100.
59. Machamer, P., Darden, L., y Craver, C. F. (2000). Thinking about Mechanisms. *Philosophy of Science*, 67(1), 1–25.
60. Magnani, L., Nersessian, N., y Thagard, P. (Eds.). (1999). *Model-Based Reasoning in Scientific Discovery*. Springer US.

61. Manghani, S., Piper, A., y Simons, J. (Eds.). (2006). *Images: a reader*. London ; Thousand Oaks: SAGE Publications.
62. Mast, F. W., y Ellis, A. W. (2015). Internal Models, Vestibular Cognition, and Mental Imagery: Conceptual Considerations. *Multisensory Research*, 28(5–6), 443–460.
63. Mekios, C. (2015). Explanation in Systems Biology: Is It All About Mechanisms? En: P.-A. Braillard y C. Malaterre (Eds.), *Explanation in Biology: An Enquiry into the Diversity of Explanatory Patterns in the Life Sciences* (pp. 47–72). Dordrecht: Springer Netherlands.
64. Méndez, D., y Casanueva, M. (2006). A reconstruction of Darwin's pangenesis in a graph format. En: K.-G. Niebergall (Ed.), *Philosophie der Wissenschaft, Wissenschaft der Philosophie: Festschrift für C. Ulises Moulines zum 60. Geburtstag* (pp. 157–164). Paderborn: Mentis.
65. Miller, P. (Ed.). (1970). *Control of organelle development*. Cambridge: Cambridge University Press.
66. Mitchell, S. D. (2000). Dimensions of Scientific Law. *Philosophy of Science*, 67(2), 242–265.
67. Monod, J., Wyman, J., y Changeux, J.-P. (1965). On the nature of allosteric transitions: A plausible model. *Journal of Molecular Biology*, 12(1), 88–118.
68. Moreau, D. (2012). The role of motor processes in three-dimensional mental rotation: Shaping cognitive processing via sensorimotor experience. *Learning and Individual Differences*, 22(3), 354–359.
69. Moulines, C. U. (1992). Concepción estructural de las ciencias como forma de holismo. *Agora: Papeles de filosofía*, 11(1), 9–18.
70. Nelsen, R. B. (1993). *Proofs Without Words: Exercises in Visual Thinking*. Washington: MAA.
71. Nicholson, D. J. (2012). The concept of mechanism in biology. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 43(1), 152–163.
72. Niebergall, K.-G. (Ed.). (2006). *Philosophie der Wissenschaft, Wissenschaft der Philosophie: Festschrift für C. Ulises Moulines zum 60. Geburtstag*. Paderborn: Mentis.
73. Osawa, S., Jukes, T. H., Watanabe, K., y Muto, A. (1992). Recent evidence for evolution of the genetic code. *Microbiological Reviews*, 56(1), 229–264.
74. Perini, L. (2005). Explanation in Two Dimensions: Diagrams and Biological Explanation. *Biology and Philosophy*, 20(2), 257–269.
75. Perini, L. (2013). Diagrams in biology. *The Knowledge Engineering Review*, 28(3), 273–286.
76. Purchase, H. C. (2014). Twelve years of diagrams research. *Journal of Visual Languages and Computing*, 25(2), 57–75.



77. Reutlinger, A. (2014). The Generalizations of Biology: Historical and Contingent? En: M. I. Kaiser, O. R. Scholz, D. Plenge, y A. Hüttemann (Eds.), *Explanation in the Special Sciences: The Case of Biology and History* (pp. 131–153). Dordrecht: Springer Netherlands.
78. Schurz, G. (2014). Evolutionary Explanations and the Role of Mechanisms. En M. I. Kaiser, O. R. Scholz, D. Plenge, y A. Hüttemann (Eds.), *Explanation in the Special Sciences: The Case of Biology and History* (pp. 155–170). Dordrecht: Springer Netherlands.
79. Sheredos, B., Burnston, D., Abrahamsen, A., y Bechtel, W. (2013). Why Do Biologists Use So Many Diagrams? *Philosophy of Science*, 80(5), 931–944.
80. Sin, S. (2009). *The logical status of diagrams*. Cambridge: Cambridge University Press.
81. Sklar, L. (Ed.). (2014). *Physical Theory: Method and Interpretation*. Oxford: Oxford University Press.
82. Sober, E. (1997). Two Outbreaks of Lawlessness in Recent Philosophy of Biology. *Philosophy of Science*, 64, S458–S467.
83. Sollfrank, T., Hart, D., Goodsell, R., Foster, J., y Tan, T. (2015). 3D visualization of movements can amplify motor cortex activation during subsequent motor imagery. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9, 463.
84. Sowa, J. F. (2000). *Knowledge representation: logical, philosophical, and computational foundations*. Pacific Grove: Brooks/Cole.
85. Sowa, J. F. (2002). Commentaries to MS 514 by Charles S. Peirce (c. 1909). Recuperado de <http://www.jfsowa.com/peirce/ms514.htm>.
86. Sowa, J. F. (2011). Cognitive Architectures for Conceptual Structures. En: S. Andrews, S. Polovina, R. Hill, y B. Akhgar (Eds.), *Conceptual Structures for Discovering Knowledge* (pp. 35–49). Berlin: Springer Berlin Heidelberg.
87. Stjernfelt, F. (2007). *Diagrammatology: An Investigation on the Borderlines of Phenomenology, Ontology, and Semiotics*. Dordrecht: Springer Netherlands.
88. Tabery, J. G. (2004). Synthesizing Activities and Interactions in the Concept of a Mechanism\*. *Philosophy of Science*, 71(1), 1–15.
89. Thagard, P. (1992). Computing coherence. En: R. N. Giere (Ed.), *Cognitive Models of Science* (NED-New edition, Vol. 15, pp. 485–488). Minnesota: University of Minnesota Press.
90. Thagard, P. (2010). *The brain and the meaning of life*. Princeton, N.J.: Princeton University Press.
91. Tiles, J. E. (1988). Iconic Thought and the Scientific Imagination. *Transactions of the Charles S. Peirce Society*, 24(2), 161–178.
92. Tversky, B. (2015). The Cognitive Design of Tools of Thought. *Review of Philosophy and Psychology*, 6(1), 99–116.
93. van Fraassen, B. C. (1970). On the Extension of Beth's Semantics of Physical Theories. *Philosophy of Science*, 37(3), 325–339.

94. van Fraassen, B. C. (1993). Laws and Symmetry. *The Philosophical Review*, 102(3), 408.
95. van Mil, M. H. W., Boerwinkel, D. J., y Waarlo, A. J. (2013). Modelling Molecular Mechanisms: A Framework of Scientific Reasoning to Construct Molecular-Level Explanations for Cellular Behaviour. *Science and Education*, 22(1), 93–118.
96. Watson, J. D. (Ed.). (2014). *Molecular biology of the gene* (Seventh edition). Boston: Pearson.
97. Woodward, J. (2002). What Is a Mechanism? A Counterfactual Account. *Philosophy of Science*, 69(S3), S366–S377.
98. Zenker, F., y Gärdenfors, P. (Eds.). (2015a). *Applications of Conceptual Spaces: The Case for Geometric Knowledge Representation*. New York: Springer International Publishing.
99. Zenker, F., y Gärdenfors, P. (2015b). Communication, rationality, and conceptual changes in scientific theories. En: F. Zenker y P. Gärdenfors (Eds.), *Applications of Conceptual Spaces: The Case for Geometric Knowledge Representation* (pp. 259–277). New York: Springer International Publishing.

## Capítulo 7. Jerarquías integración y complejidad en biología

En colaboración con Guillermo Folguera y Mariana Peimbert

A lo largo de la historia de la biología tanto holistas como reduccionistas han encontrado en la idea de jerarquías una de las vías conceptuales más fructíferas para pensar la complejidad y diversidad de lo viviente (Eldredge, 1985, 2007; Maynard Smith y Szathmáry, 1997; Emmeche, Stjernfelt y Køppe, 2000; Mazzochi, 2008). A su vez, las jerarquías han sido de gran utilidad para categorizar y organizar la vida. El arreglo de las especies en series de clases anidadas que agrupan entidades similares relacionadas se remite al pensamiento griego y llegó hasta nuestros días a través de la obra de Linneo cuya taxonomía, refleja el pensamiento jerárquico, incluso en el nombre de las especies.<sup>76</sup> En la biología actual, la estructura formal de las clasificaciones reconoce una serie de niveles denominados 'categorías' organizados según una relación de orden jerárquico estricto. En términos generales, desde la biología del siglo XX el 'nivel' dentro de la jerarquía fue entendido como la posición de una categoría particular respecto de otras. A su vez, a cada una de ellas corresponden ciertas clases entendidas como *taxa*. La clasificación se basa en la idea de que todos los organismos deben formar parte de dichos *taxa* y sólo pueden ser parte de un único taxón en cada una de las categorías.

A fines de la adecuada conceptualización de la complejidad y diversidad biológicas, no basta una sola jerarquía. Sin embargo, más allá de sus usos en taxonomía, actualmente no hay acuerdo respecto a los tipos de jerarquías que deben considerarse, ni a cuáles sean sus niveles o a cuáles relaciones presentan entre ellos. Así, por ejemplo, aunque la jerarquía de los denominados "niveles de organización" ha recibido gran aceptación (Novikoff, 1945; Whyte, Wilson, y Wilson, 1969; Pattee, 1973; Grene, 1987; Allen y Hoekstra, 1992; Ahl y Allen, 1996; Mazzochi, 2008), la diversidad de niveles reconocidos varía tanto como sus postulantes y la pluralidad de propuestas se presenta por igual a lo largo de toda la escala, aunque quizá se encuentre más acentuada en los niveles superiores de la jerarquía. A título de ejemplo, Valentine (1973) indica que las jerarquías ecológicas involucran a organismos, poblaciones, comunidades, provincias y biota. Otra opción puede encontrarse en Mac Mahon *et al.* (1978), donde se describen tres jerarquías

---

<sup>76</sup> A pesar del esencialismo creacionista de Linneo, que hoy juzgamos inadecuado (Mayr, 1982) aún conservamos su manera de nombrar especies y grandes ramas de su taxonomía.

“paralelas” por encima del nivel del organismo. La primera tiene como niveles: reino, *phylum*, clase, orden, familia, género y especie. La segunda, propone la comunidad, la población y el *demo*. La última indica los niveles ecológicos de biósfera y ecosistema. Curtis *et al.* (2006) introducen un amplio espectro de niveles de integración en ecología: individuos, poblaciones, grupos de poblaciones, comunidades, ecosistemas, regiones naturales, biósfera.

En este trabajo nos ocupamos de algunas de las principales dificultades que presentan las jerarquías a la hora de aprehender la diversidad biológica, a la vez que proponemos una alternativa que a nuestro entender logra resolver varios de dichos inconvenientes y se constituye en una vía para la integración de pensamientos multinivel que permitan un marco para la integración requerida por la Evo-Devo.

## 1. CONSIDERACIONES GENERALES EN TORNO A LOS PRINCIPALES TIPOS DE JERARQUÍAS

En términos generales, un sistema jerárquico consiste en una colección de subclases o partes de un determinado sistema o conjunto que se halla en una relación que establece prelación (un orden). Aunque esta caracterización admite la posibilidad de jerarquías no inclusivas, en el caso particular de la biología la mayoría de las jerarquías que se han propuesto son obligatoriamente inclusivas. Diferentes tipos de jerarquías pueden ser consideradas en función de: (i) los ítems o entidades que las componen, (ii) las relaciones que se establecen entre los niveles (básicamente se admiten tres tipos: ontológicas, epistemológicas y metodológicas) y (iii) el patrón de ordenamiento.

En biología se han postulado diversas jerarquías que presentan diferencias respecto a estos tres aspectos y en la actualidad, no hay consenso respecto a las características que debe presentar una jerarquía como tal, pues cada autor consigna y destaca diferentes aspectos, unos más formales, otros más orgánicos. No obstante, por lo general se reconocen al menos dos divisiones principales de jerarquías.

Por una parte se encuentra la división señalada por Salthe (2002), quien diferencia entre jerarquías todo-parte, a las que denomina escalares, y las jerarquías de especificación o anidamiento de subclases. En las jerarquías todo-parte las partes están en los todos, (v.g., [... [especies [poblaciones [organismos [genes [...]]]]]), mientras que en las jerarquías de especificación, la relación relevante es “ser una subclase de” (v.g., {mamíferos {primates {humanos}}}). Cabe señalar que nada

impide considerar la existencia de jerarquías mixtas o grupos de jerarquías relacionadas (ver, por ejemplo, Thagard, 1992).

Por otro lado, Eldredge (1985, 2008) diferencia entre “jerarquías ecológicas” o “sincrónicas” y “jerarquías evolucionistas” o “dicrónicas”. Las primeras se relacionan con patrones de transferencia de materia y energía, valga decir con las maneras en que las entidades *interaccionan* (Hull, 1980). Una lista de sus componentes típicamente incluye proteínas, organismos, avatares (poblaciones), ecosistemas locales y ecosistemas regionales. Las jerarquías evolucionistas están fincadas en la información genética y la evolución, por lo que incluyen *replicadores* (Dawkins, 1976; 1982): genes, organismos, demos (poblaciones), especies y *taxa* de niveles superiores. Cabe señalar que la diferencia entre estas jerarquías está dada por la naturaleza de los distintos niveles que incluyen, y no por el tipo de relaciones que establecen entre sus niveles. Es significativo remarcar que los organismos forman, a la vez, parte de ambas jerarquías.

En lo que sigue nos ocuparemos fundamentalmente de diferentes jerarquías de niveles de organización, reconociendo que no se trata de una propuesta única, sino de una serie de ellas. No usaremos una definición o caracterización precisa pues la diversidad de niveles reconocidos varía tanto como sus postulantes, a modo de ilustración, señalamos la secuencia: “biomoléculas, orgánulos, sistemas sub-celulares, células, grupos celulares, tejidos, órganos, sistemas, organismos, grupos, (clonas), poblaciones comunidades, ecosistemas y biosfera”, es claro que se pueden considerar otros niveles o extremos. De estas jerarquías, nos importa señalar que entre sus niveles se contempla una cierta relación de conformación, pues las entidades de cualquier nivel, con excepción del primero (caso de haberlo), están al menos parcialmente constituidas por algún tipo de re-agrupamiento o re-combinación de unidades del nivel previo (partes). La construcción puede ir desde un simple ordenamiento o una adición de unidades, hasta el resultado de aplicar una o una serie sucesiva de operaciones como: combinar, agrupar, ordenar, reunir, re-combinar, etc.

## 2. ONTOLOGÍA(S), REDUCCIONISMO Y FUNDAMENTISMO EN LAS JERARQUÍAS BIOLÓGICAS

Las jerarquías de niveles han servido de apoyo tanto a posiciones reduccionistas - que sostienen algún tipo de fundamentismo-, como anti reduccionistas, que se asocian a posiciones emergentistas y/o pluralistas. El fundamentismo suele acompañarse de la tesis de reducción ontológica misma que, en términos generales, “implica la afirmación de que objetos o ámbitos de cierta naturaleza pueden, al fin y a la postre, definirse o caracterizarse en términos o en componentes que

corresponden a otro ámbito, de naturaleza distinta” (Klimovsky, 1994). En la biología contemporánea el reduccionismo ontológico se encarna en la idea de que cada sistema biológico particular (ej: un organismo) no es otra cosa que conglomerados de moléculas e interacciones entre ellas.

Frecuentemente, el reduccionismo ontológico y el fundamentismo moleculares se han contrapuesto a posiciones vitalistas, holistas o sistémicas. Durante el siglo XX, una de las áreas en donde este enfrentamiento se dio con mayor intensidad fue la biología del desarrollo. En ésta y otras áreas, cada vez son más numerosas las posiciones anti-reduccionistas que, respecto a la jerarquía de niveles, postulan que el ascenso entre niveles implica el reconocimiento de nuevas propiedades y leyes no derivables de aquellas que caracterizan a los niveles previos y que no necesariamente conectan entidades inter niveles. Es común que quienes abogan por tesis anti-reduccionistas postulen la existencia de mecanismos de retroalimentación y de interacciones intra e inter niveles de organización biológica (Weiss, 1950, 1971; von Bertalanffy, 1972; Lambert, 1984); destacando la influencia de los niveles superiores sobre los que se encuentran por debajo de ellos (Campbell, 1974; Emmeche, Köppe y Stjernfelt, 2000; Noble 2006; Martínez y Moya, 2011). Este tipo de emergentismo conlleva la tesis de autonomía epistémica, y en ocasiones también una tesis de autonomía ontológica de los diferentes niveles (Emmeche, Köppe y Stjernfelt, 1997), lo que plantea la posibilidad de identidades múltiples, o pluralidades ontológicas. v.g., un paramecio es —a la vez— simbiote, organismo, célula, compleja red de interacciones de subsistemas celulares, gigantesca estructura dinámica de diversos biopolímeros en arreglos particulares, etc. Desde esta perspectiva, ninguno de estos niveles es reducible a aquel donde supuestamente radica la verdadera y única realidad ontológica. A su vez, cabe señalar que el pluralismo ontológico admite múltiples descripciones a lo largo de los diferentes niveles. Quizá convenga aquí recordar que reconocer la genuina autonomía ontológica de los niveles no significa permitir en ellos la anulación de las leyes que rigen en los niveles a los que pertenecen sus diversas partes.

### 3. LAS JERARQUÍAS: ALGUNAS DIFICULTADES

Si bien las versiones canónicas de las jerarquías biológicas cuentan con innegables virtudes y contribuciones, también enfrentan dificultades a la hora de explicar o representar la complejidad y diversidad de la vida. A continuación, desarrollaremos brevemente algunas de las principales.

#### 3.1 Dominios y niveles, una relación difícil

(a) Los múltiples dominios parecen exigir múltiples jerarquías, por ejemplo, (i) en una jerarquía que incluya a las hormigas parece necesario incluir un nivel entre lo individual y lo poblacional, ítem que no se requiere en diferentes especies de arácnidos, aunque sí en delfines, con las diferencias del caso, (ii) leer en las especies actuales su historia evolutiva, ver en ellas las ramificaciones del árbol de la vida, implica, en buena medida, saber distinguir analogías y homologías. El carácter polifilético de algunos *taxa* tiene considerables implicaciones en las homologías (Gould, 1980). Si la jerarquía debe permitir la representación por niveles de la filogenia evolutiva, se debe admitir la distinción de jerarquías diferentes, o al menos la separación o reunión de ramas diferentes de una misma jerarquía, probablemente con niveles también diferentes.

(b) En las diferentes jerarquías, ni la lista de niveles ni los niveles mismos poseen límites indubitables y fijos. Ejemplificando, actualmente existen al menos dos *territorios*, cercanos al nivel de organismo, que parecen contar como niveles: simbioses y biopelículas. Los simbioses se entremezclan generando nuevas entidades con características —emergentes— heredables. Desde nuestra perspectiva, los diferentes tipos de simbioses deben considerarse nuevos niveles de organización biológica y cabe diferenciar un enorme abanico de ellos, siendo los más extremos aquellos que implican la imposibilidad de retornar a la vida autónoma. Por su parte, en las biopelículas se presenta una interacción íntima muy compleja, pues las células de los organismos (incluso de distintas especies) que las conforman son capaces de regulación genética a distancia y de procesos de sincronización de eventos y diferenciación celular.

(c) Otro problema es la vaguedad en la delimitación de niveles, especialmente en aquellos casos que parecen requerir “soluciones especiales”. Por ejemplo, los casos de los hongos de gran extensión (kilómetros de diámetro), o de los arrecifes de coral, ¿se tratan propiamente de individuos, poblaciones, o bien de otra alternativa? Un primer impulso puede ser el de vincular los cuerpos con continuidades espaciales, pero ello generaría problemas en el caso de los injertos o de las ramas poliploides.

(d) La simbiosis genera problemas en la adjudicación de los niveles. Ejemplificando: según la teoría de la endo-simbiosis serial, la célula eucariota es el homólogo de una reunión secuencial y estructurada de células procariotas. Si el cambio entre niveles implica surgimiento de propiedades emergentes, los eucariotas deberían estar jerárquicamente por encima de los procariotas. Así, el nivel celular no parece ser ni un solo nivel, ni una clase natural.

(e) Por otra parte, un organismo unicelular es un organismo, aunque no tenga ni sistemas, ni órganos, ni tejidos con lo que se rompe el patrón composicionalista, a menos que se reconozcan varias jerarquías o éstas se ramifiquen. Da la impresión que el término “organismo” se aplica a entidades ubicadas en distintos niveles, sobre distintas jerarquías y contempla por igual células bacterianas o entidades cercanas a lo poblacional.

(f) Un último ejemplo de los tipos de problemas respecto a los dominios, se asocia a la aplicación del término especie. Ilustrando: (i) debido a la transferencia horizontal de genes, no es posible seguir pretendiendo que el concepto de especie y en consecuencia su nivel asociado, sea el mismo o tenga el mismo significado en los tres dominios de la vida *Archaea*, *Bacteria* y *Eukarya*, (ii) la hibridación, particularmente frecuente en vegetales, también genera problemas en la asignación de especies (Futuyma 1998) y (iii) las especies en anillo, como las que componen el género *Larus* en torno al Polo Norte, también representan un caso complicado.

### 3.2. La multiplicidad de jerarquías y la dificultad de una unificación

Las diferentes jerarquías generan una partición y un orden, sobre variados y numerosos aspectos de los seres vivos y su posible unificación no está exenta de dificultades. Es, en este contexto, en el que debe entenderse una de las grandes aspiraciones de la reciente biología evolutiva del desarrollo (Evo-Devo), misma que demanda una re-conceptuación de las maneras dominantes en las que se han pensado tanto la evolución como el desarrollo (Burian, 1997) y cuyo éxito depende en gran medida de esta empresa (Laubichler y Maienschein, 2007). Entre otros aspectos, la posición integracionista de la evo-devo plantea la necesidad de generar mecanismos integradores de niveles, revisar las distinciones entre causas próximas y remotas y entre biología funcional y evolutiva (Amundson, 2005; Martínez y Moya, 2011) con mayor o menor intensidad, dependiendo del programa de investigación elegido (Müller, 2007).

### 3.3 La exclusión de la temporalidad

Otro cuestionamiento a las jerarquías biológicas tiene que ver con la ausencia de una dimensión temporal en muchas de ellas. Posiblemente, esta ausencia revele en parte el carácter fijista que le fue dado en propuestas tales como las de Linneo. A partir de la consolidación de la estructura jerárquica en la segunda mitad del siglo XX, la ausencia de la dimensión temporal refleja algún tipo de dificultad en la estrategia de conceptualización, pues en numerosos casos la sola presentación de los niveles incluidos remite o presupone, su origen temporal. Es cierto que algunas jerarquías como la evolutiva, estructurada a partir de las unidades de selección,



presuponen alguna noción de temporalidad. Sin embargo, múltiples conceptualizaciones jerárquicas no la contemplan y ello les resta dinamismo.

#### 4. EXTENSIÓN DE LAS JERARQUÍAS Y LA ESTRUCTURA DE REDES MULTINIVEL, SU REPRESENTACIÓN EN EL PLANO

A continuación, se ilustran algunos trazos que deben ser considerados para la representación en el plano de redes (orientadas) de niveles y que permiten la descripción de pluralidades ontológicas. En particular, presentaremos las nociones de modularidad y tiempo biológico.

##### 4.1. El eje composicional, la modularidad

Las ideas sobre módulos son múltiples. Mientras que para Moss (2001) un módulo es “una unidad que es una parte componente de un sistema mayor que, sin embargo, posee su propia identidad estructural y/o funcional”, Callebaut (2005) enfatiza la integración interna y la independencia relativa de otros módulos, en tanto que Müller y Wagner (1996) y Müller y Newman (2003) consideran que los módulos deben persistir como unidades identificables a través de grandes intervalos y servir como bloques de construcción de otros sistemas. El enfoque modular puede auxiliar en la elucidación de lo que se considere un nivel.

En los sistemas modulares, las entidades de cualquier nivel, con excepción del primero (caso de haberlo), están al menos parcialmente constituidas por algún tipo de re-agrupamiento o re-combinación de unidades de niveles previos. Este esquema da lugar a una jerarquía anidada de bloques de construcción y permite la conexión tanto entre módulos como entre niveles. Adicionalmente, la confección modular es un dispositivo ahorrador de trabajo y energía, pues la secuenciación de componentes con relativamente pocas interacciones es menos costosa y más ágil que la síntesis de grandes configuraciones a partir de pequeñas unidades sueltas con muchas posibilidades de interacción (Stephens, 2011). Esta propiedad contribuye sustantivamente a la modelización de la génesis de los niveles.

En el nivel básico, estructuras sencillas, como, por ejemplo, monómeros orgánicos, se integran en sistemas más grandes (en este caso mediante uniones covalentes, v.g. biomoléculas funcionales, como proteínas, o ácidos nucleicos). Tales sistemas se constituyen en bloques mayores (por ejemplo, vías metabólicas o redes de regulación de genética (GRN) (Huang, 2011)) que a su vez se integran en módulos funcionales y así sucesivamente, formando, en y entre niveles, redes complejas cuyos componentes se vinculan mediante nexos estructurales y funcionales (Oltvai y Barabási, 2002).

El eje composicional representa un gradiente discreto que —aproximadamente— coincide con el orden jerárquico entre niveles, conforme nos alejamos del origen se requieren mayores operaciones de construcción recursiva para obtener las entidades que se ubican en esa región.

Las ideas y métodos del llamado análisis de gradientes en ecología vegetal (Curtis y McIntosh, 1951; Whittaker, 1956, ter Braak, 1995; Prentice, 1988; Kruskal, 1964 a y b) pueden ser de utilidad aquí, pues al ordenar las entidades según un criterio estructural que expresa un cambio relativamente gradual, es posible revelar patrones de distribución, composición y agregación de entidades que estén relacionados con algún otro tipo de gradiente. Así como la gama de verdes de una montaña, delata su composición florística, lo que a su vez delata cambios ambientales, es de esperar que los gradientes composicionales de los niveles estén relacionados con estrategias experimentales o uso de ciertos instrumentos. Más aún es probable que nos permitan entrever aspectos relacionados con estilos de razonamiento o contextos intelectuales, pero hay que proceder con cautela pues esta cuestión habrá de resolverse empíricamente (Méndez, 2006; Méndez y Casanueva, 2012).

#### 4.2. El eje temporal, el tiempo biológico

En 1956, Haldane propuso una clasificación de los fenómenos biológicos en: moleculares, fisiológicos, ontogénicos, históricos y evolutivos y, bajo la óptica de la composición modular, señaló que en los diferentes niveles el crecimiento en dimensiones espaciales, va acompañado de un incremento en la duración de los eventos, donde cada uno de los procesos de un determinado nivel está compuesto por números procesos más rápidos que él mismo del nivel previo. Así, composiciones modulares particulares, inducen sobre tales niveles los correspondientes patrones de medida temporal. El tiempo biológico propio no es un tiempo universal, sino uno relativo a bioprocesos particulares. Sorprendentes lecturas sobre los organismos aparecen cuando, por ejemplo, comparamos la duración de la vida de una musaraña con la de un elefante, no en años, o meses, sino en número de pulsaciones cardiacas o de divisiones celulares.

Las entidades biológicas, poseen genidentidad: dentro de ciertos límites, son susceptibles de cambio y modificación, sin pérdida de identidad. Esto les confiere la capacidad de tener historia, de poseer pasado, presente y futuro *propios*. Más que considerar que los seres vivos están insertos en un tiempo universal, estandarizado, debemos pensar que la pauta de sus propios devenires constituye la adecuada medida de su tiempo biológico. La escala, y la unidad de medida del tiempo, están

dadas por la conformación y duración de sus eventos. La pluralidad ontológica de las identidades está relacionada con una multiplicidad de referentes temporales, a cada descripción ontológica debe asociarse la correspondiente escala de tiempo.

#### 4.3. La identificación de la(s) correspondencia(s) es un problema empírico.

El eje temporal refleja el devenir coordinado de sucesiones de eventos con pluralidad ontológica. La ontogenia de los metazoarios sirve para ilustrarlo. A través del tiempo, van apareciendo arreglos estructurales que poseen propiedades emergentes. La mórula, una agrupación celular a la que podemos considerar el primer tejido, da origen a otros tres (ectodermo, endodermo y mesodermo), en algún momento aparecen órganos y sistemas. El proceso se corresponde con diversos niveles y ejes descriptores dentro de cada uno de ellos. Ejemplos de ejes descriptores pueden ser: (i) en el nivel molecular: patrones de regulación genética (sistema *hox*), diferentes rearrreglos del proteoma, o incluso los cambios en el metagenoma de su microbiota, (ii) en el nivel subcelular: diferentes descripciones de estados cromosómicos, (iii) en el nivel celular, líneas de genealogías celulares o sucesiones de conjuntos de estados celulares, (iv) en el nivel tisular la histogénesis y la organogénesis, etc. Está claro que entre estos descriptores existen relaciones de todo tipo. Por ejemplo, simultaneidad (aunque el tiempo se mida en escalas diferentes), sucesión, asignación, implicación determinación, etc. Tales relaciones enlazan a los ejes conforma red.

Otro ejemplo de fenómeno con pluralidad ontológica es la macroevolución, proceso que puede ser relatado bajo diferentes ópticas. Enfoques centrados en “genes”, “células”, “organismos”, “demes”, “avatares”, “especies” y “clados”, entre otros, pueden actuar como ejes descriptores de la especiación. También hay procesos sincrónicos de los que se puede predicar el pluralismo ontológico, por ejemplo, la ubicación sobre el globo terráqueo, de las diferentes entidades coexistentes reconocidas por la ecología.

#### 4.4. Las redes multinivel

En nuestras redes las identidades están representadas por nodos, cada uno de ellos posee dos coordenadas una correspondiente a su descriptor y nivel y otra marca su ubicación temporal sobre un proceso de genidentidad. Las relaciones entre los nodos deben determinarse empíricamente. Un ejemplo se presenta en la figura 1.

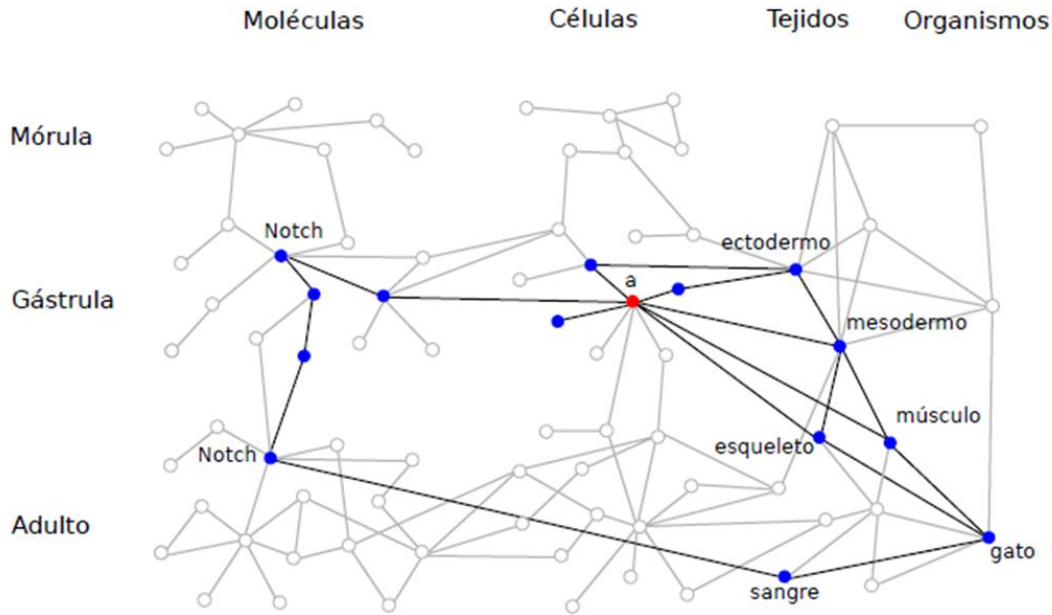


Figura 1. Ejemplo de una red multinivel. Una célula (a) del mesodermo, interactúa con las células vecinas. Dicha célula, surgió de células del ectodermo y dará lugar al músculo y esqueleto de la pata de un gato. La célula del mesodermo va a migrar y sólo después de esto va a expresar de forma oscilatoria varios grupos de genes, incluida la vía de señalización Notch (proteína receptora involucrada también en la génesis del tejido sanguíneo del adulto).

Para cada proceso con genidentidad existen una serie de ejes descriptores -que lo ubican en múltiples niveles- y un conjunto de relaciones inter-descriptores. Frecuentemente los niveles están integrados por varios descriptores, cada uno destaca con una ontología particular, cuyos términos sirven de polos a las relaciones con otros descriptores. La imagen es la de una serie de ejes “paralelos” (ramas) cada uno con sus propios nodos desde los cuales emanan relaciones hacia otros nodos sobre otros ejes.

A diferencia de una jerarquía simple, en la red cada par de nodos puede relacionarse por más de una ruta, y no todas las descripciones se actualizan en un determinado modelo. Los diversos modelos más bien constituyen descripciones parciales que se construyen en función del caso, pudiéndose ampliar o modificar en todo momento. Nuestra visión no es un sistema monolítico consistente, sino una urdimbre más o menos laxa que admite la existencia regiones que, tomadas conjuntamente, pueden entrar en conflicto. Una metáfora útil es considerar a las diferentes regiones de la red como memes que se encienden y se apagan, no todos están encendidos todo el tiempo y diferentes estrategias metodológicas nos permiten observar diferentes memes, por lo que podemos tener visiones alternativas de diferentes historias.

## 5. CONCLUSIONES

La red consta de diversas jerarquías u órdenes que sirven de descriptores de procesos con genidentidad y pluralismo ontológico. De este modo, conviene concebirlas como ramas en crecimiento que pueden dividirse y reunirse (anastomosis) de múltiples maneras. Cada rama describe un proceso desde la óptica una determinada genidentidad y nivel. De esta manera:

- (i) Se proporciona la posibilidad de contar con múltiples jerarquías para los múltiples dominios de la biología.
- (ii) No hay problema en admitir que ni la lista de niveles ni los niveles mismos poseen límites indubitables y fijos, pues la urdimbre que conforma la red posee nodos cuya robustez cambia a lo largo del tiempo que incluso, pueden admitirse como objetos *fuzzy*, sin límites precisos.
- (iii) Las simbiosis se modelizan como múltiples tipos de fusiones de ramas.
- (iv) La separación permite que ramas divergentes con origen común marquen cosas distintas en las correspondientes jerarquías (aunque se denominen con la misma voz). Recuperar las variaciones reales entre las especies o incluso organismos, exige postular variaciones reales entre las jerarquías que los contienen y no hay por qué esperar que todas contenga el mismo orden o que existan correspondencias obvias. Una vez separadas las ramas adquieren sus .propias historias.
- (v) El modelo de ramas potencialmente divergentes o convergentes, lejos de impedir la unificación, la asegura.
- (vi) La temporalidad no está excluida. Por el contrario, el tiempo es un factor estructurador en cada uno de los órdenes jerárquicos de las diferentes ramas, a la vez que la simultaneidad asegura la existencia de vínculos entre ramas.
- (vii) Dado que el significado de los términos científicos, es relativo al contexto relacional en que aparecen, aceptar que el significado de un término puede depender del significado de otro ubicado en un nivel superior dentro de la escala jerárquica, resta importancia al reduccionismo extremo, pues aunque pueda postularse cierta primacía ontológica de los niveles inferiores, ya no se sigue necesariamente una primacía epistemológica.

## Referencias

1. Ahl, V., y Allen, T. F. H. (1998). *Hierarchy Theory: A Vision, Vocabulary, and Epistemology*. Columbia: Columbia University Press.
2. Allen, T. F. H., y Hoekstra, T. W. (1992). *Toward a Unified Ecology: second edition*. Columbia: Columbia University Press.

3. Amundson, R. (2005). *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo*. Cambridge: Cambridge University Press.
4. Braak, C. J. F. T. (1995). *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. (R. H. G. Jongman, C. J. F. T. Braak, y O. F. R. van Tongeren, Eds.). Cambridge: Cambridge University Press.
5. Burian, R. M. (1997). On Conflicts between Genetic and Developmental Viewpoints — And Their Attempted Resolution in Molecular Biology. En: M. L. D. Chiara, K. Doets, D. Mundici, y J. Van Benthem (Eds.), *Structures and Norms in Science: Volume Two of the Tenth International Congress of Logic, Methodology and Philosophy of Science, Florence, August 1995* (pp. 243–264). Dordrecht: Springer Netherlands.
6. Callebaut, W. (2005). The Ubiquity of Modularity. En W. Callebaut y D. Rasskin-Gutman (Eds.), *Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems* (pp. 3–28). Cambridge, Mass: MIT Press.
7. Campbell, D. T. (1974). Downward Causation. En F. J. Ayala y T. Dobzhansky (Eds.), *Studies in the Philosophy of Biology: Reduction and Related Problems* (pp. 179–186). Macmillan International Higher Education.
8. Christopher, S. (2011). Lo que no es la complejidad. En J. Flores Valdés y G. Martínez Mekler (Eds.), *Encuentros con la complejidad* (pp. 13–47). México: Siglo XXI; UNAM.
9. Curtis, H., Barnes, S., y Schnek, A. (2006). *Biología*. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana.
10. Curtis, J. T., y McIntosh, R. P. (1951). An Upland Forest Continuum in the Prairie-Forest Border Region of Wisconsin. *Ecology*, 32(3), 476–496.
11. Eldredge, N. (1985). *Unfinished synthesis: biological hierarchies and modern evolutionary thought*. New York: Oxford University Press.
12. Eldredge, N. (2008). Hierarchies and the Sloshing Bucket: Toward the Unification of Evolutionary Biology. *Evolution: Education and Outreach*, 1(1), 10–15.
13. Emmeche, C., Køppe, S., y Stjernfelt, F. (1997). Explaining Emergence: Towards an Ontology of Levels. *Journal for General Philosophy of Science*, 28(1), 83–117.
14. Emmeche, C., Stjernfelt, F., y Køppe, S. (2000). Levels, Emergence, and Three Versions of Downward Causation. En: P. B. Andersen, C. Emmeche, N. O. Finnemann, y P. V. Christiansen (Eds.), *Downward Causation: Minds, Bodies and Matter* (pp. 13–34). Aarhus: Aarhus University Press.
15. Fillion, G. J., van Bommel, J. G., Braunschweig, U., Talhout, W., Kind, J., Ward, L. D., ... van Steensel, B. (2010). Systematic protein location mapping reveals five principal chromatin types in *Drosophila* cells. *Cell*, 143(2), 212–224.

16. Futuyma, D. J. (1997). *Evolutionary biology* (3a ed.). Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
17. Gould, S. J. (1980). Might We Fit Inside a Sponge's Cell. En *The panda's thumb: more reflections in natural history* (pp. 245–258). New York: Norton.
18. Grene, M. (1987). Hierarchies in Biology. *American Scientist*, 75(5), 504–510.
19. Haldane, J. B. S. (1956). Time in Biology. *Science Progress* (1933- ), 44(175), 385–402.
20. Huang, S. (2012). The molecular and mathematical basis of Waddington's epigenetic landscape: a framework for post-Darwinian biology? *BioEssays: News and Reviews in Molecular, Cellular and Developmental Biology*, 34(2), 149–157.
21. Klimovsky, G. (2001). *Las Desventuras del conocimiento científico: una introducción a la epistemología*. Buenos Aires: A-Z Editora.
22. Kruskal, J. B. (1964a). Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika*, 29(1), 1–27.
23. Kruskal, J. B. (1964b). Nonmetric multidimensional scaling: A numerical method. *Psychometrika*, 29(2), 115–129.
24. Lambert, D. (1984). Population Genetics and the 'Third View' of Evolution. *Tuatara*, 27(2), 121–126.
25. Laubichler, M., y Maienschein, J. (2007). Embryos, Cells, and Organisms: Reflections on the History of Evolutionary Developmental Biology. En: R. Sansom y R. N. Brandon (Eds.), *Integrating Evolution and Development: From Theory to Practice* (pp. 1–24). Cambridge, Mass.: MIT Press.
26. MacMahon, J. A., Phillips, D. L., Robinson, J. V., y Schimpf, D. J. (1978). Levels of Biological Organization: An Organism-Centered Approach. *BioScience*, 28(11), 700–704.
27. Martínez, M. M., y Moya, A. (2011). Natural Selection and Multi-Level Causation. *Philosophy y Theory in Biology*, 3, 1-14.
28. Maynard Smith, J., y Szathmáry, E. (1997). *The major transitions in evolution* (Reprinted). Oxford: Oxford University Press.
29. Mazzocchi, F. (2008). Complexity in biology. Exceeding the limits of reductionism and determinism using complexity theory. *EMBO Reports*, 9(1), 10–14.
30. Méndez, D. (2006). *Paisajes conceptuales de la herencia biológica entre 1865 y 1902: reconstrucción y ordenamiento de teorías de la herencia* (Tesis de Doctorado). Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa, México, D.F.
31. Méndez, D., y Casanueva, M. (2012). Representación de dominios teóricos mediante retículos: el dominio de la herencia biológica durante el periodo 1865-1902. *Ágora: papeles de Filosofía*, 31(2).

32. Moss, L. (2003). Deconstructing the gene and reconstructing molecular developmental systems. En S. Oyama, P. E. Griffiths, y R. D. Gray (Eds.), *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution* (pp. 85–97). Cambridge, Mass.: MIT Press.
33. Müller, G. (2007). Six memos for Evo-Devo. En M. D. Laubichler y J. Maienschein (Eds.), *From embryology to evo-devo: a history of developmental evolution* (pp. 459–524). Cambridge, Mass: MIT Press.
34. Müller, G. B., y Wagner, G. P. (1996). Homology, Hox Genes, and Developmental Integration. *American Zoologist*, 36(1), 4–13.
35. Müller, G., y Newman, A. S. (2003). Origination of Organismal Form: The Forgotten Cause in Evolutionary Theory. En G. Müller y A. S. Newman (Eds.), *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology* (pp. 3–10). Cambridge, Mass.: MIT Press.
36. Noble, D. (2006). *The Music of Life: Biology Beyond Genes*. Oxford, New York: Oxford University Press.
37. Novikoff, A. B. (1945). The Concept of Integrative Levels and Biology. *Science*, 101(2618), 209–215.
38. Oltvai, Z. N., y Barabási, A.-L. (2002). Life's Complexity Pyramid. *Science*, 298(5594), 763–764.
39. Pattee, H. H. (Ed.). (1973). *Hierarchy theory: the challenge of complex systems*. New York: G. Braziller.
40. Salthe, S. N. (2002). Summary of the Principles of Hierarchy Theory, *General Systems Bulletin*, 21, 13–17.
41. Thagard, P. (1992). *Conceptual revolutions* Princeton: Princeton University Press.
42. Valentine, J. W. (1973). *Evolutionary paleoecology of the marine biosphere*. Upper Saddle River: Prentice-Hall.
43. Von Bertalanffy, L. (1972). The History and Status of General Systems Theory. *The Academy of Management Journal*, 15(4), 407–426.
44. Weiss, P. (1950). Perspectives in the Field of Morphogenesis. *The Quarterly Review of Biology*, 25(2), 177–198.
45. Weiss, P. (1971). The basic concept of hierarchic systems. En P. Weiss (Ed.), *Hierarchically organized systems in theory and practice*. New York: Hafner Pub. Co.
46. Whittaker, R. H. (1956). Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs*, 26(1), 1–80.
47. Whyte, L. L., Wilson, A. G., y Wilson, D. M. (Eds.). (1969). *Hierarchical structures: proceedings*. New York: American Elsevier Pub. Co.



## Capítulo 8. Redes y paisajes conceptuales en la Evo-Devo

### 1. FRONTERAS Y TAXONOMÍAS INTERNAS DE LA EVO DEVO

Durante las dos últimas décadas, la biología, la filosofía de la biología y la historia de la biología, han gestado y mantenido gran interés en la biología evolutiva del desarrollo o Evo Devo. A diferencia de otros territorios como la genética de poblaciones, la biología molecular (con las Ciencias Ómicas incluidas), la taxonomía, la fisiología, y otros muchos que pueden ser organizados con base en la naturaleza de sus modelos o aplicaciones pretendidas, la estructura interna de la Evo Devo y la naturaleza de su contribución al concierto total de la biología, no resultan claras en una primera aproximación. Esto quizá se deba a la ausencia de un corpus teórico-conceptual constituido en torno a leyes, pero debe reconocerse que los diferentes modelos que conforman la Evo Devo, tomados individualmente, son claros y sus sistemas, mecanismos o modelos están delimitados con precisión (aunque algunos puedan caracterizarse de complejos). El problema más bien radica en su ensamble, su articulación. Los modelos de la Evo Devo, aunque parcialmente complementarios, son sumamente diversos, lo que dificulta vislumbrar sus distintas relaciones y, por otro lado, tampoco es clara su articulación con el marco dominante previo, la teoría sintética de la evolución (en ocasiones también llamada neodarwinismo, o darwinismo moderno),<sup>77</sup> pues los modelos de la última se encuentran centrados en una visión genético-matemática que nos ha legado una

---

<sup>77</sup> Aunque en veces autores como, Jablonka y Lamb (2005, 2014), Laubichler (2010) o Noble (2015), así lo hagan. los términos “neodarwinismo” y “teoría sintética” no deberían usarse como sinónimos. *Grosso modo*, “neodarwinismo” fue un término acuñado hacia principios del siglo XX (radicado en la tradición anglosajona aunque primordialmente europeo) para referir a una versión recortada del pensamiento de Charles Darwin que otorgaba primacía absoluta a la selección natural por sobre otros mecanismos evolutivos de corte lamarkiano (Romanes, Wallace, Weismann, etc.), por su parte, la expresión “teoría sintética de la evolución” o simplemente “teoría sintética”, “síntesis evolutiva” o “síntesis moderna” se refiere a la “fusión” de los núcleos “mendeliano” y “darwiniano”. Como es sabido, la voz “síntesis moderna” fue acuñada por Julian Huxley en los cuarenta del siglo pasado, pero de manera laxa abarcaría a la “fusión” del primer neodarwinismo con la genética de Mendel-Morgan y según algunos incluye desde los trabajos de R. A. Fisher en 1918 hasta los cincuenta y sesenta. R. A. Fisher, Theodosius Dobzhansky, J.B.S. Haldane, Sewall Wright, William Donald Hamilton, Cyril Darlington, Julian Huxley, Ernst Mayr, George Gaylord Simpson y G. Ledyard Stebbins fueron algunos de sus destacados representantes. Lo que de manera mucho más reciente Jablonka y Lamb, Laubichler, Noble y algunos más buscan referir cuando emplean la expresión “neodarwinismo” es a una visión de la evolución centrada en los genes, con la mutación como principal mecanismo de variación. Tal visión iría mucho más allá de la teoría sintética de la evolución original, pues, entre otros, la genética no se limita a la cromosómica, se añade una perspectiva molecular, se acepta la pertinencia de varios niveles de selección tanto hacia abajo como hacia arriba y se postulan varios tipos de jerarquías biológicas, pero ello excede a los límites de este ensayo.

serie de jerarquías, vínculos y constricciones teóricas que no parecen articularse armónicamente con los modelos de la Evo Devo.

Considerando la enorme pluralidad de enfoques de la Evo Devo, y la tensión entre ésta y la teoría sintética, no es extraño que existan numerosos trabajos dedicados tanto a postular (o identificar) algún tipo de arquitectura epistémica (o si se prefiere concepto-cognitiva), que dé cuenta de la diversidad de recursos programas y proyectos teórico-experimentales reunidos bajo la bandera de la Evo Devo, como al trazado de una demarcación respecto a la perspectiva de la, nacida dominante, aunque nunca hegemónica, aún robusta, y hoy menguante, tradición que arroja a la teoría sintética de la evolución (*i. a.*, Laubichler y Maienschein 2007; Carroll, 2008; Pigliucci; Müller, 2010; Noble 2015).

Los intentos por trazar una línea divisoria entre la Evo Devo y la teoría sintética, han conocido diversas épocas. En una gradación de discrepancia creciente con el *statu quo*, se ha pasado de pensar a la Evo Devo como una disciplina en emergencia que provoca tensiones y merece especial atención (v.g., Arthur, 2000; Gilbert, 2000, 2003; Raff, 2000; Robert, 2002; Hall y Olson, 2003; Love, y Raff, 2003), a la consideración de la necesidad de una nueva síntesis, donde Evo Devo y la teoría sintética queden integrados (v.g., Callebaut, Müller, y Newman, 2007; Müller, 2007; Laubichler, 2010; Pigliucci y Müller, 2010); a la postulación de la Evo Devo como enfoque revolucionario que desplaza con ganancia a la síntesis evolutiva, con la que está en disfonía, en numerosas notas. Más aún, la última, se sostiene, de hecho, funge como un obstáculo epistemológico que impide la emergencia de una nueva biología (Laland, *et al.*, 2014; Noble, 2015.).

Por otro lado, los esfuerzos por organizar el campo, han contemplado diferentes estrategias: (i) Algunos (v.g., Raff 2000; Della Pina, Souer, y Koes, 2014.) ponen el acento en las *preguntas* planteadas y los retos a enfrentar en un futuro cercano. Considérese, por ejemplo, la siguiente lista: ¿cómo se originan y evolucionan los distintos sistemas y redes de regulación genética que participan del control de las secuencias de desarrollo de los fenotipos?, ¿qué función tienen los módulos en el desarrollo y la evolución?, ¿cómo y de qué manera las restricciones impuestas por la articulación de los procesos de desarrollo sesgan o canalizan la dirección de los cambios morfológicos durante la evolución?, ¿cómo surgen las novedades morfológicas?, ¿cuál es la relación entre micro-evolución y macro-evolución?, etc.. Por ponerlo en términos coloquiales, las primeras de estas preguntas son más Devo en tanto que las últimas son más Evo, sin que exista una línea tajante entre ellas. (ii) Para otros (v.g., Hall, 2003; o Hendrikse, Parsons, y Hallgrímsson, 2007) la diferencia entre las posiciones incluidas en la Evo Devo se explica por el énfasis puesto en determinados conceptos y constelaciones de conceptos:

“paedomorfismo”, “heterocronía”, “modularidad”, “innovación”, “plan corporal”, “constricciones y canalizaciones”, “paisaje epigenético”, “morfoespacio”, “evolucionabilidad” “auto-organización”, etcétera. Habitualmente, estos conceptos no forman parte de las explicaciones y modelos contemplados por la teoría sintética y entre sus frecuencias de uso pueden notarse cambios temporales, de manera que determinadas épocas están caracterizadas por diferentes paisajes conceptuales. (iii) Otros más otorgan primacía a la importancia relativa de los principales mecanismos causales generadores de las formas orgánicas: selección natural, interacción epigenética, plasticidad fenotípica y asimilación genética, y construcción de nicho, entre otros (v.g., Odling-Smee, Laland y Feldman 2003; Laland, Odling-Smee, y Gilbert, 2009; Pigliucci, 2009; Jablonka y Lamb, 2005/2014; Minelli, y Baedke, 2014, etc.)<sup>78</sup> (iv) Hay quienes centran su atención en los patrones causales: funcionalidad, mecanicismo, cadenas causales, causalidad descendente o multinivel (v.g., Amundson, 2005; Brigandt, 2007; Plutynski, 2008; Laland, Sterelny, Odling-Smee, Hoppitty y Uller, 2011; Fischer y Smith, 2012; Kitchen, y Allaby, 2013, Casanueva y Martínez, 2014; Martínez, y Esposito, 2014). (v) También se ha señalado que la estructura del campo se determina en función de las tradiciones epistémicas y los *estilos científico-experimentales* involucrados (Winther, 2015; Love 2015a) y (vi) Por último, existen análisis que organizan el campo con base en los principales *programas de investigación* (Müller 2007 y 2014; Gerson, 2015; Love, 2015a). Aquí destaca en particular la distinción de G. B. Müller del 2007, dada la importancia que ha adquirido conviene describirla, aunque sea ligeramente.

- (i) El programa de la embriología y morfología comparada, estudia la diacronía de la morfogénesis, contrastando los detalles de la variación anatómica a lo largo de la diversidad fenotípica, distinguiendo entre patrones de desarrollo primitivos y derivados. Recientemente, ha caracterizado el cambio evolutivo mediante la demarcación de regiones dentro de un morfoespacio fenotípico y para definir trayectorias apela a fenómenos dinámicos como la heterocronía.
- (ii) El programa de la genética evolutiva del desarrollo, quizá el más exitoso de la Evo-Devo, estudia la evolución de los sistemas genéticos que regulan el desarrollo, por ejemplo, el diseño y las jerarquías de las redes de regulación genética y las vías de señalización, la mutación, duplicación y divergencia de los genes reguladores, sus patrones de expresión y su papel en la construcción de los planes de desarrollo corporal. Sus principales herramientas han sido la identificación y clonación de genes reguladores (el estudio de las grandes homologías genéticas) y las nuevas técnicas de mapeo

---

<sup>78</sup> Si bien se concede un papel creativo y no simplemente eliminativo a la selección natural (como en Darwin, los rasgos adaptativos se construyen paso a paso a lo largo de muchas generaciones, seleccionando las variantes más adaptadas a ambientes locales, en virtud de la comparativamente mayor eficiencia reproductiva que les confieren sus más eficientes rasgos), se considera que otras fuerzas evolutivas también poseen importancia e incluso pueden superar a la selección.

genómico y visualización de genes y proteínas en momentos específicos del desarrollo.

- (iii) El programa de epigenética experimental, indaga la dinámica de las interacciones moleculares, celulares y tisulares en el desarrollo embrionario a lo largo de la evolución. Explora la subdeterminación genética del fenotipo, destacando la importancia de las influencias del medio ambiente en el desarrollo, atendiendo a las peculiaridades que no están directamente fijadas por la expresión de los genes como la auto-organización, los patrones geométricos, o físicos (v.g., orientación en el campo gravitacional, temperatura o tensegridad), o de herencia materna.
- (iv) Finalmente, el programa teórico y computacional. Está dirigido a las metrificaciones modelizaciones y simulaciones de la evolución de los sistemas del desarrollo. Entre sus principales actividades se encuentra la precisa determinación de los cambios celulares, tisulares y morfológicos que ocurren al alterar la pauta topológica o temporal de la actividad de los genes. Nuevas herramientas matemáticas y computacionales, han permitido el desarrollo de simulaciones 4D de la expresión génica, en particular modelos para el desarrollo de órganos y sistemas particulares. Este programa ha obtenido avances al mostrarnos cómo las redes emergentes surgidas por auto-organización tienden a ser reemplazadas por redes jerárquicas de regulación genética.

La lista que hemos presentado tanto sobre las propuestas de demarcación entre la Evo Devo y la síntesis evolutiva como de estructuración de la propia Evo Devo, es meramente ilustrativa (se presenta con la sola intención de destacar la pluralidad de propuestas) y aún podría extenderse en demasía, más si se atienden simultáneamente otras variables como el tipo de organismo modelo involucrado (cfr., Gilbert, S. F. 2009).<sup>79</sup>

## 2. UN BREVE VISTAZO A LOS SISTEMAS DE REPRESENTACIÓN

Tradicionalmente, el ejercicio filosófico sobre el conocimiento ha estado más dedicado al análisis de sus aspectos conceptuales o al estudio etnográfico de sus prácticas. A continuación, ensayaré una vía distinta, complementaria a éstas, que atiende más a la naturaleza de los sistemas de representación de los diversos

---

<sup>79</sup> En términos generales, en el campo de la Evo-Devo, pueden señalarse ocho organismos modelo básicos, siete de ellos animales: el erizo púrpura (*Strongylocentrotus purpuratus*), la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*), un nematodo rhabditido de climas templados (*Caenorhabditis elegans*), el ratón casero (*Mus musculus*), la rana africana de uñas con sus grandes ovocitos y embriones (*Xenopus laevis*), el pez cebra, cyprinio tropical de grandes capacidades regenerativas (*Danio rerio*), y el pollo común (*Gallus gallus*), y sólo una planta, una mostaza europea (*Arabidopsis thaliana*).

mecanismos y procesos involucrados en la Evo Devo. En ciencia, imágenes y diagramas pueden ser vistos como modelos teóricos que, al indicarnos el proceder de los sistemas bajo estudio, de manera indirecta (a veces no tan indirecta), nos señalan la ontología y las leyes postuladas por las teorías en cuestión, esto es, nos dicen qué es lo hay y cómo se comporta y múltiples ocasiones y constituyen herramientas de cálculo que, en virtud de su gran capacidad para la evocación heurística, son apoyos o andamiajes (affordances) útiles y hasta estratégicos para la obtención de inferencias.<sup>80</sup> A continuación se consideran unos pocos ejemplos de fotografías, diagramas e imágenes, con la sola intención de ilustrar su diversidad y, en algunos casos, contrastar la visión de la Evo Devo con la visión de la embriología clásica y la evolución acorde a las propuestas de la teoría sintética.

Un primer tipo de imágenes que deseo considerar aquí, ocurren en el contexto de la embriología tradicional y aunque no está claramente situada dentro de la Evo Devo mantiene relaciones con ésta, pues sin Devo no hay Evo Devo. Me refiero a las imágenes de divulgación que muestran los cambios macroscópicos temporales en el *desarrollo de un organismo* (por ejemplo, el pollo, o el humano) medidos en días o semanas. Su tradición es muy antigua y se retrotrae a Aristóteles o, de manera moderna, a Malpighi. Tres extraordinarios ejemplos pueden verse en Polutry CRC (2006), Mormino, K S (2011) y Leung, M (2004). Como tempranamente señalaron Hamburger y Hamilton (1951), en su clásica monografía sobre el desarrollo del pollo, el método es totalmente arbitrario. No hay por qué esperar que los bioprocesos involucrados en el desarrollo sigan el patrón de las revoluciones de nuestro planeta en torno a su propio eje, o de la organización laboral e institucional de los humanos.<sup>81</sup> Sin embargo, la medición de los eventos macroscópicos en días conserva su encanto, pues la refiere a un patrón que nos es más conocido que, por ejemplo, el tiempo de aparición de un determinado número de somitas y puede seguirse fácilmente en un salón de clase, donde el embrión de pollo es una

---

<sup>80</sup> En filosofía, la tradición que cultiva el análisis, uso y desarrollo de diagramas útiles al cálculo y obtención de inferencias se remite, cuando menos, a Euclides e incluye personajes tan destacados como Lull, Leibniz o Peirce. En fechas recientes la Historia y la Filosofía de la Ciencia han realizado un considerable esfuerzo por entender y analizar las imágenes científicas, por captar su uso y su significado, y extraerlas del terreno de lo puramente ornamental, accesorio o incluso anecdótico.

<sup>81</sup> La falta de correlación entre la edad cronológica (basada en un tiempo universal estandarizado) y la estructural es amplia y posee orígenes variados, diferencias genéticas (v.g., un embrión de la raza White Leghorn se desarrolla más rápidamente que uno de la raza Barred Plymouth Rock) diferencias estacionales, viabilidad y vigor de los embriones, tiempo que tardan en llegar a la incubadora, tamaño de los huevos, temperatura de incubación etc. (Hamburger y Hamilton, 1951). En los procesos de desarrollo (como en el resto de los bioprocesos) conviene no perder de vista que muchas veces la propia pauta de los devenires biológicos constituye una mejor escala para la metrización que la referencia a un tiempo universal. En este caso, la referencia a los estados de desarrollo, más que a una cronología alienante, permite estandarizar sus diferentes fases y dar seguimiento a la secuencia en la que los diferentes caracteres se tornan prominentes, lo que ayuda al diagnóstico.

extraordinaria herramienta educativa que ayuda a moldear nuestra comprensión de la embriología de vertebrados.

A pesar de que estas observaciones son macroscópicas, no se piense que por ello son poco sofisticadas o ingenuas. Tanto las ilustraciones anatómicas de Elsie Herbold Froeschner, que enriquecen la monografía de Hamburger y Hamilton, como las fotografías digitales de la cámara de agua de Michelle Leung (2004), por citar sólo dos ejemplos, están realizadas por un ojo entrenado que sabe qué observar y cómo destacarlo. Por ejemplo, respecto de sus imágenes, Leung nos advierte sobre la elección del fondo, la iluminación lateral y el manejo digital del contraste, para resaltar los detalles, o la importancia de la cámara de agua para evitar el colapso de las cavidades embrionarias y eliminar reflejos.

Este tipo de imágenes han permanecido con relativamente pocos cambios a lo largo de siglos, la secuencia de las estructuras que van apareciendo en un embrión de pollo a lo largo de sus diferentes etapas de desarrollo admitirían descripciones muy similares acerca de qué partes del embrión se forman antes o después de qué otras, sin embargo, los contextos que dan sentido global a esas preguntas son muy distintos. Ante ellas, Aristóteles quizá se hubiese preguntado algo parecido a “¿Cómo se actualizan las potencialidades de la entelequia del pollo en la generación de las partes dentro de un huevo?”, en tanto que alguien como Eric H. Davidson quizá se pregunte: “¿Cómo se originan y evolucionan las distintas redes de regulación genética que participan del control de las secuencias de desarrollo del fenotipo en los vertebrados?”

Nuestro segundo tipo de imágenes, están asociadas a la diversidad que se presenta *al interior de una especie o un género*. Un ejemplo clásico, pre Evo Devo, lo constituyen las ilustraciones de Edith Wallace sobre variaciones fenotípicas de *Drosophila* (Caltech Archives, 2009/2011), que en el contexto de la teoría cromosómica de la herencia acompañaron a los trabajos del grupo *Drosophila* (Fly Room) liderado por Thomas H. Morgan, en el California Institute of Technology. Los dibujos de E. Wallace incorporan un extraordinario detalle e información bibliográfica (al margen de sus imágenes ella anotaba el tipo y la fuente de la mutación, si el portador era macho o hembra y las iniciales de quien había encargado la ilustración),<sup>82</sup> y al igual que las ilustraciones monográficas de muchos herbarios o laboratorios de entomología, en ocasiones son más útiles que una fotografía, pues construyen a su objeto relevando o destacando determinadas

---

<sup>82</sup> Los trabajos de E. Wallace, aparecen en textos que incluyen, por ejemplo, información sobre las frecuencias de recombinación con otras variantes genéticas y la inferencia a partir de ello de la posición cromosómica relativa del gen responsable de tal o cual variante fenotípica (Morgan, 1917; Sturtevant, 1921).

partes que no son tan claramente visibles en el espécimen biológico. A más de ochenta años de distancia, los dibujos de E. Wallace sobre la diversidad fenotípica de la mosca de la fruta, pueden contrastarse con las fotografías (10X) de series de alas escindidas del cuerpo, que aparecen en algunos estudios claramente Evo Devo, sobre la evolución de los patrones de pigmentación alar en *Drosophila* de Prud'homme, *et al.*, (2013). En éstas, la información en el texto que las acompaña hace referencia a redes de regulación genética, efectos pleiotrópicos, coevolución de rasgos morfológicos y conductuales, variación fenotípica inter e intra especies, relaciones filogenéticas entre patrones de pigmentación, comparación entre patrones evolutivos de diversos órdenes, etc. (Pick, y Heffer, 2012; Arnoult, *et al.*, 2013; Prud'homme *et al.*, 2011).<sup>83</sup>

Las imágenes de E. Wallace y las de Prud'homme y asociados, pueden considerarse bastante similares, sus descripciones conservan ciertos elementos en común, aunque presentan diferencias patentes, mas el contexto conceptual en el que ocurren es notoriamente diferente. Esto no es inusual, algo similar ocurre con, por ejemplo, las imágenes de los mapas de destino celular (fate maps). Las publicadas hace más de un siglo, por Edwin G. Conklin, sobre el destino final de los linajes celulares (con sus posiciones y proporciones definitivas) del cigoto de *Ascidia* (un tunicado) son uno de lo más preclaros ejemplos de anatomía descriptiva e ilustración embriológica (Conklin, 1905),<sup>84</sup> y tienen su correlato moderno en los mapas de destino de *Oikopleura dioica* (otro tunicado) (Fujii, Nishio, y Nishida, 2008; Nishida, 2008). Nuevamente, las imágenes son muy similares, sus descripciones conservan numerosos elementos en común, aunque presentan diferencias claras, mas su contexto es muy diferente, los trabajos del siglo XXI hacen gala de una tecnología y conocimientos no vislumbrados a principio del siglo XX (por ejemplo, el señalamiento de que mRNAs maternos desempeñan papeles críticos en la determinación del destino celular, la activación de genes homeóticos y de vías de señalización, o el uso de técnicas como la microscopía de contrastaste de interferencia diferencial o la microscopía confocal fluorescente).

Un último tipo de imágenes al que deseo refirme no encuentra parangón en etapas previas a la moderna caracterización de la Evo Devo,<sup>85</sup> se trata de ilustraciones,

---

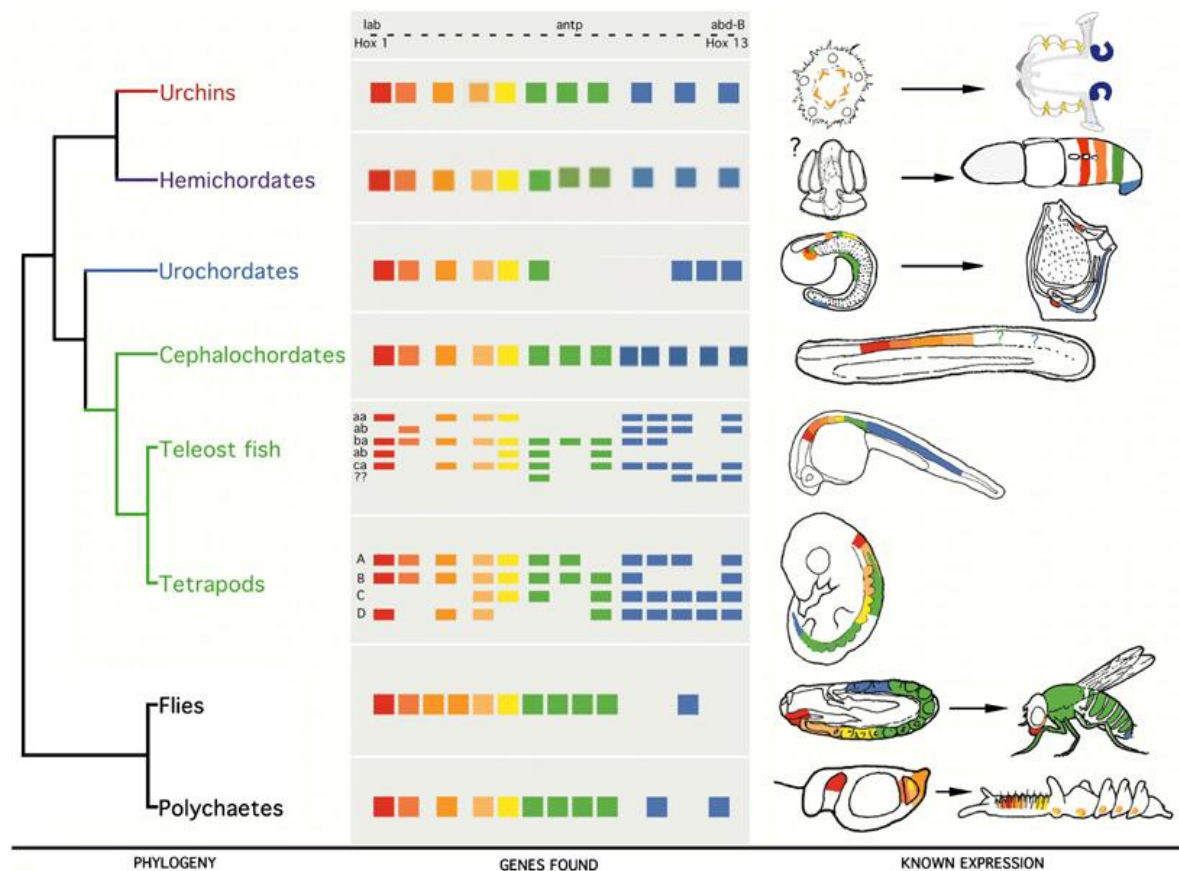
<sup>83</sup> Aunque esta sección está dedicada al análisis de imágenes, cabe señalar que no existen imágenes auto-identificantes, para saber cómo juzgar una imagen, es necesario apoyarse en el texto donde ésta aparece, a fin de identificar con claridad de qué se está hablando. Al igual que con un texto, considerar su contexto es necesario para una adecuada interpretación.

<sup>84</sup> Las ilustraciones de Conklin se reproducen en el libro y página web de Gilbert (2013).

<sup>85</sup> Si bien la mancuerna evolución-desarrollo puede remontarse al siglo XIX (Love y Raff, 2003; Hoßfeld y Olsson, 2003; Laubichler y Maienschein 2007; Love, 2015b), en torno a los orígenes de la Evo Devo contemporánea se han señalado varios hitos (Hall 2003), la publicación de *Embryos and Ancestors* (de Beer, 1940) o más tarde de *Ontogeny and Phylogeny* (Gould, 1977), destacaron la

diagramas o fotografías que correlacionan varios parámetros, pudiendo faltar algunos de ellos. Árboles filogenéticos, en los que se señalan taxones evolutivamente distantes, se correlacionan con las respectivas presencias de genes Hox y las correspondientes regiones embrionarias o del cuerpo adulto en donde se expresan. Véase, por ejemplo, la figura 1.

La imagen de la figura 1 destaca profundas y antiguas homologías genéticas entre los deuterostomados, a pesar de los cambios en su muy amplia diversidad de planes corporales (los hay de simetría, radial o bilateral o cambiante a lo largo de su desarrollo; con o sin formas larvarias de vida independiente, solitarios o coloniales, con o sin eje dorsal ventral, etc.). Un grupo relativamente pequeño genes homeóticos, que poseen una organización cromosómica colineal, controla la regionalización corporal. El patrón de las secuencias génicas presente arroja luz sobre las relaciones filogenéticas de los deuterostomados.



importancia del pedomorfismo y a la heterocronía como mecanismo evolutivo; el descubrimiento de los genes homeóticos (Lewis, 1978; Gehring, 1985), y su identificación como genes altamente conservadores que regionalizan el cuerpo a lo largo del eje anterior a posterior (de la cabeza a la cola) del embrión (genes Hox); los trabajos sobre los orígenes de la pluricelularidad en mixomicetos (Bonner, 1955); la Conferencia Dahlem sobre "Evolución y Desarrollo", realizada en Berlín en 1981, etc. (Bonner, 1982; Hall 2003).



Figura 1. La expresión de los genes Hox en deuterostomados. Hay ocho juegos de genes Hox en peces teleósteos, lo que muestra una duplicación adicional de los cuatro juegos que se encuentran en los vertebrados tetrápodos. En contraste, los deuterostomados invertebrados tienen cada uno un único juego. Las ascidias carecen de algunos de los genes Hox medios, y el grupo se divide en dos cromosomas. Equinodermos y hemicordados comparten una duplicación independiente de los genes posteriores, llamados Hox 11 / 13a, Hox 11 / 13b y Hox 11 / 13c. Los hemicordados expresan una orientación anterior a la posterior en el ectodermo, que más adelante, durante el desarrollo, producirá una red de nervios. Los Equinodermos adultos expresan el anillo nervioso en el lado oral, en lo que corresponde a la posición anterior en cordados y hemicordados. Tomada de Swalla, B. J. (2006).

Las imágenes de este tipo constituyen las ilustraciones de Evo Devo por excelencia, pues compendian sus dos cuestiones básicas: cómo han evolucionado los sistemas de desarrollo y cómo los cambios en los sistemas de desarrollo pueden afectar las trayectorias evolutivas. Por otro lado, muestran la magnitud de la evolución de la que se está hablando. En ellas la macroevolución se muestra en todo su esplendor y no es más una mera extrapolación de procesos microevolutivos. En la iconografía tradicional de la evolución, con exclusión del diagrama del cono de diversidad creciente de Darwin, de las ilustraciones de la ley biogenética de Haeckel (aunque sean un artefacto) y sus fabulosos pedigríes u otro tipo de representaciones semejantes, por lo general, la evolución era (y, en muchos casos, continúa siendo) representada como cambios graduales en un solo linaje filético. Las imágenes de la evolución del caballo como una serie que inicia con el *Eohippus* y contiene una progresión de especies que incrementan su tamaño, de manera concomitante a la disminución del número de dedos, hasta llegar al caballo moderno de gran tamaño y con un solo dedo en la pesuña, o las de una sucesión de homínidos que van incrementando su estatura y posición erecta desde el *Australopithecus* hasta el *Homo sapiens*, se constituyeron en íconos de la evolución orgánica. Tales imágenes tienen un pequeño recorrido en el morfoespacio. En contrario, imágenes del tipo de la figura catorce tienen un recorrido amplio, en ellas, la evolución no se concibe en términos de pequeños cambios que se acumulan a lo largo del tiempo. Los cambios graduales extrapolados en el tiempo o en el espacio (como en la evolución de las especies anillo, donde una serie de poblaciones que cambian gradualmente en torno a una zona de hábitat inadecuado termina por generar dos tipos distintos que coexisten sin cruzarse), son sustituidos por imágenes que contienen grandes cambios fenotípicos.

Al comparar los sistemas de representación de la Evo Devo con aquellos que, para hablar de la evolución y el desarrollo, ofrece la teoría sintética (traducción casi directa de genotipos (genes o grupos de genes) a fenotipos, prendido y apagado de genes en diferentes momentos, especiación alopátrica, simpátrica o parapátrica, barreras geográficas y especies anillo, seguimiento de picos adaptativos, etc.), es claro que no se está hablando de los mismos procesos, en tanto modelos, estos

sistemas de representación reflejan diferentes compromisos ontológicos, v.g., en la Evo Devo, la evolución no se piensa tanto en términos de cambios en las frecuencias génicas, sino como procesos de surgimiento de bioformas.

En esta sección, se ha presentado, a grandes saltos, una serie de imágenes que van desde aquellas que se encuentran en los límites de la Evo Devo y mantienen una clara continuidad con imágenes previas, hasta aquellas centrales a la Evo Devo y que no poseen un claro parangón con imágenes previas, entre ambos tipos existen otras imágenes que poseen tanto semejanzas como diferencias con las anteriores. A lo largo de la serie hay una cierta continuidad que liga sus elementos y también cabe destacar una tendencia no en la serie, sino en el tiempo a incrementar tanto la variedad de sistemas de representación con que se acompañan los aquí analizados como los nexos entre los diferentes sistemas.

### 3. REDES DE REPRESENTACIONES

Los procesos de la ontogénesis pueden examinarse a distintos niveles de organización (molecular, subcelular, celular, tisular, etc.) y dentro de cada uno pueden emplearse diversos descriptores. Por ejemplo, en el nivel molecular la embriogénesis puede ser vista como el comportamiento dinámico de una red de regulación genética espacio-temporalmente distribuida (Saudemont, *et al.*, 2010; Longabaugh, Davidson, y Bolouri, 2012), pero igualmente como una sucesión de vías de señalización también regional y temporalmente distribuida; componentes como Notch, Hedgehog, diversas proteínas morfogénicas óseas y factores de crecimiento epidérmico, entre otros, organizan y regulan la formación de morfógenos y generan cascadas de transcripción que forman parte de la lógica de la regulación del desarrollo (Gazave *et al.*, 2009; Sethi, *et al.*, 2012). Las interacciones entre las redes de regulación y las vías de señalización generan fenómenos emergentes que forman parte del paisaje de regulación (regulatory landscape) (Annunziata, *et al.*, 2014). Más allá de los procesos de regulación, el metaboloma del embrión también admite descripciones espacio temporales que caracterizan su estado de salud y desarrollo (Sakkas, Katz-Jaffe, y Sueldo, 2014; Krisher, Schoolcraft, y Katz-Jaffe, 2015). Por su parte, en el nivel subcelular, la embriogénesis podría ser representada como un mapa dinámico de las diferentes regiones cromosómicas que se encuentran activas en los distintos linajes celulares (Bianchi-Frias, *et al.*, 2004; Fillion, *et al.* 2010), y de igual manera los microtúbulos, organelos membranosos y mitocondrias, entre otros, presentan una génesis y distribución diferencial a lo largo de las etapas y los linajes celulares durante el desarrollo (Maro, Johnson y Pickering, 1985; Houliston, Pickering, y Maro, 1987; Bavister, y Squirrel, 2000). En el nivel celular, también pueden hacerse varios tipos

de caracterizaciones para dar cuenta de los procesos de diferenciación local y la misma pluralidad descriptiva se observa en niveles supra celulares.

Las entidades que constituyen el mundo de lo vivo poseen tanto genidentidad (*i.e.*, son susceptibles de cambio sin pérdida de identidad) como pluralidad ontológica (*i.e.*, admiten una serie de múltiples caracterizaciones sin que ninguna de ellos posea en principio, una primacia ontológica o epistemológica sobre los demás) (Weiss 1950; von Bertalanffy 1972; Emmeche, Köppe y Stjernfelt, 1997; Noble 2006, entre otros).

Debido a su pluralismo ontológico, las entidades biológicas y sus procesos (embrionogénesis, reproducción, especiación, sucesión ecológica, etc) están inmersas en una red que abarca diferentes niveles de organización, con muy diferentes tipos de relaciones: simultaneidad, sucesión, asignación, inducción, implicación, determinación, etcétera. En torno a ellas se teje una compleja urdimbre de modelos y sistemas de representación entre los cuales también existen relaciones diversas (ver figura 2).

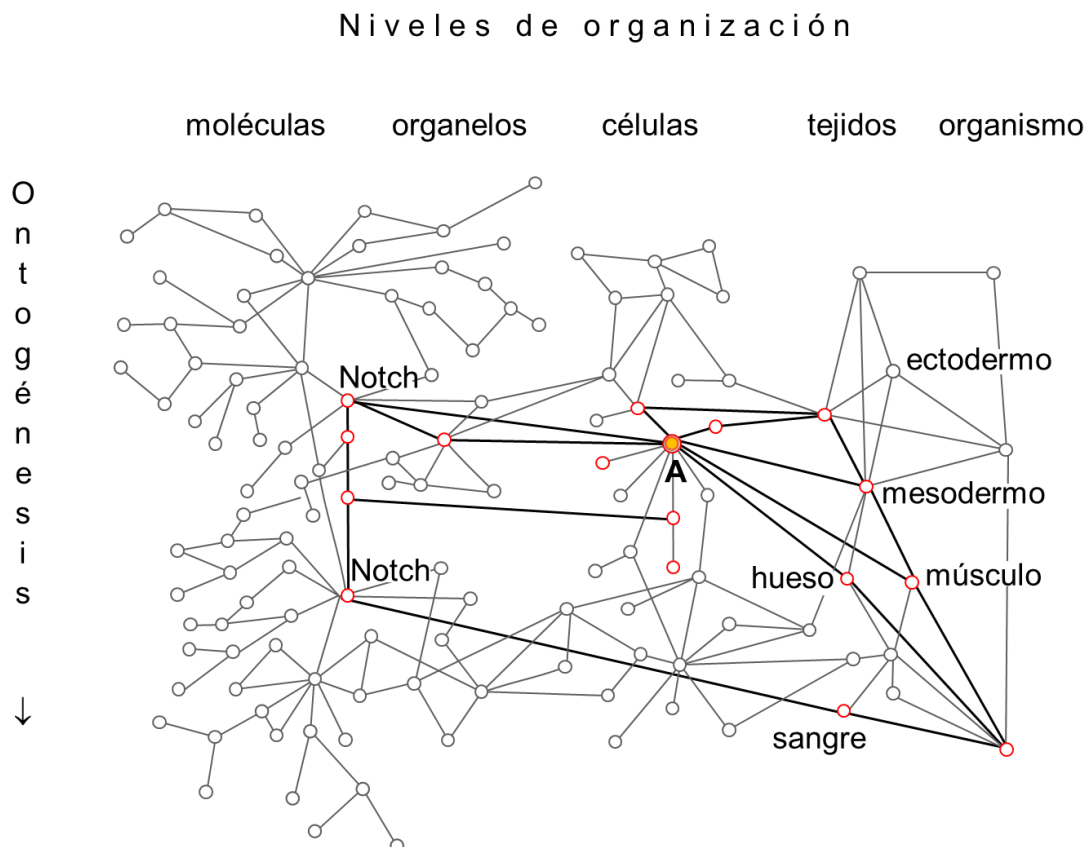


Figura 2. Ejemplo de una porción de una red multinivel. Una célula (a) del mesodermo, interactúa con las células vecinas. Dicha célula, surgió de células del ectodermo y dará lugar al músculo y esqueleto de la pata de un gato. La célula del mesodermo va a migrar y sólo después de esto va a expresar de forma oscilatoria varios grupos de genes, incluida la vía de señalización Notch (proteína

receptora involucrada también en la génesis del tejido sanguíneo del adulto). Tomada de Casanueva, Folguera, Peimbert, 2013, ligeramente modificada.

El conjunto no conforma un sistema perfectamente organizado e internamente consistente, sino una trama más o menos laxa donde algunas regiones, pueden entrar en tensión o conflicto con otras. A diferencia de una jerarquía simple, en la red cada par de nodos puede relacionarse por más de una ruta, y no todas las descripciones se actualizan en un determinado momento. Es decir, no todos los sistemas de representación se utilizan al mismo tiempo, pasamos de unos a otros en función de nuestra utilidad o conveniencia. (Casanueva Folguera, Peimbert, 2013). Para decirlo en los muy conocidos e ilustrativos términos de Otto Neurath,

Somos como navegantes que tienen que transformar su nave en pleno mar, sin jamás poder desmantelarla en un dique de carena y reconstruirla con los mejores materiales. Sólo los elementos metafísicos pueden eliminarse sin dejar huella. De un modo u otro quedan conglomerados lingüísticos imprecisos como componentes de la nave. Si bien podemos disminuir la imprecisión en un sitio esta puede surgir acrecentadamente en otro. (Neurath, 1932).

#### 4. LAS METÁFORAS DEL CAMBIO CONCEPTUAL

La pregunta acerca de si la incorporación de la Evo Devo al marco de la teoría sintética de la evolución requiere de una síntesis ampliada o de una revolución permea la literatura desde hace más de una década (Arthur, 2000; Gilbert, 2000, 2003a y b; Raff, 2000; Robert, 2002; Love, y Raff, 2003). Como vimos, las posturas al respecto se han ido radicalizando paulatinamente distinguiéndose básicamente tres posiciones: (i) aquí no pasa nada que no haya pasado ya en otras ocasiones, se trata del desarrollo normal de una teoría donde los problemas de extensión y articulación producen cambios menores que pueden ser coherentemente asimilados al corpus teórico principal (ver la posición de Wray, Hoekstra, Futuyma, Lenski, Mackay, Schluter y Strassmann en Laland *et al.* (2014) (ii) Se requiere una modificación o extensión significativa en la estructura de la teoría de la evolución, la llamada síntesis evolutiva extendida que integre núcleo fundamental (v.g., Noble, 2015) y (iii) se requiere una revolución la teoría sintética de la evolución debe ser abandonada pues constituye un obstáculo epistemológico (ver la posición de Laland, Uller, Feldman, Sterelny, Müller, Moczek, Jablonka, y Odling-Sme, en Laland *et al.* (2014)).

Para los partidarios del “todo está bien” los ruidos revolucionarios son un efecto propagandístico. La teoría se ajustará a los nuevos datos como lo ha hecho en el

pasado (la identificación de las bases materiales de la herencia, la evolución neutral, la ampliación del número de niveles en los que actúa la selección, la selección de parentesco, etc.) y cuenta con los recursos para ello. Los partidarios de la ampliación son reformistas y saben que se deberán abandonar algunos conceptos (v.g., herencia exclusivamente genética o selección mononivel), pero piensan que el ajuste es posible y podemos continuar bajo un solo marco. Los demandantes del cambio piensan que los puntos en pugna hacen insalvable la continuidad. (Aunque no emplean un vocabulario Kuhniano, tienen en mente un cambio de paradigma. Lo que está en juicio es el tipo y magnitud relativa de las fuerzas evolutivas y todos los recursos cognitivos relevantes están sobre la mesa, incluso la supremacía rectora de la selección natural (el “centro” neodarwiniano) o el mapeo genotipo → fenotipo centrado en los genes (el “centro” mendeliano)).<sup>86</sup> En su lucha han sabido sumar posiciones y a las voces originadas en la Evo Devo, se han juntado otras provenientes principalmente de terrenos asociados a la Teoría de la Construcción de Nicho, al microbioma y al holobionte, que también demandan cambios en la arquitectura general de la biología.

Las tres posiciones comparten un prejuicio. De alguna manera, juzgan como positiva la existencia de una hegemonía teórica. Quienes propugnan por la continuidad del marco clásico de la teoría sintética, desear conservar dicha hegemonía; los partidarios de la extensión esperan una subsunción correctiva;<sup>87</sup> y los, cada vez más, partidarios de una revolución desean el reemplazo de una posición hegemónica por otra.

Quizá, las metáforas adecuadas no están en juego. Ninguno de ellos aboga en favor de un pluralismo de modelos. Por ejemplo, uno que sostenga la existencia de redes interconectadas a veces de forma muy estrecha, otras más débilmente o incluso con fuertes tensiones entre sí. Redes en constante construcción donde muchas veces se usan términos imprecisos o la conexión entre nuestros modelos no siempre tiene la misma fuerza o transparencia. Las metáforas con las que conceptuamos los fenómenos guían nuestras acciones (Lakoff, y Johnson, 1980/2003, 1999) y es claro que han impactado el curso de la biología, (v.g., Keller, 2000, 2002). Una metáfora más que sólo una manera de hablar, también lo es de pensar y hacer, nuestro lenguaje no sólo es descriptivo también es performativo. Otra sería la historia de la academia si las discusiones no se plantearan en términos

---

<sup>86</sup> No uso el término “núcleo” por no invocar el modelo lakatosiano, pero sí estoy pensando que la idea de que hay algunos conceptos más prescindibles que otros es una buena imagen de la situación.

<sup>87</sup> Aquí el modelo es de corte popperiano: la nueva teoría incluye —corrigiéndola— una porción de la anterior.

de metáforas bélicas (una discusión es una guerra), en la biología de hoy vale la pena *romper una lanza* en favor del pluralismo.

## Referencias

1. Amundson, R. (2005). *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo–Devo*. Cambridge: Cambridge University Press.
2. Annunziata, R., Perillo, M., Andrikou, C., Cole, A. G., Martinez, P., y Arnone, M. I. (2014). Pattern and process during sea urchin gut morphogenesis: The regulatory landscape. *Genesis*, 52(3), 251–268.
3. Arnoult, L., Su, K. F. Y., Manoel, D., Minervino, C., Magriña, J., Gompel, N., y Prud'homme, B. (2013). Emergence and Diversification of Fly Pigmentation Through Evolution of a Gene Regulatory Module. *Science*, 339(6126), 1423–1426.
4. Arthur, W. (2000). The concept of developmental reprogramming and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms. *Evolution y Development*, 2(1), 49–57.
5. Ayala, F. J., y Arp, R. (Eds.). (2010). *Contemporary debates in philosophy of biology*. Chichester, U.K.; Malden, Massachusetts: Wiley-Blackwell Pub.
6. Bavister, B. D., y Squirrell, J. M. (2000). Mitochondrial distribution and function in oocytes and early embryos. *Human Reproduction (Oxford, England)*, 15 Suppl 2, 189–198.
7. Beer, G. R. D. (1940). *Embryos and Ancestors*. Oxford: Oxford University Press.
8. Bianchi-Frias, D., Orian, A., Delrow, J. J., Vazquez, J., Rosales-Nieves, A. E., y Parkhurst, S. M. (2004). Hairy transcriptional repression targets and cofactor recruitment in *Drosophila*. *PLoS Biology*, 2(7), E178.
9. Bonner, J. T. (Ed.). (1982). *Evolution and Development: Report of the Dahlem Workshop on Evolution and Development Berlin 1981, May 10–15*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
10. Bonner, John Tyler. (2015). *Cells and Societies*. Princeton University Press.
11. Brigandt, I. (2007). Typology now: homology and developmental constraints explain evolvability. *Biology y Philosophy*, 22(5), 709–725.
12. Caltech Archives. (2009, 2011). The *Drosophila* Drawings of Edith M. Wallace. Recuperado de <http://archives.caltech.edu/news/wallace.html>
13. Carroll, S. B. (2008). Evo-Devo and an Expanding Evolutionary Synthesis: A Genetic Theory of Morphological Evolution. *Cell*, 134(1), 25–36.
14. Casanueva, M., Folguera, G., y Peimbert, M. (2013). Jerarquías, integración y complejidad en biología: un posible marco para la evo-devo. *Contrastes. Suplemento*, (18), 127–142.

15. Casanueva, M., y Martínez, M. (2014). Marcos causales y síntesis teóricas en biología. *Acta Scientiae*, 16(2), 330–344.
16. Child, C. M. (1906). The Organization and Cell-lineage of the Ascidian Egg. *Science*, 23(583), 340–344.
17. Della Pina, S., Souer, E., y Koes, R. (2014). Arguments in the evo-devo debate: say it with flowers! *Journal of Experimental Botany*, 65(9), 2231–2242.
18. Emmeche, C., Køppe, S., y Stjernfelt, F. (1997). Explaining Emergence: Towards an Ontology of Levels. *Journal for General Philosophy of Science*, 28(1), 83–117.
19. Fillion, G. J., van Bommel, J. G., Braunschweig, U., Talhout, W., Kind, J., Ward, L. D., ... van Steensel, B. (2010). Systematic protein location mapping reveals five principal chromatin types in *Drosophila* cells. *Cell*, 143(2), 212–224.
20. Fischer, A. H. L., y Smith, J. (2012). Evo–Devo in the Era of Gene Regulatory Networks. *Integrative and Comparative Biology*, 52(6), 842–849.
21. Fujii, S., Nishio, T., y Nishida, H. (2008). Cleavage pattern, gastrulation, and neurulation in the appendicularian, *Oikopleura dioica*. *Development Genes and Evolution*, 218(2), 69–79.
22. Gazave, E., Lapébie, P., Richards, G. S., Brunet, F., Ereskovsky, A. V., Degnan, B. M., ... Renard, E. (2009). Origin and evolution of the Notch signalling pathway: an overview from eukaryotic genomes. *BMC Evolutionary Biology*, 9(1), 249.
23. Gehring, W. J. (1985). The homeobox: A key to the understanding of development? *Cell*, 40, 3–5.
24. Gehring, Walter J. (1998). *Master Control Genes in Development and Evolution: The Homeobox Story*. Yale University Press.
25. Gerson, E. M. (2015). The Interaction of Research Systems in the Evo-devo Juncture. En: A. C. Love (Ed.), *Conceptual Change in Biology: Scientific and Philosophical Perspectives on Evolution and Development* (pp. 441–457). Dordrecht: Springer Netherlands.
26. Gilbert, S. F. (2000). Diachronic Biology Meets Evo-Devo: C. H. Waddington's Approach to Evolutionary Developmental Biology. *American Zoologist*, 40(5), 729–737.
27. Gilbert, S. F. (2003a). Evo-Devo, Devo-Evo, and Devgen-Popgen. *Biology and Philosophy*, 18(2), 347–352.
28. Gilbert, S. F. (2003b). The morphogenesis of evolutionary developmental biology. *The International Journal of Developmental Biology*, 47(7–8), 467–477.
29. Gilbert, S. F. (2009). The Adequacy of Model Systems for Evo-Devo: Modeling the Formation of Organisms/ Modeling the Formation of Society.

- En: A. Barberousse, M. Morange, y T. Pradeu (Eds.), *Mapping the Future of Biology: Evolving Concepts and Theories* (pp. 57–68). Dordrecht: Springer Netherlands.
30. Gilbert, S. F. (2013, 2016). Companion Website for Developmental Biology. Recuperado de <http://11e.devbio.com/>
  31. Gould, S. J. (1977). *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press.
  32. Gould, S. J. (1980). Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology*, 6(01), 119–130.
  33. Hall, B. K. (2003). Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms. *The International Journal of Developmental Biology*, 47(7–8), 491–495.
  34. Hall, B. K., y Olson, W. (2003). Introduction: Evolutionary developmental mechanisms. En Brian Keith Hall y W. M. Olson (Eds.), *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge: Harvard University Press.
  35. Hamburger, V., y Hamilton, H. L. (1992). A series of normal stages in the development of the chick embryo. 1951. *Developmental Dynamics: An Official Publication of the American Association of Anatomists*, 195(4), 231–272.
  36. Hendrikse, J. L., Parsons, T. E., y Hallgrímsson, B. (2007). Evolvability as the proper focus of evolutionary developmental biology. *Evolution and Development*, 9(4), 393–401.
  37. Hoßfeld, U., y Olsson, L. (2003). The Road from Haeckel: The Jena Tradition in Evolutionary Morphology and the Origins of “Evo-Devo”. *Biology and Philosophy*, 18(2), 285–307.
  38. Houliston, E., Pickering, S. J., y Maro, B. (1987). Redistribution of microtubules and pericentriolar material during the development of polarity in mouse blastomeres. *The Journal of Cell Biology*, 104(5), 1299–1308.
  39. Huneman, P., y Silberstein, M. (Eds.). (2014). *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences*. Dordrecht: Springer Netherlands.
  40. Jablonka, E., y Lamb, M. J. (2005). *Evolution in four dimensions: genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. Cambridge, Mass.: MIT Press.
  41. Keller, E. F. (2000). Models of and Models for: Theory and Practice in Contemporary Biology. *Philosophy of Science*, 67, S72–S86.
  42. Keller, E. F. (2002). Language in action: genes and the metaphor of reading. En M. Dörries (Ed.), *Experimenting in Tongues: Studies in Science and Language* (pp. 76–88). Palo Alto: Stanford University Press.
  43. Kitchen, J. L., y Allaby, R. G. (2013). Systems Modeling at Multiple Levels of Regulation: Linking Systems and Genetic Networks to Spatially Explicit Plant Populations. *Plants (Basel, Switzerland)*, 2(1), 16–49.



44. Krisher, R. L., Schoolcraft, W. B., y Katz-Jaffe, M. G. (2015). Omics as a window to view embryo viability. *Fertility and Sterility*, 103(2), 333–341.
45. Lakoff, G., y Johnson, M. (2003). *Metaphors we live by*. Chicago: University of Chicago Press.
46. Lakoff, G., y Johnson, M. (2010). *Philosophy in the flesh: the embodied mind and its challenge to Western thought* (Nachdr.). New York: Basic Books.
47. Laland, K. N., Odling-Smee, J., y Gilbert, S. F. (2008). EvoDevo and niche construction: building bridges. *Journal of Experimental Zoology. Part B, Molecular and Developmental Evolution*, 310(7), 549–566.
48. Laland, K. N., Sterelny, K., Odling-Smee, J., Hoppitt, W., y Uller, T. (2011). Cause and Effect in Biology Revisited: Is Mayr's Proximate-Ultimate Dichotomy Still Useful? *Science*, 334(6062), 1512–1516.
49. Laland, K., Uller, T., Feldman, M., Sterelny, K., Müller, G. B., Moczek, A., ... Strassmann, J. E. (2014). Does evolutionary theory need a rethink? *Nature News*, 514(7521), 161.
50. Laubichler, Manfred D. (2009). Evolutionary Developmental Biology Offers a Significant Challenge to the Neo-Darwinian Paradigm. En *Contemporary Debates in Philosophy of Biology* (pp. 199–212). Hoboken: Wiley-Blackwell.
51. Laubichler, Manfred Dietrich, y Maienschein, J. (Eds.). (2007). *From Embryology to Evo-devo: A History of Developmental Evolution*. Cambridge, Mass.: MIT Press.
52. Leung, M. (2004). Chicken embryo. Recuperado de <http://www.microscopy-uk.org.uk/mag/artnov04macro/mlchicken.html>
53. Lewis, E. B. (1978). A gene complex controlling segmentation in *Drosophila*. *Nature*, 276(5688), 565–570.
54. Longabaugh, W. J. R. (2012). BioTapestry: a tool to visualize the dynamic properties of gene regulatory networks. *Methods in Molecular Biology (Clifton, N.J.)*, 786, 359–394.
55. Love, A. C. (2003). Evolutionary Morphology, Innovation, and the Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology. *Biology and Philosophy*, 18(2), 309–345.
56. Love, A. C. (2015a). Conceptual Change and Evolutionary Developmental Biology. En: A. C. Love (Ed.), *Conceptual Change in Biology: Scientific and Philosophical Perspectives on Evolution and Development* (pp. 1–54). Dordrecht: Springer Netherlands.
57. Love, A. C. (2015b). *Conceptual Change in Biology: Scientific and Philosophical Perspectives on Evolution and Development*. Dordrecht: Springer Netherlands.
58. Love, A. C. (2015c). Evolutionary Developmental Biology: Philosophical Issues. En T. Heams, P. Huneman, G. Lecointre, y M. Silberstein (Eds.),

*Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences* (pp. 265–283). Dordrecht: Springer Netherlands.

59. Love, A. C., y Raff, R. A. (2003). Knowing your ancestors: themes in the history of evo-devo. *Evolution and Development*, 5(4), 327–330.
60. Maro, B., Johnson, M. H., Pickering, S. J., y Louvard, D. (1985). Changes in the distribution of membranous organelles during mouse early development. *Journal of Embryology and Experimental Morphology*, 90, 287–309.
61. Martínez, M., y Esposito, M. (2014). Multilevel Causation and the Extended Synthesis. *Biological Theory*, 9(2), 209–220.
62. Minelli, A., y Baedke, J. (2014). Model organisms in evo-devo: promises and pitfalls of the comparative approach. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 36(1), 42–59.
63. Morgan, T. H. (1917). The Theory of the Gene. *The American Naturalist*, 51(609), 513–544.
64. Mormino, K. S. (2011). Chicken Embryo Development. Recuperado de [https://the-chicken-chick.com/2011\\_04\\_01\\_archive.html](https://the-chicken-chick.com/2011_04_01_archive.html)
65. Müller, G. B. (2007). Evo-devo: extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews Genetics*, 8(12), 943–949.
66. Müller, G. B. (2014). EvoDevo Shapes the Extended Synthesis. *Biological Theory*, 9(2), 119–121.
67. Müller, G. B., y Fusco, G. (2008). Evo-devo as a discipline. En: G. Fusco, A. Minelli (Ed.), *Evolving Pathways* (pp. 5–30). Cambridge: Cambridge University Press.
68. Neurath, O. (1959). Protocol Statements. En: A. J. Ayer (Ed.), *Logical Positivism* (pp. 260–261). New York: Simon and Schuster.
69. Nishida, H. (2008). Development of the appendicularian *Oikopleura dioica*: culture, genome, and cell lineages. *Development, Growth and Differentiation*, 50 Suppl. 1, S239-256.
70. Noble, D. (2006). *The Music of Life: Biology Beyond Genes*. Oxford, New York: Oxford University Press.
71. Noble, D. (2015). Evolution beyond neo-Darwinism: a new conceptual framework. *The Journal of Experimental Biology*, 218(Pt 1), 7–13.
72. Odling-Smee, F. J., Laland, K. N., y Feldman, M. W. (2003). *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton: Princeton University Press.
73. Perrimon, N., Pitsouli, C., y Shilo, B.-Z. (2012). Signaling mechanisms controlling cell fate and embryonic patterning. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 4(8), a005975.
74. Pick, L., y Heffer, A. (2012). Hox gene evolution: multiple mechanisms contributing to evolutionary novelties. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1256, 15–32.

75. Pigliucci, M. (2009). An extended synthesis for evolutionary biology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1168, 218–228.
76. Pigliucci, M., y Müller, G. B. (2010). Elements of an Extended Evolutionary Synthesis. En: M. Pigliucci y G. B. Müller (Eds.), *Evolution—the Extended Synthesis* (pp. 3–18). Cambridge, Mass.: MIT Press.
77. Plutynski, A. (2008). Explaining how and explaining why: developmental and evolutionary explanations of dominance. *Biology and Philosophy*, 23(3), 363–381.
78. Polutry, C. R. C. (2006). Chicken Embryo Development. Recuperado de <http://www.poultryhub.org/embryo/>
79. Prud'homme, B. (2013). Evolution and development of morphology and behavior | IBDM. Recuperado el 16 de octubre de 2018, de <http://www.ibdm.univ-mrs.fr/equipe/evolution-and-development-of-morphology-and-behavior/>
80. Prud'homme, B., Minervino, C., Hocine, M., Cande, J. D., Aouane, A., Dufour, H. D., Gompel, N. (2011). Body plan innovation in treehoppers through the evolution of an extra wing-like appendage. *Nature*, 473(7345), 83–86.
81. Raff, R. A. (2000). Evo-devo: the evolution of a new discipline. *Nature Reviews. Genetics*, 1(1), 74–79.
82. Robert, J. S. (2002). How developmental is evolutionary developmental biology? *Biology and Philosophy*, 17(5), 591–611.
83. Sakkas, D., Katz-Jaffe, M. G., y Sueldo, C. E. (2014). *Gamete and Embryo Selection: Genomics, Metabolomics and Morphological Assessment*. Dordrecht: Springer Netherlands.
84. Sansom, R., y Brandon, R. N. (2007). The organismic systems approach. Streamlining the naturalistic agenda. En: W. Callebaut, G. B. Müller, y S. Newman (Eds.), *Integrating Evolution and Development: From Theory to Practice* (pp. 25–92). Cambridge, Mass.: MIT Press.
85. Saudemont, A., Hailiot, E., Mekpoh, F., Bessodes, N., Quirin, M., Lapraz, F., ... Lepage, T. (2010). Ancestral regulatory circuits governing ectoderm patterning downstream of Nodal and BMP2/4 revealed by gene regulatory network analysis in an echinoderm. *PLoS Genetics*, 6(12), e1001259.
86. Sethi, A. J., Wikramanayake, R. M., Angerer, R. C., Range, R. C., y Angerer, L. M. (2012). Sequential signaling crosstalk regulates endomesoderm segregation in sea urchin embryos. *Science*, 335(6068), 590–593.
87. Sturtevant, A. H. (1921). Genetic Studies on DROSOPHILA SIMULANS. II. Sex-Linked Group of Genes. *Genetics*, 6(1), 43–64.
88. Swalla, B. J. (2006). Building divergent body plans with similar genetic pathways. *Heredity*, 97(3), 235–243.
89. Von Bertalanffy, L. (1972). The History and Status of General Systems Theory. *The Academy of Management Journal*, 15(4), 407–426.

90. Weiss, P. (1950). Perspectives in the Field of Morphogenesis. *The Quarterly Review of Biology*, 25(2), 177–198.
91. Winther, R. G. (2015). Evo-Devo as a Trading Zone. En: A. Love (Ed.), *Conceptual Change in Biology: Scientific and Philosophical Perspectives on Evolution and Development*. Dordrecht: Springer Netherlands

# Capítulo 9. Reconstrucción Grafo-Modelo de la teoría de construcción de nicho

En colaboración con Rubén Madrigal

A *Blatta orientalis* que construye nicho incluso después de haber perdido la cabeza.

## 1. LA CONSTRUCCIÓN DE NICHOS COMO FACTOR EVOLUTIVO.

Los animales se nutren, respiran, emiten detritus y mueren en sus ambientes, asimismo, eligen sus micro y macro-hábitats y construyen: puntas, ganchos, yunques, martillos, agujeros, pozas, montículos, redes, nidos, madrigueras, campanas de buceo, galerías, senderos, techos, barreras, represas, claustros, envolturas pupales o corporales, odres, celdas de almacenaje, panales, cultivos, zonas de exposición, zonas de crianza, cantos, lenguajes, culturas, etc.; las plantas, cambian la textura y composición de los suelos, retienen humedad, producen sombra, se orientan y crecen en busca de la luz, modulan la velocidad de los vientos y junto a otros organismos fotosintéticos contribuyen al mantenimiento o modificación de las concentraciones de oxígeno y bióxido de carbono atmosféricos, los hongos, las bacterias y las biopelículas, participan significativamente en los ciclos de los bioelementos, cambian la estructura y propiedades físicas de sus sustratos, sintetizan y degradan una ingente cantidad de biomoléculas que toman o dejan en el medio, etc. La teoría de construcción de nicho es una propuesta evolutiva que versa sobre la modificación o estabilización de los ambientes selectivos, provocada por las acciones de organismos en continuo desarrollo, se centra en los efectos evolutivos de tales modificaciones sobre los propios organismos, sus descendientes y (en algunos de sus enfoques) otras poblaciones con las que se comparte el ambiente local o global, dependiendo de la magnitud del efecto.

En contraposición a la visión de la teoría sintética de la evolución (también conocida como “síntesis moderna”) o su versión puesta al día, la teoría estándar (o tradicional) de la evolución,<sup>88</sup> la teoría de construcción de nicho (en adelante, TCN) sostiene que los seres vivos no simplemente se adaptan o siguen al ambiente ajustándose (mediante un proceso de variación aleatoria más selección dirigida) a los cambios, demandas, o inclemencias de éste (“tratando” de conservar una eficiencia óptima).

---

<sup>88</sup> Así bautizada por Laland y colaboradores para diferenciarla de la propuesta conocida como síntesis evolutiva extendida.

La TCN enfatiza que los organismos son capaces de “empujar de regreso” transformando al medio y sesgando —de manera reiterada y sistemática— las presiones de selección que actúan sobre sus propias poblaciones y otras poblaciones bajo su zona de influencia. Considera que la construcción de nicho no es una propiedad exclusiva de poblaciones grandes o extensas, ni de especies clave, ni de animales inteligentes (si bien el humano descuella por la magnitud de sus impactos ambientales), sino una característica universal, obligatoria a todos los seres vivos, y un relevante agente de la dinámica evolutiva (Odling-Smee, 1988; Odling-Smee et al., 2003; Laland, 2004; Laland *et al.*, 2014, Laland *et al.*, 2016).

Para los proponentes de la TCN, los organismos poseen dos roles en evolución: (i) portar genes, de manera que sobreviven y se reproducen de acuerdo a sus diferentes aptitudes en sus respectivos entornos, y (ii) desarrollarse al tiempo que interactúan con sus ambientes, una tarea llevada a cabo por los fenotipos. Consideran que, si bien el primero de estos roles es la base de la teoría estándar de la evolución y ha sido sometido a intensa investigación de manera que se encuentra razonablemente entendido, el segundo no fue objeto de la investigación necesaria, pues se consideró que la posible influencia de los organismos sobre sus ambientes era trivial, insignificante frente a la acción de los procesos físicos, químicos, geológicos o meteorológicos de los propios ambientes (Odling-Smee *et al.*, 2003). Es por esta razón que la construcción de nicho fue denominada por los autores de la TCN como “el proceso negado en evolución”.

Bajo el marco de la TCN, se concibe a la construcción de nicho como el segundo agente en importancia en la evolución —tan sólo por debajo de la selección natural.<sup>89</sup> La construcción de nicho introduce una vía de retroalimentación en la dinámica evolutiva: ese “empujar de regreso” puede cambiar la dirección, la tasa, y las dinámicas del proceso evolutivo. La acción de los organismos sobre sus ambientes modifica de forma significativa las presiones de selección que actúan sobre ellos, pero también sobre su descendencia y sobre poblaciones no relacionadas genéticamente.

Desde un punto de vista historiográfico, corresponde al biólogo oxoniense John Odling-Smee (1988),<sup>90</sup> el mérito de haber acuñado y puesto en circulación las

---

<sup>89</sup> Las posiciones varían desde considerar a la TCN una cuestión ya contemplada por el paradigma de la teoría estándar de la evolución, hasta concebirla como parte de un sistema o constelación de teorías que pretende un gran cambio (casi podríamos decir una revolución) en la arquitectura del pensamiento evolucionista.

<sup>90</sup> Como ha sido señalado por los proponentes de la TCN, con anterioridad, Richard Lewontin (Lewontin 1983; 2000; Lewontin y Levins 1985) ya había formulado que los seres vivos no se adaptan pasivamente a sus entornos, sino que activamente los modifican, construyen y reconstruyen y que estos cambios pueden influir los procesos de selección en los ambientes (O'Brien y Laland, 2012).

expresiones “construcción de nicho” y “teoría de la construcción de nicho” mismas que cobraron popularidad cuando, en compañía de Kevin Laland y Matthews Blake, empleó la primera como título de su ahora célebre publicación en *The American Naturalist: On the evolutionary consequences of niche construction* (1996) y en la monografía posterior de 2003, *Niche Construction: the Neglected Process in Evolution*. En ésta, el concepto de “nicho evolutivo”, articula ecología con evolución (se introduce como la conjunción de las distintas presiones de selección (natural) que actúan sobre una determinada población), al tiempo que se destaca la capacidad de la TCN, con conceptos tales como “ambientes de desarrollo” y “herencia ecológica”, para servir como marco integrador de la biología evolutiva, la ecología y las ciencias humanas (Odling-Smee 1988; Odling-Smee et al. 2003).

A los textos seminales, siguieron un gran número de publicaciones. Algunas enfocadas en desarrollar y analizar modelos sobre las consecuencias ecológicas y evolutivas de la TCN (v.g., Kerr, et al. 1999; Laland et al., 1999; Laland et al., 2001; Schwilk y Ackerly, 2001; Hui, et al. 2004; Schwilk 2003; Ihara y Feldman 2004; Donohue 2005; Borenstein et al., 2006; Silver y Di Paolo, 2006; Kylafis y Loreau 2008; Lehmann 2008; Matthews et al., 2014), otras más dedicadas a la exploración de ramas particulares o la articulación interna y externa de la teoría (i.a., Laland, 2004; Okasha, 2005; Griffiths, 2004; Laland y Sterelny, 2006).

Dentro de un contexto de discusión, más amplio, pero aún dentro de la biología evolucionista, la TCN está vinculada a otras tesis con las que conforma la llamada “síntesis evolutiva extendida” (en adelante SEE) misma que confronta a la visión estándar calificándola de geno-centrista.

En nuestra opinión, este enfoque 'geno-céntrico' no logra captar toda la gama de procesos que dirigen la evolución. Las piezas faltantes incluyen cómo el desarrollo corporal influye en la generación de variación (sesgos de desarrollo); cómo el ambiente moldea directamente los rasgos de los organismos (plasticidad); cómo los organismos modifican sus ambientes (construcción de nichos); y cómo los organismos transmiten más cosas que genes a través de las generaciones (herencia extra genética). (Laland et al., 2014, p. 162).

Laland y colaboradores (2015) otorgan relevancia a

---

Más aún, los arquitectos de la TCN encuentran antecedentes en los trabajos de Darwin sobre la formación del humus por la acción de las lombrices (*The Formation of Vegetable Mould through the Action of Worms*, 1881) e incluyen otras grandes figuras como E. Schrödinger (1943) o C. H. Waddington (1970).

(...) las causas orgánismicas del desarrollo, la herencia y la adecuación (fitness) diferencial, el papel de los procesos constructivos en la evolución y el desarrollo, y las representaciones recíprocas de la causalidad. (pp. 2 y 3).

El cuadro 1 compara las visiones de la interpretación tradicional o estándar con la de la SEE respecto a cuatro aspectos nodales en biología evolucionista.

Bajo el marco de la SEE, la TCN ha conocido distintas polémicas que la han enfrentado a la visión de la teoría estándar de la evolución, dos son de interés aquí, la primera, un contrapunto con Richard Dawkins, se centró en la naturaleza de las modificaciones ambientales que han de ser atendidas (Dawkins, 2004; Jablonka, 2004; Laland, 2004; Turner, 2004). Para Dawkins, autor de las tesis del fenotipo extendido, sólo deben ser consideradas las adaptaciones extracorporales que, siendo consecuencia de los genes, tienen impacto sobre su propia replicación, pues aquellas que impactan por igual a todos los organismos del entorno serían invisibles para la selección natural. Para los proponentes de la SEE tal narrativa es incompleta y reclaman la justa ponderación de otros mecanismos que participan de los procesos evolutivos. Por ejemplo, la retroalimentación sobre genes no directamente relacionados con la modificación ambiental o una consideración completa de todo lo que se hereda y no sólo los genes (por ejemplo, que la herencia extra-genética abarca tanto rasgos y comportamientos adquiridos como la herencia ambiental mediada por la construcción de nicho). La discusión continúa abierta, los defensores de la construcción de nicho han refinado sus puntos de vista y señalado modelos concretos donde la TCN da cuenta de más aspectos que las propuestas rivales, (Wells, 2015; Laland, Matthews y Feldman, 2016).

La segunda polémica retoma con mayor precisión la disputa, presente desde un inicio, por la relevancia de las agendas de investigación dentro del pensamiento evolucionista y fue presentada a manera de confrontación en “diálogo” acerca, entre otros, de la pertinencia de reconocer a cabalidad aspectos fundamentales de la construcción de nicho como un factor evolutivo de gran relevancia (Laland et al., 2014; Wray et al., 2014 y véase también Laland et al. 2015; Scott-Phillips et al., 2014). A grandes rasgos, y particularizando respecto a la TCN, ésta subraya cuatro aspectos fundamentales que se piensa no son adecuadamente recuperados por la visión estándar de la evolución, en palabras de Laland y colaboradores:

(...) los organismos modifican los estados del medio ambiente de una manera no aleatoria, imponiendo así un sesgo sistemático en las presiones de selección que ellos generan; (ii) la herencia ecológica afecta a la dinámica evolutiva de los descendientes y contribuye a la estabilidad trans-generacional de las condiciones ambientales; (iii) los caracteres adquiridos se convierten en evolutivamente



significativos mediante la modificación de los ambientes selectivos; y (iv) la complementariedad entre los organismos y sus entornos puede mejorarse a través de la construcción de nicho (modificando a los entornos para adaptarse a los organismos), no sólo a través de la selección natural. (Laland *et al.*, 2015, p.4).

**Cuadro 1. Dos interpretaciones alternativas de los sesgos y la plasticidad del desarrollo, la herencia inclusiva y la construcción de nicho (traducido de Laland *et al.* 2015, p.5).**

|                            | Interpretación tradicional  | Interpretación de la SEE   |
|----------------------------|---|--|
| Sesgos en el desarrollo    | Las fuentes de sesgo en la variación fenotípica son tratadas como limitaciones filogenéticas o del desarrollo. Tales restricciones son componentes importantes en los modelos de optimalidad y en los análisis de la evolución contemporánea (por ejemplo, en los intentos de cuantificar la matriz G en genética cuantitativa), lo que puede explicar por qué hay poblaciones pobremente adaptadas.  | Las fuentes del sesgo en la variación fenotípica se consideran un proceso evolutivo importante, que no solo limita, sino que también facilita y dirige la evolución. El sesgo de desarrollo es una fuente importante de evolucionabilidad (evolvability) y la explicación de sus mecanismos, su prevalencia y su dirección son cruciales para entender la diversificación evolutiva  |
| Plasticidad del desarrollo | Es conceptualizada como una característica de los individuos genéticamente especificada (es decir, una norma de reacción) que puede evolucionar bajo selección y deriva. El foco está en las condiciones que promueven la evolución adaptativa de fenotipos plásticos versus los no plásticos. El rol evolutivo principal de la plasticidad es ajustar los fenotipos de forma adaptativa a entornos variables. Respuestas plásticas consideradas como pre-filtradas por la selección en el pasado | Considera que reducir la plasticidad a una característica genética es explicativamente insuficiente. Conserva un interés en la evolución adaptativa de la plasticidad, pero también se enfoca en cómo la plasticidad contribuye al origen de la variación funcional bajo cambios genéticos o ambientales, y cómo los mecanismos de plasticidad limitan o mejoran la capacidad de evolución, e inician respuestas evolutivas. Muchas respuestas plásticas se consideran dependientes de procesos evolutivos abiertos (por ejemplo, exploratorios) y, por lo tanto, capaces de introducir novedades fenotípicas. |
| Herencia inclusiva         | La herencia se define para excluir la herencia no genética. La herencia cultural es tratada como un caso especial. Se considera que la transmisión genética es suficiente para explicar la evolución de las adaptaciones. Los efectos causales de los padres sobre la descendencia se conciben como efectos parentales (maternos), que tienen diversas consecuencias para las trayectorias evolutivas y pueden ser adaptaciones.  | La herencia se define para incluir todos los mecanismos causales por los cuales las crías llegan a parecerse a sus padres. Los fenotipos no son heredados, se reconstruyen durante el desarrollo. Los mecanismos de herencia no genéticos contribuyen a la heredabilidad y facilitan el origen y la difusión de las novedades inducidas por el medio ambiente  |
| Construcción de nicho      | Aspectos de la construcción de nicho son estudiados bajo diferentes nombres (por ejemplo, fenotipos extendidos). Los estados ambientales modificados por organismos no se diferencian de los estados ambientales independientes y son tratados como una condición de fondo. La construcción de nicho generalmente se reduce a aspectos genéticamente controlados de fenotipos o adaptaciones  | Considera que la causalidad evolutiva es recíproca y, por lo tanto, que los organismos co-evolucionan con sus entornos. Los ambientes modificados por organismos son vistos como cualitativamente diferentes de los estados ambientales independientes. La construcción del nicho se trata como un proceso que dirige la evolución mediante la modificación no aleatoria de entornos selectivos. La construcción del nicho puede derivar de caracteres adquiridos, subproductos y productos acumulados de múltiples especies   |

A nuestro juicio, estos puntos señalan aspectos esenciales de la TCN que no son recuperados en su justa valía por la teoría estándar de la evolución y cualquier reconstrucción de la TCN debe de ser compatible con ellos. A continuación, presentamos otros aspectos de la TCN también relevantes para una cabal reconstrucción de su estructura conceptual.

## 2. HERENCIA ECOLÓGICA: UN LEGADO EXTRA-GENÉTICO, EXTRA-CORPORAL Y EXTRA-FILÉTICO

La naturaleza de aquello que se hereda es un claro punto de contraste entre la TCN y la visión estándar. Bajo ésta, *grosso modo*, una clase heredable de organismos se define en última instancia en términos genéticos. Si bien lo que se hereda puede ser descrito de muy diversas maneras: genéticas, anatómicas, fisiológicas, conductuales, psíquicas, etc., lo relevante es que las propiedades elementales, rasgos o caracteres que se heredan sean transmitidos mediante la herencia genética, o por, *mutatis mutandis*, decirlo en términos mendelianos permanezcan necesariamente constantes en una línea de descendencia cerrada adecuadamente construida.<sup>91</sup> Por su parte la TCN pone el énfasis en un aspecto que, si bien es considerado en algunas especializaciones de la visión estándar, no constituye su canon habitual, nos referimos a lo que se conoce como “norma de reacción”. Un determinado gen (o genotipo) no determina unívocamente una característica (o fenotipo), sino que, más bien, se corresponde con un rango de ellas. Cuál de las posibilidades dentro de ese rango exhiba un individuo determinado depende de las condiciones ambientales dadas durante el desarrollo y de la interacción con los productos de otros genes. Por otro lado, en contraposición a la visión estándar, la TCN propone que, adicionalmente a la herencia genética, existe un legado extra-genético vía el ambiente externo: la herencia ecológica. El término comprende cualquier legado de presiones de selección natural dejadas a la descendencia por organismos constructores de nicho ancestrales (Odling-Smee, 1988; Odling-Smee *et al.*, 1996; 2003). Este aspecto es de especial importancia pues como ya se ha señalado, bajo este enfoque, los caracteres adquiridos (de transmisión no genética) se tornan evolutivamente relevantes (Sterelny, 2003; Odling-Smee, 2007, 2010; Laland *et al.*, 2015).

La herencia ecológica dista de la transmisión de información genética en varios aspectos, y, en ocasiones, es más cercana a la herencia de un territorio o de bienes

---

<sup>91</sup> Ello es así, al menos desde Mendel, por otro lado, cabe señalar que Darwin tenía un concepto de lo heredable mucho más amplio que la síntesis moderna o la visión estándar de la evolución, pues aceptaba la herencia de los caracteres adquiridos

muebles que a la herencia de genes. Por ejemplo, mientras que en la herencia genética, la transmisión generacional requiere de la existencia de series de replicadores genéticos, la herencia ecológica no requiere de ningún tipo de replicador, sino solo de la mera persistencia trans-generacional de las modificaciones inducidas por otros organismos sobre los ambientes locales selectivos de quien hereda<sup>92</sup> —hecho que derivará en posteriores cambios evolutivos. Más aún, cuando los organismos reciben legados de presiones de selección modificadas, típicamente no heredan información (genética), sino que obtienen de sus ancestros ecológicos agentes en sus ambientes que interaccionan con (y seleccionan para) sus genes y así co-determinan qué información se expresa. Por otro lado, en contraste con la herencia genética que se transmite únicamente de progenitores sexualmente maduros a descendientes, la herencia ecológica, en forma de una o más presiones de selección natural modificadas, puede ser potencialmente legada por cualquier organismo a cualquier otro, durante cualquier etapa de su vida. En términos generacionales, la herencia ecológica puede incluso viajar “hacia atrás”, ya que, la descendencia modifica los ambientes selectivos propios, pero también los de sus progenitores, y sus descendientes. Por último, los ambientes selectivos de los organismos pueden ser modificados ya sea por organismos emparentados genéticamente como por cualquier otro organismo sin parentesco o con parentesco muy lejano, pues los ancestros ecológicos y genéticos no son necesariamente idénticos. Así, la herencia ecológica afecta tanto a la propia población como a otras poblaciones.

Las represas de los castores son un emblema paradigmático de la herencia ecológica. A través de la construcción de nicho, un castor altera de manera radical su ambiente, modifica varias presiones de selección que afectan la eficiencia de los genes expresados en diferentes características: sus dientes, cola, susceptibilidad a la depredación, enfermedades, etcétera. Las presiones de selección natural modificadas permanecerán en el ambiente del castor mientras la presa y el lago se mantengan. Dado que las presas frecuentemente son heredadas y mantenidas por generaciones de familias de castores durante décadas, la persistencia de la presa corresponde a un periodo considerablemente más largo que la vida de un castor individual. Para la TCN, los organismos reciben al menos dos legados, sus genes (vía la relación ancestro-descendiente) y un ambiente selectivo modificado (vía la relación de afectación a la vecindad entre organismos).

En el caso humano, la herencia ecológica es especialmente importante, pues abarca todos los procesos lingüísticos y culturales (el conocimiento y la cultura material incluidos) de manera que proporciona un sustento para la coevolución bio-

---

<sup>92</sup> Como en el caso de nidos, represas, senderos, madrigueras u otros artefactos heredados a través de las generaciones.

cultural permitiendo articular a la biología con las ciencias sociales y las humanidades (Kendal, Tehrani, y Odling-Smee, 2011). Cabe añadir que

La información semántica en el nicho heredado de un individuo puede tomar la forma de un comportamiento, demostrado por sus pares o ancianos, adquirido a través del aprendizaje social, como las prácticas de subsistencia o las normas sociales. Los recursos físicos heredados podrían referirse a aspectos de la cultura material, por ejemplo, recursos o herramientas nutricionales, creados a través de la actividad de recolección de cazadores o la agricultura. Muchos nichos heredados obviamente consisten en recursos informáticos y físicos: por ejemplo, el ganado de granja y los cultivos no son solo recursos nutricionales, sino también una fuente de información pública sobre las prácticas de subsistencia. (Kendal, Tehrani, y Odling-Smee, 2011, p. 787).

Una faceta destacada de la herencia ecológica es su atención a las modificaciones recurrentes y similares sobre los ambientes de desarrollo, mismas que reducen, amplían, cambian o estabilizan las condiciones en las que crece la descendencia y pueden originar cambios sistemáticos en el desarrollo de los fenotipos. Las madrigueras, cubiles, nidos, envolturas pupales, zonas de crianza y entornos sociales de cuidado, juego y enseñanza, amortiguan los impactos de variaciones ambientales y canalizan el desarrollo de la conducta, contribuyendo significativamente a regular las trayectorias evolutivas de las poblaciones (Martin, y Bateson, 1999; Gilbert, y Epel, 2009; Sterelny, 2011).

### 3. NICHOS EVOLUTIVOS: VECTOR EN UN ESPACIO N-DIMENSIONAL DE PRESIONES DE SELECCIÓN

En ecología, la noción de nicho se ha asociado con tres diferentes caracterizaciones: la de Grinnell (1917; 1924; 1928), la de Elton (1927) y la de Hutchinson (1941; 1978). La TCN sigue a Schoener (1989) al considerar a las definiciones de Grinnell y Elton como más cercanas entre sí y contrapuestas a la de Hutchinson, de la que derivan su propuesta de “nicho evolutivo” (Odling-Smee *et al.*, 2003).

Grinnell, entiende el nicho ecológico, en un sentido figurado, como un “hueco” o lugar en una comunidad, caracterizado por un conjunto de condiciones ambientales. La palabra “nicho” refiere al hábitat de una especie y lo que esa especie requiere para su supervivencia en ese hábitat. De esta forma, los nichos, provistos por el ambiente, son independientes de sus habitantes y preexisten a ellos (aunque su vacancia no dure mucho tiempo y en seguida sean ocupados por un nuevo organismo).

Elton, también concibe la noción de nicho como un “hueco”, mas se centra en los aspectos tróficos y pone énfasis en lo que los organismos hacen en sus comunidades. Se enfoca más en el rol que las especies (o grupos taxonómicos mayores) desempeñan en las comunidades.

Hutchinson presenta una noción relativista, un nicho solamente puede ser definido con respecto a su ocupante, y no con respecto a ningún lugar o hueco preexistente en la comunidad. UN nicho se describe como “la suma de todos los factores ambientales actuando sobre un organismo; de manera que el nicho es definido como una región de un hiperespacio n-dimensional” (Hutchinson, 1944). Posteriormente, Hutchinson (1957) precisó que ese hiper-volumen (antes hiperespacio) n-dimensional es el “nicho fundamental”, mientras que el “nicho realizado” de una especie es la porción, si alguna, del nicho fundamental que no se sobrepone con los nichos fundamentales de otras especies, además de la porción sobrepuesta en la cual dicha especie es capaz de sobrevivir. Aquí parece haber una ley de exclusión: Un nicho una especie. La visión de Hutchinson, asociada a los organismos más que a huecos preexistentes y fijos dentro de una comunidad, resulta más adecuada para las intenciones de la TCN ya que ésta considera que los organismos se encuentran en una relación dialéctica con sus ambientes, siguiendo a Lewontin: “los organismos no se adaptan a sus ambientes; los construyen a partir de los trozos y piezas del mundo exterior” (1983, p. 280), participan de un sistema de retroalimentación entre las presiones de selección natural en los ambientes y las modificaciones realizadas en los ambientes por los organismos. El ambiente no es más el escenario que ocupa un organismo, no hay ambiente sin organismo, el ambiente es un co-constructor de la mancuerna organismo-ambiente.

El concepto de nicho, dentro de la TCN, es una adaptación del concepto ecológico “para hacerlo evolutivo a la vez que ecológico” (Odling-Smee et al., 2003, p. 37). El movimiento consiste en afirmar que “un nicho evolutivo para una población cualquiera consiste en la suma de todas las presiones de selección natural a las cuales la población se encuentra expuesta” (Odling-Smee et al., 2003, p. 40). Esta caracterización comparte con la de Hutchinson su orientación relativista, en tanto que las presiones de selección son entendidas solamente como presiones de selección relativas a organismos específicos. De acuerdo con Odling-Smee et al. (2003), el nicho evolutivo de la TCN resalta los aspectos evolutivos del nicho ecológico “hutchinsoniano”.

El concepto de nicho cultural, un subconjunto del nicho realizado, es de suma relevancia en el caso humano. Los humanos desarrollan herramientas, utensilios, sistemas de prácticas, de creencias, de aprendizaje y de conocimientos que están

fundamentados en la acumulación de información transgeneracional y serían imposibles de desarrollar para un individuo aislado. Tales sistemas se transmiten mediante nuestra inserción en una determinada cultura, la cual actúa como un gran amplificador de nuestras facultades para la construcción de nicho y dado que los procesos de cambio cultural, por lo general, actúan más rápido que la selección natural, es posible que la construcción de nicho cultural, haya jugado un papel más relevante que la selección natural de genes en nuestra historia evolutiva (Laland, Odling-Smee y Feldman, 2001; Boyd, Richerson, y Henrich, 2011; Laland, y O'Brien 2011; Ellis, Richerson, Mesoudi, Svenning, Odling-Smee, y Burnside, 2016; Wallach, 2016).

#### 4. ESCALAS COMPARATIVAS, DE TASA REPRODUCTIVA, DE FITNESS, Y DE AJUSTE-COMPLEMENTARIEDAD ORGANISMO AMBIENTE

El punto central de este apartado no se encuentra enunciado de manera *explícita* en las presentaciones de la TCN, sin embargo, su formulación es necesaria para su correcta formulación y es requerido por el mecanismo evolutivo que se postula. Desde la TCN, se considera que la modificación de los ambientes selectivos junto con la acción de la selección natural conlleva a la evolución por construcción de nicho (cfr. v.g., la figura 1 y las referencias a la acción causal de las modificaciones a la fitness de la figura 2). Sin embargo, en las diferentes formulaciones de la TCN no se explicita exactamente qué es lo que debe entenderse por selección natural, aunque el contexto parece sugerir que se asume alguna de las versiones que se cobijan bajo la teoría estándar de la evolución. En ellas, se establece que, entre las diferentes clases *genéticamente heredables*<sup>93</sup> de organismos, el orden que corresponde al mayor o menor éxito reproductivo mapea el orden de la *fitness*.<sup>94</sup> Nos parece que aquí hay un problema del que los proponentes de la TCN no se han percatado por asumir sin más la aplicabilidad del concepto de selección natural presente en la teoría estándar de la evolución.

Tanto la teoría Estándar de la evolución como la TCN, toman de Darwin la idea de que la evolución de las poblaciones se explica apelando a un éxito reproductivo

---

<sup>93</sup> En una clase de organismos genéticamente heredable la posesión de propiedad que define la clase depende únicamente de la constitución genética de los individuos, en contraposición en una clase inclusivamente heredable la posesión de la propiedad puede depender de varios factores tanto genéticos como ambientales, conductuales o instruccionales. El que un individuo se parezca a sus padres no depende solo de sus genes sino también de la herencia epigenética tanto somática como extrasomática.

<sup>94</sup> "Fitness" es un concepto multívoco que no aparece en la formulación original de Darwin y que posee distintas maneras de determinación; sus acepciones más importantes están ligadas a formulaciones de conceptos métricos que permiten el establecimiento matemático de dinámicas cuantitativas (Sober, 2001; Barker 2009; Sæther y Engen, 2015).

diferencial de las distintas clases de organismos que la componen (en ellas se establece un orden de éxito reproductivo de las clases consideradas). También para ambas, la posición de una determinada clase de organismos dentro de, respectivamente, el orden de fitness o el orden de correspondencia con el nicho, no solo depende de las propiedades intrínsecas a la clase, sino que se trata de una propiedad relacional que es relativa tanto a los ambientes locales como a la constitución de la población. Sin embargo, hay claras diferencias, en la TCN el orden reproductivo de clases *inclusivamente heredables* mapea el orden de ajuste o de *correspondencia entre los organismos y sus nichos*. Esto es mucho más cercano a la idea original de Darwin que a la síntesis moderna o a la teoría estándar de la evolución pues, por un lado, las clases no se limitan a rasgos genéticamente heredables, sino que contemplan caracteres adquiridos y por otro, tanto las tesis darwinianas como las de la TCN, el ajuste-correspondencia con el entorno posee un componente ecológico que apela a argumentos de diseño y no está presente en el concepto de fitness (Endler, 1986; Mathen, y Ariew, 2002; Ariew, y Lewontin, 2004; Barker, 2009). Darwin y la TCN presuponen un tipo de análisis de ingeniería comparativa en el que las propiedades particulares de los organismos son puestas en relación de comparación entre sí con respecto a las características ambientales y se debe mostrar que su mayor o menor ajuste o correspondencia conduce a una mayor o menor tasa reproductiva.

Podría pensarse que el orden de la fitness de las clases de organismos genéticamente heredables coincide o debe coincidir con el orden de correspondencia organismos ambiente de clases de organismos inclusivamente heredables. Tal coincidencia no está garantizada *a priori* puesto que se trata de clases distintas y el concepto de correspondencia entre organismo y ambiente no es asimilable a la idea de fitness (aunque como se ha señalado, la complementariedad entre los organismos y sus respectivos ambientes (fenómeno tradicionalmente descrito como adaptación) puede ser obtenida tanto mediante la selección natural (en cualquiera de sus versiones) operando sobre una variación no dirigida como mediante la construcción de nicho (Odling-Smee et al. 2003; Laland et al. 2016)).

## 5. ARTICULACIÓN CONCEPTUAL DE TCN: UN PANORAMA EN CONSTRUCCIÓN.

A menudo, el aporte conceptual de la TCN es presentado mediante el esquema de la figura 2 (*i.a.*, Laland et al., 2000; Laland, 2004; Odling-Smee, 2006, 2010; Laland y O'Brien, 2011; Odling-Smee y Turner, 2011). En él, la modificación al ambiente realizada por los organismos—la construcción de nicho—forma un bucle con la selección natural; la herencia ecológica se representa como un legado presente en



los ambientes locales de los organismos heredado desde los organismos constructores de nicho ancestrales en el tiempo  $t$  a aquellos sucesores (y/o los mismos) encontrados en el tiempo  $t+1$ .

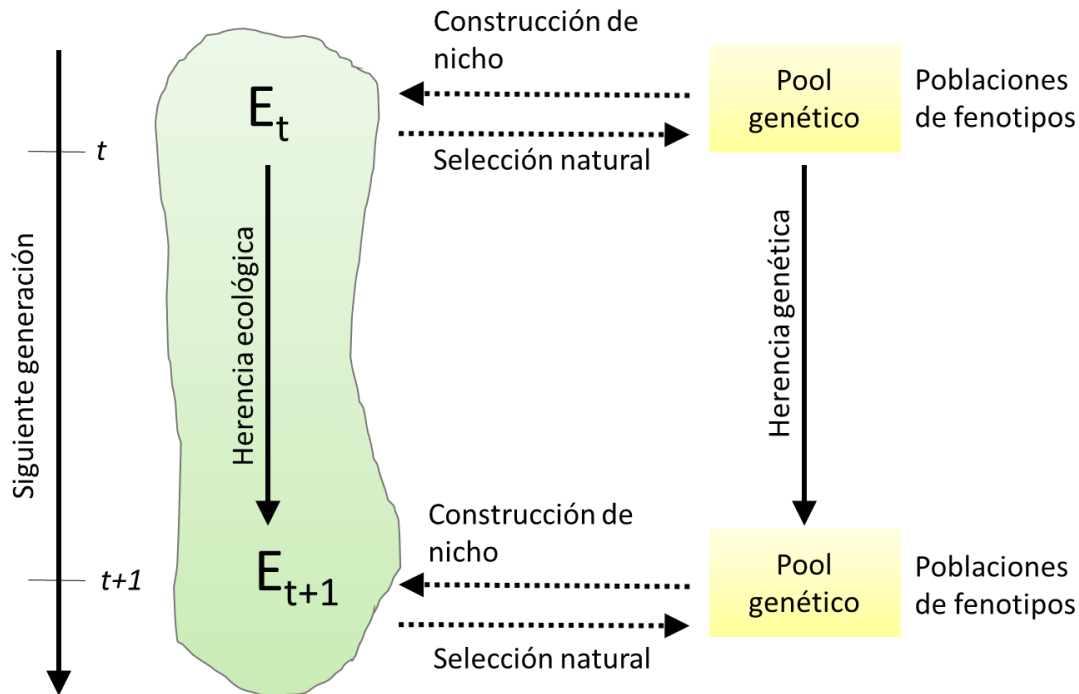


Figura 1. La incorporación de la construcción de la construcción de nicho y la herencia ecológica a la dinámica evolutiva. Redibujado y traducido de Odling-Smee (2010, p. 177).

El esquema deja fuera de la presentación algunos aspectos conceptuales importantes de la TCN, por ejemplo, las nociones de nicho evolutivo o presión de selección. Tampoco permite entender de manera clara la incorporación de los caracteres adquiridos y subproductos a la dinámica evolutiva, sin mencionar que adolece del hecho de presentar a la selección natural como una simple relación del ambiente hacia los genes (cuando el mecanismo goza de una complejidad mucho mayor, Casanueva, 2011). Además, se ha excluido el aporte de la teoría sobre la relación del comportamiento con la evolución cultural, etc. Si bien otros esquemas como el de Laland *et al.* 2011 (Figura 2) atienden algunas estas cuestiones — incluyendo en él *fitness* biológica y cultural—, siguen ausentes aspectos importantes de la formulación de la teoría como la noción de presión de selección, la de nicho cultural o la distinción entre nicho fundamental y nicho realizado.

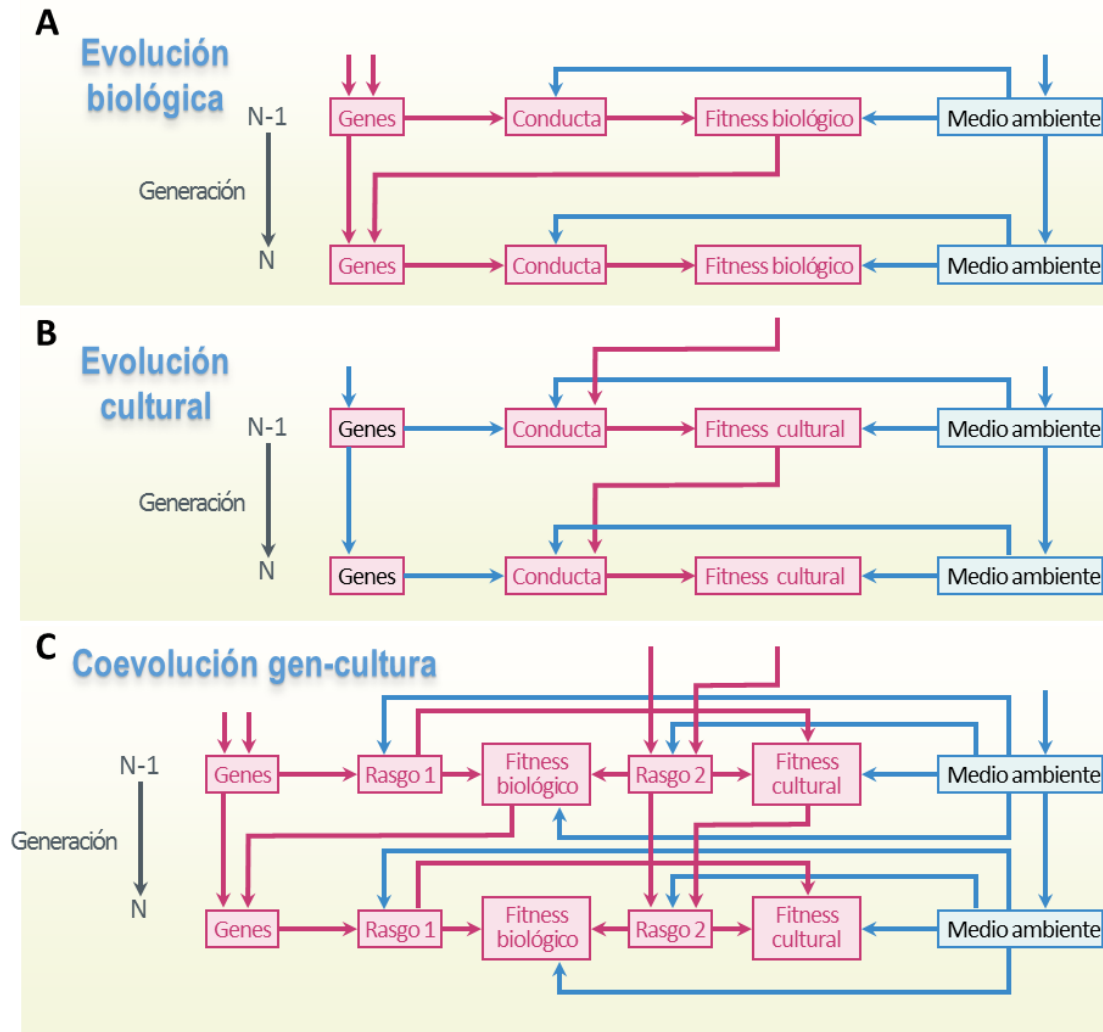


Figura 2. Procesos evolutivos alternativos. (A) Evolución biológica: la explicación final del comportamiento es su efecto sobre la fitness biológica. (B) Evolución cultural: el comportamiento puede heredarse de la generación anterior a través de la transmisión cultural intergeneracional y la selección cultural diferencial. Aquí, la explicación final del comportamiento es su efecto sobre la fitness cultural. (C) Coevolución del gen-cultura: los caracteres heredados genética y culturalmente coevolucionan, y cada rasgo afecta la fitness del otro. [Por ejemplo, el rasgo 1 puede ser la absorción de lactosa y el rasgo 2, la producción lechera o el uso de leche (43).] Las rutas de herencia se muestran en rojo. Para cualquier conjunto de datos dado, el modelo causal puede usarse para establecer si una influencia causal particular está operando. Redibujado y traducido de Laland *et al.* (2011, p.1515).


En su enunciación, la TCN se declara deliberadamente amplia o vaga (Laland y Sterelny, 2006; Laland *et al.*, 2016) pues, entre otros aspectos, abarca simultáneamente las afectaciones a la selección cuando los organismos modifican sus entornos (perturbaciones) como los cambios que ocurren cuando, gracias a su desplazamiento, se ven expuestos a nuevas condiciones ambientales (relocalizaciones). Estas vaguedades deliberadas han desembocado en una intensa

discusión acerca de la delimitación de la estructura conceptual de la teoría (Dawkins, 2004; Sterelny, 2005; Okasha, 2005; Griffiths, 2005, Laland y Sterelny, 2006; Archetti, 2015; Uller, y Helanterä, 2017; Laland, Odling-Smee, y Endler, 2017) y también con respecto al aporte que pudiera significar la TCN a la teoría evolutiva en el marco de la síntesis moderna (Laland *et al.*, 2014; 2015; Scott-Phillips *et al.*, 2014). Por otro lado, cabe señalar que, a veces, este carácter de incompleto también afecta tanto su análisis epistemológico como la labor del reconstructor pues, en aras de la claridad y la consistencia, en ocasiones se está obligado a construir más que a reconstruir la teoría.

## 6. GRAFOS MODELO: UN FORMATO PARA LA REPRESENTACIÓN DE LAS ESTRUCTURAS TEÓRICAS

En lo que sigue, nos hemos dado a la tarea identificar con mayor precisión a la TNC mediante su reconstrucción y presentación en formato grafo-modelo. Junto con otros integrantes de la corriente semanticista en filosofía de la ciencia, consideramos que la mejor manera de mostrar una teoría es mediante una clase de modelos. Aquí, se concibe a los modelos en un sentido lógico, como estructuras matemáticas, e.e., como tuplas ordenadas que incluyen conjuntos o dominios ( $D_i$   $1 \leq i \leq n$ ) y relaciones o funciones ( $R_j$   $1 \leq j \leq k$ ) entre ellos ( $m = \langle D_1, D_2, \dots, D_n, R_1, R_2, \dots, R_k \rangle$ ) y, en línea con la propuesta original de Tarski, son considerados, *interpretaciones* que satisfacen las restricciones impuestas por la teoría (sus leyes). El propósito principal de los grafos modelo es clarificar y describir los dominios (entidades o conjuntos) y funciones que forman los diferentes modelos que constituyen una teoría, señalando sus leyes o constricciones.

En el grafo modelo de TCN que se muestra a continuación, los dominios se representan mediante recuadros cuyas letras o leyendas abrevian el nombre de un dominio o conjunto base y deben ser interpretados como conjuntos de diversas estructuraciones sobre sus respectivos conjuntos base. Ejemplificando, si  $X$  es el

nombre de un conjunto dado, el recuadro  representa el conjunto de todas las entidades que se obtienen, al agrupar, reagrupar o combinar elementos de  $X$ , de maneras finitas diferentes, formando ya sean pares, ternas, tétradas, ..., etc., subconjuntos de  $X$  de diferentes tamaños, ordenaciones o agrupaciones de subconjuntos, etc., también, se admiten combinaciones mixtas como pares de elementos simples con subconjuntos o secuencias o subconjuntos cuyos miembros pueden ser elementos simples u ordenaciones o subconjuntos de diferentes tamaños, etc. En general se consideran los agrupamientos, combinaciones y recombinaciones que se desee siempre y cuando, en última instancia, deriven de elementos contenidos en  $X$ . Por simplicidad aquí se muestran únicamente los

conjuntos base, dejando para posteriores refinamientos la especificación de las entidades particulares a las que se hace referencia.

Una función matemática ( $f$ ) es una relación que asocia o relaciona elementos de dos conjuntos, el primero al que podemos caracterizar como fuente u origen es llamado dominio (y se representa como  $D_I$ ) y el otro conjunto que hace las veces de blanco o destino es llamado codominio (y se representa como  $D_{II}$ ). Usualmente, una

función se representa como  $f: D_I \rightarrow D_{II}$  o bien  $D_I \xrightarrow{f} D_{II}$ . En una función a cada elemento ( $x$ ) del dominio le corresponde un único elemento ( $f(x)$ ) del codominio. En los grafos modelo, las funciones (incluidas las funciones simples o las funciones de funciones), por flechas, cuyo origen (u orígenes) y destino representa(n) respectivamente al (a los) conjuntos base que integran su(s) dominio(s) y su codominio. De esta manera, la estructura lógico-conceptual de los modelos queda plasmada en un grafo que consta de: (i) áreas o puntos, que representan conjuntos, que a su vez representan conceptos, que se aplican a determinadas entidades admitidas o postuladas por la teoría y (ii) líneas o flechas que se encargan de relacionar tales entidades o conceptos. Desde un punto de vista lógico actúan como reglas de inferencia, que nos permiten obtener determinada información sobre el punto destino a partir de información sobre el (los) punto(s) origen. Las flechas (funciones y funciones de funciones), pueden tener más de un origen, mas tienen un único destino y admiten la operación de composición:

$$A \xrightarrow{f} B \xrightarrow{g} C \equiv_{df} A \xrightarrow{g \circ f} C$$

Hemos decidido utilizar el formato grafo-modelo ya que permite apreciar, de un solo vistazo, la estructura conceptual de los modelos de la teoría y adicionalmente, posibilita destacar las distintas funciones epistémicas de los conceptos que participan de las explicaciones suministradas por la teoría (Casanueva y Méndez, 2008; 2013). En la medida en que dominios y relaciones ya se encuentran interpretados, los grafos también representan las estructuras del mundo que, caso de existir, parecen comportarse como la teoría señala, e.e., aquellas porciones del mundo a las que se aplica la teoría.

## 6.1. Grafo modelo de la teoría de construcción de nicho

La Figura 3 ilustra la estructura lógico-conceptual de la TCN, misma que se antoja más compleja que la ofrecida en las figuras 1 y 2. Los recuadros representan conjuntos y las flechas funciones: su origen corresponde al dominio, y su destino al codominio. (todas las relaciones representadas son funciones, razón por la cual se representan mediante flechas, ya que se trata de objetos dirigidos). Algunas de las

flechas tienen más de un origen, pero ninguna tiene más de un destino (en tanto funciones, su imagen es unívoca). Los funcionales (funciones de funciones), son representadas como flechas cuyo origen es otra flecha u otras flechas. La clave cromática al pie indica el papel epistémico que corresponde a los distintos conceptos representados.

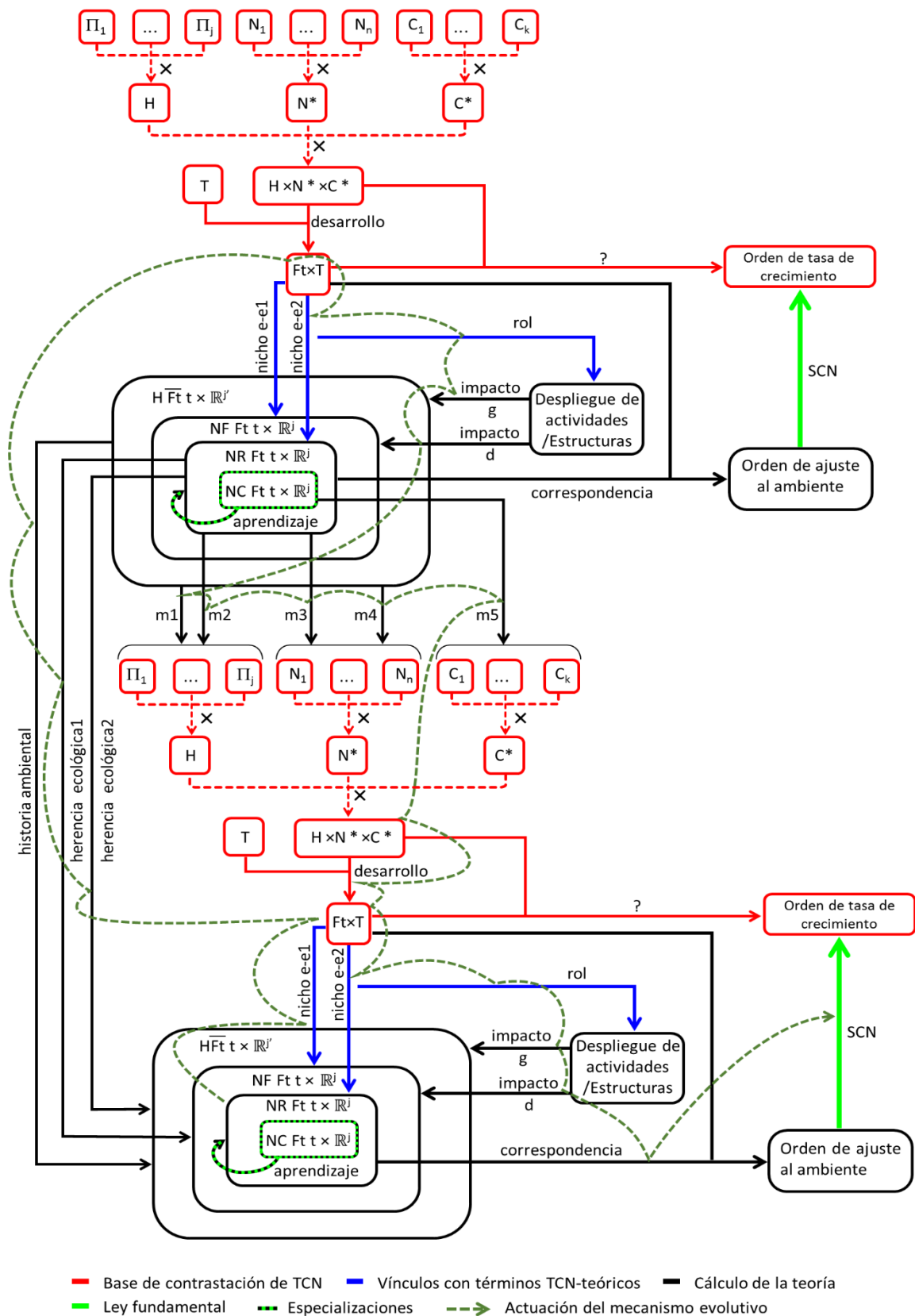


Figura 3. Grafo-Modelo de la TCN. Explicación en el texto.

El grafo de la figura 3 (mismo que se recomienda tener a la vista durante la lectura de lo que sigue), representa lo que ocurre para dos generaciones sucesivas de organismos, la parental en la parte superior y la filial en la inferior. Los conceptos indicados en rojo representan la porción TCN-no teórica, es decir, demarcan aquella porción de la teoría que nos indica su ámbito de aplicación, la región del mundo donde tiene sentido preguntarse si la teoría se aplica o no (Balzer, Moulines y Sneed, 1987).<sup>95</sup>

En la parte superior derecha los conjuntos denominados:  $\Pi_1, \dots, \Pi_j$ , representan una serie de parámetros ambientales bio-físico-químicos que actúan sobre un organismo. En consonancia con Hutchinson (1944, 1957), el ambiente de un organismo (H) es conceptuado como el producto cartesiano (indicado por el símbolo: "x") de tales parámetros ( $H = \Pi_1 \times \Pi_2 \times \Pi_3 \times \dots \times \Pi_j$ ), se trata de un espacio j-dimensional donde cada punto representa un mosaico de los distintos valores que pueden tomar los parámetros considerados (una determinada temperatura, una cierta concentración de CO<sub>2</sub>, la presencia o ausencia de un depredador o, incluso, parámetros de naturaleza cultural como podrían ser la presencia de un determinado sistema de crianza). Las líneas punteadas asociadas a los productos cartesianos que tienen varios orígenes y un solo destino sentido, indican definiciones. Desde un tipo de vista lógico, pueden ser consideradas postulados de existencia que indican que el objeto que se define (destino) constituye un conjunto aceptado por la teoría como una entidad con sentido. Por ejemplo, nos dicen que el conjunto de ambientes H es un producto cartesiano desde  $\Pi_1$  hasta  $\Pi_j$  o que  $C^*$  es el producto cartesiano de,  $C_1$  hasta  $C_n$ .<sup>96</sup>

A la derecha de los parámetros  $\Pi_1, \dots, \Pi_j$  aparecen una serie de conjuntos rotulados como  $N_1, \dots, N_n$  que representan una serie de normas de reacción heredables (una norma de reacción describe el rango de variaciones que puede tomar la expresión fenotípica de un genotipo en función de los diferentes ambientes y puede referirse

---

<sup>95</sup> La distinción entre términos T-no-teóricos y términos T-teóricos es relativa a cada teoría (T) y no depende de su significado sino de la forma en que "funcionan". Los términos T-no teóricos expresan conceptos previamente disponibles, cuyo uso (identificación o determinación) no presupone la validez de las leyes de T. Por su parte, los términos T-teóricos expresan aquellos conceptos que T postula para explicar los datos o fenómenos sobre los que versa. Aunque esta distinción, de alguna manera ya había sido anticipada por Hempel (1970), es en la Concepción Estructuralista en donde se desarrolla a cabalidad.

<sup>96</sup> Dentro de TCN, a cada clase de fenotipos le corresponde un determinado punto o región de este espacio y cabe aclarar que una misma región espacio-temporal puede ser habitada por distintas especies para las cuales sean pertinentes descripciones ambientales diferentes, pues las formas en que los organismos de una población o especie se ven afectados por o interactúan con sus ambientes son muy variadas y esencialmente dependen de su forma de vida (nicho). Aquí sólo se consideran aquellos parámetros que efectivamente actúan sobre los organismos considerados. Determinar con precisión cuáles son los parámetros pertinentes no es una cuestión que pueda conocerse *a priori*, sino que depende de cada caso y puede ir variando a lo largo de las generaciones.

a aspectos anatómicos, fisiológicos, conductuales, psíquicos, ecológicos, etcétera (Lewontin, 2000; Griffiths, Miller, Suzuki, et al, 2000;).<sup>97</sup> *Mutatis mutandis*, las distintas  $N_i$  (con  $1 \leq i \leq n$ ) aproximadamente se corresponden a las clases genéticamente heredables dentro de la teoría estándar de la evolución. Para la perspectiva de la TCN, la herencia de un genotipo no conlleva un fenotipo sino un conjunto de potencialidades de expresión de los genotipos en los distintos ambientes, esto es, una norma de reacción.<sup>98</sup> De manera similar a la forma en como se obtiene el conjunto  $H$ , el conjunto  $N^*$ , representa el producto cartesiano de las distintas normas de reacción, cada elemento de  $N^*$  está constituido por un mosaico de normas de reacción.<sup>99</sup>

A la derecha de las normas de reacción, los conjuntos  $C_1, \dots, C_k$  corresponden a conjuntos de tipos de características adquiridas (o aprendidas). La TCN se separa de teorías de corte pos-weismanniano al postular un papel evolutivo para las características adquiridas o aprendidas. Nos referimos a cosas como tener preferencia por cazar en determinadas regiones más que en otras también disponibles, o poseer determinados patrones de canto (que dependen de la población en la cual se desarrollan los organismos), o cruzar los ríos tradicionalmente por lugares específicos y no por otros, o ser un castor vivir en una represa construida por nuestros ancestros que ya no existen, o criar determinado tipo de hongos, plantas o animales. Este tipo de características no pueden establecerse *a priori* y varían a lo largo del tiempo y en función de las poblaciones específicas que se consideran.

---

<sup>97</sup> Cada  $N_i$  (con  $1 \leq i \leq n$ ) representa un conjunto de normas de reacción de un mismo tipo y para que pueda ser objeto de estudio de la TCN se requiere que existan al menos dos variantes (pues, la teoría se basa en la comparación de frecuencias relativas).

<sup>98</sup> Dicho sea de paso, el concepto de norma de reacción puede ser considerado como la faceta genotípica del concepto de plasticidad fenotípica, es decir, la capacidad de un genotipo de producir más de un fenotipo cuando es expuesto a diferentes ambientes, en particular durante determinados momentos críticos del desarrollo (Whitman, y Anurag, 2009).

<sup>99</sup> Determinar una norma de reacción es una actividad complicada pues requiere someter a prueba numerosos individuos genéticamente idénticos o casi idénticos en una amplia variedad de ambientes, es por ello que numerosos modelos de la TCN no tratan con normas de reacción sino directamente con genes. No obstante, aquí hemos preferido hablar de normas de reacción pues ello otorga mayor consistencia a lo que se afirma acerca sobre la formación de los fenotipos en desarrollo. Sin embargo, no habría problema en cambiar este aspecto y *mutatis mutandis* hablar de genes o genotipos.

Cabe añadir que la visión de la TCN que se presenta no corresponde a ningún autor en particular pues toma elementos de diversos proponentes, en particular la idea de norma de reacción está más en consonancia con Lewontin que con Odling-Smee y compañía. Pasa que en muchas ocasiones en filosofía de la ciencia se emplean los nombres de las teorías como refiriendo a individuos cuando se trata de clases. Aquí hemos optado por presentar un estereotipo a-histórico buscando que, sin traicionar el espíritu general de la propuesta de construcción de nicho, posea una mayor consistencia interna.



T representa la noción de tiempo, en una primera aproximación se concibe como una sucesión de generaciones o de intervalos discretos que pueden ser numerados empleando los números naturales y que preservan la estructura de éstos. En refinamientos posteriores, es posible que algunos modelos requieren una noción de tiempo más sofisticada que, en lugar de ser isomorfa con los números naturales lo sea con los números reales, a fin de permitir el empleo del cálculo y la diferenciación de algunas funciones como la tasa de crecimiento o alguna otra función que tome valores continuos aquí basta que sirva como contador de generaciones o de intervalos discretos. Las escalas consideradas por la TCN varían desde las magnitudes geológicas (millones de años) hasta escalas propias de los eventos que transcurren en una vida (de años a minutos dependiendo de las especies consideradas).

Una vez que los conjuntos  $H$ ,  $N^*$  y  $C^*$  han sido contruidos es posible constituir el conjunto de todas las ternas conformadas por una secuencia de parámetros ambientales, una secuencia de normas de reacción y una secuencia de características adquiridas (e.e., su producto cartesiano,  $H \times N^* \times C^*$ ).<sup>100</sup> La función denominada “desarrollo” le asigna a cada par conformado por un determinado intervalo temporal y una terna como las que acabamos de describir, un determinado fenotipo durante ese intervalo temporal (un elemento del conjunto  $F \times T$ ). Recuérdese que en la TCN los fenotipos no se heredan, sino que se reconstruyen durante el desarrollo y no permanecen constantes a lo largo del mismo.

Para concluir la presentación de los conceptos que conforman base de contrastación de la TCN, la función marcada con un signo de interrogación (?) asigna una posición dentro del orden de tasas de crecimiento (o algún otro indicador matemático que represente un orden de éxito reproductivo) a los diferentes fenotipos, con respecto al tiempo de desarrollo, los ambientes ( $H$ ) y las normas de reacción y características adquiridas que los conforman. Para la TCN, los cambios de frecuencias relativas constituyen la forma en la que se manifiesta la evolución (y en consecuencia deben de poderse determinar sin presuponer la validez de sus leyes. Podría decirse que esta función representa la pregunta central de la que tratan de dar cuenta diferentes teorías evolucionistas, tanto las diferentes versiones de la selección natural como la versión de la TCN que aquí se presenta, pues tal

---

<sup>100</sup> Dada la enorme complejidad de los espacios  $n$ -dimensionales que definen los ambientes (y en consecuencia los nichos), las normas de reacción y las características adquiridas, normalmente dentro de los distintos modelos de la TCN, no se consideran todos los parámetros, ni las normas o los rasgos simultáneamente, sino que sólo se considera una porción restringida, en consideración a diferentes condiciones o intereses que se determinan caso a caso. Lo mismo ocurre muchas otras teorías en biología, por ejemplo, aunque los organismos en la genética mendeliana fueron considerados secuencias o mosaicos de características, nunca algún caso de aplicación de la genética mendeliana agotó todas las características mendelianas para algún organismo completo.

función encierra la interrogante acerca de cómo las diferentes clases de organismos van cambiando sus frecuencias relativas a lo largo del tiempo y de esta forma van direccionando la evolución de las poblaciones.

Las funciones marcadas en azul permiten la introducción de los términos TCN-teóricos. Se trata de conceptos que, al igual que la ley fundamental y las leyes especiales, permiten conectar la base de contrastación de la TCN con su superestructura teórica. Las funciones denominadas “nicho e-e1” y “nicho e-e2” nos permiten asignar, respectivamente, el nicho ecológico-evolutivo fundamental y el nicho ecológico-evolutivo realizado que corresponden a una determinada clase de fenotipos en un intervalo dado. La función denominada “rol” es una función que depende de la función “nicho e-e2” y asocia a cada clase de fenotipos que en un determinado momento ocupan un nicho realizado el conjunto de roles, entendidos en términos de actividades y estructuras, que ese fenotipo despliega en ese nicho. Podría decirse que un rol tiene sentido para un organismo una vez que se ha determinado cuál es el nicho considerado, es por ello que aquí se representa como dependiente de la función que asigna el nicho realizado.

Los conceptos indicados en negro integran la superestructura teórica de la TCN. Son los conceptos que TCN postula a fin de dar cuenta de la manera en como la construcción de nicho constituye un mecanismo evolutivo. Como es de esperarse, uno de los aspectos más destacados de la TCN es la manera en cómo se conceptualiza la noción de nicho ecológico-evolutivo. Odling-Smee *et al.* (2003) afirman que su noción de nicho evolutivo consiste en destacar la parte evolutiva del concepto de nicho de Hutchinson, sostenemos que no se trata tanto de destacarla como de incluirla, pues en la imagen puramente ecológica de nicho la idea de presión de selección no está presente. En nuestra modelización, hemos conjuntado la idea de nicho ecológico con el concepto de presión de selección, de manera que se preserve la tesis de que un nicho es un constructo relativo a una determinada clase de organismos. A cada uno de los factores ambientales que conforman un determinado nicho le hemos asociado un componente que indica la magnitud de la presión de selección para ese parámetro. Si, para una determinada clase de fenotipos en un momento determinado, su correspondiente nicho ecológico está dado por el vector  $j$  dimensional “ $n.e = \langle \pi_1, \pi_2, \dots, \pi_j \rangle$ ”, entonces, diremos que un nicho ecológico evolutivo (ya sea fundamental o realizado) está dado por un par de vectores  $j$ -dimensionales la primer componente del par expresa el nicho ecológico y la segunda los valores de los números reales que indican las magnitudes de la presión de selección para los correspondientes parámetros ambientales, según su

subíndice, en otros términos: “n.e.e. =  $\langle \langle \pi_1, \pi_2, \dots, \pi_i \rangle, \langle r_1, r_2, \dots, r_j \rangle \rangle$ ”<sup>101</sup>. El conjunto “NF Ft t  $\times \mathbb{R}$ ” que aparece como codominio de la función “nicho e-e1” constituye el conjunto de los nichos ecológicos fundamentales de los diferentes fenotipos que existen en el tiempo t en conjunción con las correspondientes presiones de selección para cada uno de los parámetros ambientales que conforman el nicho ecológico. Conviene precisar que las presiones de selección indican la medida en que un determinado parámetro ambiental favorece o desfavorece a un determinado fenotipo en relación a otros. Se trata de un concepto relacional que depende de la constitución de toda la población y de sus formas de vida pues básicamente establece diferencias entre los distintos fenotipos con respecto a un ambiente dado y a las maneras de relacionarse con ese ambiente (Cfr. Caponi, 2016) (si no hay diferencias en la forma como un determinado parámetro afecta a los diferentes fenotipos se debe asignar un valor de cero a todos los fenotipos respecto a ese parámetro).

En torno a la noción de nicho ecológico evolutivo se observan una serie de anidamientos. El conjunto de los nichos fundamentales “NF Ft t  $\times \mathbb{R}$ ” incluye dentro de sí, como un subconjunto propio al conjunto “NR Ft t  $\times \mathbb{R}$ ” que representa el concepto de nicho realizado mismo que, de manera análoga al de nicho fundamental, está conformado por pares de elementos, sólo que en este caso el primer elemento de tales pares refiere al conjunto de factores ambientales que de hecho tienen un impacto sobre los organismos (y no sólo a los que podrían tenerlo). Cuestiones como la competencia, la migración o contingencias ambientales, pueden restringir fuertemente o tornar inaccesibles determinados parámetros ambientales que actúan sobre los organismos (en principio, los parámetros ambientales que se incluyen dentro del nicho realizado son los mismos que los que se incluyen dentro del nicho fundamental, pero sus magnitudes son menores).

Hemos recuperado como una especialización<sup>102</sup> la idea de nicho cultural, mismo que constituye subconjunto propio del nicho realizado y puede definirse como aquel subconjunto de parámetros ambientales que necesariamente tienen un componente cultural, e.e., que existen en virtud del ejercicio de una cultura (razón por la cual no

---

<sup>101</sup> Este tratamiento de las presiones de selección está inspirado en la metáfora de Darwin de las mil cuñas que presionan sobre las distintas partes del cuerpo para adaptarlo a su lugar en la economía de la naturaleza (Darwin, 1838, nota 135e).

<sup>102</sup> Siguiendo las tesis de la concepción estructuralista (cfr. Balzer, Moulines y Sneed, 1987), concebimos a las especializaciones como restricciones que no están presentes en todos los modelos y que se construyen especificando determinadas condiciones adicionales o concreciones sobre conceptos previos. Tienen por objeto dotar de contenido a formulaciones generales que es deseable mantener con un alto nivel de abstracción a fin de permitir la multi-realizabilidad de los diferentes modelos de una teoría, pues algunas especializaciones son incompatibles entre sí, o se presentan en diferentes líneas (de especialización) dentro de un orden jerárquico arbóreo.

están presentes en todos los modelos pues no todas las especies muestran este tipo de fenómenos)<sup>103</sup>. Como mencionamos habitualmente son un potenciador (tanto positivo como negativo) de nuestras capacidades de construcción de nicho. A título de ejemplo de ambos tipos de parámetros ambientales de naturaleza cultural considérese los efectos que sobre las correspondientes poblaciones locales tuvieron las herramientas para la tala de árboles en la Isla de Pascua o el empleo de antibióticos en las poblaciones occidentales de principios del siglo XX. Es obvio que la adquisición de determinados comportamientos culturales puede modificar significativamente las magnitudes de los parámetros asociados a los nichos realizados y sus correspondientes presiones de selección. La función rotulada como aprendizaje, también considerada una especialización, recupera esta idea.

Existe un último concepto asociado a la idea de nicho que nos permite recuperar la incidencia que una determinada especie tiene sobre sus vecinas. Aquí lo hemos considerado como el complemento conjuntista de un nicho determinado y expresa la conjunción de todos los nichos ecológico-evolutivos que no pertenecen a la especie que objeto de nuestra atención. En este conjunto contiene los parámetros ambientales que son pertinentes para otras especies conjugados con sus respectivas presiones de selección. Hemos denominado a este conjunto como: “ $H \overline{F}t \times \mathbb{R}_j'$ ”.

Como señalamos, el codominio de la función “rol” es un conjunto de las actividades y estructuras que despliegan los fenotipos en sus respectivos nichos. Éstas, mediante el proceso de construcción de nicho, impactan el medio de diversas maneras lo que genera cambios tanto en la magnitud de los parámetros ambientales como en los valores de las presiones de selección asociadas a los mismos. Las funciones “impacto g” e “impacto d” recuperan esta idea. La primera (impacto global), recoge los cambios que afectan a otras especies y se registra en el conjunto  $H \overline{F}t \times \mathbb{R}_j'$ , mismo que contiene la totalidad de los nichos ecológico-evolutivos de las especies que se ven afectadas. La segunda (impacto sobre la descendencia) reúne los impactos que afectan a la propia descendencia y se consigna en el conjunto que contiene a los nichos fundamentales de dicha especie ( $NF Ft t \times \mathbb{R}_j$ ). Una serie de funciones dirigidas hacia la parte inferior del esquema indican los ítems más destacados que afectan a la siguiente generación. Las funciones “m1” y “m2” indican las modificaciones que impactan tanto la lista de los parámetros ambientales considerados como sus magnitudes. “m1”, recoge los impactos debidos a las

---

<sup>103</sup> Actualmente se reconocen procesos culturales en una amplia gama de especies que incluyen peces, reptiles, aves y mamíferos (Laland y Hoppitt, 2003; Dean *et al.* 2014) pero es claro que sería difícil atribuir procesos culturales a algunas especies de las que sí predicamos construcción de nicho, como, por ejemplo, cianofitas o diatomeas.

modificaciones causadas por otras especies, y “m2” las derivadas de los cambios en los nichos realizados por la generación parental de la misma especie. Las funciones “m3” y “m4” congregan, respectivamente los impactos que cambios en los nichos realizados por otras especies o por la propia pueden tener sobre las normas de reacción. Finalmente “m5” nos indica las formas en que el aprendizaje modifica las características adquiridas o aprendidas.<sup>104</sup>

Las funciones denominadas herencia nos indican el legado de los impactos que las elecciones, construcciones y actividades de los organismos han tenido sobre el entorno en forma de presiones de selección modificadas. La flecha marcada “herencia ecológica 1” representa las afectaciones que la generación parental, a través de las modificaciones en su nicho realizado, tanto en los parámetros ambientales como en las presiones de selección modificadas, transmite a las generaciones futuras de su propia especie. Por su parte, la función denominada “herencia ambiental 2” congrega las modificaciones que afectan a los nichos ecológico-evolutivos de otras especies.

La flecha marcada “historia ambiental” nos indica la sucesión contingente de estados ambientales que no dependen del nicho de ningún organismo, sino que solamente son el “escenario” donde las modificaciones del nicho ocurren y que potencialmente pueden llegar a conformar el nicho de alguna especie.

Las flechas negras denominadas correspondencia nos indican que, a los diferentes fenotipos, en función de las presiones de selección que sufren en sus nichos realizados, se les puede asignar un orden de correspondencia o de ajuste a los mismos. Tal orden pondera la magnitud e importancia de las distintas presiones de selección y otorga las mejores posiciones a aquellos que poseen las menores presiones de selecciones, global y ponderadamente consideradas.

Las flechas verdes rotuladas SCN (selección por correspondencia al nicho) expresan la ley fundamental de la TCN. Nos indican que, el orden de ajuste al nicho-ecológico-evolutivo-ambiente de las clases de fenotipos inclusivamente heredables, se corresponde con el orden de tasas de crecimiento. Cabe señalar que la correcta aplicación de esta función, de alguna manera presupone el resto del mecanismo propuesto por la TCN. Este concepto es análogo al de selección natural (tanto en su versión neodarwiniana, como dentro de la síntesis moderna), pues, en todos los casos, el orden de eficiencia reproductiva mapea otro orden, de adaptación, para la

---

<sup>104</sup> Una recopilación de las modificaciones recogidas por las funciones “m” puede verse en Laland, Odling-Smee, y Endler, 2017.

versión neodarwiniana, de fitness, para la síntesis moderna y de correspondencia al ambiente, para la TCN.

La flecha verde oscuro curva punteada que va tocando diferentes conceptos, no representa tanto una función o ley de la TCN como una explicitación de lo presupuesto por la ley fundamental recién enunciada. Hemos decidido marcarla pues muestra de manera esquemática, el comportamiento implícito del mecanismo (causal) propuesto por la TCN, ya que enlaza de manera sinóptica a los distintos conceptos postulados que de una u otra manera participan en la determinación de la función SCN. Su significado puede enunciarse mediante la siguiente larga oración: “Los herederos ecológicos de aquellos fenotipos a los que se asignó un nicho ecológico evolutivo realizado, en el que desempeñaron un determinado rol, que provocó impactos (g y d) que obligaron a la modificación de: los parámetros ambientales, las normas de reacción o las características adquiridas a partir de las que se conformaron y desarrollaron los fenotipos de la siguiente generación y que a su legado ecológico sumaron los impactos de sus propias actividades y productos de tal manera que las presiones de selección de sus nichos ecológico evolutivos realizados poseen presiones de selección menores con respecto a otros fenotipos, mejorarán su posición en el orden de ajuste-correspondencia al ambiente y a consecuencia de ello mejorará también su posición en el orden de las tasas de crecimiento”. Esta enunciación es consistente con los criterios para probar la presencia de construcción de nicho y su impacto evolutivo postulados por Matthews, De Meester, Jones, et al., (2014) y retomados un par de años más tarde por Laland, Matthews y Feldman.

1. Un organismo debe modificar significativamente las condiciones ambientales;
2. Las modificaciones ambientales mediadas por organismos deben influir en las presiones de selección en un organismo receptor;
3. Debe haber una respuesta evolutiva en al menos una población receptora causada por la modificación ambiental. (2016, p. 193).

## 7. CONCLUSIONES

El grafo recupera la estructura fundamental de TCN y nos permite señalar los aspectos más destacados de la misma, no obstante, una reconstrucción que recupere el desarrollo de los organismos de manera más detallada (uno que incorpore más claramente aspectos como la plasticidad fenotípica o la asimilación genética) requiere una idea de tiempo más refinada y más extensa que la que, en aras de la brevedad y siguiendo los esquemas de los arquitectos de la TCN, se ha

usado en esta primera aproximación. Tal refinamiento permitiría visualizar la estructura constitutivamente compleja de la propuesta de la TCN.

Como una nota destacada de la estructura de TCN, en torno a la noción de nicho se muestran una serie de anidamientos, que abarcan desde los nichos de especies de organismos distintas a la considerada, hasta nichos exclusivos de ciertas especies incluidos como especializaciones (nicho cultural). Es de esperarse que a estos anidamientos se sumen otros para constituir líneas de especialización futuras, pues las formas en que se puede subdividir la noción de nicho son múltiples y pueden responder a intereses muy variados (Cfr. Casanueva y Vergara, 2018).

A pesar de lo señalado por los proponentes de la TCN, la postulación de la construcción de nicho no requiere de la idea de selección natural tal como es empleada por la síntesis moderna o la visión estándar de la evolución. Aunque la TCN sí es una teoría seleccionista, en el sentido de que el orden de eficiencia reproductiva se determina siguiendo el orden de otro parámetro que “selecciona” las mejores clases (el orden de correspondencia al nicho), el concepto selectivo no coincide con la idea de selección natural presente en la síntesis moderna o en la visión estándar de la evolución. A fin de mantener clara la diferencia entre ambos tipos de conceptos selectivos se sugiere emplear el nombre de selección por correspondencia al nicho (SCN) para el criterio selectivo de la TCN. El concepto puede ser similar al de selección natural e incluso en algunos modelos recortados o parciales de la TCN (modelos en los que se hayan eliminado las características adquiridas y no se hable de la herencia de normas de reacción sino de la herencia genética de rasgos), puede ser coextensivo con éste, pero incluso ahí, se trata de conceptos distintos de igual manera que las expresiones “Lucero matutino” y “Lucero vespertino” poseen distinto significado aunque refieran a la misma entidad tal como “triángulo equilátero” y “triángulo equiángulo” poseen distinto significado aunque se refieran obligadamente a las mismas entidades.

## Referencias

1. Archetti, E. (2015). Three Kinds of Constructionism: The Role of Metaphor in the Debate over Niche Constructionism. *Biological Theory*, 10(2), 103–115.
2. Ariew, A., y Lewontin, R. C. (2004). The Confusions of Fitness. *British Journal for the Philosophy of Science*, 55(2), 347–363.
3. Balzer, W., Moulines, C. U., y Sneed, J. D. (1987). *An Architectonic for Science: the Structuralist Program*. Dordrecht: Springer Netherlands.
4. Barker, J. S. F. (2009). Defining Fitness in Natural and Domesticated Populations. En J. van der Werf, H.-U. Graser, R. Frankham, y C. Gondro

- (Eds.), *Adaptation and Fitness in Animal Populations: Evolutionary and Breeding Perspectives on Genetic Resource Management* (pp. 3–14). Dordrecht: Springer Netherlands.
5. Borenstein, E., Kendal, J., y Feldman, M. (2006). Cultural niche construction in a metapopulation. *Theoretical Population Biology*, 70(1), 92–104.
  6. Boyd, R., Richerson, P. J., y Henrich, J. (2011). The cultural niche: Why social learning is essential for human adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(Supplement 2), 10918–10925.
  7. Caponi, G. (2017). Subordinación explicativa de la construcción de nichos a la selección natural. *Filosofía e História da Biologia*, 11, 203.
  8. Casanueva, M. (2011). A Structuralist Reconstruction of the Mechanism of Natural Selection in Set Theory, and Graph Formats. En: J. Martínez Contreras y A. Ponce de León (Eds.), *Darwin's evolving legacy* (pp. 177–192). Mexico: Siglo XXI.
  9. Casanueva, M., y Méndez, D. C. (2008). Teoría y experimento en Genética Mendeliana: una exposición en imágenes:(Theory and experiment in Mendelian Genetics: a pictorial exposition). *THEORIA. Revista de Teoría, Historia y Fundamentos de la Ciencia*, 23(3), 285–306.
  10. Casanueva, M., y Méndez, D. C. (2012). Poblaciones de modelos y dinámicas científicas. *Stoa*, 3(5), 159–179.
  11. Casanueva, M., y Vergara, F. (En prensa). Teoría de construcción de nicho, “síntesis evolutiva extendida” y filosofía de la ciencia: discusiones pendientes. En J. Muñoz (Ed.), *La Biología Evolutiva Contemporánea ¿Una revolución más en Ciencia?* México: Universidad Nacional Autónoma de México.
  12. Darwin, C. R. (1838). Notebook B: [Transmutation of species. Recuperado el 16 de octubre de 2018, de <http://darwin-online.org.uk/content/frameset?itemID=CUL-DAR121.-ypageseq=38&viewtype=side>
  13. Dawkins, R. (2004). Extended Phenotype – But Not Too Extended. A Reply to Laland, Turner and Jablonka. *Biology and Philosophy*, 19(3), 377–396.
  14. Dean, L. G., Vale, G. L., Laland, K. N., Flynn, E., y Kendal, R. L. (2014). Human cumulative culture: a comparative perspective. *Biological Reviews*, 89(2), 284–301.
  15. Donohue, K. (2005). Niche construction through phenological plasticity: life history dynamics and ecological consequences: Research review. *New Phytologist*, 166(1), 83–92.
  16. Ellis, E. C., Richerson, P. J., Mesoudi, A., Svenning, J.-C., Odling-Smee, J., y Burnside, W. R. (2016). Evolving the human niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(31), E4436–E4436.
  17. Elton, C. S. (2001). *Animal ecology*. Chicago: University of Chicago Press.



18. Endler, J. A. (1986). *Natural Selection in the Wild*. Princeton: Princeton University Press.
19. Gilbert, S. F., y Epel, D. (2009). *Ecological Developmental Biology*. Massachusetts: Sinauer.
20. Griffiths, A. J., Wessler, S. R., Lewontin, R. C., Gelbart, W. M., Suzuki, D. T., y Miller, J. H. (2004). Norm of reaction and phenotypic distribution. En: *An Introduction to Genetic Analysis* (pp. 651–652). New York: W.H. Freeman and Co.
21. Griffiths, P. E. (2005). Review of 'Niche Construction'. *Biology and Philosophy*, 20(1), 11–20.
22. Grinnell, J. (1917). The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34(4), 427–433.
23. Grinnell, J. (1924). Geography and Evolution. *Ecology*, 5(3), 225–229.
24. Hempel, C. G. (1970). On the "Standard" Conception of Scientific Theories. En M. Radnor y S. Winokur (Eds.), *Minnesota Studies in the Philosophy of Science*, 4 (pp. 142–163). Minneapolis: University of Minnesota Press.
25. Hui, C., Li, Z., y Yue, D. (2004). Metapopulation dynamics and distribution, and environmental heterogeneity induced by niche construction. *Ecological Modelling*, 177(1–2), 107–118.
26. Hutchinson, G. E. (1941). Limnological Studies in Connecticut: IV. The Mechanisms of Intermediary Metabolism in Stratified Lakes. *Ecological Monographs*, 11(1), 21–60.
27. Hutchinson, G. E. (1978). *An introduction to population ecology*. New Haven: Yale University Press.
28. Ihara, Y., y W. Feldman, M. (2004). Cultural niche construction and the evolution of small family size. *Theoretical Population Biology*, 65(1), 105–111.
29. Jablonka, E. (2004). From Replicators to Heritably Varying Phenotypic Traits: The Extended Phenotype Revisited. *Biology and Philosophy*, 19(3), 353–375.
30. Jones, C. G., Lawton, J. H., y Shachak, M. (1994). Organisms as Ecosystem Engineers. En: F. B. Samson y F. L. Knopf, *Ecosystem Management* (pp. 130–147). New York, NY: Springer New York.
31. Jones, C. G., Lawton, J. H., y Shachak, M. (1999). Ecosystem engineering by organisms: why semantics matters. *Trends in Ecology and Evolution*, 12(7), 275.
32. Kendal, J., Tehrani, J. J., y Odling-Smee, J. (2011). Human niche construction in interdisciplinary focus. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1566), 785–792.

33. Kerr, B., Schwilk, D. W., Bergman, A., y Feldman, M. W. (1999). Rekindling an old flame: A haploid model for the evolution and impact of flammability in resprouting plants. *Evolutionary Ecology Research*, 1, 807–833.
34. Kylafis, G., y Loreau, M. (2008). Ecological and evolutionary consequences of niche construction for its agent. *Ecology Letters*, 11(10), 1072–1081.
35. Laland, K., Matthews, B., y Feldman, M. W. (2016). An introduction to niche construction theory. *Evolutionary Ecology*, 30(2), 191–202.
36. Laland, K. N., Odling-Smee, F. J., y Feldman, M. W. (1996). The evolutionary consequences of niche construction: a theoretical investigation using two-locus theory. *Journal of Evolutionary Biology*, 9(3), 293–316.
37. Laland, K. N., Odling-Smee, F. J., y Feldman, M. W. (1999). Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(18), 10242–10247.
38. Laland, K. N., Odling-Smee, J., y Feldman, M. W. (2000). Niche construction, biological evolution, and cultural change. *The Behavioral and Brain Sciences*, 23(1), 131–146; discussion 146–175.
39. Laland, K. N., Odling-Smee, J., y Feldman, M. W. (2001). Cultural niche construction and human evolution: Niche construction and human evolution. *Journal of Evolutionary Biology*, 14(1), 22–33.
40. Laland, K. N., Sterelny, K., Odling-Smee, J., Hoppitt, W., y Uller, T. (2011). Cause and Effect in Biology Revisited: Is Mayr's Proximate-Ultimate Dichotomy Still Useful? *Science*, 334(6062), 1512–1516.
41. Laland, K., Odling-Smee, J., y Endler, J. (2017). Niche construction, sources of selection and trait coevolution. *Interface Focus*, 7(5), 20160147.
42. Laland, K., Odling-Smee, J., y Turner, S. (2014). The role of internal and external constructive processes in evolution. *The Journal of Physiology*, 592(Pt 11), 2413–2422.
43. Laland, K., Uller, T., Feldman, M., Sterelny, K., Müller, G. B., Moczek, A., ... Strassmann, J. E. (2014). Does evolutionary theory need a rethink? *Nature News*, 514(7521), 161.
44. Laland, Kevin N. (2004). Extending the Extended Phenotype. *Biology and Philosophy*, 19(3), 313–325.
45. Laland, Kevin N., y Hoppitt, W. (2003). Do animals have culture? *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 12(3), 150–159.
46. Laland, Kevin N., y O'Brien, M. J. (2011). Cultural Niche Construction: An Introduction. *Biological Theory*, 6(3), 191–202.
47. Laland, Kevin N., y Sterelny, K. (2006). Perspective: Seven Reasons (not) to Neglect Niche Construction. *Evolution*, 60(9), 1751.
48. Laland, Kevin N., Uller, T., Feldman, M. W., Sterelny, K., Müller, G. B., Moczek, A., ... Odling-Smee, J. (2015). The extended evolutionary synthesis:

- its structure, assumptions and predictions. *Proc. R. Soc. B*, 282(1813), 20151019.
49. Lehmann, L. (2008). The adaptive dynamics of niche constructing traits in spatially subdivided populations: evolving posthumous extended phenotypes. *Evolution*, 62(3), 549–566.
  50. Levins, R., y Lewontin, R. C. (1985). *The Dialectical Biologist*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
  51. Lewontin, R. C. (1983). Gene, organism, and environment. En: D. S. Bendall (Ed.), *Evolution from Molecules to Men* (pp. 273–285). Cambridge: Cambridge University Press.
  52. Lewontin, Richard C. (2000). *The triple helix: gene, organism, and environment* (1. paperback ed). Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
  53. Martin, P., y Bateson, W. (1999). *Design for a life: how behaviour develops*. London: Jonathan Cape.
  54. Matthen, M., y Ariew, A. (2002). Two Ways of Thinking about Fitness and Natural Selection. *The Journal of Philosophy*, 99(2), 55–83.
  55. Matthews, B., De Meester, L., Jones, C. G., Ibelings, B. W., Bouma, T. J., Nuutinen, V., ... Odling-Smee, J. (2014). Under niche construction: an operational bridge between ecology, evolution, and ecosystem science. *Ecological Monographs*, 84(2), 245–263.
  56. Moulines, C. U. (2011). Cuatro tipos de desarrollo teórico en las ciencias empíricas. *Metatheoria – Revista de Filosofía e Historia de la Ciencia*, 1(2), 11–27.
  57. O'Brien, M. J., y Laland, K. N. (2012). Genes, Culture, and Agriculture: An Example of Human Niche Construction. *Current Anthropology*, 53(4), 434–470.
  58. Odling-Smee, F. J. (1988). Niche-constructing phenotypes. En: H. C. Plotkin (Ed.), *The Role of Behavior in Evolution* (pp. 73–132). Cambridge, Mass.: MIT Press.
  59. Odling-Smee, F. J. (2006). How niche construction contributes to human gene–culture coevolution. En J. C. K. Wells, S. Strickland, y K. N. Laland (Eds.), *Social information transmission and human biology* (pp. 39–57). CRC Press.
  60. Odling-Smee, F. J. (2013). Niche Inheritance. En: M. Pigliucci y G. B. Müller (Eds.), *Evolution: the extended synthesis*. Cambridge, Mass.: MIT Press.
  61. Odling-Smee, F. John, Laland, K. N., y Feldman, M. W. (1996). Niche Construction. *The American Naturalist*, 147(4), 641–648.
  62. Odling-Smee, F. John, Laland, K. N., y Feldman, M. W. (2003). *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton: Princeton University Press.

63. Odling-Smee, J. (2007). Niche Inheritance: A Possible Basis for Classifying Multiple Inheritance Systems in Evolution. *Biological Theory*, 2(3), 276–289.
64. Odling-Smee, J., y Turner, J. S. (2011). Niche Construction Theory and Human Architecture. *Biological Theory*, 6(3), 283–289.
65. Okasha, S. (2005). On Niche Construction and Extended Evolutionary Theory. *Biology and Philosophy*, 20(1), 1–10.
66. Plotkin, H. (2007). *Necessary Knowledge*. Oxford University Press.
67. Polechová, J., y Storch, D. (2008). Ecological Niche. En *Encyclopedia of Ecology* (pp. 1088–1097). Amsterdam: Elsevier.
68. Sæther, B.-E., y Engen, S. (2015). The concept of fitness in fluctuating environments. *Trends in Ecology and Evolution*, 30(5), 273–281.
69. Schoener, T. (1989). The Ecological Niche. En J. M. Cherrett (Ed.), *Ecological Concepts: The Contribution of Ecology to an Understanding of the Natural World*. Oxford: Blackwell.
70. Schrödinger, E. (1943). *What is life?* Cambridge: Cambridge University Press.
71. Schwilk, D. W. (2003). Flammability Is a Niche Construction Trait: Canopy Architecture Affects Fire Intensity. *The American Naturalist*, 162(6), 725–733.
72. Schwilk, D. W., y Ackerly, D. D. (2001). Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. *Oikos*, 94(2), 326–336.
73. Scott-Phillips, T. C., Laland, K. N., Shuker, D. M., Dickins, T. E., y West, S. A. (2014). The Niche Construction Perspective: A Critical Appraisal. *Evolution*, 68(5), 1231–1243.
74. Silver, M., y Di Paolo, E. (2006). Spatial effects favour the evolution of niche construction. *Theoretical Population Biology*, 70(4), 387–400.
75. Sober, E. (2001). The two faces of fitness. En R. S. Singh, C. B. Krimbas, D. B. Paul, y J. Beatty (Eds.), *Thinking about Evolution: Historical, Philosophical, and Political Perspectives* (pp. 309–321). Cambridge: Cambridge University Press.
76. Sterelny, K. (2003). *Thought in a Hostile World: The Evolution of Human Cognition*. Hoboken: Wiley.
77. Sterelny, K. (2011). From hominins to humans: how sapiens became behaviourally modern. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1566), 809–822.
78. Turner, J. S. (2004). Extended Phenotypes and Extended Organisms. *Biology and Philosophy*, 19(3), 327–352.
79. Uller, T., y Helanterä, H. (2017). Niche Construction and Conceptual Change in Evolutionary Biology. *The British Journal for the Philosophy of Science*, axx050.

80. Wada, H., y Sewall, K. B. (2014). Introduction to the symposium-uniting evolutionary and physiological approaches to understanding phenotypic plasticity. *Integrative and Comparative Biology*, 54(5), 774–782.
81. Waddington, C. H. (2008). Paradigm for an Evolutionary Process. *Biological Theory*, 3(3), 258–266.
82. Wallach, E. (2016). Niche construction theory as an explanatory framework for human phenomena. *Synthese*, 193(8), 2595–2618.
83. Wells, D. A. (2015). The extended phenotype(s): a comparison with niche construction theory. *Biology and Philosophy*, 30(4), 547–567.
84. Whitman, D., y Agrawal, A. (2009). What is Phenotypic Plasticity and Why is it Important? En D. Whitman y T. Ananthakrishnan (Eds.), *Phenotypic Plasticity of Insects*. (pp. 1–63) New York: Science Publishers.

# Capítulo 10. Teoría de construcción de nicho, "síntesis evolutiva extendida" y filosofía de la ciencia: discusiones pendientes

En colaboración con Francisco Vergara

## 1. LA 'TEORÍA SINTÉTICA DE LA EVOLUCIÓN' FRENTE A LA 'SÍNTESIS EVOLUTIVA EXTENDIDA': TERRITORIOS EN TENSIÓN

### 1.1. Entre Nueva York y Altenberg: los inicios de la 'síntesis evolutiva extendida'

El pensamiento científico contemporáneo sobre la evolución orgánica atraviesa un periodo de intensa actividad, principalmente en los países anglosajones. El biólogo del desarrollo, historiador y filósofo de la biología Scott Gilbert, junto con el embriólogo David Epel, han establecido en la edición más reciente de su libro *Ecological Developmental Biology* que existe “evidencia para una nueva síntesis evolutiva”<sup>105</sup> (...) que tiene la intención de integrar, al interior de la biología,

las reglas mediante las cuales los genes de un organismo, el ambiente, y su ontogenia interactúan para crear la variación y presiones selectivas necesarias para la evolución (Gilbert y Epel, 2015, p. xiv).<sup>106</sup>

La postura descrita por Gilbert y Epel –en sí misma, una consecuencia de la maduración conceptual del campo conocido como biología evolutiva del desarrollo o ‘evo-devo’– es un signo inequívoco de la existencia de una corriente favorable a la modificación de los esquemas convencionales del evolucionismo contemporáneo. Como es de esperarse, dada la importancia del evolucionismo en múltiples contextos que van más allá de las esferas académicas e intelectuales en el Norte global y otras latitudes, estos ‘vientos de cambio’ han provocado desacuerdos y tensiones. La corriente simpatizante con la posibilidad de una ‘reforma del evolucionismo’ en las universidades y centros de investigación se contrapone al marco conceptual conocido como ‘síntesis moderna’, en referencia al libro *Evolution: the Modern Synthesis*, originalmente publicado por el biólogo británico Julian Huxley

---

<sup>105</sup> Los autores emplean el vocablo inglés “*evolutionary*”, que también puede ser traducido (a veces de manera más precisa) como “evolucionista”.

<sup>106</sup> La cita original dice: “*evidence for a new evolutionary synthesis* (...) (which) seeks to bring into evolutionary biology the rules by which an organism's genes, environment, and development interact to create the variation and selective pressures needed for evolution”. Cursivas en el original.

en 1942.<sup>107</sup> Esta configuración teórica, también llamada ‘teoría sintética de la evolución’ o simplemente ‘síntesis evolutiva’ (Smocovitis, 1992; Amundson, 2005), es aún preponderante a escala global –incluyendo el contexto latinoamericano– tanto en aulas y laboratorios dedicados a la biología evolutiva, como en varias instituciones y comunidades orientadas a la filosofía de la ciencia con especialización en biología. La actualidad e importancia del enfrentamiento ideológico entre las afirmaciones de la ‘síntesis moderna’ y las concepciones reflejadas en el comentario de Gilbert y Epel arriba citado se reflejan en un conciso debate recientemente auspiciado por la revista británica *Nature*, una de las publicaciones periódicas con mayor índice de impacto en las ciencias a nivel global. En dicha pieza de 2014, impresa en formato expositivo de ‘punto y contrapunto’ bajo el encabezado “¿Necesita la teoría de la evolución ser repensada?” (“*Does evolutionary theory need a rethink?*”), uno de los grupos de autores participantes se cobijó bajo un “Sí, urgentemente” (“*Yes, urgently*”), en tanto que sus opositores lo hicieron bajo la afirmación: “No, todo está bien” (“*No, all is well*”).

En la presentación de estas posiciones contrastantes sobre el evolucionismo biológico contemporáneo, dentro del artículo del semanario *Nature*, la argumentación a favor del cambio teórico fue encabezada por el evolucionista conductual Kevin Laland, de la Universidad de St. Andrews (Escocia). Laland es ampliamente conocido en los círculos internacionales (en especial, angloparlantes) de la biología evolutiva por ser uno de los tres autores del volumen *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution* (Odling-Smee, Laland y Feldman, 2003). De hecho, tanto John Odling-Smee como Marcus Feldman –acompañados por un grupo adicional de biólogos y filósofos de la biología compuesto por Tobias Uller, Kim Sterelny, Gerd Müller, Armin Moczek y Eva Jablonka– también firmaron la moción a favor del ‘carácter urgente’ que le asocian a la reconsideración del estatuto actual del evolucionismo. Por su parte, la opinión defensora de la vigencia de la ‘síntesis moderna’ –o, mejor dicho, de su versión actual, bautizada por Laland y colaboradores como ‘teoría estándar’<sup>108</sup> de la evolución– estuvo a cargo de Gregory Wray, Hopi Hoekstra, Douglas Futuyma, Richard Lenski, Trudy Mackay, Dolph Schluter y Joan Strassmann. Todos ellos especialistas igualmente reconocidos en diversas áreas del evolucionismo biológico actual, como la ecología

---

<sup>107</sup> En 2010 bajo el título: *Evolution: the modern synthesis: the definitive edition*, Pigliucci y Müller publicaron una reedición que contiene: la edición de 1942, la introducción de Huxley a la segunda edición en 1963 y la introducción a la tercera edición en 1974, escrita por nueve especialistas de distintos campos de la biología evolucionista (E. B. Ford, Mark Richmond, H.N. Southern, Bernard Kettlewell, Alistair Hardy, Stanley Westoll, John R. Baker, P.L. Pearson y Vernon Reynolds, los siete primeros, antiguos alumnos y colegas de Huxley en el Departamento de Zoología de la Universidad de Oxford y los dos últimos, especialistas en evolución humana invitados exprofeso por J.R. Baker).

<sup>108</sup> Por cuestiones relativas a las abreviaturas habituales de los nombres de las teorías preferimos el vocablo ‘standard’ en vez de la variante ‘estándar’, también legítima.

evolutiva, la genética molecular del desarrollo y la evolución experimental; algunos han escrito libros de texto sobre evolución con influencia a escala internacional.

Con la intención de fijar ideas, el citado debate en *Nature* puede ser esquematizado sobre un solo eje de variación teórico conceptual. Desde el polo ‘conservador’, Wray *et al.* señalaron fundamentalmente que la teoría evolucionista actualmente dominante tiene una (robusta) ‘capacidad de reajuste’ ante nuevas evidencias, y que se caracteriza por una ‘creatividad y crecimiento constante’ en términos de la generación de modelos y enfoques adicionales, dentro de los límites conceptuales propios de la ‘síntesis moderna’ original. Para este grupo de autores, aún cuando los rearrreglos en el evolucionismo ortodoxo fuesen anunciados como ‘grandes saltos’, éstos podrían (y deberían) ser tratados como ‘cambios ampliativos’ en dicha matriz conceptual. Al fin y al cabo –se argumenta desde dicha postura– desde que la ‘síntesis moderna’ se asentó como visión dominante totalmente consolidada en los cuarenta del siglo pasado, ya se han hecho cambios en la teoría mediados por descubrimientos genuinos y reinterpretaciones correspondientes –por ejemplo, el desciframiento de la estructura química del ácido desoxirribonucleico y la relación que guarda esta molécula con la noción ya existente de ‘gen(e)’<sup>109</sup>– hasta conformar lo que hoy en día reconocemos como la ‘teoría standard’.

En el polo opuesto, se encuentran quienes señalan que habría que implementar un cambio teórico especialmente amplio e importante en el evolucionismo del siglo XXI; aquí las posiciones han variado, desde la demanda de un ‘Gran Cambio’ –acaso una *revolución*, en alusión a los célebres modelos de cambio científico desarrollados predominantemente por el físico y filósofo de la ciencia norteamericano Thomas Kuhn<sup>110</sup>– hasta la invitación a sumarse a una posición pluralista donde se reste hegemonía a la visión tradicional de la ‘teoría standard de la evolución’ y, junto a ella, se cultiven otras voces. Una caracterización más detallada de la postura ‘progresista’ en el artículo de *Nature* nos remite a la obra publicada e intervención colaborativa del ecólogo y filósofo de la ciencia norteamericano Massimo Pigliucci, quien, si bien no firmó el ‘sí, se necesita un cambio urgente’ en el intercambio de ideas de 2014 en *Nature*, hizo una contribución innegable para su establecimiento. Pigliucci fue promotor y uno de dieciséis participantes en una reunión académica celebrada en 2008 en las instalaciones del Instituto Konrad Lorenz para la Evolución

---

<sup>109</sup> Para un recuento historiográfico notable de los contextos investigativos relacionados con las nociones de ‘genética’ y ‘herencia’, ver Müller-Wille y Rheinberger (2012). Ver sección 2.3 del presente trabajo.

<sup>110</sup> Una revisión de la obra de Kuhn queda fuera de los alcances del presente trabajo. El lector no familiarizado con este autor fundamental dentro del canon de la filosofía de la ciencia profesionalizada puede consultar la edición del 50 aniversario de *The Structure of Scientific Revolutions* (Kuhn, 2012), que incluye un prefacio de Ian Hacking, así como la compilación de trabajos sobre Kuhn preparada por Robert Richards y Lorraine Daston (2016).



y Cognición (abreviado ‘KLI’), con sede en Austria.<sup>111</sup> Para entonces, Pigliucci ya había publicado en *Evolution* –el *journal* clásico de la ‘síntesis moderna’ y la ‘teoría estándar de la evolución’– un artículo en el que se preguntaba, precisamente, si ‘acaso es necesaria una *síntesis evolutiva extendida*’ (Pigliucci, 2007, cursivas añadidas; ver también Pigliucci, 2009, p. 225). Aquella reunión –conocida temporalmente y de modo informal como “Altenberg 16”– resultaría inmediatamente célebre por la contraproducente publicidad que recibió al respecto de las tergiversaciones que activistas del creacionismo anglosajón le otorgaron en algunas páginas de internet. No obstante, una vez disipado este indeseable incidente, uno de sus legados habría de ser la adopción, por parte de un subconjunto de sus participantes, de la frase “síntesis evolutiva extendida” como identificador de un desiderátum colectivo que tuvo como uno de sus primeros resultados la publicación del volumen *Evolution: The Extended Synthesis* en 2010, bajo el cuidado editorial del propio Pigliucci, en compañía del biólogo evolucionista y filósofo de la biología austriaco Gerd B. Müller.<sup>112</sup> En 2014, este ‘ideal común’ ya se había desarrollado al punto que estaba listo para proponerse como una seria alternativa ante la ‘teoría estándar’ en los foros editoriales más poderosos y hegemónicos.

Este primer apunte sociológico sobre algunos de los acontecimientos más relevantes en los debates internacionales sobre el estatuto de las teorías evolucionistas actuales coloca sobre la mesa una serie de términos que pueden manipularse mejor mediante abreviaturas. En el sucesivo análisis, predominantemente orientado a discutir una serie de cuestiones filosóficas asociadas a estos acontecimientos y debates en el evolucionismo biológico, nos referiremos a la ‘síntesis moderna’ (especialmente en referencia a sus primeras versiones) como “SM”, a la ‘teoría estándar de la evolución’ como “TSE”, y a la ‘síntesis evolutiva extendida’ como “SEE”.

---

<sup>111</sup> En ese entonces el *Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research* se ubicaba en el municipio de Altenberg (el lugar de nacimiento de Lorenz, el famoso etólogo austriaco), en el distrito de Urfahr-Umgebung, en la provincia de Alta Austria; posteriormente, se mudó a instalaciones nuevas en Klosterneuburg, más cerca de Viena que Altenberg. La dirección del portal del KLI es <<http://www.konrad-lorenz.at/>>. Según el *Rationally Speaking*, blog administrado por Pigliucci (<<http://rationallyspeaking.blogspot.mx/2008/07/altenberg-2008-what-happened.html>>; fecha de acceso: octubre de 2017), la lista completa de participantes (excluyéndolo a él) en la reunión mencionada fue la siguiente: John Beatty (Universidad de Columbia Británica); Werner Callebaut (Universidad de Hasselt); Sergey Gavrilets (Universidad de Tennessee); Eva Jablonka (Universidad de Tel Aviv); David Jablonski (Universidad de Chicago); Marc Kirschner (Universidad de Harvard); Alan Love (Universidad de Minnesota); Gerd Müller (Universidad de Viena); Stuart Newman (Colegio Médico de Nueva York); John Odling-Smee (Universidad de Oxford); Michael Purugganan (Universidad de Nueva York); Eors Szathmary (Colegio Budapest); Gunter Wagner (Universidad de Yale); David Sloan Wilson (Universidad de Binghamton) y Greg Wray (Universidad de Duke).

<sup>112</sup> Müller ha sido durante largo tiempo uno de los oficiales principales del KLI; actualmente es su presidente (<<http://www.konrad-lorenz.at/gerd-mueller>>).

## 1.2. El contexto actual de la 'síntesis evolutiva extendida' (SEE) visto desde la filosofía de la ciencia

Un segundo aspecto de la participación inicial de Massimo Pigliucci en la configuración de la SEE es de especial interés de la historia y la filosofía de las teorías evolucionistas contemporáneas. En los trabajos citados de 2007 y 2009, Pigliucci emplea la expresión 'cambio de paradigma' (en inglés, '*paradigm shift*'); no obstante, parece disconforme con el uso de un marco kuhniano para la descripción y análisis del cambio representado por el tránsito de la SM a la SEE. En su opinión, la SEE contempla cambios significativos en los aspectos centrales de la SM y la TSE:

“(...) no debemos albergar ningún malentendido [al respecto] de que el movimiento propuesto entre la SM y la SE[E] representa un cambio de paradigma (Kuhn, 1970) en la biología evolutiva (Pigliucci, 2009, p. 225; corchetes añadidos).<sup>113</sup>

Sin embargo, Pigliucci advierte en dichos cambios muestras de extensión y continuidad de marcos conceptuales, más que de ruptura o abandono radical de los mismos como lo exige la interpretación habitual del cambio revolucionario kuhniano. Pigliucci reconoce que en la biología evolutiva

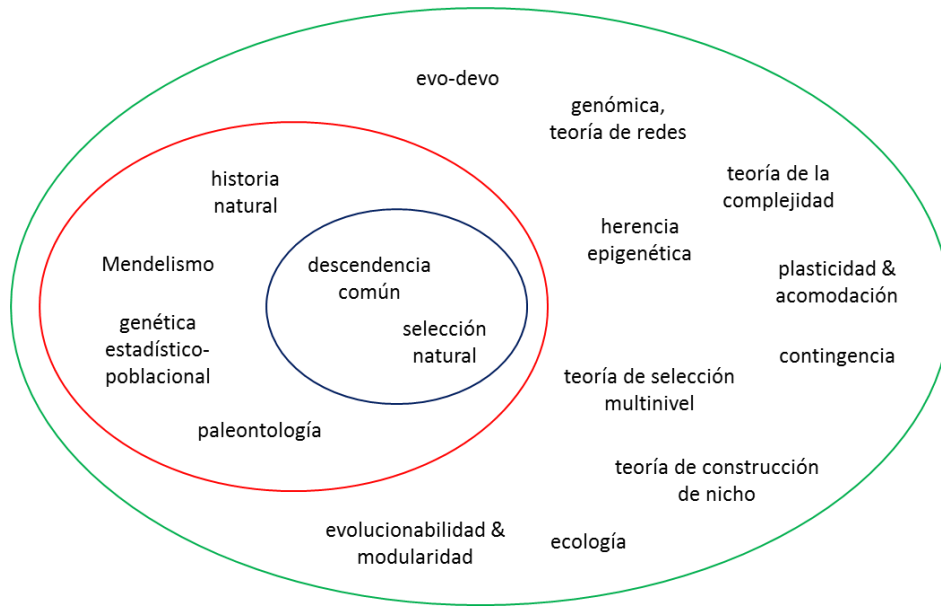
“Es razonable argumentar, de hecho, que no ha existido un cambio de paradigma (...) desde Darwin. Un cambio de paradigma se entiende en filosofía como un repensar radicalmente la estructura conceptual de un campo científico (...)” (Pigliucci, 2009, misma página citada).<sup>114</sup>

---

<sup>113</sup> La cita original dice: “(...) we should be under no misunderstanding that the proposed move from the MS to the ES represents a paradigm shift (Kuhn 1970) in evolutionary biology”.

<sup>114</sup> Pigliucci escribe: “Arguably, in fact, there has been no paradigm shift in this field since Darwin. A paradigm shift is understood in philosophy as a radical rethinking of the conceptual structure of a field of science (...)”.

1a



1b



Figura 1. Dos representaciones esquemáticas de diferentes concepciones sobre la historia del pensamiento evolucionista de corte darwiniano. Ambas figuras usan diagramas de Venn para representar la presencia de lo que sus autores consideran conceptos clave en la evolución diacrónica de la así llamada teoría evolucionista. La figura 1a (redibujada y traducida de Pigliucci 2009, p.226) muestra una expansión *acumulativa* de ideas, fenómenos o campos de investigación (a pesar de que su autor, en el texto, se refiere a desplazamientos de paradigma). La elipse central en azul, corresponde al darwinismo original, la intermedia, en rojo, a la MS y la mayor y externa, en verde, a la SEE. Esta imagen probablemente corresponde a lo que Wray y colaboradores –y muchos otros biólogos evolutivos y filósofos de la ciencia, no involucrados directamente en esta discusión– aceptarían como un modelo válido. La figura 1b (redibujada y traducida de Noble 2015, p8 a su vez

basada en una versión ampliada de la figura 1a publicada en por Pigliucci y Müller en 2010b, p.11) respeta la clave cromática de las elipses, pero su disposición no representa una acumulación totalmente aditiva e incluyente, sino una acumulación parcial con corrección. En 1b, la síntesis integrada (que *mutatis mutandis* corresponde a nuestra SEE) excluye algunos elementos presentes en SM, reemplazándolos por sus correspondientes dentro de la SEE, según la clave cromática de las leyendas.

Los esquemas introducidos por Pigliucci, que consisten en elipses anidadas o parcialmente anidadas y representan las configuraciones conceptuales históricas del evolucionismo, sobresalen como recursos útiles en la literatura reciente en biología evolutiva para imaginar el desarrollo diacrónico del pensamiento evolucionista (ver figura 1). No obstante, Pigliucci sugiere emplear marcos histórico-epistemológicos que permitan un hilado más fino. Después de declarar que –bajo una perspectiva kuhniana– un sólo paradigma se extiende desde Darwin hasta nuestros días, incluyendo a la SEE, señala:

“En cambio, una buena forma de entender la importancia de la SEE es utilizar el esquema de Gould (2002) sobre *la agencia, la eficacia y el alcance* de los principios explicativos planteados por una teoría evolutiva, como la selección natural” (Pigliucci, 2009, misma página citada).<sup>115</sup>

Al igual que Pigliucci, otros convidados a la reunión de Altenberg en 2008 han guardado cierta distancia con respecto a la SEE. Por ello, cabe preguntarse cómo juzgan el cambio teórico en torno a la ‘extensión del evolucionismo contemporáneo’ los diversos actores que han jugado o siguen jugando un papel en la discusión. Esta cuestión –relevante desde una perspectiva de filosofía de la ciencia– podría acompañarse de otras interrogantes orientadas en la misma dirección. Por ejemplo, Ante la publicación en 2017 del libro (semi)autobiográfico de Laland, *Darwin’s Unfinished Synthesis: How Culture Made the Human Mind*, y el aparente voto de confianza generalizado con que este investigador cuenta para ocupar la primera fila defensiva del proyecto colectivo de reforma del evolucionismo presentado en la pieza de 2014, ¿sería posible afirmar que algunas de las posturas individuales de, investigadores como Uller, Feldman, Sterelny, Müller, Moczek, Jablonka y Odling-Smee, *quienes no necesariamente asumen el modelo histórico-filosófico de Kuhn*, podrían tener mayor afinidad con las ideas de otros filósofos de la ciencia de corte historicista como Imre Lakatos o Larry Laudan? El modelo trípode de Gould – sugerido por Pigliucci como guía para comprender mejor la SEE– o bien las tesis de

---

<sup>115</sup> En el original se lee: Instead, a good way to understand the import of the ES is to use Gould’s (2002) scheme of the *agency, efficacy, and scope* of the explanatory principles put forth by an evolutionary theory, such as natural selection”.

jóvenes epistemólogos del evolucionismo contemporáneo, como Ingo Brigandt y Alan Love, ¿resultarían más compatibles con la perspectiva teórica de Laland y colaboradores? Las preguntas pertinentes admiten muchas formas de planteamiento. En la descripción de nuestros recursos conceptuales y cognitivos en biología, nos parece que aún es momento para indagar acerca de varios puntos individualizables, si bien interconectados, todos ellos pertenecientes al dominio de la filosofía de la ciencia en sentido estricto. En este sentido, las principales cuestiones por atender suponen la identificación y/o caracterización de (a) paradigmas y sus cambios; (b) programas de investigación y su prevalencia sobre competidores; (c) cambios en tradiciones de investigación; (d) formas de razonamiento y representación; (e) redes de conceptos –su extensión, cambio y/o colapso; (f) formas en que ideas específicas y métodos particulares adquieren objetividad; (g) fecundidad y ocultamiento de metáforas subyacentes a teorías y modelos; (h) agendas de problemas, y estándares correspondientes de adecuación explicativa y estructuras disciplinares para obtención de soluciones. Por supuesto, las respuestas articuladas ante estas guías de investigación filosófica no serán neutrales respecto a los referentes epistémicos que sustenten nuestra visión sobre las ‘ciencias evolutivas’, ya que no todos los posibles marcos de análisis son excluyentes entre sí.

En el momento presente, la discusión sobre la SEE se ha desplazado a una etapa que potencialmente tendrá repercusiones duraderas, a partir de una serie de acontecimientos posteriores al ‘punto-contrapunto’ de 2014 en *Nature*. A pesar de la oposición de Wray y colaboradores en aquella fecha –y también de la protesta airada y constante de otros ‘evolucionistas conservadores y/o tradicionalistas’, como el norteamericano Jerry Coyne, a través de formatos no académicos pero de cualquier modo relevantes—<sup>116</sup> la SEE es ahora un movimiento internacional, estructurado fundamentalmente alrededor de la adjudicación de un cuantioso donativo de la fundación John Templeton (Wilson y Laland, 2016)<sup>117</sup> que tiene como

---

<sup>116</sup> En su blog titulado *Why Evolution is True* (<https://whyevolutionistrue.wordpress.com/>), el investigador evolucionista Jerry Coyne ha ventilado algunas de las críticas más enfáticas al proyecto, desde una versión *hard core* de la ‘teoría estándar de la evolución’ (TSE).

<sup>117</sup> El donativo adjudicado por esta fundación –cuyas orientaciones ideológicas han sido objeto de comentarios críticos, que no abordaremos aquí por falta de espacio– al proyecto “Putting the Extended Evolutionary Synthesis to the Test” fue de 5.7 millones de libras y abarca el periodo de septiembre de 2016 a mayo de 2019 (<https://www.templeton.org/grant/putting-the-extended-evolutionary-synthesis-to-the-test>). Kevin Laland y sus colaboradores han establecido un portal con explicaciones detalladas sobre la estructura del proyecto y una serie de elementos asociados, importantes para rastrear sus avances (<http://extendedevolutionarysynthesis.com/the-project/summary-of-our-research/>). El subproyecto estrictamente filosófico se titula “The ESS in philosophical focus” y está a cargo del filósofo de la ciencia y de la bioética Tim Lewens, en colaboración con Marta Halina, Nick Hopwood, Jonathan Birch, Michael Lachmann, Patrick Bateson, Ellen Clarke, Denis Noble, John Odling-Smee, John Endler, Gerd Müller, Eva Jablonka, Kim Sterelny,

horizonte a mediano plazo ‘poner a prueba’ a la SEE. Nos parece relevante atender a estos procesos y sumar una mirada crítica a los vientos del cambio.

Con el propósito de colaborar en la diseminación local de la importante discusión sobre el evolucionismo contemporáneo que ha propiciado la articulación de la SEE, a partir de esta problematización introductoria presentamos un resumen de los principales conceptos y modelos que abarca esta configuración teórica del evolucionismo biológico. Especialmente tomamos como referencia el artículo de Laland y colaboradores publicado en 2015 (en el formato de “*Darwin review*”) dentro de los *Proceedings of the Royal Society B*. En dicho trabajo, los autores expandieron cuatro ejes temáticos, cada uno de los cuales corresponde a un *corpus* de literatura que fortalece la perspectiva reformista que suscriben: (i) biología evolutiva del desarrollo, (ii) plasticidad fenotípica, (iii) herencia no-genética, inclusiva o ‘extendida’, y (iv) teoría de construcción de nicho (‘TCN’, en abreviatura castellana). Es de interés mencionar que el recuento ofrecido aquí de los ‘pilares’ de la SEE *sensu* Laland y colaboradores supone la interpretación ‘causal evolucionista’ de los mismos. Pero también es importante recalcar –como aclaran explícitamente dichos autores– que para los biólogos evolutivos apegados a la TSE (es decir, la versión actualizada de la SM) las evidencias empíricas sobre los puntos (i)-(iv) recién enumerados “no es vista como un reto al marco explicativo tradicional; más bien, los sesgos del desarrollo, la plasticidad, la herencia no genética, y la construcción de nicho *son consideradas causas próximas, pero no evolutivas*” (Laland et al., 2015, p. 5; cursivas añadidas).

Después de presentar las tesis centrales de la construcción de nicho (en tanto concepto central de la TCN) y reproducir la representación gráfica con que Laland *et al.* (2015) proponen comprender los alcances prácticos y teóricos de SEE, abordamos un aspecto específico de la TCN, el cual se propone como una primera contribución original de nuestra parte a uno de los puntos sobresalientes de la controversia alrededor de la SEE. Esta contribución está a su vez anclada a nuestra lectura de acontecimientos que han tenido lugar en la comunidad hispanoparlante de profesionistas en filosofía de la biología: de modo llamativo, en las reuniones de la Asociación Iberoamericana de Filosofía de la Biología (AIFIBI), la TCN ha sido punto de discusión, respecto a las problemáticas introducidas por la SEE en el debate internacional sobre el evolucionismo contemporáneo. En nuestro abordaje, aclaramos algunas confusiones (tanto científicas como epistemológicas) sobre el papel que la TCN juega en la construcción teórica de la SEE y su importancia relativa respecto a la selección natural.

---

Kevin Laland y Tobias Uller. Es de esperarse que durante 2018 y 2019 aún se conozcan novedades en éste y los demás subproyectos, que permitan refinar las perspectivas aquí presentadas.

A partir de la propuesta de una ‘resignificación del ambiente’ que hacemos en nuestro tratamiento biofilosófico de la TCN, concluimos el trabajo con un llamado a reconsiderar cuáles son las avenidas que la filosofía de la biología contemporánea –ya sin distingos de su región de origen– podría tomar en el futuro cercano, ante los avances de la discusión que se han dado después del debate de *Nature* en 2014 y del comienzo formal del proyecto Templeton a cargo de Laland y sus aliados cercanos. En complemento de la sugerencia de mirar ‘más allá de los modelos de los conocidos desarrollo científico de Kuhn, Lakatos y Laudan’, recordamos una vieja consideración de Otto Neurath acerca de la complejidad estructural de las teorías científicas, la cual –si bien se remonta a épocas ya superadas del positivismo lógico– podría guiar trabajos futuros en la filosofía de la biología evolucionista contemporánea si se mira con una óptica no-conservadora, tanto biológica como filosóficamente hablando, y hacemos un llamado a la colaboración para el enriquecimiento epistemológico colaborativo, en un sentido amplio<sup>118</sup>.

El trabajo finaliza con un apéndice que revisita algunos de los aspectos fundamentales de la SM y la TSE, colocando en un plano central la importancia que la discusión sobre las similitudes y diferencias existentes entre el modelo de ‘fenotipo extendido’ de Richard Dawkins y la teoría de construcción de nicho (TCN). Consideramos que esta faceta de la investigación sobre el papel de la TCN, dentro y fuera de la SEE, aún requiere atención, especialmente ante los muy recientes aportes biológico-filosóficos que Peter Godfrey-Smith (2017) y Karola Stotz (2017) han hecho al respecto.

## 2. LA ‘SÍNTESIS EVOLUTIVA EXTENDIDA’ (SEE): UNA VISIÓN DE CONJUNTO

La diversidad de posiciones e ideas en relación al tipo o tipos de cambio que requiere la SEE es amplia. Como es de esperarse, tal estado se refleja tanto en la filosofía de la biología como en la historiografía de la biología, donde las discusiones acerca de la naturaleza del cambio que se propone –sus alternativas y/o la presentación y búsqueda de antecedentes– son también temas candentes (ver, por ejemplo, Müller, 2007; Pigliucci, 2007; Haig, 2007; Craig, 2010; Pfennig y McGee, 2010; Pigliucci y Müller, 2010b; Brakefield, 2011; Griffiths y Stotz, 2013; Green, Fagan, y Jaeger, 2015; Love, 2015; Noble, 2015; O’Malley, Soyer y Siegal, 2015;

---

<sup>118</sup> El ‘sentido amplio’ aludido incluye aproximaciones de investigación etnográfica al evolucionismo contemporáneo. El trabajo de campo correspondiente a este aspecto de la investigación sobre la epistemología del evolucionismo internacional ya ha comenzado; los autores hemos asistido a varias de las reuniones académicas recientes en las que están teniendo lugar las discusiones mencionadas a lo largo del texto. Los resultados de esta vertiente del trabajo serán presentados en otras publicaciones (Vergara Silva, Casanueva y colaboradores, en preparación).

Pievani, 2015; Vergara Silva, 2016; Fábregas Tejeda y Vergara-Silva, 2017). Aunque no siempre se hayan bautizado como ‘extensiones y/o expansiones evolutivas’ o ‘nuevas síntesis’, es historiográficamente adecuado reconocer que las demandas de una ampliación o extensión de la visión evolutiva centrada en los genes y la selección natural han sido hechas en diversas épocas, con diferentes intereses, y desde perspectivas también distintas (v.g., Waddington, 1942, 1959; Riedl, 1977; White, 1978; Gould, 1980, 1982, 1983; Endler, y McLellan, 1988; Rollo, 1995; Gilbert, Opitz y Raff, 1996, 2000; Amundson, 2005; Bateson, 2005 Pigliucci y Kaplan 2006). Por ello, y a pesar del tratamiento hecho en nuestro recuento introductorio –guiado por la narrativa histórica de los biólogos, filósofos e historiadores cuyo trabajo analizamos– es aún difícil trazar exhaustivamente los orígenes de la así llamada SEE, máxime cuando no se trata de una ‘teoría finalizada’, sino de una en construcción. No obstante, como señalamos, existe consenso en identificar a la citada reunión en Altenberg, Austria como el ‘punto de inflexión’ en el desarrollo de la SEE.

Si bien pueden mencionarse otros, el cambio que propone la SEE está esencialmente centrado en cuatro aspectos:

En nuestra opinión, este enfoque ‘geno-céntrico’ no logra captar toda la gama de procesos que dirigen la evolución. Las piezas faltantes incluyen cómo el desarrollo corporal influye en la generación de variación (sesgos de desarrollo); cómo el ambiente moldea directamente los rasgos de los organismos (plasticidad); cómo los organismos modifican sus ambientes (construcción de nichos); y cómo los organismos transmiten más cosas que genes a través de las generaciones (herencia extra genética). (Laland *et al.*, 2014, p. 162).<sup>119</sup>

En aras de la brevedad y la actualidad, la caracterización de la SEE que se presenta a continuación está centrada estrictamente en estos cuatro aspectos, si bien éstos no agotan los temas actuales de la discusión, como lo demuestran trabajos publicados por simpatizantes cercanos del ‘proyecto Templeton’ encabezado por Laland (ver, por ejemplo, Noble, 2015, 2017).

## 2.1. Los sesgos del desarrollo

---

<sup>119</sup> La cita original dice: “In our view, this ‘gene-centric’ focus fails to capture the full gamut of processes that direct evolution. Missing pieces include how physical development influences the generation of variation (developmental bias); how the environment directly shapes organisms’ traits (plasticity); how organisms modify environments (niche construction); and how organisms transmit more than genes across generations (extra-genetic inheritance).”



En el recuento presentado por Laland *et al.* (2015) de las cuatro áreas de evidencia empírica (y literaturas publicadas correspondientes) que sustentan la SEE, los autores caracterizan su propia postura como un énfasis en

“(…) las causas organísmicas del desarrollo, la herencia y la adecuación diferencial, el papel de los procesos constructivos en el desarrollo y la evolución, y las representaciones recíprocas de la causación” (Laland *et al.*, 2015, pp. 2 y 3).<sup>120</sup>

El primero de los ámbitos revisados es la biología evolutiva del desarrollo o ‘evo-devo’.

En reconocimiento a la abundante literatura sobre este tema y su papel seminal en la constitución de la SEE –ya aludido en nuestra cita del trabajo de Gilbert y Epel (2015)– aquí nos concentraremos en hacer referencia a la noción de sesgos del desarrollo, destacada por Laland y colaboradores como fundamental para sus propósitos. Denominados ‘*developmental biases*’ en inglés, estas propiedades de la ontogenia organísmica son consideradas fundamentales por los proponentes de la SEE en tanto se derivan explícitamente de los avances científicos y biofilosóficos en y alrededor de evo-devo. Müller (2007) proporciona un compendio bastante completo de otros conceptos y nociones también propias de evo-devo, como *evolucionabilidad* y *modularidad*, sobre los cuales ya no abundaremos aquí.

¿Cuál es, en breve, el papel que la ontogenia y sus sesgos deberían jugar en la edificación teórica que es la SEE? El ‘ala evo-devoísta’ de la SEE considera que el desarrollo ontogénico no debe ser visto como mera consecuencia del despliegue fisiológico de una ‘secuencia programada en los genes’. En su lugar, estos autores asumen que tales sesgos del desarrollo –tanto los debidos a las limitantes impuestas por las leyes de la geometría, la física y la química,<sup>121</sup> como aquellos que derivan de trayectorias ancestrales fijadas filogenéticamente,<sup>122</sup> sean adaptativas o

---

<sup>120</sup> El original señala: “(…) organismal causes of development, inheritance and differential fitness, the role of constructive processes in development and evolution, and reciprocal representations of causation”.

<sup>121</sup> Un temprano señalamiento de estos aspectos fue hecho por D’Arcy Wentworth Thompson (1917), aunque su importancia no fue reconocida en su momento. Los partidarios del ‘programa de investigación teórico y computacional’ de evo-devo suelen reconocer esta contribución de manera explícita en el presente; ver Müller (2007) para una caracterización de este estilo de trabajo en evo-devo.

<sup>122</sup> La importancia de las constricciones fenotípicas debida a lo que podríamos denominar el atrincheramiento filogenético de determinados sistemas, recibió un fuerte apoyo cuando se describieron por vez primera, en términos estructurales y funcionales, los genes homeóticos en algunas especies modelo de insectos y vertebrados (i.a., Lewis, 1978; Nüsslein-Volhard y Wieschaus, 1980; Gehring, 1985; Kaufman, Seeger y Olsen, 1990), dando lugar a una ‘explosión’ de

no– imponen constricciones negativas y sesgos positivos a las trayectorias morfológicas de la evolución orgánica (Newman y Müller, 2000; Gould, 2002; Arthur, 2004; Müller, 2005). Curiosamente, en uno de sus trabajos más recientes en este modo investigativo en evo-devo, Newman y Müller (2010) consideran que las “fuerzas físicas y otros procesos condicionales” (p. 1), en tanto elementos que han ayudado a establecer un número muy elevado de las formas orgánicas actuales, constituyen ‘mecanismos epigenéticos’. Este no es necesariamente el significado de ‘epigénesis’ que está dominando en la SEE (ver más adelante, secciones 2.2 y 2.3).

Desde esta perspectiva, la variación no solamente ocurre mediante cambios aleatorios isotrópicos; también se favorecen ciertos cambios a través de rutas específicas, mediante sesgos causados por el tipo, la estructura, la conformación y/o la actuación propia de los procesos que llevan a cabo los sistemas de desarrollo (Raff, 1996, 2000; Gould, 2002; Arthur, 2004, 2011; Amundson, 2005; Brakefield, 2006; Minelli, 2015). Para los proponentes de la SEE, la idea de que la evolución es guiada a través de rutas particulares, relacionadas con los procesos ontogenéticos, no ha sido ponderada en su justa dimensión.<sup>123</sup> Las características presentes en los sistemas de desarrollo deben ser vistas no sólo como productos sino también como causas de la evolución orgánica.

## 2.2. La plasticidad fenotípica

Un segundo proceso destacado por la SEE es la plasticidad fenotípica. Este concepto describe y engloba las capacidades de los organismos para hacer frente a las variantes ambientales, produciendo diferentes fenotipos (lo que incluye tanto aspectos morfológicos, como fisiológicos o conductuales, ya sean temporales o permanentes). En tanto propiedad de los organismos integrados –o bien ‘cuerpos’, como lo expresarían sistématas, taxónomos y antropólogos biológicos– esta plasticidad también puede ser comprendida en términos de las maneras como el

---

investigaciones que consolidarían una ‘versión reduccionista’ –la más popular, sin duda– de evo-devo (ver, por ejemplo, McGinnis, Krumlauf, 1992; Krumlauf, 1994; Carroll, 1995; Pearson, Lemons, y McGinnis, 2005). Estos trabajos –y muchos otros que es imposible citar en el presente trabajo– ya se encuentran asimilados en los principales libros de texto científicos (por ejemplo, Arthur, 2011) y análisis biológicos e histórico-filosóficos correspondientes (Amundson, 2005; Pradeu y Minelli, 2015; entre otros).

<sup>123</sup> Nikolai Ivanovich Vavilov (1922) había señalado tempranamente que, en especies cercanas, ciertas variantes fenotípicas se producen con mayor frecuencia, constituyendo series de variación a las que propuso como base de un nuevo sistema taxonómico, pues las especies y los géneros genéticamente cercanos pueden ser caracterizados por las mismas series de variaciones heredables. Las ideas de Vavilov a este respecto han quedado superadas, pero su potencial vinculación con los temas de domesticación de especies por la especie humana –importantes en las discusiones actuales sobre *teoría de construcción de nicho cultural*; ver Laland y O’Brien (2012)– aún están por discutirse.

ambiente moldea directamente los diferentes rasgos de individuos estructuralmente completos (Price, Qvarnström y Irwin, 2003; Whitman, y Agrawal, 2009; Fuentes, 2009, 2016). Según esta visión, un genotipo no determina unívocamente un fenotipo con independencia del ambiente, sino que, a lo largo de un rango de ambientes, produce diferentes fenotipos. Esta expresión diferencial ha sido expresada de manera convencional –incluso, dentro del marco de la TSE– mediante las curvas de distribución conocidas como ‘normas de reacción’ (Schlichting y Pigliucci, 1998). Si el ambiente no es un receptáculo inerte donde ocurren las ontogenias de los organismos, sino que éste influye directamente en dichos procesos mediante la regulación de la expresión de los genes y de diferentes procesos epigenéticos, es posible vincular a la plasticidad fenotípica con nuevas concepciones sobre la herencia y lo hereditario (ver sección 2.3). De acuerdo con este modelo, factores ambientales clásicos como la temperatura, el pH, la concentración de determinados gases, el fotoperiodo, la dieta, la presencia de parásitos o predadores y/o la densidad poblacional, pueden dar lugar a fenotipos específicos mediados por insumos heredados extragenéticamente. Entre otros posibles resultados, la plasticidad fenotípica puede inducir cambios de acuerdo a la estación del año (fenológicos); propiciar adaptaciones que permiten escapar de los predadores; determinar el sexo de un organismo o la casta a la que pertenece (p. ej, en insectos sociales); e incluso alterar la organización de las neuronas y la especificidad de nuestras células inmuno-competentes (Gilbert, 2001; Gilbert y Epel, 2009, 2015).

La SEE reconoce, en la TSE, la existencia de una ‘noción básica’ de plasticidad proveniente de la ecología, pero sus proponentes remarcan la poca importancia que le ha otorgado la ortodoxia evolucionista. Asimismo, la SEE enfatiza que los posibles efectos evolutivos de la plasticidad fenotípica pueden ser sustanciales y que, al igual que ocurre con los sesgos del desarrollo *sensu lato*, sus efectos se manifiestan en diferentes niveles. Tal como la comprenden los simpatizantes de la SEE, la plasticidad fenotípica tiene la potencialidad necesaria para promover el surgimiento de nuevas variantes morfológicas y/o conductuales, permitir una rápida divergencia entre poblaciones, e inducir tanto la formación de nuevas especies como la radiación adaptativa (Pfennig *et al.*, 2010; Schlichting y Wund, 2014). La plasticidad fenotípica puede también revelar variación genética previamente oculta a la selección (Schlichting, y Wund, 2014), o bien –actuando conjuntamente con procesos epigenéticos– dar lugar a la asimilación genética de las formas obtenidas por plasticidad fenotípica (Waddington, 1942; Pigliucci y Murren, 2003). Si la selección favorece las variables que poseen una respuesta plástica (es decir, no-genética) efectiva a los cambios ambientales, la acumulación de cambios genéticos que estabilizan el rasgo puede producir adaptaciones. En este sentido, la SEE recupera para sí la noción de que los rasgos son anteriores a los genes que los apuntalan, de acuerdo con la formulación original de la ecóloga norteamericana

Mary Jane West-Eberhard (2003; ver también Pfennig *et al.*, 2010; Laland *et al.*, 2014).<sup>124</sup>

### 2.3. La herencia no-genética, inclusiva o ‘extendida’

En el marco de la TSE, el descubrimiento de la naturaleza química del ADN y de los mecanismos de su duplicación semiconservativa reforzó profundamente la idea de que la herencia biológica era básicamente una cuestión de genética molecular. Actualmente esta idea ha sido cuestionada desde diferentes plataformas. Historiadores-filósofos de la biología como Ron Amundson (2005) lo han hecho desde la reconstrucción conceptual e historiográfica de evo-devo, mientras que ‘epistemólogos históricos’ de la ciencia como Rheinberger y Müller-Wille (2012) o López Beltrán (2004) han mostrado cómo, en su tránsito a través de distintos contextos y disciplinas, el concepto de herencia ha sufrido los cambios en los que en hay mucho más que sólo genética, destacando la “transferencia metafórica de un concepto jurídico a la descripción de la generación y propagación de los seres vivos” (Rheinberger y Müller-Wille, 2010, p. 5).<sup>125</sup>

Para la SEE, la visión contemporánea de la herencia como un proceso en el que algo se transmite y redistribuye de manera regular y constante<sup>126</sup> debe ser abandonada. Desde hace ya más de una década, Jablonka y Lamb (2005, ver también Jablonka y Lamb, 2014) han apuntado con insistencia que deben reconocerse las dimensiones extragenéticas de la herencia; a ello añaden que algunas variaciones hereditarias son dirigidas y no aleatorias y que el cambio evolutivo puede resultar tanto de la *instrucción* como de la selección. En atención a diversas demostraciones experimentales de la transmisión de información entre generaciones, se puede considerar que todas las especies poseen, al menos, dos ‘sistemas hereditarios’: el genético y el epigenético. En el caso del segundo, la transmisión de los rasgos no está mediada por el ADN, sino por una serie de mecanismos moleculares de modificación de esa molécula en sitios específicos (p. ej. mediante metilaciones) o bien otros cambios mediados por procesos celulares. Las dimensiones de lo hereditario se consideran ‘ampliadas’ al incorporar el hecho

---

<sup>124</sup> En lo que atañe a los procesos adaptativos, la precedencia de los rasgos respecto a los cambios genéticos (plasticidad fenotípica más asimilación genética) sí ha sido contemplada dentro del marco de la TSE por autores como West-Eberhard (2003). Sin embargo, a pesar que desde hace tiempo se ha reconocido que los cambios fenotípicos ambientalmente inducidos (especialmente los conductuales) preceden a los cambios genéticos estructurales (por ejemplo, Mayr, 1963, p. 604, citado en Odling-Smee, Laland y Feldman, 2003, p. 29), su importancia ha sido menospreciada (ver, por ejemplo, Futuyma, 2013, cap. 13).

<sup>125</sup> Desde la historia de las ideas se ha destacado la “(...) transferencia metafórica de un concepto jurídico a la descripción de la generación y propagación de los seres vivos” (Rheinberger y Müller-Wille, 2010, p. 5).

<sup>126</sup> Rheinberger y Müller-Wille (2012) señalan a Galton como principal artífice de la idea.

que muchos eucariontes transmiten información a través de la conducta, y que existen especies (al menos dentro de los animales mamíferos) que cuentan con flujos informacionales a través del lenguaje. Para las disciplinas experimentales que estudian la conducta, o bien para los ámbitos disciplinares de prácticamente todas las ciencias sociales –la antropología, en especial– éste es evidentemente el caso para la mayoría de los primates. Asimismo, y en principio, en todos los homínidos/homíninos, incluyendo a *Homo sapiens*, la transmisión hereditaria más significativa está eminentemente basada en símbolos y abstracciones (Jablonka y Lamb, 2014).

Aún circunscritos al territorio de lo exclusivamente genético, la SEE sugiere que, la imagen científica de la herencia y lo hereditario debe ser modificada. En lo que atañe específicamente a los estudios sobre biodiversidad, la alta frecuencia de los procesos de transmisión horizontal demanda replantear aspectos tan fundamentales como la aplicación del ‘concepto de especie’ en los procariontes, o la adecuación del llamado ‘árbol de la vida’, donde los taxa específicos y supraespecíficos se metaforizan como ramas de una estructura en permanente proceso de bifurcación. En su sitio, la SEE favorece una imagen de redes tanto en los procariontes como en los eucariontes, y no sólo durante sus momentos de origen (Goldenfeld y Woese, 2007; Boto, 2015).

En su versión moderna, el término *epigenética* fue introducido por Waddington (1942) con la intención de abarcar las interacciones gen(e)-ambiente, si bien hoy día refiere al estudio de los cambios en las actividades autosustentables en las actividades génicas y los estados del organismo que persisten más allá de los procesos que los motivaron (Holliday, 1990; Jablonka y Lamb, 2014). Por su parte, la herencia epigenética abarca la transmisión de las variaciones, no plasmadas en la secuencia de las bases nucleotídicas del ADN, a lo largo de las generaciones de células o de individuos. Aunque algunos de los procesos epigenéticos se refieren a la activación de genes (principalmente, pero no únicamente, los que codifican para factores de transcripción), o la modificación estructural de proteínas (por ejemplo, los priones), los mecanismos más conocidos atañen más bien al ‘silenciamiento’ (tanto pre-transcripcional como post-transcripcional) de los genes.<sup>127</sup>

---

<sup>127</sup>Entre estos mecanismos celulares moleculares, destacan (i) la metilación e hidroximetilación del ADN y de las histonas asociadas, que da lugar a una forma cerrada de cromatina que impide la transcripción y provoca un silenciamiento no programado de los genes, y (ii) diferentes formas de modificación post-traduccionales de las histonas, que modifican las formas de enrollamiento del ADN y afectan la transcripción de formas específicas. Las histonas modificadas inducen el cambio conformacional de histonas vecinas y pueden ser heredadas durante la duplicación del ADN. Además, existe (iii) el silenciamiento de genes mediado por ARN no codificante, que se une complementariamente a secuencias de ADN o ARN codificantes, impidiendo su lectura.

Muchos detalles mecanísticos acerca de la dimensión molecular de la epigenesis permanecen desconocidos, pero su consideración ha propiciado ya el desarrollo incipiente de disciplinas como la medicina epigenética (de especial importancia en la comprensión del cáncer; ver Esteller, 2008; Baylin y Jones, 2011), la epigenética conductual y la psicología epigenética (p. ej., Zhang, y Meaney, 2010; González-Pardo, 2013; Lattal y Wood, 2013; Yan *et al* 2015), la epigenética ambiental (Miller y Ho, 2008; Bollati y Baccarelli, 2010, Cortessis *et al.*, 2012; Burris, y Baccarelli, 2014) así como la epigenética de las poblaciones y la ecología epigenética (Bossdorf, Richards y Pigliucci, 2008; Ledón-Rettig, Richards y Martin, 2013; Verhoeven, Vonholdt y Sork, 2016). De manera sobresaliente para la perspectiva adoptada en este trabajo, antropólogos médicos y etnógrafos de la genética como Margartet Lock y Gísli Pálsson ya han incorporado a la epigenética como tema en una ambiciosa discusión que intenta resolver una de las preguntas centrales de la antropología y de varias ciencias sociales: ¿cuál es la relación entre naturaleza y cultura? (Lock y Pálsson, 2016).

En la línea de Lock y Pálsson, la epigenética conductual ha mostrado la importancia de mecanismos moleculares epigenéticos que alteran la expresión de ciertos genes y de redes genéticas completas asociados al comportamiento (ver, por ejemplo, Weaver *et al.*, 2004) Los trabajos acerca de la transmisión, mediada por factores epigenéticos, de comportamientos como el cuidado materno (Franklin *et al.*, 2010), o sobre la influencia que factores epigenéticos desencadenados por la interacción entre padres e hijos, pueden tener a largo plazo (McGowan y Szyf, 2010; Bale, 2015) son ya considerados clásicos y han impactado la forma en que consideramos la interacción cerebro-ambiente (Toyokawa *et al.*, 2012). Por otro lado, Laland y colaboradores (2014) han señalado que, dado que algunos de los mecanismos causales que explican el parecido intergeneracional no dependen de la transferencia de moléculas informacionales, los fenotipos deben conceptualizarse como 'reconstruidos' durante el desarrollo ontogenético.

Las semejanzas y diferencias entre padres e hijos, mediadas por la herencia, no sólo dependen de la carga genética sino de todas sus dimensiones (los elementos epigenéticos incluidos en el óvulo, diferentes factores maternos como hormonas o anticuerpos, inductores las interacciones conductuales entre padres e hijos, factores extrasomáticos como simbiosis y patógenos, la modificación paterna de los componentes ambientales, etcétera) y de las vastas relaciones entre ellas. La evolución adaptativa puede ser ocasionada por la selección de variables epigenéticas que actúan a mucho mayor velocidad que la selección genética (Rando y Verstrepen, 2007), las cuales pueden ser reversible (Lancaster y Masel, 2009) y dar lugar a procesos de divergencia poblacional y especiación. Incluso, las variantes

epigenéticas pueden inducir cambios genéticos (Skinner, Guerrero-Bosagna y Haque, 2015).

Para concluir este apartado señalaremos que la consideración de los aspectos únicos de la cultura humana y el lenguaje, respecto a la herencia extendida, han impactado numerosos campos disciplinares (v.g., Landecker, y Panofsky, 2013; O'Brien y Laland, 2012). En este contexto destaca la idea de *construcción de nicho cultural*, que enfatiza como los humanos construimos un sistema que tiene su propia dinámica y exige complicados sistemas de aprendizaje. Los vastos aspectos de la dimensión simbólica serán abordados en posteriores trabajos derivados de esta primera aproximación.

#### 2.4. La construcción de nicho

Al menos desde la década de 1980, el biólogo norteamericano Richard Lewontin (1978, 1982, 1983, 2000) llamó la atención sobre la poca atención recibida por la mutua dependencia entre organismos y ambientes. Más adelante, John Odling-Smee y sus colaboradores Kevin Laland y Marcus Feldman extendieron ampliamente la idea en su obra de 2003, titulada *Niche construction: the neglected process in evolution*. Este tratamiento detallado, conocido a partir de entonces como *teoría de construcción de nicho*, postula esencialmente que las poblaciones de organismos, en sus intercambios de materia y energía con el ambiente, a través de su fisiología, sus actividades y sus decisiones, modifican, parcialmente crean y parcialmente construyen sus nichos (ver algunos antecedentes de la idea en Odling-Smee, 1988 y Odling-Smee, Laland y Feldman 1996) y de esta manera influyen en las presiones de selección que actúan tanto sobre sí mismos como sobre otras especies.

Algunos aspectos de la tesis evolucionista sobre la centralidad de los procesos de *construcción de nicho* (en adelante, CN) resultan de especial importancia en la elaboración actual de la SEE (cfr. Laland *et al.*, 2015). Así, las maneras en que la CN afecta a la ontogenia constituyen vías destacadas para la incorporación de factores ambientales que en muchos casos dependen de la socialidad y el aprendizaje en contextos culturales, mediados o no por actividades humanas (i.a., Odling-Smee, Laland y Feldman, 2003; Donohue, 2014). En este contexto, los organismos no sólo transforman su nicho ecológico, sino que también lo heredan (Odling-Smee, 2010). Esta última idea tiene alcances insospechados pues, la acumulación de los cambios ambientales, como las concentraciones de gases atmosféricos, los cambios en las condiciones de óxido reducción de la atmosfera, la modificación del pH de los océanos, la fijación de nitrógeno, etc., tienen un claro y marcado efecto sobre la estabilidad y la dinámica de los ecosistemas (Krakauer,

Page y Erwin, 2009; Erwin, 2008; Laland *et al.*, 2015; Williams *et al.*, 2015). En su revisión del 2015, Laland y colaboradores compendian los principales aspectos en los que la CN puede impactar el curso evolutivo:

El significado evolutivo de la construcción de nicho se deriva de: (i) los organismos modifican los estados del medio ambiente de una manera no aleatoria, imponiendo así un sesgo sistemático en las presiones de selección que ellos generan; (ii) la herencia ecológica afecta a la dinámica evolutiva de los descendientes y contribuye a la estabilidad trans-generacional de las condiciones ambientales; (iii) los caracteres adquiridos se convierten en evolutivamente significativos mediante la modificación de los ambientes selectivos; y (iv) la complementariedad entre los organismos y sus entornos se puede mejorar a través de la construcción de nicho (modificando a los entornos para adaptarse a los organismos), no sólo a través de la selección natural. (Laland *et al.*, 2015, p.4).<sup>128</sup>

Si bien la idea de la ‘codeterminación organismo-ambiente’ puede parecer evidente (Odling-Smee, Laland y Feldman, 2003), resulta contrastante con la versión más clásica (pre-Dawkins) de la TSE, según la cual la actuación permanente de selección natural tiene como consecuencia la adaptación de los organismos a los cambios que ocurren en los contextos locales (aquí, los cambios ambientales son, más bien, una variable exógena). Los organismos siguen al ambiente, según la ‘metáfora de la Reina Roja’ (Van Valen, 1973; Ridley, 1993); una población se mantiene en un pico adaptativo modificando sus rasgos, en función de los requerimientos planteados por los cambios ambientales, mismos que son un factor externo. Comparando la tesis de la CN con las del *fenotipo extendido*, podría decirse que las últimas, por un lado, ‘interiorizan’ el ambiente, pues consideran las modificaciones que en él ocurren como un rasgo fenotípico. Pero por otro lado, son, al igual que en la versión pre-Dawkins de la TSE, una teoría externalista (Godfrey-Smith, 1996), pues explican las adaptaciones de los organismos en términos de las presiones de selección (externas) que el ambiente impone sobre ellos. Desde la perspectiva del fenotipo extendido, la selección ambiental favorece aquellos fenotipos (individuales) que incrementan la reproducción de los genes que portan. Bajo la óptica de la CN, al transformar o estabilizar ciertos estados ambientales, las

---

<sup>128</sup>La cita original en inglés dice: “The evolutionary significance of niche construction stems from: (i) organisms modify environmental states in non-random ways, thereby imposing a systematic bias on the selection pressures they generate; (ii) ecological inheritance affects the evolutionary dynamics of descendants and contributes to the cross-generational stability of environmental conditions; (iii) acquired characters become evolutionarily significant by modifying selective environments; and (iv) the complementarity of organisms and their environments can be enhanced through niche construction (modifying environments to suit organisms), not just through natural selection”.



poblaciones (más que los organismos individuales) modifican los requerimientos que la selección ambiental impone sobre los organismos y en consecuencia impulsan o reprimen la proliferación de determinados fenotipos. Aquí, la interacción recíproca de las poblaciones con el ambiente, su co-evolución, modifica los factores selectivos y, a través de ello, actúa sobre los organismos. Mediante los cambios sistemáticos del entorno en determinadas direcciones, los organismos dirigen su propia evolución.

Para finalizar esta comparación inicial, indicamos que en tanto que el fenotipo extendido requiere que los efectos de las modificaciones recaigan sobre el propio replicador (Dawkins, 1982, 1999, 2004; Szathmáry, 2000), la TCN, puede, en diferentes versiones, o bien centrarse en este tipo de modificaciones o bien considerar los efectos sobre todos los organismos en general. En atención a la importancia que asignamos a la discusión sobre las relaciones conceptuales entre la propuesta dawkinsiana del fenotipo extendido y el contenido teórico de la TCN, al final del trabajo incluimos un apéndice que contextualiza la discusión y proporciona una selección de referencias bibliográficas actualizadas, útiles para avanzar en la discusión correspondiente. En este sentido, también volvemos a apuntar la relación entre las opiniones en pro y en contra de la TCN, en su relación con los temas de investigación propios de la antropología y otras ciencias sociales: la TCN ha atraído la atención de numerosos académicos en muy diversas áreas pues, como se verá más adelante, Odling-Smee, Laland y colaboradores no solo marcaron los aspectos poblacionales de sus tesis, sino que señalaron con cierto énfasis los impactos que éstas tienen sobre nuestras consideraciones acerca de la evolución humana (Odling-Smee, 1995; Odling-Smee, Laland y Feldman, 2003; Odling-Smee, 2006; Laland, Kendal y Brown 2007; O'Brien, y Laland, 2012; Flynn, Laland, Kendal *et al.*, 2013; Anton, Potts y Aiello, 2014; Williams *et al.*, 2015; Laland, Matthews y Feldman, 2016).

## 2.5. La SEE como una propuesta metateórica integral

Según una extendida visión de la TSE, la evolución orgánica se entendió fundamentalmente en términos de la mancuerna entre variación (que incluye tanto mutación como recombinación, ambas aleatorias) y selección (especialmente, la que se define como 'direccional'; ver Sober, 1987). Aunque desde las primeras décadas del siglo XX se reconocían otros mecanismos de variación, como el flujo genético o la deriva génica, se les otorgó una importancia menor. En la perspectiva de la SEE tanto los mecanismos de variación, como los de aquellos procesos que pueden establecer sesgos sobre ella se han ampliado. En lo que toca a la primera, se reconoce que a los cambios internos a los genes (mutación) o de reordenamiento (recombinación y transposición) deben añadirse los cambios epigenéticos que

intervienen en la expresión y regulación génica; y también deben sumarse otras fuentes de variación extragenética como la ambientalmente inducida (plasticidad fenotípica), así como la que resulta de la naturaleza exploratoria y sesgada de los procesos de desarrollo y/o la variación facilitada. Respecto a los sesgos sobre la variación, a los conocidos procesos de selección, deriva génica, flujo genético y presión de mutación, se suman otros procesos complejos, como los sesgos y las canalizaciones del desarrollo, la asimilación genética y los efectos positivos o negativos de la construcción de nicho.

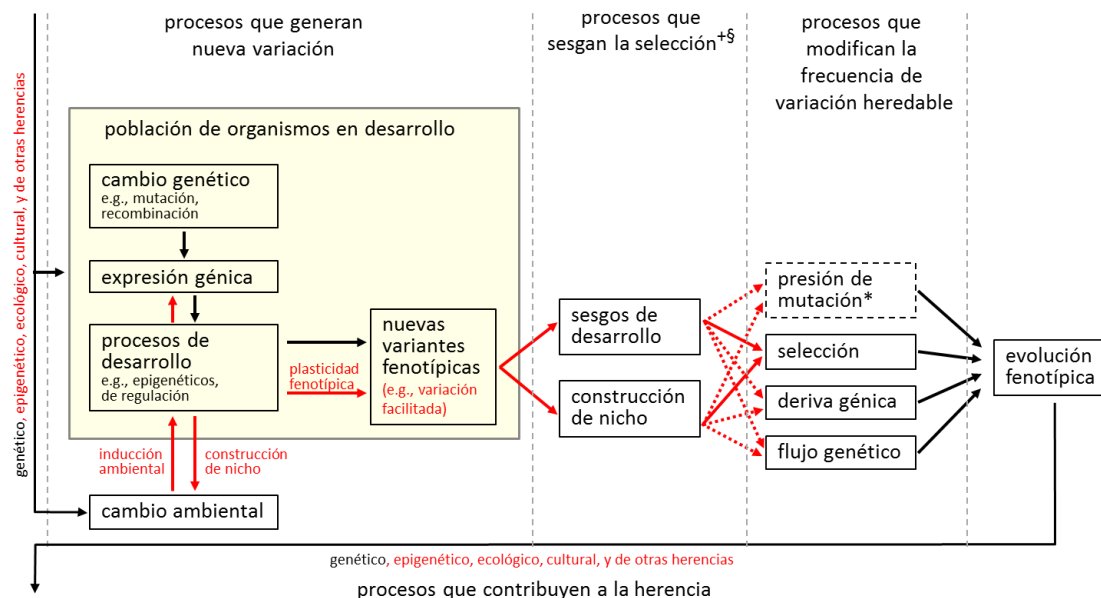


Figura 2. Representación gráfica de la estructura de la 'síntesis evolutiva extendida' (SEE), de acuerdo con Laland *et al.* (2015, p. 8). Destaca la inclusión de causas evolutivas; es decir, procesos que generan nuevas variantes, sesgos a la selección, modificación de las frecuencias de la variación heredable (lo que incluye, pero no se restringe a, los 'genes molecularizados' de la TSE) y contribuciones adicionales a la herencia (canales hereditarios extragenéticos *sensu* Jablonka y Lamb). Una variedad de procesos de desarrollo (p. ej., efectos epigenéticos, regulación de la expresión de los genes; construcción de ambientes de desarrollo internos y externos) contribuye al origen de nueva variación fenotípica, que puede ser viable y adaptativa (esto es, 'variación facilitada'). Adicionalmente, al aceptar procesos evolutivos que directamente cambian las frecuencias génicas, la SEE reconoce procesos que sesgan el resultado de la selección natural –específicamente, los sesgos del desarrollo y la construcción de nichos– en la concepción ortodoxa. Todos los procesos que generan variación fenotípica, incluyendo la plasticidad del desarrollo y algunas formas de herencia inclusiva, son fuentes potenciales del sesgo (sobre la selección). La concepción más amplia de la herencia abarca la herencia genética, la epigenética y la ecológica (incluida la cultural). Las flechas representan influencias causales. Los procesos que aparecen en rojo son aquellos enfatizados por la SEE, en contraste con la perspectiva más tradicional (que los desestima relativamente o los ignora por completo).

\*'Presión de mutación' refiere a las consecuencias a nivel de las poblaciones, de la repetida ocurrencia de una (misma) mutación; aquí se representa punteada debido a que (el proceso de) mutación también está representado en los 'procesos que generan nueva variación'.

+En la SEE, la categoría de 'procesos que sesgan la selección' requiere ampliación cuando se pretenden abarcar procesos que modifican las frecuencias de otros recursos heredables.

§Los sesgos del desarrollo y la construcción de nicho también pueden afectar a otros procesos evolutivos, tales como la mutación, la deriva génica y el flujo de genes.

La Figura 2 propone, desde el punto de vista de los promotores centrales de la SEE, una serie de factores que intervienen en la evolución del fenotipo. Los mismos conforman un cuadro coherente y articulado, aún en vías de elaborarse a

completitud. Esta visión se da en respuesta a las críticas vertidas (por ejemplo, Wray, *et al.*, 2014) a versiones menos desarrolladas de la SEE, donde el nexo entre sus distintas partes no había sido señalado o incluso las partes mismas eran presentadas de manera más esquemática. Tal marco da pie a la consideración de que la SEE es algo más que ‘algarabía disidente’. A este cuadro podrían sumarse, con relativa facilidad, otros puntos –como debidamente anunciamos antes– que van más allá de los objetivos de este trabajo, pero que se encuentran dentro del contexto de la discusión en torno a la SEE: éstos incluyen la evolucionabilidad, la modularidad, las dinámicas de redes de regulación genética y de las vías de señalización del desarrollo, o los crecientes resultados de las ‘ciencias ómicas’, así como la teoría multinivel de la selección (Pigliucci y Müller, 2010b; Casanueva, Folguera y Peimbert, 2013; Noble, 2015). Existen otros temas que no están directamente relacionados con la discusión, pero a los que se podría tratar de incorporar al cuadro, o al menos vincular de manera tangencial: entre estos se cuentan el origen e historia de la vida, la simbiosis y los holobiontes, la transferencia horizontal de genes, así como múltiples consideraciones hechas desde ámbitos subdisciplinares establecidos y legítimos como la biología de sistemas, la biología artificial, la autonomía, la evolución planetaria, la sociobiología y sus derivados (por ejemplo, la psicología evolutiva), y los estudios sobre origen y evolución de la mente, la consciencia y los lenguajes. Por supuesto que estas extensiones no estarían exentas de fricciones o modificaciones al marco general, pero en principio no negamos que pueden ser ensayadas.

### 3. EL PROBLEMA DE LA PONDERACIÓN RELATIVA ENTRE SELECCIÓN NATURAL (SN) Y CONSTRUCCIÓN DE NICHOS (CN)

La discusión en torno a si selección natural es, o no es, el único mecanismo de cambio evolutivo o, al menos, el de mayor impacto, ha estado presente desde los orígenes del darwinismo (Darwin, 1859; Wallace 1871,1889), del neo-darwinismo (Romanes, 1895; Weismann, 1896), y de la SM (Fisher, 1930; Wright, 1931), con Darwin, Romanes, y Wright como abanderados del pluralismo en contra del estricto seleccionismo de Wallace, Weismann y Fisher. También, la TSE ha visto amenazada la primacía de la selección natural; por ejemplo, en las investigaciones sobre la variación al nivel molecular del ADN, los modelos neutralistas de Motoo Kimura dieron nuevo aliento a la deriva génica y el aislamiento reproductor como mecanismos evolutivos. Hoy, nadie defiende la exclusividad de la selección y se cuestiona su primacía frente a otros mecanismos y/o procesos evolutivos. Los cambios en las prácticas, los compromisos ontológicos, los conceptos, los métodos e incluso los ‘ejemplares paradigmáticos’ (es decir, las instancias mediante las cuales se ilustra la teoría) que requiere la SEE son considerables, y no pueden articularse como meras adiciones que preservan anteriores usos y significados.

Esta cuestión es de enorme magnitud desde una perspectiva filosófica, pues, aunque en algunas presentaciones el punto se trate de disminuir (Wray, *et al.* 2014), los asuntos centrales están abiertos a la discusión. Preguntas tan básicas como ‘¿qué es aquello que debe explicar una teoría (o si se prefiere, modelo o mecanismo) del cambio evolutivo?’ no tienen una respuesta obvia. ¿Basta con dar cuenta de las diferencias en las tasas de cambio de las diferentes clases, como hacen la mayoría de los modelos en genética de poblaciones? ¿Deben sólo explicarse el origen y permanencia de las adaptaciones o de las formas orgánicas consideradas globalmente? ¿Es suficiente dar cuenta de los planes corporales como un asunto de homología y ancestría al estilo de Mayr y Donzhansky, o debemos dar cuenta de su desarrollo ontogénico? Más aún: ¿deben explicarse sólo los cambios en los organismos, o hay que considerar, siempre y explícitamente, la interacción entre organismo y ambiente?

De cara a la articulación plena de SEE, la pregunta acerca del grado en que los diferentes mecanismos evolutivos contribuyen a la generación, extinción y cambio de las formas se torna muy relevante. Tanto en el terreno de lo empírico, como en el de lo explicativo (epistemológico) y el de lo metodológico,<sup>129</sup> visualizar el panorama completo de la SEE requiere entender las importancias relativas y las interrelaciones que se dan entre los distintos factores que contribuyen al cambio. Uno de los múltiples ‘territorios en tensión’ atañe a la ponderación epistémica de la importancia relativa entre selección natural (SN) y construcción de nicho (CN).

Durante el recientemente celebrado segundo congreso de la Asociación Iberoamericana de Filosofía de la Biología (AIFIBI, 2015),<sup>130</sup> el filósofo e historiador argentino de la biología Gustavo Caponi defendió la primacía epistémica de la SN. En su opinión, es un equívoco sostener que la CN es una causa evolutiva. Una parte central de su argumento se sustenta en la estructura del principio de SN y, dentro del marco conceptual de la TSE, usa la influyente distinción de Mayr (1961) entre causas próximas y causas últimas. Como hemos señalado, para la SEE estos tipos de causas no pueden ser consideradas como ajenas entre sí; por tanto, Caponi se opone a dicha caracterización y podría considerársele un crítico de la SEE. Caponi plantea su argumento en términos de la naturaleza de las presiones de selección, y la diferencia entre ambientes ecológicos y ambientes selectivos. Aunque los que siguen no sean exactamente sus términos, en aras de la brevedad obligada aquí, la

---

<sup>129</sup> Estos tres terrenos coinciden con la manera en que se caracterizaron las facetas del adaptacionismo (empírica, explicativa y metodológica) (Orzack and Sober 1994, Sober 1996, Amundson 1988, 1990, Godfrey-Smith 2001).

<sup>130</sup> El texto titulado “Sobreestimación epistemológica de la Construcción de nichos” se encuentra por aparecer en *Metatheoria* y en las referencias aparece fechado en 2017

estructura de esta parte del argumento de Caponi podría plantearse a grandes rasgos como sigue:

i. La SN se refiere a las causas últimas, en tanto que la CN –en la medida que atañe a la modificación de los entornos ecológicos– se refiere a las causas próximas.

ii. Las explicaciones que proporciona la SN no pueden limitarse a señalar que la selección ocurre; a esto deben añadirse diferentes tipos de causas próximas (esto es, los ambientes ecológicos, las contingencias históricas y ambientales, las variaciones disponibles, las diferentes diseños y actuación de los organismos, etcétera) Éstas últimas indicarían de qué manera los rasgos seleccionados incrementan el desempeño biológico y la eficiencia reproductiva de quien los posee.

iii. La SN prima epistémicamente por sobre la CN, pues la primera opera sobre la última.

Esta parte del argumento está afincada en la idea de que la SN es un principio que se encuentra, por así decirlo, en un ‘segundo nivel’. Desde un punto de vista formal, lo que se está señalando es que la CN es un argumento de la SN [ $SN = f(CN)$ ].

Enfoques semánticos provenientes de la concepción estructuralista de las teorías (Balzer, Moulines y Sneed, 1987; Andreas y Zenker, 2014), o cercanos a ella, han propuesto una explicación para el hecho de que la SN parece poseer una estructura de segundo nivel (Casanueva, 2011; Ginnobili, 2012; Díez y Lorenzano, 2015). La cuestión central radica en la estructura lógico-matemática de la teoría de SN. El principio básico de la (teoría de) SN –es decir, lo que en el lenguaje estructuralista se llamaría la ‘ley fundamental’– es presentado como una función de funciones (i.e., un funcional). A grandes rasgos, tal principio establece que *dado un determinado ambiente e intervalo temporal* (causas próximas), el orden de eficiencia biológica entre las distintas clases de organismos con características heredables,<sup>131</sup> cuya determinación depende de varias funciones que involucran tanto al organismo como a su ambiente<sup>132</sup> (causas próximas), se corresponde (causas últimas) con el orden de eficiencia reproductiva de las mismas clases (causas próximas).<sup>133</sup>

---

<sup>131</sup> En MS y la mayoría de las versiones de TSN, las clases que incrementan o merman su frecuencia relativa pueden ser tanto genotípicas como fenotípicas; lo relevante es que sean genéticamente heredables (Casanueva, 2011).

<sup>132</sup> La construcción del orden de eficiencia biológica requiere de ponderaciones acerca de los problemas que el ambiente plantea a los organismos y de la forma en como las estructuras o conductas de estos últimos resuelven tales problemas (ver Casanueva, 2011).

<sup>133</sup> De esta manera se recupera la idea de que la variación heredable en fitness, es condición necesaria para la ocurrencia de la selección natural (Lewontin, 1970; Sober, 1993, p. 23). Por otro lado, el mapeo entre la eficiencia biológica y la eficiencia reproductiva (la última sigue a la primera) puede estar mediado (o no) por un orden adaptativo. En el cap IV del *Origen* (Darwin, 1859), la mayor ventaja biológica proporciona mayor adaptación y ello confiere mayor éxito reproductivo, a diferencia,

Bajo estas consideraciones, podría pensarse que efectivamente, la SN tiene una estructura que le otorga primacía sobre la CN, pues mientras que las causas últimas corresponden a funciones de funciones, se considera que las causas próximas pueden ser recuperadas mediante conceptos o series de conceptos cuya estructura matemática corresponde a funciones simples (esto es, a funciones que operan sobre determinadas entidades, no sobre otras funciones), mismas que serían argumentos del funcional que expresa a la SN. Aquí, debe recordarse que la forma concreta que se elige para la presentación de la ley fundamental de una teoría depende de determinadas decisiones pragmático-metodológicas por parte de quien la presenta (Moulines, 2002).

Ahora bien, la CN, no necesariamente debe representarse mediante una función directa; también puede ser representada como una función de funciones, en particular una que tome como argumento a la SN. En algunos de sus trabajos técnicos (por ejemplo, Laland, Odling-Smee y Feldman, 1996, 1999), Laland y colaboradores han establecido una serie de modelos matemáticos donde el cambio ambiental causado por la CN puede ser expresado en función de la velocidad de sustitución de diferentes alelos [esto es,  $CN = f'(SN)$ ]. Por otra parte, bajo un marco epistemológico, es importante destacar que, como señala Miguel, siguiendo a Goodman, que

“(…) no son problemas separados decidir cuáles afirmaciones generales pueden tomarse como leyes naturales, cuáles son las condiciones para que de esas leyes en conjunción con el antecedente contrafáctico pueda inferirse el consecuente y el tipo de conexión entre antecedente y consecuente que no es lógica sino causal” (Miguel, 2014, p.11).

El argumento de Caponi apunta a una idea de la causalidad anclada en principios, leyes o esquemas generales de inferencia, y no considera que cuando se hacen aseveraciones del tipo de “las poblaciones de organismos, al modificar sus nichos

---

en los modelos actuales, la adecuación se relaciona directamente con el éxito reproductivo. Si nos ubicamos estrictamente bajo el marco de la MS y algunas versiones de la TSE como la presentada en los diagramas de Pigliucci (2009) y de Noble (2015), los caracteres cuya herencia no es genética, no pueden considerarse como materia prima sobre la que opere la selección natural, pues tal tipo de herencia, aunque sí fue considerada por Darwin, fue excluida del marco conceptual del neodarwinismo por Weismann, la SM heredó esta exclusión y la transmitió a la mayoría de las versiones de la TSE. A diferencia de este marco teórico, el marco de la SEE sí permite la herencia de rasgos adquiridos. Por tanto, es posible que modelos contruidos bajo los supuestos de la SEE, lo que incluye algunos que también caen bajo las consideraciones de la CN, no tengan parangón ni en SM ni en TSE. De acuerdo con nuestra narrativa, esto significa que no podría establecerse ningún tipo de primacía entre la TSN y la SEE, ambos marcos globales. Finalmente, es importante reconocer que las consideraciones de Caponi, aunque presupongan o usen el marco de la TSN, abarcan sólo a la SN, y no a la totalidad de SM o TSE.

modifican las presiones de selección que actúan sobre ellas y en consecuencia, vía la SN, afectan su propia evolución”, se está apelando a una *causalidad contrafáctica*. Mientras que la SN es una causa de la evolución de tipo ‘nómico’, la CN, tal como aparece en las frases señaladas arriba, es una causa contrafáctica de la evolución.<sup>134</sup> Este hecho no otorga a ninguno de estos elementos conceptuales una prioridad epistémica sobre la otra, pues ambas expresan la tendencia natural de acción de determinadas parcelas de los procesos evolutivos en cuestión, y dan apoyo a enunciados en subjuntivo. *Lo que ésta distinción sí hace, es ubicar las afirmaciones de causalidad bajo diferentes concepciones de la misma.*

#### 4. CONSTRUCCIÓN DE NICHOS Y RE-SIGNIFICACIÓN DEL CONCEPTO DE AMBIENTE: LA ‘APERTURA A LA DISPERSIÓN’

Según una propuesta de la concepción estructuralista de teorías, cierto tipo de vínculos interteóricos forman parte de los criterios de identidad de las mismas. Es claro que no todos los vínculos deben ser considerados; pero sí, al menos, aquellos que contribuyen a la determinación del significado de los conceptos con los que se caracteriza la base empírica de las teorías (vínculos determinantes). Para decirlo en otros términos, aquí nos referimos a aquellos conceptos en los que se plantea la cuestión que la teoría pretende explicar (v.g., Balzer, Moulines y Sneed 1987 cap II, 3.2; Moulines y Polanski, 1996; Andreas y Zenker, 2014). En la teoría de la CN, el ambiente forma parte de los conceptos que nos permiten formular el problema del que se pretende dar cuenta: la coevolución de poblaciones-ambientes, misma que se explica apelando a las modificaciones en las presiones de selección que impactan a las poblaciones, a su vez debidas a la agencia causal de éstas sobre sus entornos.

Por otra parte, es claro que el concepto ‘ambiente’ es preexistente a las tesis de la CN, y no es privativo de esta teoría. De hecho, ‘ambiente’ no es un concepto exclusivo de la biología, ni de las ciencias naturales; ni siquiera lo es de las ciencias y/o de las humanidades. La idea de ‘ambiente’ como un mosaico de parámetros físico-químicos, más otro conjunto de parámetros biológicos (como podría concebirse, por ejemplo, dentro de alguna formulación de la SN u otra teoría biológica), es insuficiente para recuperar la riqueza que el concepto posee en otros ámbitos de investigación. El problema aquí es cómo caracterizar, con precisión, la noción ‘ambiente’. De entrada, debe señalarse que no existe una determinación del

---

<sup>134</sup> Aquí, no hemos entrado en las sutiles adiciones y filigranas filosóficas que nos permiten solventar algunas críticas obvias y otras no tanto, de este concepto. El lector interesado en ello puede consultar un excelente análisis epistémico de este tipo de causalidad en *Counterfactuals*, de David Lewis (1973).



concepto que sea epistémicamente privilegiada, como para considerar que el vínculo (determinante) con tal definición es el único posible o relevante para la TCN.

Siguiendo una caracterización introducida por el filósofo británico Roy Bhaskar (1978, cap 1, pp. 21), podemos señalar que el ambiente ocurre tanto en la dimensión transitiva (social) como en la dimensión intransitiva del conocimiento. Es transitivo en la medida en que es un constructo-conceptual que podemos modificar (la técnica, la historia intelectual y la misma CN nos hablan de ello) y es intransitivo en la medida en que contiene estructuras, mecanismos y tendencias de acción que preexisten a, y no dependen de, nosotros. Por ponerlo en los términos de la filósofa norteamericana Donna Haraway (1985), ‘nosotros y nuestros ambientes existimos en mundos ambiguamente naturales y artificiales’. La realidad natural-social y la ciencia no poseen fronteras nítidas; somos criaturas hechas de realidad social y de ficción.

El ambiente no es meramente algo que está ahí afuera; pertenece al campo de lo humano. La ecología como disciplina biológica –la ecología política, las tesis acerca del desarrollo sustentable, el ambientalismo, las diferentes escuelas urbanistas, la cultura dominante, o las políticas derivadas de la Declaración de Estocolmo en 1972, por citar sólo algunos ejemplos– son campos, distintos de la biología evolucionista, con claros intereses en el ‘ambiente’. La gestión ambiental moviliza una enorme cantidad de recursos y el acceso a ellos puede depender de la forma en cómo se definan conceptos clave como el que nos ocupa en este punto. Ante este panorama, no es descabellado pensar que el concepto ‘ambiente’ estará sometida a fuertes tensiones sobre su preciso significado (si se nos permite una metáfora, sobre dicha noción habrá una fuerte ‘presión de significado’). Dentro de la propia biología, el ‘ambiente’ no se define de manera absoluta pues éste depende del organismo que lo habita: “los elementos del ambiente (...) están determinados por el modo de vida de cada especie”, nos dice Lewontin (2000, p.52). En los modelos de la TCN, debido a las fuertes relaciones interteóricas que pueden establecerse –en especial con algunos campos de las ciencias sociales y las humanidades, como la economía, la antropología o el urbanismo– la noción de ambiente constituye un espacio para la resignificación conceptual y ello le otorga cierta ‘porosidad de significado’. Es aquí donde vemos una puerta a la dispersión en el campo de la SEE. Los intereses de diferentes grupos –dentro y fuera de la biología– tratarán de imponer maneras de construir y gestionar el ‘ambiente’. Pero la porosidad funciona en ambas direcciones, y da pie a que desde la TCN se clarifiquen malos entendidos y problemas de significado en torno a diferentes prácticas y conceptos que involucran al polisémico concepto ‘ambiente’.

## 5. CONCLUSIONES

En el presente trabajo hemos presentado el primer resultado de una colaboración académica que pretende analizar en extenso las implicaciones que la así llamada ‘síntesis evolutiva extendida’ (SEE) tiene para la filosofía del evolucionismo contemporáneo. En este contexto, ponemos sobre la mesa las siguientes aseveraciones, a manera de conclusiones, si bien con el carácter preliminar que hemos sugerido a lo largo del texto.

I. La SEE constituye un marco que supera las visiones ortodoxas de TSE. A pesar de los orígenes diversos de sus cuatro puntos nodales, dentro de la SEE hay un creciente movimiento de integración hacia la conformación de un marco causal articulado (ver Figura 2), el cual amplía el territorio de aplicación del pensamiento evolucionista, sin menoscabo de los logros ya conseguidos. Los sesgos de desarrollo, la mancuerna entre plasticidad fenotípica y asimilación genética, los diferentes procesos epigenéticos y la construcción de nicho (CN), pueden ser legítimamente señalados como causas evolutivas concomitantes a la selección natural (SN), cuya importancia relativa y modos de actuación conjunta aún deben ser evaluados.

II. La integración y la dispersión conceptual están presentes en el marco de la SEE. Tanto quienes desean una refundación de las ideas evolucionistas (SEE) como quienes no (TSE) comparten un ideal integracionista (ya sea hegemónico (TSE, y las primeras versiones de la SEE) o pluralista (las últimas versiones de la SEE, v.g., Laland *et al.* 2015).. Está en juego cuáles deben ser los elementos a integrar; también se discute cómo lograr tal integración, o la importancia relativa de los distintos componentes. La idea de ‘síntesis’ es una metáfora de unidad. Por otro lado, como hemos señalado, el empleo de conceptos como ‘ambiente’ o ‘individuo’ que no son privativos de la biología, da pie a la introducción de un gran número de relaciones interteóricas o intermodélicas, y a través de ello a un número también importante de resignificaciones conceptuales y de prácticas asociadas a tales conceptos.

III. A diferencia de lo que se pensaba hace relativamente poco, no creemos realista considerar a la biología-por-venir como un conjunto consistente de teorías o sistemas conceptuales bien organizados. Entre los cuatro aspectos centrales de la SEE se observa un movimiento de desarrollo y articulación; no obstante, consideramos probable que una imagen más fiel de la SEE tiene que ser algo mucho más complejo y con regiones organizadas con diferentes grados de nitidez. La red de representaciones, sus preguntas y sus prácticas, son históricamente cambiantes, pero tanto ellas mismas como algunas de sus porciones son susceptibles de cambio sin pérdida de identidad.

IV. La consistencia global de la red no está garantizada, pues la misma no ha sido construida sistemáticamente a la manera de un sistema apriorístico. En ella pueden existir tensiones y contradicciones que no se hayan constantemente presentes, pues no todo el tiempo abarcamos toda la red. Por decirlo en los tempranos términos de Neurath:

“Las teorías [sus modelos, las prácticas u otros marcos dinámicos o globales de mayor envergadura] se sitúan junto a las comunicaciones singulares. Mientras que el investigador trabaja con la ayuda de una parte de esa masa de enunciados, otros introducen añadidos (Ergänzungen) que aquél está dispuesto a aceptar por principio, sin calcular del todo las consecuencias lógicas de esta decisión. (...). (Se) utilizan muchos términos imprecisos, de manera que sólo como abstracciones pueden destacarse los ‘sistemas’. Los enunciados se conectan entre sí a veces más estrechamente, otras más débilmente. La conexión total no es transparente, si bien en determinados lugares se intentan deducciones sistemáticas (...).” (Neurath, 1935. p. 106-107).

Apenas hace falta sustituir la visión enunciativista de Neurath, por una que hable de sistemas de inferencias, representaciones, valores y prácticas, para que la cita cobre una sorprendente actualidad. La biología evolucionista no se articulará en forma de teorías con nítidas relaciones entre ellas, sino de una *red para-consistente* (en la que se admiten pequeñas contradicciones locales) *de modelos, prácticas y sistemas de representación*, cuyos nodos y aristas modificarán su centralidad en función de la construcción y estabilización de ‘hechos’ y las discusiones propias de los distintos objetos y métodos de la biología evolutiva.

V. La discusión actual sobre la SEE ofrece una oportunidad interesante y novedosa para hacer investigación sobre la epistemología del evolucionismo actual, que puede tomar ventaja de metodologías de investigación etnográfica –colaborativas, pero principalmente críticas– que requieren una presencia activa en los espacios académicos donde se están desarrollando las discusiones relevantes en escenarios internacionales.

VI. El territorio de la SEE resulta un adecuado contexto de contrastación para nuestras perspectivas epistémicas; recordemos las quejas de Pigliucci sobre las deficiencias de una perspectiva kuhniana estrecha). También puede ser visto como un espacio para la colaboración entre la biología y la epistemología de la biología: conversaciones personales con Kevin Laland, y Eva Jablonka nos han permitido

constatar el genuino interés filosófico de varios de los abanderados de la SEE.<sup>135</sup> Asimismo, parece claro que sus perspectivas filosóficas podrían enriquecerse abrevando en fuentes académicas especializadas que han superado la visión canónica de la filosofía de la ciencia del siglo XX sobre el cambio teórico en disciplinas como la biología evolutiva.<sup>136</sup>

VII. En la biología contemporánea, se observa una amplia proliferación de bio-entidades y de relaciones entre ellas. Es de esperarse que los modelos que se postulen durante la ampliación de la SEE marchen acordes a tal complejidad. En breve, los genes (por más evanescentes que puedan ser y aunque no sepamos qué o cuántos son, y aunque su muerte haya sido anunciada en varias ocasiones y ahora se les represente en términos de espacios de interacción genética, más que de entidades individuales) y la SN (por grande o pequeña que sea su contribución al diseño de las formas) llegaron para quedarse. Pero nociones y procesos como el morfoespacio, los planes corporales, los sesgos, las restricciones y la plasticidad del desarrollo, la asimilación genética, las vías de señalización y las redes de regulación genética, la epigénesis y las múltiples formas de la herencia extra-genética, la construcción de nicho, la causalidad recíproca, la causalidad contrafáctica, la modularidad, los holobiontes, la multiplicidad de jerarquías de lo vivo, la pluralidad de mecanismos evolucionistas, y su acción multinivel, la complejidad, la irrupción de componentes humanos en la constitución de los ambientes y de las especies, etc., también están aquí de manera estable. Todos estos aspectos se conectan con vínculos cuya fuerza es variable y su esencia múltiple.

---

<sup>135</sup> Tales conversaciones (con la participación del segundo autor del presente trabajo) ocurrieron en el marco de la reunión “Nuevas tendencias en biología evolutiva/evolucionista: perspectivas biológicas, filosóficas y de ciencias sociales” (*“New trends in evolutionary biology: biological, philosophical and social science perspectives”*; <<https://royalsociety.org/science-events-and-lectures/2016/11/evolutionary-biology/>>), realizada bajo el auspicio de la Royal Society y la British Academy en noviembre de 2016, en las instalaciones de la primera en Londres, Reino Unido. La continuación de este diálogo tuvo lugar durante la reunión bienal de la Sociedad Internacional para la Historia, Filosofía y Estudios Sociales de la Biología (*“International Society for the History, Philosophy and Social Studies of Biology”*; <<http://www.ishpssb.org/>>), realizada en São Paulo, Brasil, en julio de 2017, en el campus de la Universidad de São Paulo.

<sup>136</sup> Más aún, en conversaciones recientes con Ingo Brigandt y Alan Love, (ocurridas durante el pasado congreso de agosto 2017 de la Pan.American Society for Evolutionary Developmental Biology) estos filósofos de la biología coincidieron en afirmar que hay una serie de avances en filosofía de la ciencia contemporánea alrededor de nociones fundamentales para el campo –causación, explicación y mecanismos, entre otras– que no han sido aún exploradas a fondo en el contexto de la SEE. Creemos que, a grandes rasgos, esto es a cierto, si bien ellos mismos aún podrían estar soslayando algunas aportaciones que la filosofía de la biología especializada podría hacer al debate entre la SEE y otras concepciones del evolucionismo en el siglo XXI.

**Apéndice.** Caracterización de algunos aspectos destacados del desarrollo cronológico-conceptual de la ‘síntesis moderna’ (SM) y la ‘teoría standard de la evolución’ (TSE)<sup>137</sup>

En términos generales, se considera que la SM, surge de una especie de fusión o unión de los núcleos teórico-conceptuales del darwinismo (evolución) y del mendelismo (genética). Mas el establecimiento de los vínculos entre genética y evolución no fue un proceso carente de fricciones. Después del ‘redescubrimiento’ de Mendel, durante el llamado ‘eclipse del darwinismo’, las teorizaciones basadas estrictamente en las obras de Darwin y de Mendel, respectivamente, llegaron incluso a verse como teorías rivales (ver p. ej. Von Uexküll, 1909). La SM significó la reestructuración por adición y eliminación en ambos ‘núcleos’. Del campo de la evolución, se tomó básicamente el mecanismo de reproducción diferencial de la selección natural, adicionado de conceptos como adecuación (*‘fitness’*), deriva génica, o diversos supuestos sobre la frecuencia y valor adaptativo de las mutaciones, la estructura reproductiva, y etaria de las poblaciones, el aislamiento de las mismas, etcétera. Estos conceptos, particularmente el de *fitness*, cobraron gran importancia durante la matematización de distintos modelos en genética de poblaciones, desarrollados inicialmente por Fisher (1918, 1930), Haldane (en una serie de diez artículos publicados a lo largo de una década que inició en 1924), y Wright (1930).<sup>138</sup> En lo que respecta al campo más exclusivamente genético, la idea de una herencia mendeliana particulada se hizo consistente con los mecanismos de ligamiento segregación, recombinación y mutación de la teoría cromosómica (Boveri 1902; Sutton 1902; Morgan, 1910; Bridges, 1913; Sturtevant, 1913; Muller, 1928). Se consideró que la recombinación cromosómica debida a la reproducción sexual, los procesos de recombinación derivados del entrecruzamiento de los cromosomas,

---

<sup>137</sup> Desde el citado debate de *Nature* (2014), ambos grupos contendientes desplegaron caracterizaciones de sus respectivos marcos científicos de análisis, en ambos casos ensayando un poco de historiografía ‘desde adentro’. Aquí hemos decidido mantener un recuento de ciertos aspectos correspondientes al desarrollo de la SM y la TSE. Este recuento está basado en fuentes ampliamente conocidas y no supone un trabajo historiográfico, su utilidad potencial está en guiar a los lectores jóvenes que ya no están familiarizados con una serie de contextos y referencias que eran de rigor entre –o al menos fácilmente asequibles para– generaciones previas de biólogos evolutivos y filósofos de la ciencia, en México y otros países. Un objetivo adicional de este apéndice es mantener en la mira la importancia de discutir filosóficamente las aportaciones de Richard Dawkins en cuanto a su noción de ‘fenotipo extendido’, por la relación que guardan con la discusión –aún inconclusa – alrededor del estatuto de la ‘teoría de construcción de nicho’ dentro de la SEE. Asimismo, este apéndice busca reforzar las conclusiones del texto principal, al respecto del uso de los modelos de cambio teórico proporcionados por el canon de la filosofía de la ciencia profesionalizada en los análisis –primordialmente epistemológicos, pero también historiográficos y sociológicos– sobre el evolucionismo contemporáneo.

<sup>138</sup> Junto a esas adiciones al núcleo darwiniano deben considerarse las mermas que autores como Wallace o Weismann habían hecho al eliminar toda posibilidad de herencia de los caracteres adquiridos y a diferencia de Darwin limitar la teoría al mecanismo de la Selección Natural (cfr. Romanes, 1895)

las aberraciones cromosómicas, producidas por diferentes causas, y especialmente las mutaciones puntuales, eran las principales causas de variación biológica. Todo esto permitió que las variaciones darwinianas fueran consideradas como explicables en términos de caracteres mendelianos, y la variación continua se conceptualizara en términos de herencia multifactorial. Bajo este marco, los fenómenos evolutivos observados en el laboratorio, en las poblaciones naturales, y en los patrones y pautas del registro fósil se conceptuaron como coherentes con los mecanismos genéticos de herencia y variación. Aunque se reconocían otros mecanismos evolutivos (dentro de los que destacaba la deriva génica, misma que tuvo un papel menguante (Gould, 2002, cap. 7), se asumió que la selección natural era la principal responsable del cambio evolutivo, y que la extrapolación de los pequeños cambios microevolutivos a escalas de tiempo geológicas daba cuenta de la macroevolución (Dobzhansky, 1937; Mayr, 1942; Huxley, 1940, 1942; Simpson, 1944; Stebbins, 1950). En cuanto a la relación entre niveles, la directriz fundamental era que ‘los genes sufren micromutaciones (los cromosomas recombinan y, a veces, dan lugar a aberraciones genéticas), los organismos son seleccionados, y las poblaciones evolucionan’. La evolución se concebía, entonces, en términos de cambios en las frecuencias de las diferentes variantes geno-fenotípicas presentes en las poblaciones.

Desde un punto de vista historiográfico, el momento de inicio o surgimiento de la SM varía considerablemente dependiendo de qué se entienda por fusión entre el darwinismo y el mendelismo. Tan sólo por citar dos posibilidades extremas, en su trabajo de 1918, titulado *The Correlation Between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance*, Fisher mostró cómo la *herencia mendeliana* particulada, a diferencia de una *herencia mezclada*, permite la conservación de la variación, lo que resuelve las objeciones de Jenkins a la selección natural (Grafen, 2003). En el otro polo, como es sabido, los términos ‘síntesis evolutiva’ y ‘síntesis moderna’ fueron introducidos por Huxley más de dos décadas después (Huxley, 1942). Independientemente de las precisiones cronológicas sobre su origen, la metáfora de la síntesis evolutiva se gestó en un contexto y una época en que la filosofía de la ciencia anglosajona daba preponderancia al análisis de las teorías, incluso por sobre aquellos estudios que, aun siendo de carácter conceptual, no se centraban en teorías. La imagen de la SM como la fusión de los núcleos mendeliano y darwiniano en un solo *corpus* central a la biología y articulado con toda o casi toda ella, es una imagen teoricista, parida en el contexto de la búsqueda de la ciencia unificada.

Las teorías (o los marcos más amplios que las contienen) son entidades dinámicas, que se modifican y desarrollan a lo largo del tiempo. En las décadas posteriores al surgimiento de la SM, sus principales tesis se modificaron por corrección y extensión

en numerosos campos dando origen a la TSE. En lo que sigue mencionaremos (de manera obligadamente incompleta e inexacta) algunas importantes ampliaciones de la TSE, a título de ejemplo ilustrativo de su articulación, modificación extensión y desarrollo. la identificación del ADN como la base molecular de la herencia y variación genética (Avery, MacLeod, y McCarty, 1944) y la elucidación de la estructura molecular de proteínas y ácidos nucleicos (ver, por ejemplo, Astbury y Bell, 1938; Astbury, 1947; Chargaff, 1950; Pauling, Corey, y Branson, 1951; Pauling, y Corey, 1951; Hershey, y Chase, 1952; Franklin, y Gosling, 1953; Watson y Crick 1953) o el mecanismo de la síntesis de proteínas y su regulación (i.a., Jacob y Monod, 1961; Moldave, 1965; Nirenberg *et al.* 1965, Söll *et al.* 1965; Schweet y Heintz, 1966; Söll *et al.* 1966, Vogel y Vogel, 1967) permitieron un avance ampliativo del evolucionismo, al construir una imagen molecular de la herencia y fisiología de los genes que sustentó una ‘visión molecular de la evolución’. Esta perspectiva, congruente con lo que en su momento se conoció como el ‘dogma central de la biología molecular’, supuso una ‘revolución tecnológica’ en el estudio de la evolución; basta recordar la influencia posterior de técnicas como la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) en la secuenciación de fragmentos de ADN útiles en la filogenética molecular. Estos métodos de laboratorio fueron precedentes de las aún más impresionantes facilidades para la secuenciación automatizada mediante lo que ahora se conoce como ‘secuenciación de próxima generación’, que los evolucionistas ortodoxos asumen simplemente como herramientas que les permiten obtención de datos más rápida, dentro de las mismas suposiciones paradigmáticas.

La idea de que la selección natural es ciega a muchos cambios genéticos que no tienen consecuencias en la adecuación (por ejemplo, la existencia de secuencias de RNA que no son transcritas o la redundancia del código genético, que permite la existencia de cambios genéticos que no impactan al fenotipo, aunque sean transcritos) promovió significativos avances y cambios en la genética de poblaciones (Kimura, 1968; King y Jukes, 1969), dando un nuevo impulso a la importancia de la deriva génica y el aislamiento como mecanismos evolutivos. Aunque originalmente se planteó como una evolución no darwiniana, hoy día se considera a la ‘teoría neutral de la evolución molecular’ como parte del marco de la TSE (ver Wray *et al.*, 2014). Por otro lado, los trabajos de Hamilton (1964) sobre la teoría de selección de parentesco mostraron con claridad como un gen puede ser positivamente seleccionado, a pesar de disminuir la adecuación de su portador, siempre y cuando confiera ventajas a los familiares de éste. Para ilustrar con una figura retórica esta idea, aquí vale rescatar la famosa frase de Haldane: “daría mi vida por dos hermanos o por ocho primos”. Las tesis, también de Hamilton, sobre el comportamiento egoísta y rencoroso (Hamilton, 1970), señalaron que la conducta

de un individuo que daña a otros que están menos relacionados con él en comparación con el nivel medio de la población, puede ser adaptativa.

Dado que los genes –en su versión simplista, reductiva (ver Rheinberger y Müller-Wille, 2013)– no se presentan desnudos (al menos, no los genes de los organismos celulares y los virus con cápside), la selección sólo puede operar indirectamente sobre sus efectos fenotípicos. Por lo tanto, los genes con mayor proporción en la siguiente generación serán aquellos que, en término medio y considerando como aleatorias las combinaciones con otros genes y las condiciones de vida en que se presenten, hayan tenido los efectos fenotípicos más favorables a su propia replicación. Los ‘genes en versión reduccionista’ promueven su propia supervivencia, y los organismos son los vehículos para lograrlo, pero la supervivencia del gen no siempre implica la supervivencia del organismo. Por ejemplo, un gen así concebido puede contribuir a incrementar el éxito reproductivo de un individuo en una edad temprana, pero también propiciar una muerte temprana. Si la ganancia es mayor que la pérdida, en términos netos, el gen será seleccionado y pasará en mayor proporción a la generación siguiente. El planteamiento del ‘gen egoísta’, como se conoce esta hipótesis, abrió la consideración del gen como unidad de selección (Dawkins, 1976) y, retomando una discusión ya planteada por Weismann (1896) a finales del siglo XIX sobre los niveles en los que actúa la selección natural, contribuyó a lo que hoy parece ser un amplio reconocimiento de los múltiples niveles de actuación de la misma.

Una derivación de la hipótesis del gen egoísta, relevante para la discusión que sobre la (teoría de) construcción de nicho, es conocida como ‘*fenotipo extendido*’. Esta propuesta (Dawkins, 1982, 1999) modifica la idea tradicional de fenotipo, ampliando el alcance de los efectos de un gen más allá de los límites del vehículo dentro del que se encuentra (el cuerpo). Para Dawkins, la acción de los genes afecta tanto al organismo en el que residen, como al medio ambiente e incluso a otros organismos. Así, los termiteros o las represas producto de la ‘ingeniería ecológica’ de los castores, así como la cultura humana, no serían sino una extensión de la acción de los genes portados por las termitas, los castores o los humanos, y por ello obedecen a las mismas reglas que los fenotipos comunes: variación y selección natural, la cual sigue siendo considerada el principal mecanismo evolutivo. Un primer intercambio de ideas entre Dawkins y los proponentes de la SEE fue publicado en 2004 la revista *Biology and Philosophy* y se centró en el tipo de cambios que deben ser considerados (Jablonka, 2004; Laland, 2004; Turner, 2004; Dawkins, 2004). La discusión sigue abierta; según Dawkins, es necesario distinguir entre los cambios que son consecuencia de las variaciones en los genes (replicadores) y resultan favorables (o no) para éstos (en la medida en que indirectamente impactan positiva o negativamente sobre su replicación), y las alteraciones que son meros



subproductos de la forma de vida del organismo, y que como tales impactan por igual a todos los organismos que contingentemente se encuentran en ese entorno, independientemente de que porten o no a los genes (replicadores) que condujeron al cambio. Solo los cambios del primer tipo pueden ser legítimamente considerados como ‘fenotipo extendido’, pues solo éstos pueden ser objeto de la selección natural (Dawkins, 2004). Los proponentes de la SEE discrepan de esta afirmación, pues apelan a la existencia de otros mecanismos evolutivos.

La historia de la TSE no ha terminado de escribirse. Según este breve recuento de su desarrollo –de interés para la temática desarrollada en el texto principal– esta versión del evolucionismo biológico parece cuadrar tanto con lo que Kuhn llamó la ‘articulación’ como la ‘extensión’ de un paradigma durante el periodo de ciencia normal (Kuhn, 1962, 1970), pero también podría asumirse cierta correspondencia con las ideas de Lakatos (1968) sobre el desarrollo de ‘programas de investigación’ mediante la aplicación diferencial de las heurísticas negativa y positiva (con la primera protegiendo al núcleo central, y la segunda desarrollando al cinturón protector). Incluso, algunos lectores podrían suponer que la historia de la TSE también da espacio para la aplicación de modelos generales de cambio teórico de corte continuista (ver, por ejemplo, Laudan, 1977 o Balzer, Moulines y Sneed, 1987) o de marcos que trascienden estas propuestas, como el de Gould (2002), o las tesis centradas en los aspectos erotéticos (Brigandt, 2010; Brigandt y Love, 2012; Love, 2014) o en los sistemas de representación (Wimsatt, 1991, 2012; Casanueva, 2014). En este recuento también podemos incluir el análisis de metáforas científicas estructurales (Fox Keller, 2015) u otras perspectivas actualmente disponibles.<sup>139</sup> En torno a la polémica entre la TSE y la SEE, advertimos que a veces se habla de estas alternativas filosóficas sin precisar con claridad si se cumplen los rasgos requeridos por cada *corpus* para validar la aplicación. En ese sentido, es necesario insistir que la recopilación de datos de ser muy cuidadosa —cabe señalar que las técnicas de investigación e interpretación antropológica (es decir, etnografías colaborativas y críticas) pueden ser particularmente valiosas para tal efecto. Mientras se logran estos avances metacientíficos, es conveniente finalizar anotando que diversos

---

<sup>139</sup> No es este el lugar para caracterizar con precisión la serie de cambios que han ocurrido en el desarrollo de la TSE pues, entre otros problemas, no han sido homogéneos en las distintas regiones, escuelas o incluso autores individuales que la han cultivado. Más aún, visto en detalle y con rigurosidad puede que no sea del todo legítimo hablar, como lo hemos hecho aquí, de tal cosa como la TSE. Quizás sí podemos hablar del pensamiento de tal o cual autor en tal o cual época, y existan grupos de autores que se reconocen a sí mismos como pertenecientes a una determinada comunidad epistémica, aunque no sea posible agruparlos a todos ellos bajo una sola caracterización, sin resto ni pérdida. No obstante, en la medida que existen investigadores que se reconocen a sí mismos como pertenecientes a la comunidad epistémica agrupada en torno a la TSE o a la SEE, a riesgo de pecar de vaguedad empleamos esos nombres.

analistas del evolucionismo siguen cultivando la noción de que las teorías en biología, al igual que los organismos vivos, son susceptibles de cambio sin pérdida de identidad, o bien que hay ciertos elementos comunes o algún tipo de continuidad a lo largo de toda su historia. Este último tipo de continuidad es el que algunos proponentes de la SEE parecen querer dar por terminada; para ellos, la TSE se ha constituido en lo que tempranamente Bachelard (1938) caracterizó como un ‘obstáculo epistemológico’, que es necesario eliminar del camino para lograr una ‘reforma duradera’ del evolucionismo que trascienda las fronteras disciplinarias relativamente estrechas de las ciencias biológicas contemporáneas.

## Referencias

1. Amundson, R. (1988). Logical Adaptationism. *Behavioral and Brain Sciences*, 11(3), 505.
2. Amundson, R. (2005). *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo–Devo*. Cambridge: Cambridge University Press.
3. Andreas, H., y Zenker, F. (2014). Basic Concepts of Structuralism. *Erkenntnis*, 79(8), 1367–1372.
4. Antón, S. C., Potts, R., y Aiello, L. C. (2014). Evolution of early Homo: An integrated biological perspective. *Science*, 345(6192), 1236828.
5. Arthur, W. (2004). *Biased Embryos and Evolution*. Massachusetts: Cambridge University Press.
6. Arthur, W. (2011). *Evolution: A Developmental Approach*. Hoboken: Wiley.
7. Astbury, W. T. (1947). X-ray studies of nucleic acids. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, (1), 66–76.
8. Astbury, W. T., y Bell, F. O. (1938). Some Recent Developments in the X-Ray Study of Proteins and Related Structures. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 6, 109–121.
9. Avery, O. T., MacLeod, C. M., y McCarty, M. (1944). Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types. *The Journal of Experimental Medicine*, 79(2), 137–158.
10. Bachelard, G. (1938). *La formation de l'esprit scientifique*. París: Vrin.
11. Bale, T. L. (2015). Epigenetic and transgenerational reprogramming of brain development. *Nature Reviews. Neuroscience*, 16(6), 332–344.
12. Balzer, W., Moulines, C. U., y Sneed, J. D. (1987). *An Architectonic for Science: the Structuralist Program*. Dordrecht: Springer Netherlands.
13. Bateson, P. (2005). The return of the whole organism. *Journal of Biosciences*, 30(1), 31–39.

14. Baylin, S. B., y Jones, P. A. (2011). A decade of exploring the cancer epigenome — biological and translational implications. *Nature Reviews Cancer*, 11(10), 726–734.
15. Bhaskar, R. (1978). *A realist theory of science* (2a ed.). Sussex/New Jersey: Harvester/Humanities.
16. Bollati, V., y Baccarelli, A. (2010). Environmental Epigenetics. *Heredity*, 105(1), 105–112.
17. Bossdorf, O., Richards, C. L., y Pigliucci, M. (2008). Epigenetics for ecologists. *Ecology Letters*, 11(2), 106–115.
18. Boto, L. (2015). Evolutionary change and phylogenetic relationships in light of horizontal gene transfer. *Journal of Biosciences*, 40(2), 465–472.
19. Boveri, T. H. (1902). Über mehrpolige mitosen als mittel zur analyse des zellkerns. En B. H. Willier y J. M. Oppenheimer (Eds.), *Foundations of Experimental Embryology* (pp. 76–97). Royal Oak: Hafner Press.
20. Boyd, R., Richerson, P. J., y Henrich, J. (2011). The cultural niche: Why social learning is essential for human adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(Supplement 2), 10918–10925.
21. Brakefield, P. M. (2006). Evo-devo and constraints on selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(7), 362–368.
22. Brakefield, P. M. (2011). Evo-devo and accounting for Darwin's endless forms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1574), 2069–2075.
23. Bridges, C. B. (1913). Non-disjunction of the sex chromosomes of *Drosophila*. *Journal of Experimental Zoology*, 15(4), 587–606.
24. Brigandt, I., (2010). Beyond reduction and pluralism: toward an epistemology of explanatory integration in biology. *Erkenntnis*, 73(3): 295–311.
25. Brigandt, I., y Love, A.C. (2012). Conceptualizing evolutionary novelty: Moving beyond definitional debates. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 318(6): 417–427.
26. Burris, H. H., y Baccarelli, A. A. (2014). Environmental epigenetics: from novelty to scientific discipline. *Journal of Applied Toxicology: JAT*, 34(2), 113–116.
27. Caponi, G. (2012). *Réquiem por el centauro: aproximación epistemológica a la biología evolucionaria del desarrollo*. México: Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano.
28. Caponi, G. (2017). Sobreestimación epistemológica de la construcción de nicho. *Metatheoria*, 8(1), 129–144.
29. Carroll, S. B. (1995). Homeotic genes and the evolution of arthropods and chordates. *Nature*, 376(6540), 479–485.
30. Casanueva, M. (2011). A Structuralist Reconstruction of the Mechanism of Natural Selection in Set Theory, and Graph Formats. En: J. Martínez

- Contreras y A. Ponce de León (Eds.), *Darwin's evolving legacy* (pp. 177–192). Mexico: Siglo XXI.
31. Casanueva, M. (2014). Redes y paisajes conceptuales en la Evo-Devo. *Metatheoria—Revista de Filosofía e Historia de la Ciencia*, 5(1), 83–97.
  32. Casanueva, M., Folguera, G., y Peimbert, M. (2013). Jerarquías, integración y complejidad en biología: un posible marco para la evo-devo. *Contrastes. Suplemento*, (18), 127–142.
  33. Cavalli-Sforza, L. L., y Feldman, M. W. (1981). *Cultural Transmission and Evolution: A Quantitative Approach*. Princeton: Princeton University Press.
  34. Chargaff, E. (1950). Chemical specificity of nucleic acids and mechanism of their enzymatic degradation. *Experientia*, 6(6), 201–209.
  35. Cortessis, V. K., Thomas, D. C., Levine, A. J., Breton, C. V., Mack, T. M., Siegmund, K. D., ... Laird, P. W. (2012). Environmental epigenetics: prospects for studying epigenetic mediation of exposure–response relationships. *Human Genetics*, 131(10), 1565–1589.
  36. Craig, L. R. (2010). The So-Called Extended Synthesis and Population Genetics. *Biological Theory*, 5(2), 117–123.
  37. Darwin, C. R. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London: John Murray.
  38. Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene*. Oxford: Oxford University Press.
  39. Dawkins, R. (1982). *The Extended Phenotype* (2a ed.). New York: Oxford University Press.
  40. Dawkins, R. (2004). Extended Phenotype – But Not Too Extended. A Reply to Laland, Turner and Jablonka. *Biology and Philosophy*, 19(3), 377–396.
  41. Díez, J., y Lorenzano, P. (2015). Are natural selection explanatory models a priori? *Biology and Philosophy*, 30(6), 787–809.
  42. Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.
  43. Donohue, K. (2014). Why ontogeny matters during adaptation: developmental niche construction and pleiotropy across the life cycle in *Arabidopsis thaliana*. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 68(1), 32–47.
  44. Endler, J. A., y McLellan, T. (1988). The Processes of Evolution: Toward a Newer Synthesis. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19(1), 395–421.
  45. Erwin, D. H. (2008). Macroevolution of ecosystem engineering, niche construction and diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(6), 304–310.
  46. Esteller, M. (2008). Epigenetics in cancer. *The New England Journal of Medicine*, 358(11), 1148–1159.

47. Fisher, R. A. (1918). The Correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 52(02), 399–433.
48. Fisher, R. A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection: A Complete Variorum Edition*. Oxford: Oxford University Press.
49. Flynn, E., Laland, K., Kendal, R., y Kendal, J. (2013). Target Article with Commentaries: Developmental niche construction. *Developmental science*, 16, 296–313.
50. Franklin, R. E., y Gosling, R. G. (1953). The structure of sodium thymonucleate fibres. I. The influence of water content. *Acta Crystallographica*, 6(8), 673–677.
51. Franklin, T. B., Russig, H., Weiss, I. C., Gräff, J., Linder, N., Michalon, A., ... Mansuy, I. M. (2010). Epigenetic transmission of the impact of early stress across generations. *Biological Psychiatry*, 68(5), 408–415.
52. Fuentes, A. (2009). A new synthesis. Resituating approaches to the evolution of human behavior. *Anthropology Today*, 25(3), 12–17.
53. Fuentes, A. (2016). The extended evolutionary synthesis, ethnography, and the human niche. *Current Anthropology*, 57(S13), S13–S26.
54. Futuyma, D. J. (2013). *Evolution*. Massachusetts: Sunderland.
55. Gehring, W. J. (1985). The homeobox: A key to the understanding of development? *Cell*, 40, 3–5.
56. Gilbert, S. F., Opitz, J. M., y Raff, R. A. (1996). Resynthesizing evolutionary and developmental biology. *Developmental Biology*, 173(2), 357–372.
57. Gilbert, Scott F. (2001). Ecological Developmental Biology: Developmental Biology Meets the Real World. *Developmental Biology*, 233(1), 1–12.
58. Gilbert, S. F., & Epel, D. (2009, 2015). *Ecological developmental biology: integrating epigenetics, medicine, and evolution*. Massachusetts: Sinauer.
59. Ginnobili, S. (2012). Reconstrucción estructuralista de la teoría de la selección natural. *Agora: papeles de Filosofía*, 31(2), 143–169.
60. Godfrey-Smith, P. (1996). *Complexity and the Function of Mind in Nature*. New York: Cambridge University Press.
61. Godfrey-Smith, P. (2001). Three Kinds of Adaptationism. En S. H. Orzack y E. Sober (Eds.), *Adaptationism and Optimality* (pp. 335–357). Cambridge: Cambridge University Press.
62. Goldenfeld, N., y Woese, C. (2007). Biology's next revolution. *Nature*, 445, 369.
63. González-Pardo, H. (2013). Epigenetics and its implications for Psychology. *Psicothema*, 25(1), 3–12.
64. Gould, S. J. (1980). Is a New and General Theory of Evolution Emerging? *Paleobiology*, 6(1), 119–130.

65. Gould, S. J. (1982). Darwinism and the expansion of evolutionary theory. *Science*, 216(4544), 380–387.
66. Gould, S. J. (1983). The Hardening of the Modern Synthesis. En: M. Grene (Ed.), *Dimensions of Darwinism*. Massachusetts: Cambridge University Press.
67. Gould, S. J. (2002). *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press.
68. Grafen, A. (2003). Fisher the evolutionary biologist. *Journal of the Royal Statistical Society: Series D (The Statistician)*, 52(3), 319–329.
69. Green, S., Fagan, M., y Jaeger, J. (2015). Explanatory Integration Challenges in Evolutionary Systems Biology. *Biological Theory*, 10(1), 18–35.
70. Griffiths, P., y Stotz, K. (2013). *Genetics and Philosophy: An Introduction*. Cambridge, GBR: Cambridge University Press.
71. Haig, D. (2007). Weismann Rules! OK? Epigenetics and the Lamarckian temptation. *Biology and Philosophy*, 22(3), 415–428.
72. Haldane, J. B. S. (1924). A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection I Transactions of the Cambridge Philosophical Society, 23, pp. 19–41. Las partes II a IX fueron publicadas entre 1924 y 1932 en los *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, la décima y última parte “Some Theorems on Natural Selection”, fue publicada en 1934 en *Genetics* 19, 412–429. La lista de las referencias a los diez artículos, con sus correspondientes subtítulos, en su caso, puede verse en línea. Recuperado el 16 de octubre de 2018, de [https://en.wikipedia.org/w/index.php?title=A\\_Mathematical\\_Theory\\_of\\_Natural\\_and\\_Artificial\\_Selection&oldid=847081185](https://en.wikipedia.org/w/index.php?title=A_Mathematical_Theory_of_Natural_and_Artificial_Selection&oldid=847081185)
73. Hamilton, W. D. (1964a). The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 1–16.
74. Hamilton, W. D. (1964b). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 17–52.
75. Hamilton, W. D. (1970). Selfish and Spiteful Behaviour in an Evolutionary Model. *Nature*, 228(5277), 1218–1220.
76. Haraway, D. J. (1985). *A manifesto for cyborgs: Science, technology, and socialist feminism in the 1980s*. Dublin: Center for Social Research and Education.
77. Hershey, A. D., y Chase, M. (1952). Independent functions of viral protein and nucleic acid in growth of bacteriophage. *The Journal of General Physiology*, 36(1), 39–56.
78. Holliday, R. (1990). DNA methylation and epigenetic inheritance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 326(1235), 329–338.

79. Huxley, J. S. (Ed.). (1940). *The New Systematics*. Oxford: Oxford University Press.
80. Huxley, J. S. (1942). *Evolution: The Modern Synthesis*. London: Allen and Unwin.
81. Jablonka, E. (2004). From replicators to heritably varying phenotypic traits: the extended phenotype revisited. *Biology and Philosophy*, 19(3), 353–375.
82. Jablonka, E., y Lamb, M. J. (2005). *Evolution in four dimensions: genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. Cambridge, Mass.: MIT Press.
83. Jacob, F., y Monod, J. (1961). Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. *Journal of molecular biology*, 3(3), 318–356.
84. Kaufman, T. C., Seeger, M. A., y Olsen, G. (1990). Molecular and Genetic Organization of The Antennapedia Gene Complex of *Drosophila melanogaster*. En T. R. F. Wright (Ed.), *Advances in Genetics* (Vol. 27, pp. 309–362). Academic Press.
85. Keller, E. F. (2015). Cognitive functions of metaphor in the natural sciences. *Philosophical Inquiries*, 3(1), 113–132.
86. Kimura, M. (1968). Evolutionary Rate at the Molecular Level. *Nature*, 217(5129), 624–626.
87. King, J. L., y Jukes, T. H. (1969). Non-Darwinian Evolution. *Science*, 164(3881), 788–798.
88. Krakauer, D. C., Page, K. M., y Erwin, D. H. (2009). Diversity, dilemmas, and monopolies of niche construction. *The American Naturalist*, 173(1), 26–40.
89. Krumlauf, R. (1994). Hox genes in vertebrate development. *Cell*, 78(2), 191–201.
90. Kuhn, T. S. (1970). *The Structure of Scientific Revolutions* (2a ed.). Chicago: University of Chicago Press.
91. Lakatos, I. (1968). Criticism and the Methodology of Scientific Research Programmes. *Proceedings of the Aristotelian Society*, 69, 149–186.
92. Laland, K. N. (2004). Extending the extended phenotype. *Biology Philosophy*, 19, 313–325.
93. Laland, K., Matthews, B., y Feldman, M. W. (2016). An introduction to niche construction theory. *Evolutionary Ecology*, 30(2), 191–202.
94. Laland, K. N., Kendal, J. R., y Brown, G. (2007). The niche construction perspective: implications for human behaviour. *Journal of evolutionary psychology*, 5, 51–66.
95. Laland, K. N., Odling-Smee, F. J., y Feldman, M. W. (1996). The evolutionary consequences of niche construction: a theoretical investigation using two-locus theory. *Journal of Evolutionary Biology*, 9(3), 293–316.

96. Laland, K. N., Odling-Smee, F. J., y Feldman, M. W. (1999). Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(18), 10242–10247.
97. Laland, K. N., Odling-Smee, J., y Feldman, M. W. (2001). Cultural niche construction and human evolution. *Journal of Evolutionary Biology*, 14(1), 22–33.
98. Laland, K. N., Odling-Smee, F. J., Feldman M. W., Uller, T., Sterelny, K., Müller, G. B., Moczek, A y Jablonka, E. (2014). Does evolutionary theory need a rethink?. Yes, urgently. *Nature* 514(7521):161–164
99. Laland, K. N., Uller, T., Feldman, M. W., Sterelny, K., Müller, G. B., Moczek, A., Jablonka, E., Odling-Smee, J. (2015). The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proc. R. Soc. B*, 282(1813), 20151019.
100. Lancaster, A. K., y Masel, J. (2009). The evolution of reversible switches in the presence of irreversible mimics. *Evolution; international journal of organic evolution*, 63(9), 2350–2362.
101. Landecker, H., y Panofsky, A. (2013). From Social Structure to Gene Regulation, and Back: A Critical Introduction to Environmental Epigenetics for Sociology. *Annual Review of Sociology*, 39(1), 333–357.
102. Lattal, K. M., y Wood, M. A. (2013). Epigenetics and persistent memory: implications for reconsolidation and silent extinction beyond the zero. *Nature Neuroscience*, 16(2), 124–129.
103. Laudan, L. (1977). *Progress and Its Problems: Towards a Theory of Scientific Growth*. Berkeley: University of California Press.
104. Ledón-Rettig, C. C., Richards, C. L., y Martin, L. B. (2013). Epigenetics for behavioral ecologists. *Behavioral Ecology*, 24(2), 311–324.
105. Lewis, D. K. (1973). *Counterfactuals*. Oxford: Blackwell.
106. Lewis, E. B. (1978). A gene complex controlling segmentation in *Drosophila*. *Nature*, 276(5688), 565–570.
107. Lewontin, R. C. (1970). The Units of Selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1(1), 1–18.
108. Lewontin, R. C. (1978). Adaptation. *Scientific American*, 239, 212–228.
109. Lewontin, R. C. (1982). Organism and environment. En H. C. Plotkin (Ed.), *Learning, development and culture* (pp. 151–172). New York: Wiley.
110. Lewontin, R. C. (1983). Gene, organism, and environment. En D. S. Bendall (Ed.), *Evolution from Molecules to Men* (pp. 273–285). Cambridge: Cambridge University Press.
111. Lewontin, R. C. (2000). *The triple helix: gene, organism, and environment*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.



112. López Beltrán, C. (2004). *El Sesgo Hereditario. Ámbitos Históricos del Concepto de Herencia Biológica*. México: Universidad Nacional Autónoma de México.
113. Lock, M. y Palsson, G. (2016) *Can Science Resolve the Nature/Nurture Debate?* Cambridge: Polity.
114. Love, A. C. (2015). Evolutionary Developmental Biology: Philosophical Issues. En: T. Heams, P. Huneman, G. Lecointre, y M. Silberstein (Eds.), *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences* (pp. 265–283). Dordrecht: Springer Netherlands.
115. Mayr, E. (1942). *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.
116. Mayr, E. (1961). Cause and Effect in Biology: Kinds of causes, predictability, and teleology are viewed by a practicing biologist. *Science*, 134(3489), 1501–1506.
117. Mayr, E. (1963). *Animal species and evolution*. Massachusetts: Cambridge University Press.
118. Mc Ginnis, W., y Krumlauf, R. (1992). Homeobox genes and axial patterning. *Cell*, 68(2), 283–302.
119. Mc Manus, F. (2012). Development and mechanistic explanation. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 43(2), 532–541.
120. McGowan, P. O., y Szyf, M. (2010). The epigenetics of social adversity in early life: implications for mental health outcomes. *Neurobiology of Disease*, 39(1), 66–72.
121. Miguel, H. (2014). Introducción. En: H. Miguel (Ed.), *Causación, explicación y contrafacticos* (pp. 11–12). Buenos Aires: Prometeo.
122. Miller, R. L., y Ho, S.-M. (2008). Environmental epigenetics and asthma: current concepts and call for studies. *American Journal of Respiratory and Critical Care Medicine*, 177(6), 567–573.
123. Minelli, A. (2015). Grand challenges in evolutionary developmental biology. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2, e85.
124. Moldave, K. (1965). Nucleic Acids and Protein Biosynthesis. *Annual Review of Biochemistry*, 34(1), 419–448.
125. Morgan, T. H. (1910). Chromosomes and Heredity. *The American Naturalist*, 44(524), 449–496.
126. Moulines, C. U. (2002). ¿Dónde se agazapa la pragmática en la representación estructural de las teorías? En P. Lorenzano y J. A. Díez (Eds.), *Desarrollos actuales de la metateoría estructuralista : problemas y discusiones* (pp. 99–115). Buenos Aires: Universidad Nacional de Quilmes.

127. Moulines, C. U., y Polanski, M. (1996). Bridges, Constraints, and Links. En: W. Balzer y C. U. Moulines (Eds.), *Structuralist Theory of Science: Focal Issues, New Results* (pp. 6–219). Berlin: Walter de Gruyter.
128. Müller, G. B. (2005). Evolutionary Developmental Biology. En: F. M. Wuketits y F. J. Ayala (Eds.), *Handbook of Evolution. Volume 2: The Evolution of Living Systems (Including Hominids)* (pp. 87–115). Weinheim: Wiley-VCH Verlag GmbH.
129. Müller, G. B. (2007). Evo–devo: extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews Genetics*, 8(12), 943–949.
130. Muller, H. J. (1928). The Production of Mutations by X-Rays. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 14(9), 714–726.
131. Müller-Wille, S., y Rheinberger, H.-J. (2012). *A Cultural History of Heredity*. Chicago: University of Chicago Press.
132. Neurath, O. (1935). Pseudorracionalismo de la falsación. *Redes*, 10(19), 105–118.
133. Newman, S. A., y Müller, G. B. (2000). Epigenetic mechanisms of character origination. *The Journal of Experimental Zoology*, 288(4), 304–317.
134. Nirenberg, M., Leder, P., Bernfield, M., Brimacombe, R., Trupin, J., Rottman, F., y O'Neal, C. (1965). RNA codewords and protein synthesis, VII. On the general nature of the RNA code. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 53(5), 1161–1168.
135. Noble, D. (2015). Evolution beyond neo-Darwinism: a new conceptual framework. *The Journal of Experimental Biology*, 218(Pt 1), 7–13.
136. Nüsslein-Volhard, C., y Wieschaus, E. (1980). Mutations affecting segment number and polarity in *Drosophila*. *Nature*, 287(5785), 795–801.
137. O'Brien, M. J., y Laland, K. N. (2012). Genes, Culture, and Agriculture: An Example of Human Niche Construction. *Current Anthropology*, 53(4), 434–470.
138. O'Malley, M. A., Soyer, O. S., y Siegal, M. L. (2015). A Philosophical Perspective on Evolutionary Systems Biology. *Biological Theory*, 10(1), 6–17.
139. Odling-Smee, F. J. (1988). Niche-constructing phenotypes. En: H. C. Plotkin (Ed.), *The Role of Behavior in Evolution* (pp. 73–132). Cambridge, Mass.: MIT Press.
140. Odling-Smee, F. J. (1995). Niche construction, genetic evolution and cultural change. *Behavioural Processes*, 35(1–3), 195–205.
141. Odling-Smee, F. J. (2006). How niche construction contributes to human gene–culture coevolution. En J. C. K. Wells, S. Strickland, y K. N. Laland (Eds.), *Social information transmission and human biology* (pp. 39–57). Boca Raton: CRC Press.
142. Odling-Smee, F. J. (2010). Niche Inheritance. En M. Pigliucci y G. B. Müller (Eds.), *Evolution: the extended synthesis*. Cambridge, Mass.: MIT Press.

143. Odling-Smee, F. J., Laland, K. N., y Feldman, M. W. (1996). Niche Construction. *The American Naturalist*, 147(4), 641–648.
144. Odling-Smee, F. J., Laland, K. N., y Feldman, M. W. (2003). *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton: Princeton University Press.
145. Orzack, S. H., y Sober, E. (1994). Optimality Models and the Test of Adaptationism. *The American Naturalist*, 143(3), 361–380.
146. Pauling, L., y Corey, R. B. (1951). The Pleated Sheet, A New Layer Configuration of Polypeptide Chains. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 37(5), 251–256.
147. Pauling, L., Corey, R. B., y Branson, H. R. (1951). The structure of proteins: Two hydrogen-bonded helical configurations of the polypeptide chain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 37(4), 205–211.
148. Pearson, J. C., Lemons, D., y McGinnis, W. (2005). Modulating Hox gene functions during animal body patterning. *Nature Reviews. Genetics*, 6(12), 893–904.
149. Pfennig, D. W., y McGee, M. (2010). Resource polyphenism increases species richness: a test of the hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1540), 577–591.
150. Pfennig, D. W., Wund, M. A., Snell-Rood, E. C., Cruickshank, T., Schlichting, C. D., y Moczek, A. P. (2010). Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(8), 459–467.
151. Pievani, T. (2016). How to Rethink Evolutionary Theory: A Plurality of Evolutionary Patterns. *Evolutionary Biology*, 43(4), 446–455.
152. Pigliucci, M. (2007). Do We Need an Extended Evolutionary Synthesis? *Evolution*, 61(12), 2743–2749.
153. Pigliucci, M. (2009). An extended synthesis for evolutionary biology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1168, 218–228.
154. Pigliucci, M., y Müller, G. B. (2010). Elements of an Extended Evolutionary Synthesis. En M. Pigliucci y G. B. Müller (Eds.), *Evolution—the Extended Synthesis* (pp. 3–18). Cambridge, Mass.: MIT Press.
155. Pigliucci, M., y Murren, C. J. (2003). Perspective: Genetic Assimilation and a Possible Evolutionary Paradox: Can Macroevolution Sometimes Be so Fast as to Pass Us By? *Evolution*, 57(7), 1455–1464.
156. Price, T. D., Qvarnström, A., y Irwin, D. E. (2003). The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1523), 1433–1440.
157. Raff, R. A. (1996). *The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form*. Chicago: University of Chicago Press.
158. Raff, R. A. (2000). Evo-devo: the evolution of a new discipline. *Nature Reviews. Genetics*, 1(1), 74–79.

159. Rando, O. J., y Verstrepen, K. J. (2007). Timescales of genetic and epigenetic inheritance. *Cell*, 128(4), 655–668.
160. Riedl, R. (1977). A systems-analytical approach to macro-evolutionary phenomena. *The Quarterly Review of Biology*, 52(4), 351–370.
161. Rollo, C. D. (1995). *Phenotypes: their epigenetics, ecology and evolution*. New York: Chapman & Hall.
162. Romanes, J. G. (1895). *Darwin and after Darwin: An Exposition of the Darwinian Theory and a Discussion of Post-Darwinian Questions. Vol. 2, Post-Darwinian Questions: Heredity and Utility*. Chicago: Open Court Publishing.
163. Schlichting, C. D., y Wund, M. A. (2014). Phenotypic Plasticity and Epigenetic Marking: An Assessment of Evidence for Genetic Accommodation. *Evolution*, 68(3), 656–672.
164. Schlichting, C., y Pigliucci, M. (1998). *Phenotypic evolution: a reaction norm perspective*. Sunderland, Mass: Sinauer.
165. Sweet, R., y Heintz, R. (1966). Protein Synthesis. *Annual Review of Biochemistry*, 35(1), 723–758.
166. Simpson, G. G. (1944). *Tempo and Mode in Evolution*. New York: Columbia University Press.
167. Skinner, M. K., Guerrero-Bosagna, C., y Haque, M. M. (2015). Environmentally induced epigenetic transgenerational inheritance of sperm epimutations promote genetic mutations. *Epigenetics*, 10(8), 762–771.
168. Smith, J. M., Burian, R., Kauffman, S., Alberch, P., Campbell, J., Goodwin, B., Wolpert, L. (1985). Developmental Constraints and Evolution: A Perspective from the Mountain Lake Conference on Development and Evolution. *The Quarterly Review of Biology*, 60(3), 265–287.
169. Smocovitis, V. B. (1992). Unifying biology: The evolutionary synthesis and evolutionary biology. *Journal of the History of Biology*, 25(1), 1-65.
170. Sober, E. (1987). What is Adaptationism? En J. Dupre (Ed.), *The Latest on the Best: Essays on Evolution and Optimality* (pp. 105–118). Massachusetts: Cambridge University Press.
171. Sober, E. (1993). *The nature of selection: evolutionary theory in philosophical focus*. Chicago: University of Chicago Press.
172. Sober, E. (1996). Evolution and optimality: feathers, bowling balls, and the thesis of adaptationism. *Philosophic Exchange*, 26, 41–55.
173. Sober, Elliott. (2011). A Priori Causal Models of Natural Selection. *Australasian Journal of Philosophy*, 89(4), 571–589.
174. Söll, D., Jones, D. S., Ohtsuka, E., Faulkner, R. D., Lohrmann, R., Hayatsu, H., y Khorana, H. G. (1966). Specificity of sRNA for recognition of codons as studied by the ribosomal binding technique. *Journal of Molecular Biology*, 19(2), 556–573.

175. Söll, D., Ohtsuka, E., Jones, D. S., Lohrmann, R., Hayatsu, H., Nishimura, S., y Khorana, H. G. (1965). Studies on polynucleotides, XLIX. Stimulation of the binding of aminoacyl-sRNA's to ribosomes by ribotrinucleotides and a survey of codon assignments for 20 amino acids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 54(5), 1378–1385.
176. Stebbins, G. L. (1950). *Variation and evolution in plants*. New York: Columbia University Press.
177. Sturtevant, A. H. (1913). The linear arrangement of six sex-linked factors in *Drosophila*, as shown by their mode of association. *Journal of Experimental Zoology*, 14(1), 43–59.
178. Sutton, W. S. (1902). On the morphology of the chromosome group in *Brachystola magna*. *Biological Bulletin*, 4, 24–39.
179. Thompson, D. W. (1917). *On Growth and Form*. Cambridge: Cambridge University Press.
180. Toyokawa, S., Uddin, M., Koenen, K. C., y Galea, S. (2012). How does the social environment “get into the mind”? Epigenetics at the intersection of social and psychiatric epidemiology. *Social Science and Medicine* (1982), 74(1), 67–74.
181. Turner, J. S. (2004). Extended phenotypes and extended organisms. *Biology Philosophy*, 19: 327–352.
182. van Fraassen, B. C. (1980). *The Scientific Image*. Oxford: Clarendon Press.
183. Van Valen, L. (1973). A New Evolutionary Law. *Evol Theo*, 1, 1—30.
184. Vavilov, N. I. (1922). The law of homologous series in variation. *Journal of Genetics*, 12, 47–89.
185. Vergara-Silva, F. (2016). Filogenia y ontogenia del evolucionismo en antropología. *Cuicuilco*, 65, 119–132.
186. Verhoeven, K. J. F., vonHoldt, B. M., y Sork, V. L. (2016). Epigenetics in ecology and evolution: what we know and what we need to know. *Molecular Ecology*, 25(8), 1631–1638.
187. Vogel, H. J., y Vogel, R. H. (1967). Regulation of Protein Synthesis. *Annual Review of Biochemistry*, 36(1), 519–538.
188. von Uexküll, J. (1909). *Umwelt und Innenwelt der Tiere*. Berlin: Verlag von Julius Springer. [Traducción española 1921 Ideas para una concepción biológica del mundo, *Revista de Occidente*. El original está disponible en: <https://archive.org/details/>]
189. Waddington, C. H. (1942). Canalization of Development and the Inheritance of Acquired Characters. *Nature*, 150(3811), 563–565.
190. Waddington, C. H. (1959). Canalization of development and genetic assimilation of acquired characters. *Nature*, 183, 654–655.
191. Wallace, A. R. (1871). *Contributions to the theory of natural selection: a series of essays*. London: MacMillan and Co.

192. Wallace, A. R. (1889). *Darwinism: An Exposition of the Theory of Natural Selection, with Some of Its Applications*. London: MacMillan and Co.
193. Watson, J. D., y Crick, F. H. C. (1953). Molecular Structure of Nucleic Acids: A Structure for Deoxyribose Nucleic Acid. *Nature*, 171(4356), 737–738.
194. Weaver, I. C. G., Cervoni, N., Champagne, F. A., D'Alessio, A. C., Sharma, S., Seckl, J. R., ... Meaney, M. J. (2004). Epigenetic programming by maternal behavior. *Nature Neuroscience*, 7(8), 847–854.
195. Weissman, A. (1896). *On germinal selection*. Chicago: Open Court Publishing.
196. West-Eberhard, M. J. (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
197. White, M. J. D. (1978). *Modes of Speciation*. San Francisco: NH Freeman and Co.
198. Whitman, D., y Agrawal, A. (2009). What is Phenotypic Plasticity and Why is it Important? En D. Whitman y T. Ananthakrishnan (Eds.), *Phenotypic Plasticity of Insects*. Science Publishers.
199. Williams, M., Zalasiewicz, J., Haff, P., Schwägerl, C., Barnosky, A. D., y Ellis, E. C. (2015). The Anthropocene biosphere. *The Anthropocene Review*, 2(3), 196–219.
200. Wimsatt, W. C. (1991). Taming the dimensions—visualizations in science. *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association 1990*, 2, 111-135.
201. Wimsatt, W. C. (2012). The analytic geometry of genetics: part I: the structure, function, and early evolution of Punnett squares. *Archive for history of exact sciences*, 66(4), 359-396.
202. Wilson, D. S., y Laland, K. N. (2016). Empowering the Extended Evolutionary Synthesis. Recuperado de <https://evolution-institute.org/article/empowering-the-extended-evolutionary-synthesis/?source=tvol>
203. Wray, G. A., Hoekstra H. E., Futuyma D. J., Lenski R. E., Mackay T. F. C., Schluter D., Strassman J. E. (2014). Does evolutionary theory need a rethink? No, all is well. *Nature* 514, 161–164.
204. Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian Populations. *Genetics*, 16(2), 97–159.
205. Yan, H., Bonasio, R., Simola, D. F., Liebig, J., Berger, S. L., y Reinberg, D. (2015). DNA methylation in social insects: how epigenetics can control behavior and longevity. *Annual Review of Entomology*, 60, 435–452.
206. Zhang, T.-Y., y Meaney, M. J. (2010). Epigenetics and the environmental regulation of the genome and its function. *Annual Review of Psychology*, 61, 439–466, C1-3.

## **Parte III. Circuitos Epistémicos y Triángulo Virtuosos**

# Capítulo 11. Notas a favor de la transdisciplina o hacia una epistemología de las relaciones mereológicas entre modelos teóricos y sistemas empíricos

En colaboración con Diego Méndez

## 1. DISCIPLINA Y TRANSDISCIPLINA

### 1.1. "Disciplina" un concepto difuso

Para fines de este texto, las disciplinas se conciben como sistemas de representaciones y prácticas, motivo de la reflexión intelectual y del quehacer empírico, que son objeto de la enseñanza y el ejercicio de las profesiones. Se trata, por tanto, de un conjunto de saberes, social, epistémica, e institucionalmente constituido con fines de la educación.

*Grosso modo*, desde un punto de vista epistemológico, suele considerarse que las disciplinas no comparten elementos y, tomadas conjuntamente, agotan el conocimiento; también se conciben como idealmente disjuntas y se piensan como un nivel, dentro de una serie jerárquica que inicia en los conceptos simples y llega hasta el conocimiento humano considerado como un todo (holón). La lista de niveles y sus respectivas fronteras varía en función de los autores considerados. *Mutatis mutandis*, la serie: "concepto", "enfoque", "modelo", "teoría", "disciplina", ..., holón puede servir de ejemplo representativo. Por supuesto que tales series no están exentas de problemas, cada uno de sus eslabones es susceptible de ser clarificado o redefinido. Sin embargo, en ellas se comparte la idea de que las entidades de un estrato se encuentran de alguna manera conformadas por entidades de estratos inferiores. Se admite la existencia de un cierto reduccionismo ontológico, pero no se postula un reduccionismo nómico (legal), lo que permite la existencia de propiedades emergentes en el tránsito entre niveles.

Evidentemente, el corpus del conocimiento admite muchas particiones, la más exhaustiva en términos de entidades simples (quizá conjuntos o relaciones conceptuales, en lo epistemológico, y objetos o relaciones de actuación, en lo empírico). Sin entrar en detalles, suele admitirse que, dentro de la jerarquía epistémica, las disciplinas científicas se ubican en algún lugar entre las teorías y el Gran Holón del conocimiento, aunque debe mencionarse que, en función de



diferentes autores, “disciplina” no siempre posee la misma amplitud (o por decirlo mediante una analogía física, no siempre abarca la misma región del espectro). Normalmente, “disciplina” refiere a algún marco global que incluye más de una teoría, pero qué tan global debe ser, ya es otra cuestión. Por ejemplo, podría considerarse que en los términos de la serie: “mirmecología”, “entomología”, “zoología”, “biología” y “naturalismo”, se mantiene una relación de inclusión sucesiva, pero todas las voces han sido llamadas disciplinas y abarcan más de una teoría (conjunto de modelos y conjunto de métodos).<sup>140</sup> “Disciplina”, como tempranamente apuntó Jantsch (1972), es un concepto difuso que admite varios niveles de generalidad, parcialmente imbricados o incluso con tensiones entre ellos.

Respecto a la posición en la jerarquía epistemológica, el concepto “disciplina” parece competir por el nicho o parte del nicho semántico propio de los conceptos “paradigma”, “programa de investigación científica”, “teoría global”, “marco teórico”, “tradición”, “red teórica”, “dominio”, etc. Recordemos que la pluralidad historicista, acaudillada por Kuhn, Lakatos y Feyerabend, introdujo estos análogos con la intención de servir de marcos globales donde se desarrollaran las teorías. A diferencia de la caracterización de la Concepción Heredada de las teorías, la de las disciplinas o sus análogos incluye factores de naturaleza extra-lógica y extra-empírica, que van más allá de la epistemología tradicional y se ubican, por ejemplo, dentro de la psicología, la sociología o la axiología.

Aquí se habla fundamentalmente de disciplinas científicas, aunque mucho de lo que se dice es, en términos generales, extensible a las humanidades o las artes y quizá incluso sea extensible a los oficios. Las disciplinas de nuestro interés son aquellas cuyos componentes incluyen teorías o al menos conjuntos de modelos, susceptibles de ser engarzados de manera consistente en representaciones explicativas y conjuntos de métodos, pasibles de ser concatenados en un sistema de producción-estabilización de fenómenos.

## 1.2. ¿Por qué transdisciplina?

Desde hace por lo menos tres décadas, el término “transdisciplina” aparece en varios contextos como ideal a seguir, o por lo menos como territorio a explorar — por ejemplo, en la literatura sobre educación, en revistas de disciplinas sustantivas (ecología, medicina, antropología, etc.), en el campo del análisis del discurso, en la sociología de la ciencia, etc.—<sup>141</sup> esto pone de relieve que al menos un numeroso grupo de intelectuales considera que la organización disciplinar actual del

---

<sup>140</sup> Para fines de este artículo, se considera que las teorías constan de una faceta conceptual y una faceta empírico-metodológica. En este sentido, nuestra caracterización incluye aspectos no considerados por la llamada concepción heredada, que pensaba a las teorías como meros conjuntos de enunciados.

<sup>141</sup> Véase Fuller (1991), Piaget (1972), Jantsch (1972), van Dijk (2001).

conocimiento está en estado de crisis. El concepto de transdisciplina, por un lado, parece ser una enérgica reacción contra la especialización de las ciencias naturales y humanas ocurrida durante la sociedad industrial, seguida de su hiper-especialización durante la segunda mitad del siglo XX. Por otra parte, surge asociado a la idea de que la resolución de los problemas propios de la sociedad del siglo XXI, algunos de ellos inéditos, requiere de conocimientos que actualmente no se circunscriben bajo una sola disciplina. Vivimos una época de nuevos y profundos cambios y desafíos de dimensiones planetarias, ahora, como nunca antes, se plantean problemas que rebasan el ámbito de aplicación de disciplinas particulares. La sociedad del siglo XXI, llámese como se llame (del conocimiento, de la globalización, de la tecnociencia, de la información, etc.), se caracteriza(rá) justamente por el uso intensivo de muy diversos conocimientos para la resolución de problemas. En numerosos contextos existe la esperanza de que la disolución de fronteras conceptuales propias de las disciplinas, a favor de un enfoque transdisciplinario, permitirá enfrentar los retos que nos aguardan.

Actualmente una serie de factores inéditos (tanto internos como contextuales) parecen apuntar hacia nuevas formas de hacer ciencia (producción, transformación, acopio y uso del conocimiento) que restan importancia a la estructura disciplinar propia de las escuelas y universidades.<sup>142</sup> Dentro de éstos destacamos:

- El número de profesionistas calificados rebasa la capacidad de asimilación de la academia y, en consecuencia, éstos han migrado hacia territorios extra-académicos, con lo que las labores de investigación empiezan a ser cosa corriente en instancias extra-universitarias e incluso extra-industriales, tales como oficinas del gobierno y organizaciones civiles no gubernamentales.
- Las revoluciones tecnológicas —en particular la informática— han generado un crecimiento inaudito de la información en todos los campos del saber humano, con cada vez mayores tasas de crecimiento de publicaciones, de congresos y de patentes. Adicionalmente la Internet ha potenciado la creación de redes de agentes, múltiples y diversas, con cada vez mayor conectividad.
- Las universidades no pueden manejar los colosales volúmenes de información y conocimiento ni satisfacer la demanda social de un uso intensivo del mismo. Su gestión escapa, cada vez más, a ellas y se instala en instituciones que no responden a un patrón disciplinar de naturaleza académica, sino a una óptica distinta, v.g., empresarial, gubernamental o

---

<sup>142</sup> Estas nuevas formas tienen tal impacto que Gibbons y colaboradores (1994), así como Nowotny *et al.* (2001), proponen que la investigación científica está sufriendo un cambio en el modo de gestarse, financiarse y llevarse a cabo al que incluso bautizan con el nombre de "producción del conocimiento modo 2".

comunitaria. Lo que además está aparejado al surgimiento de nuevas agencias sociales (formas de organización institucional y no institucional) para el conocimiento. Por otra parte, en el ámbito de la gestión institucional ha surgido un nuevo enfoque: la gestión del conocimiento. Bajo esta óptica, el valor de las empresas del siglo XXI no viene sólo de cosas como dinero, terrenos o maquinaria, sino que también se considera al conocimiento como un activo intangible de la organización, clave para lograr ventajas competitivas.

- El interés en los problemas de articulación y desarrollo de las teorías y disciplinas ha menguado respecto al interés en la solución de problemas prácticos y la construcción de mecanismos rentables.<sup>143</sup>

- Las exigencias públicas derivadas del establecimiento de una cultura de rendición de cuentas también generan sus propias tensiones: Los productores del conocimiento y los diseñadores de tecnología deben rendir cuentas a un público más vasto y diverso que la comunidad de pares o la gerencia de la empresa. Esto permite que intereses extra-académicos y extra-disciplinarios entren en juego a la hora de trazar el rumbo del desarrollo. Ya no sólo se está comprometido con una “búsqueda de la verdad” (como tradicionalmente se entiende el compromiso epistémico de las ciencias) sino con la obtención de un conocimiento socialmente robusto que atienda intereses grupales diversos y no sólo a valores epistémicos tradicionales o a una arquitectura disciplinar del conocimiento. No sólo se trata del desarrollo de ciencia aplicada, entendida como algo que se produce en el laboratorio y luego se transfiere a la sociedad, sino de conocimiento cuya génesis reside en la confluencia de grupos sociales diversos, unidos en la tarea de resolver problemas concretos.

### 1.3. Transdisciplina (td) un concepto “natural” sobre una tipología no-natural

Aun concediendo que el término “disciplina” refiera a un saber demarcado desde una óptica meramente institucional, que admite un cierto relativismo, esto no le resta intersubjetividad a la idea de “transdisciplina”. Las disciplinas son las clases de una partición del conocimiento, pero para construir un concepto de TD no es relevante

---

<sup>143</sup> En cuanto al desplazamiento que sufre la actividad teórica, Suppe (2000) hace el siguiente comentario: "Comencé La Estructura de las Teorías Científicas afirmando que el problema 'más central o importante' en la filosofía de la ciencia es 'la naturaleza y estructura de las teorías ... Porque las teorías son el vehículo del conocimiento científico y de una u otra forma se involucran en la mayoría de los aspectos de la empresa científica'. ¡No te lo creas! Hoy en día, gran parte de la ciencia es a-teórica, como lo era entonces. Por ejemplo, el desarrollo de teorías es incidental para la mayoría de la química actual. El asunto de la mayoría de las ciencias experimentales y de observación es el modelado de datos. A medida que la ciencia se ha hecho intensiva en computación. Hoy en día, los modelos son el principal vehículo del conocimiento científico." p. 109

si tal clasificación es o no “natural”; más aún, ni siquiera es necesario caracterizar las disciplinas, basta que se reconozca su existencia como objetos con diferencias. La TD consistiría en el establecimiento de nexos o engarces entre diferentes regiones disciplinares. Para explicarlo con una analogía, considérense los mosaicos (teselaciones) de la figura 1. Aquí cada región blanca o negra representa una disciplina, y cada punto en una región se corresponde con una familia de modelos y métodos. Los dos mosaicos de la figura representan dos particiones disciplinares distintas, esto es, dos modos distintos de organizar el saber; sin embargo, en ambas representaciones se aprecia la misma forma poligonal, indicativa de relaciones transdisciplinarias (flechas) entre determinadas familias de modelos y métodos (nodos); son las mismas familias y relaciones, pero relativizadas a una partición u otra. La forma concreta del mosaico no condiciona la “objetividad” de la red de vínculos transdisciplinarios, pues ésta podría sostenerse independientemente de cualquier teselación concreta, lo único que importa es que algunos nodos pertenezcan a regiones distintas.

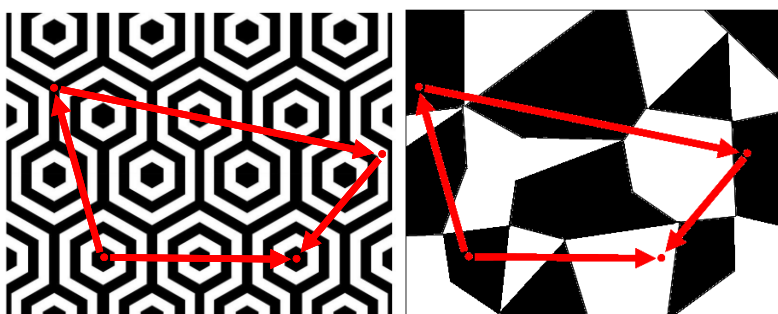


Figura 1. Una misma estructura de vínculos transdisciplinarios sobre dos teselaciones del plano del conocimiento. La red de vínculos es independiente de la forma concreta que tomen las áreas del plano.

#### 1.4. Inter, multi y transdisciplina

Aunque no presentamos un estudio histórico acerca de los usos de los vocablos inter, multi y/o transdisciplina, sí nos interesa señalar algunos aspectos que a nuestro juicio se ocultan tras el cuño de tales términos. Como hemos dicho, en un primer momento las disciplinas se pensaron como particiones exhaustivas del conocimiento, como clases idealmente disjuntas. Territorios tales como la bioquímica o la biofísica resultaron sorprendentes por pertenecer a espacios híbridos, y con la intención de dar cuenta de ello se introdujo el término de interdisciplina. Más adelante, en el contexto de la Segunda Guerra Mundial y la Guerra Fría, surgieron proyectos encausados a asuntos particulares muy específicos, que requerían de diferentes competencias disciplinares (el desembarco en Normandía, el proyecto Manhattan, la carrera espacial); no se trataba de una simple aplicación de saberes ya dados, sino que la óptica del problema exigía la

creación de conceptos o métodos particulares: se requería de enfoques centrados en el problema y no en la teoría. Este énfasis en el problema dio pie a la introducción del vocablo “multidisciplina”. Por su parte, la TD, requiere del concurso de saberes diversos, pero no constituye una simple unión de diferentes puntos de vista sobre una determinada cuestión, ni una síntesis de teorías (o partes de teorías), herramientas y prácticas. Más bien debe conceptuarse como una red (de conocimientos y de agentes) que, potencialmente, trasciende a las disciplinas. La consideración de que tanto los saberes, como los agentes y sus interacciones, se encuentran estructurados en formas de redes complejas, nos parece el aspecto central del concepto de TD.

En el siglo XIX, la Sociedad Industrial hizo de la especialización una de sus mejores armas para la resolución de problemas; en la nueva sociedad del siglo XXI, la TD reclama este papel, pues se constituye en generadora de nuevos aparatos conceptuales y tecnológicos para abordar las conectividades complejas de los procesos sociales y naturales. Ahí donde la especialización asociaba a un sujeto (o grupo de sujetos) con un dominio temático reducido, la TD considera que tanto los agentes como los saberes se encuentran estructurados en forma de redes mutuamente imbricadas. Ya no sólo se buscan soluciones especializadas, epistemológicamente fundadas y técnicamente viables sino soluciones epistémicamente aptas, técnicamente viables y socialmente robustas. Los enfoques transdisciplinarios se oponen a la hiper-especialización, no a las disciplinas. Lejos de ello buscan un diálogo fructífero con las tradiciones disciplinares y al igual que éstas, tienen la intención de consolidar comunidades académicas, capaces de generar, transmitir, gestionar, y aplicar conocimiento.

Más adelante, pormenorizamos distintos tipos de estructuras conceptuales relativos a la confluencia y transacción disciplinar, pero cabe advertir que nuestro proceder difiere de lo que ciertos autores ofrecen respecto a las diferencias entre lo multi, lo inter o lo transdisciplinario. Para fijar ideas, expondremos, a título de ejemplo, lo dicho por Köppen y colaboradores (2005) e indicaremos, en términos generales, dónde estriba la diferencia con nuestro enfoque.

Los investigadores mencionados proponen la siguiente tipología:

- La multidiscipliplina opera una combinación aditiva de conocimientos, pero no da lugar a una integración en la cual dichos saberes se fusionan y enriquecen mutuamente. La imagen de semejante concurso disciplinario es la de un proyecto compartimentalizado, donde cada especialidad se aboca a un aspecto distintivo del problema o asunto a investigar, y el producto resultante es la suma de todos estos esfuerzos.

- La interdisciplina conlleva a un trasvase de fronteras disciplinarias, sin que las ramas actuantes pierdan su identidad. Los colaboradores en este tipo de empresa estudian lo necesario de ámbitos del saber ajenos al de su competencia, con el fin de sentar las bases de un mutuo entendimiento.
- La transdisciplina disuelve las barreras disciplinarias o, como su nombre lo indica, las trasciende. Se identifican fenómenos cuya plena caracterización no está inscrita en las formaciones disciplinares individuales de los colaboradores en la empresa, por lo que es menester generar un nuevo lenguaje.

Lo interesante a destacar de tal clasificación es que no pone el acento en la arquitectura conceptual del producto *inter*, *multi* o *trans*, sino en el modo cómo se ejecuta un proyecto de investigación que reúne varios participantes de distintas orientaciones profesionales; Köppen *et al.* hacen hincapié en la división del trabajo concomitante. Nosotros privilegiamos *las estructuras de interacciones entre saberes*, pero no proponemos un tipo de estructura representativa de la multidisciplina, otra de la interdisciplina, etc. De momento, tampoco nos interesa aludir a los distintos modos en que los sujetos se coordinan para producir conocimiento. Una cosa es la organización del trabajo en un proyecto de investigación y otra *la arquitectura conceptual* que emana de él. Bien puede ocurrir que iniciativas multidisciplinarias e interdisciplinarias, según los criterios de Köppen y colaboradores, brinden ensambles conceptuales semejantes, a pesar de que la división de tareas en uno y otro caso sea diferente.

Desde nuestra perspectiva es importante señalar que las posibilidades de relación entre las disciplinas no se agotan con la suma de las voces “interdisciplina” o “multidisciplina”. Bajo la interpretación aquí proporcionada, la idea de TD atraviesa *toda* forma de interrelación disciplinar (desde la metáfora, hasta la fusión, pasando por una vasta lista que incluye la analogía, la reducción, la atracción, etc). Lo importante es caracterizar adecuadamente las distintas maneras de cada tipo de relación. En este trabajo empleamos el término “transdisciplina” como un rótulo general que abarca todas las transacciones metodológico-conceptuales entre disciplinas. En este sentido, *inter* o *multi* se encuentran contenidas dentro de la *trans*.

### 1.5. Componentes mínimos de td (minimodelo para td)

Para este trabajo hemos elegido un enfoque modelo-teórico (semanticista) susceptible de una interpretación gráfica y un estilo al que, técnicamente, cabría denominar abductivo–analítico–geométrico. A nuestro juicio, al menos tres componentes deben ser considerados.

(a) Un arreglo de saberes (STD). Tal arreglo se descompone en:

(i) Espacios o territorios conceptuales pertenecientes a disciplinas específicas. Se consideran determinadas teorías, modelos o, en general, representaciones acerca de cómo está constituido el mundo. Se concibe que éstas poseen una estructura, esto es, están conformadas por entidades y relaciones entre tales entidades; por consiguiente, la estructura admite ser diagramada como un ensamble de nodos (entidades) y aristas (relaciones). Conviene no perder de vista esto último, pues más adelante se alude a dicho tipo de arreglo gráfico cuando se versa sobre la posibilidad de mapear determinada subestructura de un modelo a cierta subestructura de otro.<sup>144</sup>

(ii) Vínculos entre las representaciones arriba mencionadas (existe al menos un vínculo por cada una de las representaciones, los vínculos pueden compartirse y se pide que sean concatenables (la composición de funciones nos permite obtener una "nueva" función al aplicar sucesivamente dos funciones previas). Los arreglos pueden ser representados empleando flechas para figurar los canales por los que fluye información, tal como hacen, *i.a.*, Barwise y Seligman (1997). La idea es ir creando un sistema modular que permita la conformación de redes de conocimientos (véase figura 2).

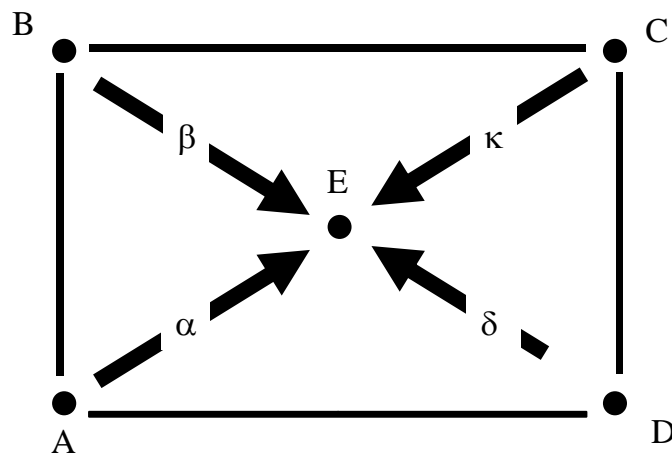


Figura 2. A, B, C y D son partes de un hipotético sistema completo E, las saetas  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\kappa$  y  $\delta$  representan relaciones mereológicas a las que Barwise y Seligman denominan infomorfismos. Obviamente, las flechas, sus orígenes y sus destinos pueden acusar una mayor riqueza estructural y ser objeto de elucidaciones posteriores. Si A, B, C y D fuesen disciplinas distintas,

<sup>144</sup> En lo que respecta al arreglo de saberes, nuestras ideas están inspiradas en los trabajos de la Concepción Estructuralista de Teorías mismos que, a pesar de su complejidad técnica, últimamente han recibido el espaldarazo de autores de la talla de Nancy Carwright (2008), con quien compartimos el juicio: "los estructuralistas alemanes indudablemente ofrecen el tratamiento más satisfactoriamente detallado y bien ilustrado de la estructura de las teorías científicas disponible (...)" p.65.

tanto flechas como líneas podrían ser vínculos interdisciplinarios (volveremos a ello más adelante).

(b) Un conjunto de sistemas empíricos (SE). Por lo general la TD ocurre en torno a un asunto o problema multirreferencial y concreto, respecto al cual se articula una red de sistemas empíricos. Puede ocurrir que, las redes que entrelazan los sistemas empíricos, no se ajusten *exactamente* (i.e., no sean isomórficas), tanto por exceso como por defecto, a las redes de representaciones mencionadas arriba. Sólo determinadas porciones o especializaciones de una disciplina particular atañen directamente al problema y sólo determinados aspectos del problema pueden ser caracterizados en términos que permitan la aplicación intencional de los conceptos, leyes, criterios, métodos y juicios prudenciales, de una disciplina. Los sistemas empíricos asociados a las aplicaciones intencionales constituyen aquellas porciones del problema a los que los agentes pretenden aplicar los conocimientos propios de una o más disciplinas.<sup>145</sup> El vocabulario involucrado en las disciplinas concretas que, junto a sus correspondientes vínculos inter disciplinarios, participan de un cierto problema objeto de la TD, debe permitir su caracterización.

(c) Una comunidad de agentes (CA). CA se resuelve o disgrega en individuos, de ellos se destacan: su organización, sus diferentes contextos y sus preferencias. Todos estos aspectos merecen un mayor tratamiento que rebasa al presente trabajo. Por lo pronto, baste señalar que CA se pone de realce aquí pues es el sujeto social que pretende abordar un determinado problema objeto de la TD.

En lo que sigue nos limitamos a analizar diferentes formas de organización de los puntos (a) arreglos de saberes y (b) sistemas empíricos. El análisis de la estructura de la comunidad de agentes es diferido para otra ocasión.

## 2. ASPECTOS ESTRUCTURALES DE SABERES Y APLICACIONES

### 2.1. Representación de sistemas distribuidos

---

<sup>145</sup> La frase “aplicaciones intencionales” está tomada del programa estructuralista de las teorías empíricas (véase Balzer *et al.*, 1987) y, por consiguiente, es una locución de índole técnica que merece clarificación. Se refiere al conjunto de sistemas empíricos al que una comunidad de científicos, en un momento histórico determinado, pretende aplicar una cierta teoría. Si X es una teoría específica entonces sus aplicaciones intencionales son aquellas “parcelas del mundo” que se comportan como establece X o bien es presumible (y meritorio de indagación) que se comporten como dice X. En el presente trabajo, el uso de la locución es un tanto más liberal, pues no sólo alude al acople de teorías con el mundo, también incluye aplicaciones de hipótesis tentativas, modelos preliminares y otros objetos epistémicos semejantes, los cuales no necesariamente son teorías, o bien es discutible que lo sean.



Las tesis de Barwise y Seligman (1997) sobre el flujo de información por sistemas distribuidos aportan elementos interesantes para la discusión tocante a la TD. Según los autores, los sistemas en cuestión se componen de partes, sin que esto presuponga una caracterización rígida de la relación todo-parte. Por ejemplo, una linterna puede verse como un sistema distribuido, cuyas partes son el foco, el interruptor, las baterías, etc. Para representar cualquier canal por donde fluye información, Barwise y Seligman proponen diagramas de puntos y flechas similar al que se muestra en la figura 2.

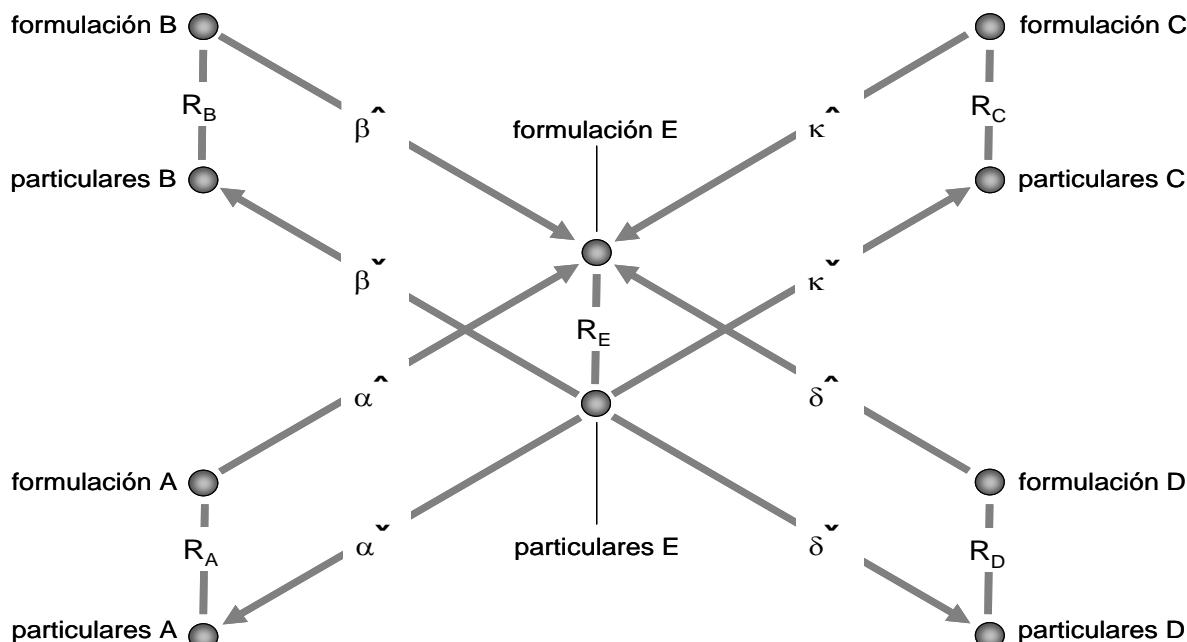


Figura 3. Estructura semidesglosada de un sistema distribuido con infomorfismos entre sus diferentes partes los nodos se presentan en pares (formulación (types) y particulares (tokens)).

La figura 3 desglosa estructuralmente las flechas de la figura 2 y pone de manifiesto que, en un primer desglose, los puntos A, B, C, D y E, se despliegan en tres elementos: dos conjuntos y una relación entre ellos. El primer conjunto delata los particulares de la entidad en cuestión (*token*) y el segundo (*type*) pone de realce las formulaciones (atributos o descripciones) pertinentes para esa entidad. La relación establece que a los objetos particulares les corresponde una determinada descripción. Por ejemplo, si el objeto específico  $a_x$  se representa mediante el modelo  $A_z$ , entonces diremos que el par  $\langle a_x, A_z \rangle$  pertenece a la relación  $R_A$ . Las saetas de la figura 2 se despliegan aquí en pares; para seguir ilustrando con A, el mapeo  $\alpha$  es igual al par  $\langle \alpha^{\wedge}, \alpha^{\vee} \rangle$ . Si se da el caso que  $\alpha(\langle a_x, A_z \rangle) = \langle e_h, E_f \rangle$ , entonces:  $\alpha^{\vee}(e_h) = a_x$  y  $\alpha^{\wedge}(A_z) = E_f$ . Al comparar ambos diagramas, puede apreciarse que las flechas de la figura 2 (en la terminología de Barwise y Seligman, infomorfismos), corren en la

misma dirección que el miembro marcado con el signo  $\wedge$  del correspondiente par de flechas de la figura 3.

Dos terminales conectadas entre sí o no conectadas a nada

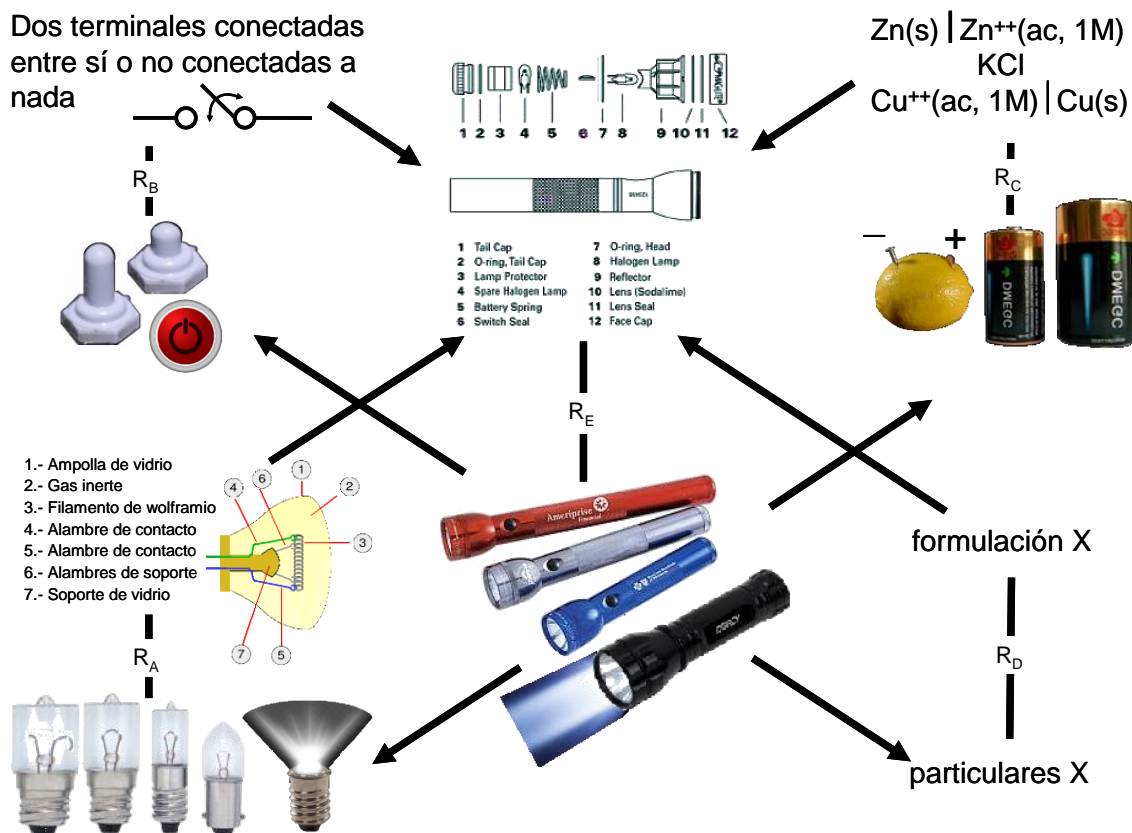


Figura 4. Ilustración semidesglosada de los sistemas distribuidos para el caso de las linternas eléctricas. Explicación en el texto.

Para dejar las cosas en claro, conviene retomar el ejemplo de Barwise y Seligman tocante a las linternas eléctricas. La situación se ilustra en la figura 4, veamos. Empezando por el sistema completo: "particulares E" (cotéjese con la figura 3) engloba linternas específicas en un momento  $t$ ; "formulaciones E" corresponde a un conjunto de indicadores sobre cómo funcionan las linternas (el lenguaje puede ser muy variado: descripciones en prosa narrativa de la configuración de las linternas, esquemas electrónicos de la composición interna de las linternas, y cosas por el estilo); y la relación  $R_E$  vincula linternas particulares en un momento  $t$  con esquemas relativos a sus funcionamientos en ese instante. Respecto a las partes del sistema si, por ejemplo, A fuese la entidad "foco", entonces, "particulares A" sería un conjunto determinado de focos en  $t$ ; "formulaciones A" correspondería a un conjunto de caracterizaciones (que pueden ser los rótulos que describen el estado de sus partes v.g., filamento de wolframio: "sin flujo de corriente" (foco apagado), "incandescente" (foco prendido) o "roto" (foco fundido)) y la relación " $R_A$ ", indicaría el estado en que se encuentra cada foco. En lo que toca a la relación entre el todo y las partes, continuando con el ejemplo de los focos,  $\alpha^\vee$  le asignaría a cada linterna

su foco y  $\alpha^{\wedge}$  engazaría el estado del foco con el funcionamiento de la linterna correspondiente. Si acaso B refiriese al interruptor (conjunto de interruptores particulares en el momento  $t$ , rótulos indicativos de la posición —“en posición apagado”, “en posición prendido”— y una relación que señala los estados de los interruptores en el instante  $t$ ), la composición de infomorfismos  $\alpha$  y  $\beta$  pondría de realce cosas como “el foco de la linterna  $X$  en el instante  $t$  está prendido porque en ese momento el circuito electrónico de  $X$  acusa determinada configuración, lo cual se debe a que el interruptor de  $X$  está en la posición de encendido” (invitamos al lector a imaginar, sobre el esquema, qué tipos de flujos de información se podrían asociar con explicaciones) .

## 2.2. Estructuras transdisciplinarias

Estas ideas en torno a los sistemas distribuidos y a los flujos de información, pueden usarse para modelar transacciones entre disciplinas y surgimiento de saberes “híbridos”. De lo que se trata es de repensar las distintas maneras que adquiere la relación todo-parte en las relaciones entre disciplinas. *Distintas restricciones, modificaciones, o variantes del diagrama de la figura 3 sirven para tipificar distintos ejemplares de vínculos disciplinarios, y su totalidad constituye lo que podemos llamar el espacio de los vínculos disciplinarios.* Más aún, si se admite la composición de vínculos, tal espacio incluye todas las formas de ser a través de las relaciones disciplinarias y legítimamente podría ser llamado TD.

Con la intención de adecuar lo dicho sobre los sistemas distribuidos a las disciplinas y sus vínculos, en lugar de emplear cosas como “particulares o *tokens* de  $A$ ”, “ $R_A$ ” y “formulaciones o *types* de  $A$ ”, utilizaremos una notación más adecuada al tratamiento de modelos y teorías. A fin de introducir una precisa tipificación de los vínculos entre disciplinas y ciertos cálculos inferenciales, para referirnos al Modelo  $h$  de la disciplina  $i$  escribimos “ $Mh_i$ ”, la expresión “ $\{eh_i\}$ ” refiere a la colección de sistemas empíricos a los cuales se pretende aplicar dicho modelo ( $eh_i$  indica la  $i$ -ésima “parcela de la realidad” de la que se está hablando) y la expresión “ $A_h(Mh_i, \{eh_i\})$ ” destaca la relación de aplicabilidad de  $Mh_i$  sobre  $\{eh_i\}$ . Sin más preámbulo, damos paso a la presentación de los tipos de estructuras transdisciplinares que, sin pretensión de exhaustividad, hemos identificado.

### 2.2.1. Concatenación de modelos

#### 2.2.1.1. Concatenación directa

En la figura 5, tres modelos ( $Mx_i$ ,  $My_j$ , y  $Mz_k$ ), de distintas ramas profesionales (las disciplinas  $i$ ,  $j$  y  $k$ ), cada uno con su respectivo conjunto de aplicaciones, se mapean a un

modelo pluridisciplinar, MTD, con sus respectivos sistemas empíricos. De hecho, los morfismos  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\kappa$  representan las operaciones conceptuales y prácticas que ejecuta un grupo de científicos, cuyo resultado es la conceptualización de nuevos fenómenos (las aplicaciones de MTD) y una nueva manera de dar cuenta de ellos (MTD propiamente dicha).

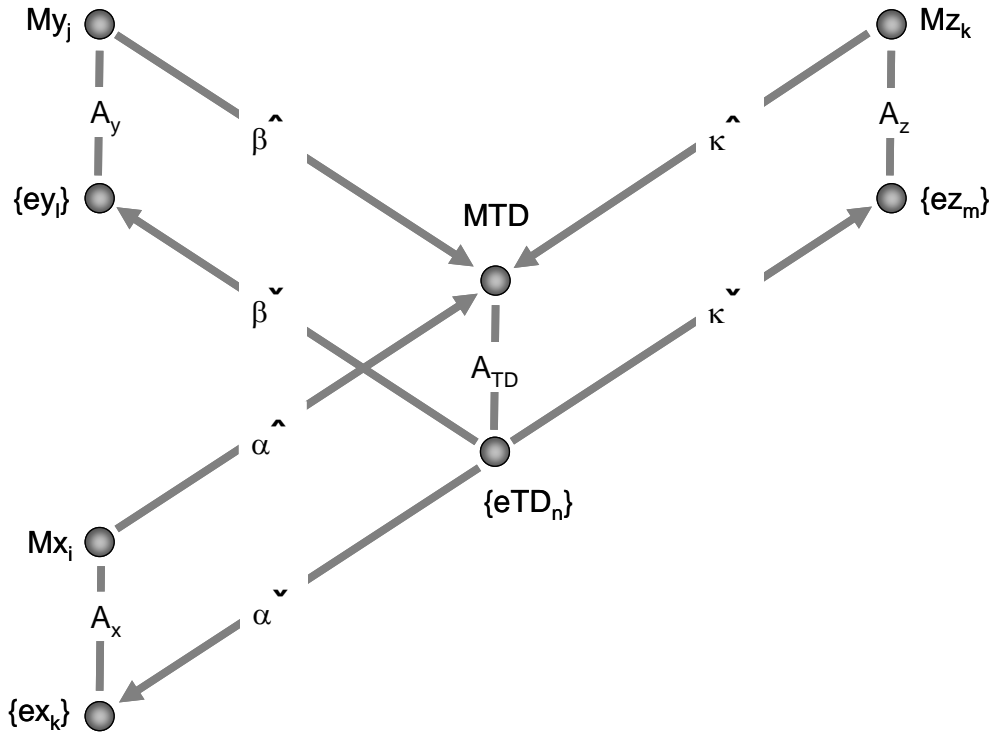


Figura 5. Concatenación de modelos de distintas procedencias disciplinares. El sistema conceptual MTD no es otra cosa que la concatenación de  $Mx_i$ ,  $My_j$ , y  $Mz_k$  (formalmente escribimos:  $MTD = Mz_k \circ My_j \circ Mx_i$ ), y cada una de las aplicaciones pretendidas de MTD es una tupla conformada por un sistema empírico de  $Mx_i$ , otro de  $My_j$ , etc. (formalmente escribimos:  $eTD_n = \langle a_1, a_2, a_3 \rangle$  tales que:  $a_1 \in \{ex_k\}$  y  $a_2 \in \{ey_j\}$  y  $a_3 \in \{ez_m\}$ ). En aras de la simplicidad ya no hemos representado el infomorfismo correspondiente a la función  $\delta$  pues el caso es totalmente simétrico con los anteriores.

Puesto que un modelo es una arquitectura de entidades y relaciones, la concatenación de modelos podría vislumbrarse como un acoplamiento de estructuras, sin que los “bloques” involucrados se difuminen. Supóngase que  $Mx_i$ ,  $My_j$ , y  $Mz_k$  albergan todos la misma entidad  $P$ , y que ésta se relaciona con distintos componentes en cada modelo; así,  $P$  sirve de punto de ensamble donde se “adhieren”  $Mx_i$ ,  $My_j$ , y  $Mz_k$ . O bien imagínese que el eslabonamiento ocurre porque  $Mx_i$ , y  $My_j$ , comparten  $P$ , mientras que  $My_j$  y  $Mz_k$  incluyen el nodo  $Q$ . El hecho de que los sistemas empíricos de MTD se corresponden con tuplos cuyo primer elemento es una aplicación de  $Mx_i$ , el segundo una aplicación de  $My_j$ , etc., casa bien con esta idea de concatenación. Los proyectos multidisciplinarios cuyo resultado es

un bien tangible (un cohete a la luna, un museo, el desembarco de los aliados en Normandía, etc.) parecen buenos ejemplares de esta propuesta: el producto final es la aplicación del modelo general del proyecto, y cada “parte” del producto es o representa un sistema empírico que se corresponde con algún modelo disciplinar particular.

Las iniciativas colectivas de semejante naturaleza se modelan bien con diagramas como el de la figura 5, pero estas constelaciones de infomorfismos también casan con trabajos individuales (artículos o libros de un solo autor) que integran modelos de distintas ramas profesionales en una propuesta innovadora, de tal suerte que la estructura de esta última recoge la de los modelos previos, y los sistemas que caen bajo su férula se componen de aplicaciones previas.<sup>146</sup>

#### 2.2.1.2. Concatenación mediante vínculos

En la concatenación directa, los modelos se ensamblan gracias a la existencia de entidades o nodos comunes a ambos modelos, por el contrario, en la concatenación mediante vínculos se requiere de un elemento adicional para establecer la unión. Los modelos se enlazan por mediante vínculos o estipulaciones que relacionan entidades de una disciplina con entidades de otra. Aunque en principio pudiera pensarse que se requiere de una nueva caracterización, el caso se engloba dentro del esquema general de la figura 5, pues puede considerarse que los vínculos se comportan como mini modelos. Un vínculo TD une dos estructuras conceptuales, y el enlace admite todas las posibilidades, se puede enlazar una determinada entidad o sistema (punto) con otra (punto); una entidad (punto) con una función (flecha), una función (flecha), con una función (flecha), etc.. El caso general está dado por el mapeo de una subestructura del modelo 1 en otra subestructura simple o compleja del modelo 2. Así, puede considerarse que un extremo del vínculo sirve de punto de engarce común con una disciplina en tanto que el otro, lo hace con la otra, pues los

---

<sup>146</sup> Desarrollos de esta índole difícilmente responden a la caracterización de la multidisciplina de Köppen y colaboradores (ver sección 1.4), pues no hay compartimentación de sujetos y actividades; más bien sugieren la interdisciplina, según la tipología ahí esbozada. Para ilustrar daremos un ejemplo etnobotánico. Alcorn (1984) realizó un impresionante estudio sobre el manejo que los indígenas *teenek* de la huasteca mexicana hacen de los recursos vegetales de su entorno, investigación que combina conocimientos de botánica, ecología vegetal, etnología, agronomía y sociología rural. Ahora bien, los sistemas empíricos que despuntan en el trabajo de Alcorn están hechos de varios componentes, a saber: unidades productivas (milpas, cafetales, huertos familiares, etc.), sujetos con diversos estatus sociales y grados de aculturación, fases de sucesión ecológica (en tanto que algunas unidades productivas requieren periodos largos de barbecho, y aún se siguen extrayendo recursos de ellas), prácticas específicas de manejo (deshierbes diferenciados, trasplantes, etc.) y otras cuestiones. Parecen, entonces, como agregados de sistemas cuyos modelos provienen de disciplinas distintas: la unidad productiva por sí misma es un sistema empírico de algún modelo agronómico, el sujeto que trabaja dicha unidad es una aplicación de algún modelo sociológico, etc.

vínculos se comportan como "reglas de traducción" "reglas de inferencia" o "mapeos" entre ambos modelos. En la concatenación directa, el sistema global MTD se descompone en una serie de modelos concatenados (para el caso ejemplificado con tres modelos:  $MTD = Mz_k \circ My_j \circ Mx_i$ ). La concatenación mediante vínculos posee la misma estructura, con la particularidad que uno de los modelos es, tradicionalmente, considerado un vínculo. Los nexos entre la genética mendeliana y citología, en la teoría cromosómica de la herencia (habitualmente considerada como una fusión entre las dos primeras) pueden servir de ejemplo ilustrativo; ver figura 6.

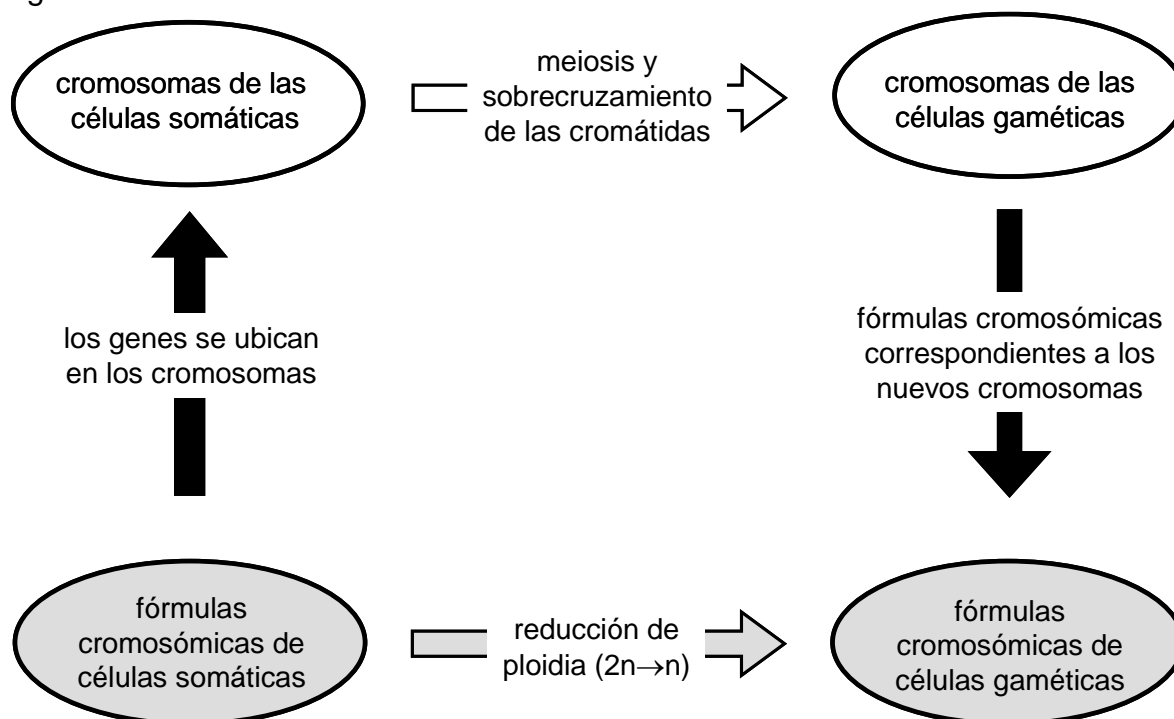


Figura 6. Estructura que ilustra la explicación del paso de las fórmulas cromosómicas somáticas a las fórmulas cromosómicas gaméticas en virtud del comportamiento de los cromosomas que las portan. La porción genética (abajo en gris) es explicada en función del comportamiento de la porción citológica (arriba, en blanco). El vínculo (flechas negras verticales) restringe el comportamiento de los conceptos engarzados y, en este sentido, puede expresar leyes (implicaciones) que den pie al establecimiento de explicaciones.

### 2.2.1.3. Reducción

En principio, podría resultar sorprendente que en un texto sobre TD se incluya la relación de reducción. Sin embargo, debe tenerse presente que la intención de este trabajo es proponer un marco general que, usando ideas y métodos propios del campo de los sistemas distribuidos, permita la caracterización de todos los tipos de vínculos o posibles vínculos entre modelos de distinta procedencia, y la reducción es uno de ellos. No se piense que cuando hablamos de reducción tenemos en mente los estrechos límites de la reducción *lógica* caracterizada por la conexión

semántica de los términos y la derivabilidad de las leyes. Tampoco se exige que la relación de reducción abarque por completo el ámbito de predicación del modelo o la disciplina reducida. La reducción bien puede ser parcial y ello se constituye en un fuerte insumo heurístico para la búsqueda de patrones explicativos en la porción no reducida.

En términos generales, la estructura de los infomorfismos que presentamos para el caso de la reducción supone la existencia de dos modelos, uno reductor y otro reducido, el primero con una mayor aserción empírica que el segundo. Ambos pueden pertenecer a la misma subdisciplina (y, por tanto, la discusión podría estar fuera de lugar) sin embargo, no es forzosa la misma adscripción disciplinar. Por otro lado —dado que usamos un concepto modelo-teórico de reducción (y no uno lógico)— no es menester que el modelo reductor y el reducido compartan estructuras conceptuales, ni que compartan aplicaciones intencionales.<sup>147</sup> Bajo la óptica de este trabajo, la operación de reducción pone de relieve modos de vincular subestructuras del modelo reducido —y los sistemas empíricos que se subordinan a él— con subestructuras del modelo reductor y sus sistemas empíricos asociados, no se exige ni la continuidad semántica ni la derivación lógica de las leyes.

La idea principal detrás de nuestra noción de reducción es que existe un vínculo entre ambos modelos de tal suerte que si el sistema empírico asociado al modelo 1 (reducido) cae bajo el ámbito de aplicación de tal modelo, entonces el sistema empírico asociado al modelo 2 (reductor) cae bajo el ámbito de aplicación del modelo 2. Dicho en otros términos, esta caracterización recupera la idea de que todo lo explicado por el modelo reducido queda recuperado por el modelo reductor, pues para cada sistema empírico explicado por el modelo reducido existe una ruta inferencial que lo vincula a una estructura explicativa del modelo reductor. La disposición de los infomorfismos y sus restricciones corresponde a la dada en la figura 5, con la adición de la condición de reducción (formalmente:  $[(\langle a_1, Mx_i \rangle \in A_x) \wedge (\langle Mx_i, My_j \rangle) \in V_{x,y}] \rightarrow (\langle a_2, My_j \rangle \in A_y)$ ), dicho con palabras: si el sistema empírico  $a_1$ , cae bajo de aplicación del modelo  $Mx_i$  y este modelo está vinculado al modelo  $My_j$ , entonces el sistema empírico  $a_2$ , cae bajo la aplicación del modelo  $My_j$ .

#### 2.2.1.4. Analogía: resignificación de partes ensambladas

No es descabellado pensar que al incrustar conceptos de provincias intelectuales distintas en una estructura explicativa novedosa, éstos sufran una transformación. Supóngase que MTD se deriva de  $Mx_i$ ,  $My_j$ , y  $Mz_k$ , pero presenta entidades o funciones ausentes en ellos. Quizá, mediante un acto puramente creativo, se

<sup>147</sup> La caracterización aquí suministrada está inspirada en la versión presentada por Díez y Moulines, (1999, pp. 376-377).

introducen entidades inéditas sin menoscabo a la consistencia lógica del modelo ni a su adecuación empírica. O bien los conceptos propios de MTD, inexistentes en los modelos previos, emergen de alguna manera de conceptos que sí ocupan un lugar en tales esquemas. Esta última propuesta parece más atinente al desarrollo real de la ciencia que la creación conceptual *ex nihilo*.

Entendemos tal surgimiento como un resultado que inicia con modificaciones de las cualidades intensionales de conceptos previamente disponibles. Puesto que el significado de un concepto se constituye por una extensión —todas las cosas que caen bajo su férula— y una intensión —los atributos (propiedades) que describen a esos objetos—, la resignificación de las propiedades intensionales, sea por adición y/o sustracción de atributos, o incluso por alteraciones en sus rangos de variación, da lugar a un concepto emergente, cuya extensión será otra distinta a la del antecedente. Las nociones híbridas pueden privilegiar sólo algunos rasgos de concepciones precedentes; quizá también amplían o reducen el rango de posibilidades de los atributos seleccionados. Por ejemplo, “león de piedra” preserva lo referente a la forma de “león” (pero no, por ejemplo, su capacidad de rugir) y lo tocante a la dureza y composición mineral de “piedra” (pero no, por ejemplo, su origen natural). No parece disparatado, entonces, que operaciones semejantes ocurran en la génesis de modelos que trascienden barreras disciplinarias.<sup>148</sup>

Conviene ilustrar con un caso actual y sonado en la literatura. La memética es un programa de investigación nuevo (nos abstenemos de hacer juicios de valor acerca de su fecundidad y adecuación empírica) y es difícil asignarle una pertenencia disciplinar. Un modelo memético abunda sobre la transmisión cultural y se basa en la existencia, replicación, variabilidad y mutación de memes, unidades de información que se manifiestan en creencias, prácticas, signos verbales, instrumentos, muecas, etcétera. Los memes, entidades culturales, guardan ciertos atributos de los genes, entidades biológicas, y de hecho, la memética es un intento de explicar la evolución cultural con base en una idea de selección social, análoga a la selección natural darwiniana.<sup>149</sup> Si bien el concepto “gene” sirvió de inspiración para formular la entidad “meme”, ésta parece un complejo híbrido que también tiene

---

<sup>148</sup> Gärdenfors (2000, cap. IV) ofrece un interesante modelo geométrico de la emergencia conceptual. A muy grandes rasgos, la propuesta sostiene que los conceptos se pueden vislumbrar como regiones de espacios abstractos, multidimensionales denominados “espacios conceptuales”; los puntos contenidos en estas regiones representan los objetos incluidos en el concepto asociado (extensión), y los ejes que la surcan ponen de relieve los rangos de variación de los atributos que definen al concepto (intensión). Trastocar tales dimensiones, sea recombinándolas, amplificando ciertos intervalos y/o reduciendo otros, así como la redefinición de fronteras entre regiones, da lugar a la emergencia de nuevos conceptos.

<sup>149</sup> El término “meme” fue originalmente introducido por R. Dawkins (cfr. 1976), posteriormente han corrido ríos de tinta en torno a sus posibles aplicaciones.



raíces en nociones de las ciencias cognitivas y la informática. De cualquier manera, si queremos establecer un infomorfismo entre un modelo genético (MG) y un modelo “memético” (MM) es menester ponderar ciertas peculiaridades. Quizá no podamos vincular la estructura abstracta completa de MG con la de MM, sino sólo mapear alguna subestructura de la primera en la segunda. Es factible asociar la relación entre memes y rasgos culturales con la de genes y características heredables, pero a lo mejor las relaciones que se dan en MG relativas a la reproducción biológica o a las regularidades entre genotipos de progenitores y genotipos de hijos no se amoldan tan naturalmente con los engarces de MM tocantes a la comunicación humana.

La condición relevante para la analogía es que subestructuras que provienen de las fuentes de la analogía adquieren nuevos significados. Esto se ilustra mediante morfismos que preservan estructuras como el que se muestra en la figura 7.

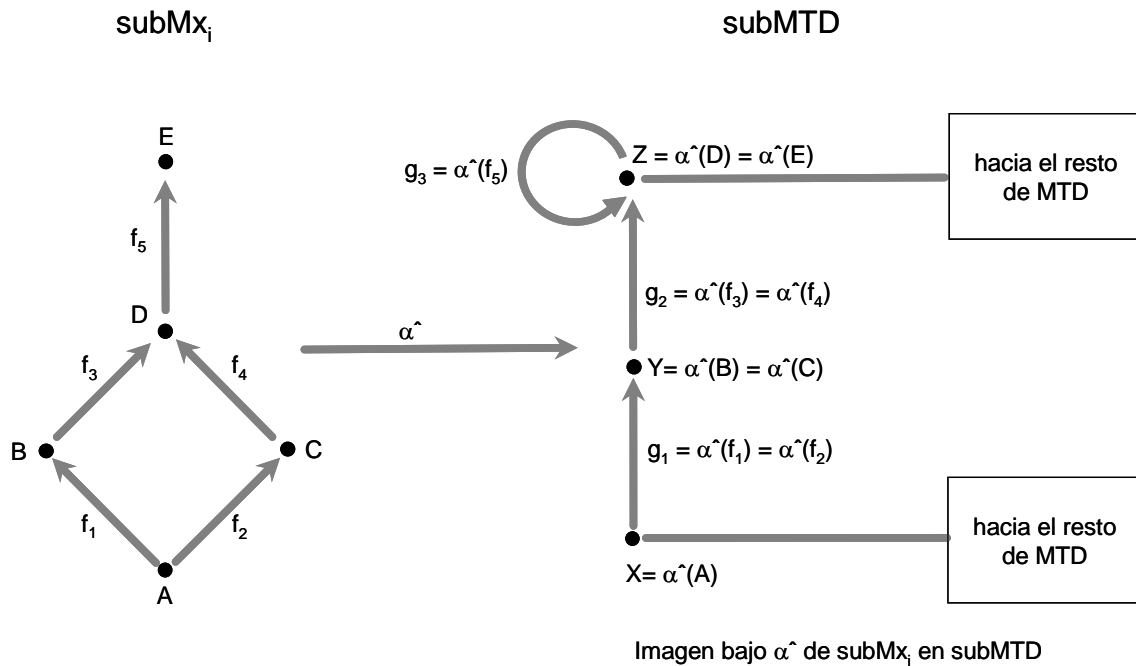


Figura 7. Mapeo entre subestructuras: subMx<sub>i</sub> es una subestructura del modelo Mx<sub>i</sub>; A, B, C, D y E corresponden a conceptos y f<sub>1</sub>, f<sub>2</sub>, ..., f<sub>5</sub> delatan relaciones entre dichos conceptos. Por su parte, subMTD es una subestructura del modelo transdisciplinario, conformada por los conceptos X, Y, Z y las relaciones conceptuales g<sub>1</sub>, g<sub>2</sub> y g<sub>3</sub>. Finalmente,  $\alpha^{\wedge}$  mapea subMx<sub>i</sub> en subMTD, de tal suerte que asocia A con X, f<sub>1</sub> y f<sub>2</sub> con g<sub>1</sub>, etc.

Aquí,  $\text{subMx}_i$  indica un “recorte” del modelo  $\text{Mx}_i$ , esto es, sólo una porción de ese ensamble conceptual. De esta manera, puede apreciarse, por ejemplo, que la ruta:

$$A \xrightarrow{f_2} C \xrightarrow{\hat{\alpha}} Y \text{ conmuta con la } A \xrightarrow{\hat{\alpha}} X \xrightarrow{g_1} Y$$

ruta:

o dicho en términos generales: para todo punto  $H$  en  $\text{subMx}_i$ ,  $\hat{\alpha}(f_i(H)) = g_i(\hat{\alpha}(H))$  pues el morfismo  $\hat{\alpha}$  preserva estructuras. Posteriormente tales resignificaciones se concatenan para conformar la estructura global MTD como se muestra en la figura 8.

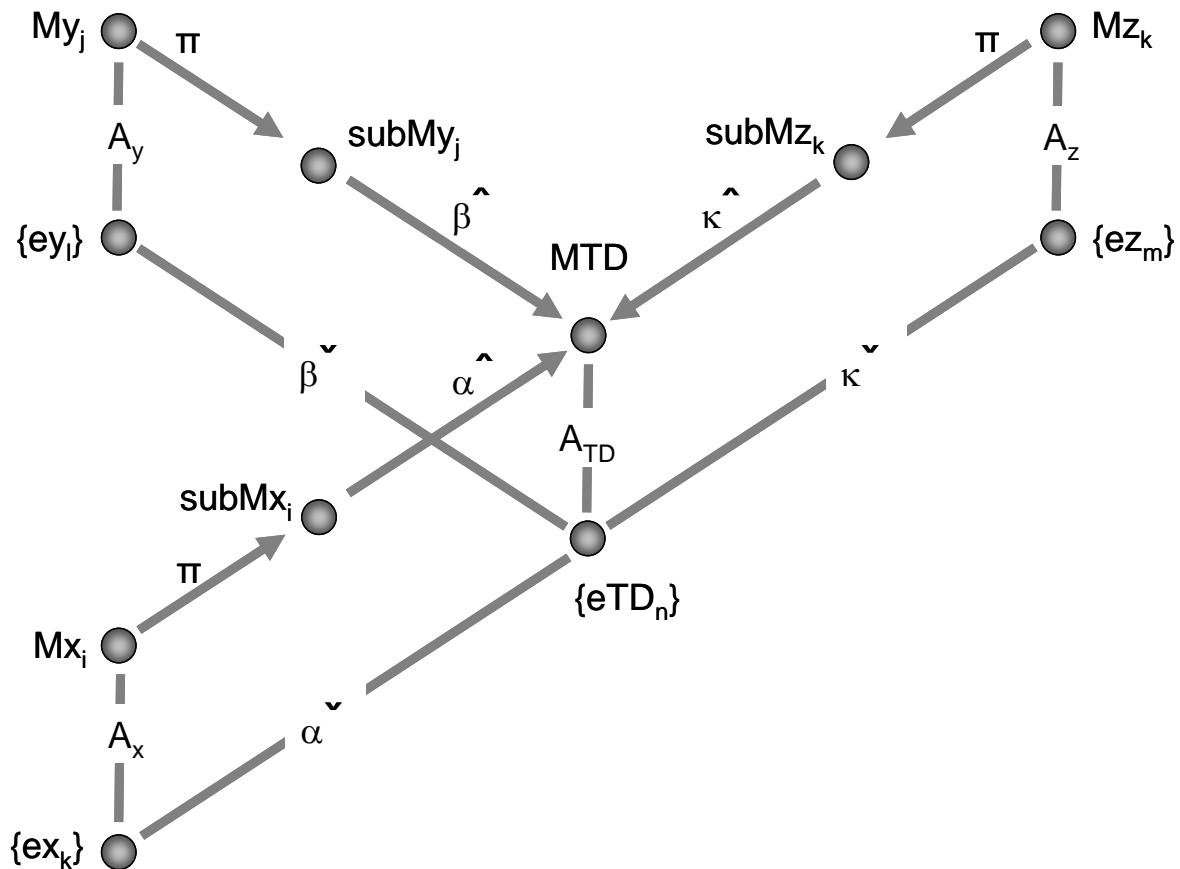


Figura 8. Infomorfismos correspondientes a la relación de analogía. La estructura global se compone de las resignificaciones de partes de los modelos originales. Formalmente:  $\text{MTD} = \hat{\alpha}(\text{subMx}_i) \circ \hat{\beta}(\text{subMy}_j) \circ \hat{\kappa}(\text{subMz}_k)$ . Adicionalmente se exige que MTD sea una estructura conexa, en términos formales:  $\forall p, q \in \text{MTD}, p \circ q \vee \exists^n w_1, \dots, w_n \in \text{MTD}$  tales que  $p \circ w_1 \circ \dots \circ w_n \circ q$ . Los rótulos  $\text{subMx}_i$ ,  $\text{subMy}_j$  y  $\text{subMz}_k$  se refieren a distintos recortes de los correspondientes modelos  $\text{Mx}_i$ ,  $\text{My}_j$  y  $\text{Mz}_k$ , lo cual se pone de manifiesto con las flechas marcadas con la letra  $\pi$ . Cabe advertir otro asunto: las resignificaciones

(flechas  $\alpha^\wedge$ ,  $\beta^\wedge$ ,  $\kappa^\wedge$ ) de  $\text{subMx}_i$ ,  $\text{subMy}_j$  y  $\text{subMz}_k$  no necesariamente ocupan regiones disjuntas de MTD; los mapeos pueden hacer coincidir relaciones diferentes, inscritas en modelos distintos, en una misma relación del modelo transdisciplinario. Apelando al ejemplo de la memética, imagínese que la liga “memes-rasgos culturales” se nutre, por una parte, del vínculo “genes-características heredables” de la genética y, por otra parte, de la relación “señal-respuesta” de alguna teoría de la comunicación. Nótese que  $\alpha^\vee$ ,  $\beta^\vee$ ,  $\kappa^\vee$  no tienen dirección, pues entre los sistemas empíricos de MTD y los de  $\text{Mx}_i$ ,  $\text{My}_j$  y  $\text{Mz}_k$  sólo cabe establecer relaciones de analogía. Aunque la relación de analogía es muy permisiva, alguna restricción debe ser considerada. Aquí se exige que el producto final no sea una simple reunión nominal de estructuras desconexas sino que la reasociación de las partes que proceden de campos diversos conforme un todo estructurado.

### 2.2.2. *Distintas interpretaciones de una misma estructura (compartir una forma)*

Ciertas herramientas se aplican en diversos contextos de investigación y, en consecuencia, son entidades que franquean barreras disciplinares. Ejemplos de ello son algoritmos matemáticos, como el análisis factorial o el análisis de correspondencia, que emplean biólogos, psicólogos, sociólogos, antropólogos, etc., con la finalidad de revelar patrones en un alud de datos. En estos escenarios, los investigadores construyen modelos (biológicos, sociológicos, etc.) para dar cuenta de los patrones que emergen luego de aplicar la técnica procesadora de datos y, por tanto, cabe pensar que existe un engarce entre el algoritmo y los esquemas teóricos que desarrollan sus usuarios. Pero cuesta trabajo entrever que significaría una constelación de infomorfismos como la del diagrama 5, donde, digamos, el análisis factorial estaría en el centro, las flechas tipo  $\wedge$  apuntarían a él y tendrían por origen modelos (con sus sistemas empíricos asociados) en cuya confección se analizaron datos con dicha herramienta multivariada. ¿Qué aspectos de los modelos se mapean al análisis factorial y qué “partes” de este último se mapean a las “parcelas de la realidad” correspondientes?

El arreglo tiene más sentido si los infomorfismos se establecen en las direcciones opuestas a las de la figura 5, como se ilustra en la figura 9; pero antes de señalar las razones al respecto, conviene vislumbrar la estructura del algoritmo, en tanto dupla de estructura y aplicaciones. El análisis factorial consiste en una serie de operaciones y estipula varios supuestos relativos a las variables bajo estudio (por ejemplo, deben acusar una distribución normal). Atinente a la fórmula  $A_{TD}(\text{MTD}, \{\text{eTD}_i\})$  podríamos decir que MTD expresa, de manera general, la secuencia de transformaciones matemáticas que ejecuta el análisis factorial, y  $\{\text{eTD}_i\}$  representa

el conjunto de tablas de datos que pueden ser sometidas a dicho algoritmo ( $\langle x, \text{MTD} \rangle \in A_{\text{TD}}$  sólo pone de realce que es factible procesar la matriz de datos  $x$  con las operaciones del análisis factorial).

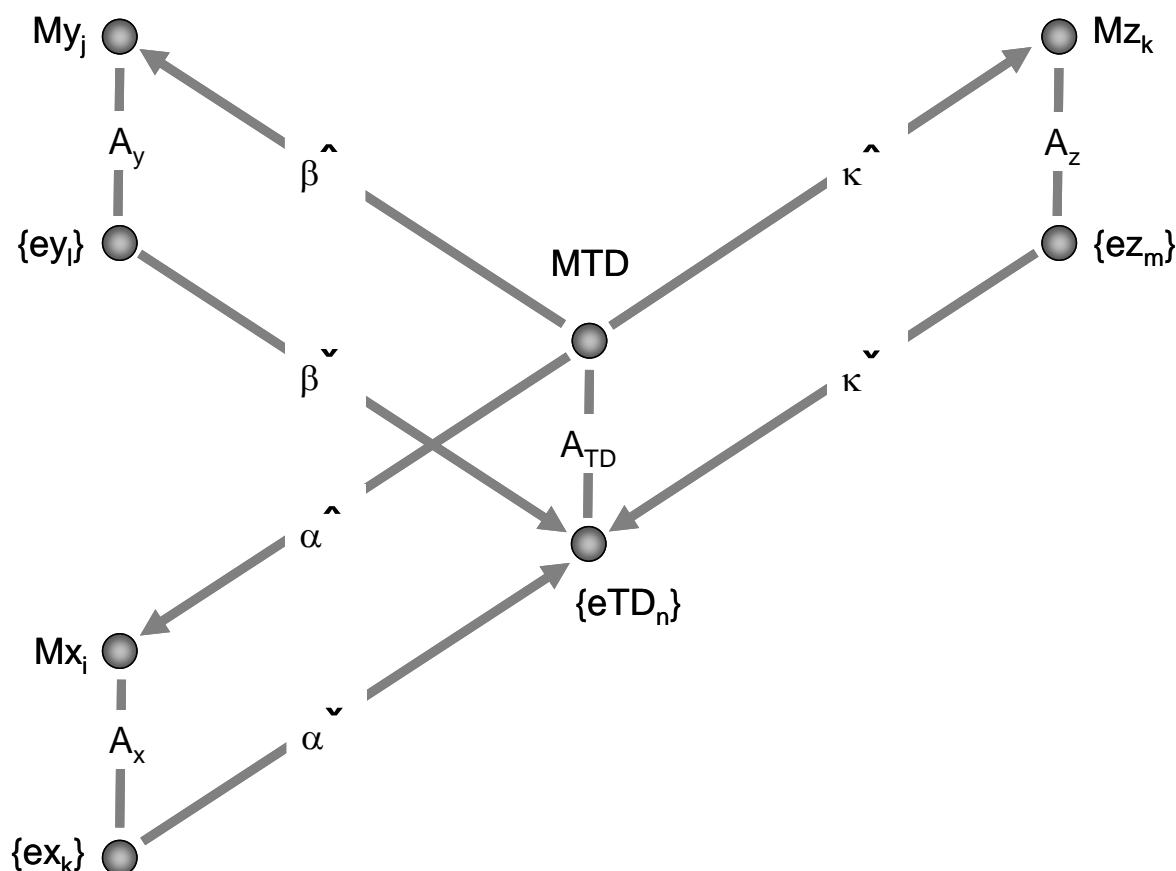


Figura 9. Estructura común a varias disciplinas con diferentes. Explicación en el texto.

En la figura 9, las flechas  $\alpha^{\wedge}$ ,  $\beta^{\wedge}$  y  $\kappa^{\wedge}$  indican, respectivamente, que el algoritmo interviene en la elaboración de los modelos  $Mx_i$ ,  $My_j$  y  $Mz_k$ . Siguiendo el esquema de la figura 9 y suponiendo que **MTD** representa el *modus operandi* del análisis factorial, podríamos interpretar las flechas  $\alpha^{\wedge}$ ,  $\beta^{\wedge}$  y  $\kappa^{\wedge}$  como indicativas de que el algoritmo interviene en las relaciones inferenciales formales de los modelos  $Mx_i$ ,  $My_j$  y  $Mz_k$ , respectivamente. Por su parte,  $\alpha^{\vee}$ ,  $\beta^{\vee}$  y  $\kappa^{\vee}$  mapean los sistemas empíricos correspondientes a matrices de datos que aceptan el análisis factorial; puesto de otro modo, las funciones indican que tales sistemas se pueden formular como arreglos de datos susceptibles de ser sometidos a dicho procedimiento. Obviamente, lo expresado en la figura 9 puede generalizarse a otras herramientas

matemáticas e, incluso, a procedimientos no-matemáticos que se instan en los quehaceres de diversas disciplinas.<sup>150</sup>

### 3. CONCLUSIÓN

Las discusiones filosóficas sobre relaciones inter-teóricas constituyen un sustento importante para abordar el tema de la transdisciplina. Nuestra caracterización del mismo está vinculada con la idea de que los modelos y teorías que ofrecen las ciencias no son entidades aisladas, sino que conforman redes. El enfoque que hemos ensayado aquí se centra en el análisis de las estructuras de los saberes, y debe ser completado con la inclusión de la red de agentes. Sin embargo, nos parece que sienta las bases para llevar a cabo esta tarea, pues al redimensionar las diferentes formas de la relación todo-parte, seguramente permitirá un enfoque adecuado sobre las distintas agencias sociales.

Los infomorfismos aquí utilizados, inspirados en las tesis de Barwise y Seligman sobre el flujo de información por sistemas distribuidos, se revelan como una herramienta útil para el análisis de las relaciones inter-modélicas, pues además de permitirnos dar cuenta de relaciones tan distintas como la reducción y la analogía, tienen la ventaja adicional de permitir bajo una sola óptica relacionar esquemas teóricos (*types*) y particularizaciones empíricas (*tokens*) de distinta procedencia. Las particularidades de las distintas formas que adquiere la relación todo-parte pueden ser puestas en correlación bajo un esquema general que permite su comparación. Las estructuras aquí expuestas no agotan todas las posibilidades, pero creemos que un proyecto de investigación fecundo sobre transdisciplina podría estar encaminado a la generación de una tipología de tales estructuras, así como tipologías similares de las redes de agentes.

### Referencias

1. Alcorn, J. B. (1984). *Huastec Mayan ethnobotany* (1st ed). Austin: University of Texas Press.

---

<sup>150</sup> Permítasenos un ejemplo adicional: la práctica de colocar retículas entre el observador y el objeto a reproducir, recomendada por Durero en sus lecciones de dibujo, y que dio pauta a la geometría proyectiva de Pascal, Desargues y Leibniz, tiene paralelos en agronomía, arqueología e histología, donde la retícula sirve de marco referencial para el muestreo. En el esquema de la figura 9, digamos que la estructura de operaciones subyacente a esta práctica representacional encarna en MTD; las aplicaciones correspondientes abarcan todos esos casos donde, en mayor o menor escala, al objeto de interés se le antepone una retícula para realizar un muestro sistemático o una reproducción detallada de dicho objeto.

2. Balzer, W., Moulines, C. U., y Sneed, J. D. (1987). *An Architectonic for Science: the Structuralist Program*. Dordrecht: Springer Netherlands.
3. Barwise, J., y Seligman, J. (1997). *Information flow: the logic of distributed systems*. Cambridge ; New York: Cambridge University Press.
4. Cartwright, N. (2008). Reply to Ulrich Gähde. En N. Cartwright, S. Hartmann, C. Hofer, y L. Bovens (Eds.), *Nancy Cartwright's philosophy of science* (pp. 65–66). New York: Routledge.
5. Casanueva, E., y Casanueva, M. (2007). Filosofía de la nutriología: una historia que no ha sido. *Ciencia (Revista de la Academia Mexicana de la Ciencia)*, 58(2), 18–24.
6. Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene*. Oxford: Oxford University Press.
7. Díez, J. A., y Moulines, C. U. (2016). *Fundamentos de filosofía de la ciencia*. Barcelona: Ariel.
8. Fuller, S. (1991). Metaphors as Transdisciplinary Vehicles of the Future.
9. Gärdenfors, P. (2004). *Conceptual spaces: the geometry of thought*. Cambridge, Mass.: MIT Press.
10. Gibbons, M. (1994). *The New Production of Knowledge: The Dynamics of Science and Research in Contemporary Societies*. SAGE Publications.
11. Jantsch, E. (1972). Inter- and transdisciplinary university: A systems approach to education and innovation. *Higher Education*, 1(1), 7–37.
12. Knuuttila, T. (2005). *Models as Epistemic Artefacts: Toward a Non-representationalist Account of Scientific Representation*. Helsinki: University of Helsinki.
13. Köppen, E., Masilla, R., y Miramontes, P. (2005). La interdisciplina desde la teoría de los sistemas complejos. *Ciencias*, 79, 4–12.
14. Norton, S. D., y Suppe, F. (2000). Epistemology of Atmospheric Modeling. En: C. A. Miller y P. N. Edwards (Eds.), *Changing the atmosphere: expert knowledge and environmental governance*. Cambridge, Mass: MIT Press.
15. Nowotny, H., Scott, P., y Gibbons, M. T. (2001). *Re-Thinking Science: Knowledge and the Public in an Age of Uncertainty*. Hoboken: Wiley.
16. Nowotny, H., Scott, P., y Gibbons, M. (2003). Introduction: Mode 2' Revisited: The New Production of Knowledge. *Minerva*, 41, 179–194.
17. Piaget, J. (1972). L'épistémologie des relations interdisciplinaires. En *L'interdisciplinarité – Problèmes d'enseignement et de recherche dans les universités*. París: OCDE.
18. Sowa, J. (1984). *Conceptual structures: information processing in mind and machine*. Massachusetts: Addison-Wesley.
19. Sowa, J. F. (2000). *Knowledge representation: logical, philosophical, and computational foundations*. Pacific Grove: Brooks/Cole.
20. Suppe, F. (2000). Understanding Scientific Theories: An Assessment of Developments, 1969-1998. *Philosophy of Science*, 67(3), 115.

21. van Dijk, T. A. (2001). Multidisciplinary CDA: a plea for diversity. En R. Wodak, y M. Meyer (Eds.), *Methods of critical discourse analysis*. (pp. 95-121). London: SAGE Publications Ltd.
22. Wilson, E. O. (1998). *Consilience: the unity of knowledge* (1st ed). New York: Knopf; Random House.

# Capítulo 12. El papel de las estructuras cognitivas en la metáfora y la explicación

En colaboración con Ximena González

## 1. PRELIMINARES

A lo largo de su historia, la ciencia ha empleado diferentes tipos de narraciones y diseños argumentativos e inferenciales a fin de presentar, elucidar, clarificar, o explicar los fenómenos bajo su estudio y los resultados de sus indagaciones. Adicionalmente, actividades que exigen el tendido de puentes entre horizontes cognitivos diversos, como la transdisciplina o la comunicación de la ciencia, incrementan la variedad de tipos de discurso. De cara al análisis de las arquitecturas cognitivas subyacentes, requerimos nuevas formas de representar el conocimiento que, se constituyan en herramientas cognitivas y nos permitan la rápida comparación de las estructuras inferenciales involucradas en la construcción, transmisión o adquisición del conocimiento. Este trabajo constituye un ejercicio de comparación entre las estructuras inferenciales de distintos tipos de metáforas y explicaciones modelo-teóricas.

Aquí hemos asumido una serie de ideas que derivan de los siguientes campos:

- (i) La corriente semántica en filosofía de la ciencia. Conceptuamos las teorías como familias de modelos. En particular, consideramos a los modelos como series de entidades con relaciones entre ellas, cuyo objetivo es representar una cierta porción del mundo, señalando qué es lo que hay y cómo se comporta y al igual que la concepción estructuralista (Balzer, Moulines y Sneed, 2012) consideramos que la distinción entre términos teóricos y términos no teóricos no es ni semántica, ni absoluta, sino que atañe a la forma en como los términos funcionan al interior de cada teoría.
- (ii) El análisis informacional de Jon Barwise y Jerry Seligman (1997), del que destacamos la relevancia otorgada a los flujos de información (infomorfismos) y la conformación de circuitos informativos, con una arquitectura modular.
- (iii) La lingüística cognitiva, en particular la consideración de Lakoff y Johnson (1980/2003) de que las metáforas deben ser vistas, como procesos mentales, dotados de suficiente regularidad para ser reconocidos, incluso, como objetos de los modelos y teorías generales. A diferencia de la tradición previa a ellos, Lakoff y Johnson no consideran a las metáforas como figuras retóricas cuyo



propósito es embellecer el lenguaje o como recursos lingüísticos que permiten la resignificación y el cambio semántico, sino más bien como parte de las heurísticas del entendimiento.

- (iv) La cognición situada. Consideramos a los estados mentales como fenómenos en los que interactúan lo mental, lo corporal y lo socio-ambiental en los que la vida del organismo, su imbricación, la experiencia del sujeto, su corporeidad y la significación a partir de contextos culturales, cobran un rol esencial en sus marcos explicativos. Los comportamientos corporales dejan de ser epifenómenos. Ahora su rol no es únicamente causal sino constitutivo, tornándose en unidades básicas de explicación de los procesos mentales.

La estrategia general ha sido el análisis de los flujos de información entre los nodos de mapas que plasman la ontología y la estructura relacional de metáforas y explicaciones.

## 2. METÁFORAS

Inicialmente, las metáforas fueron conceptuadas como una figura discursiva, un recurso poético, para Aristóteles la metáfora, una de las formas del tropo, es básicamente un proceso mental traslativo y el producto verbal de ese proceso (Aristóteles, 1948). Otro enfoque, las considera un recurso lingüístico, una de las vías primordiales para la reconceptualización y el cambio semántico, (Gibbs, 1992, 1999). Esta última función es especialmente útil en la introducción de nuevos conceptos, cuando, por usar las palabras de Martin y Harré (1982), nos encontramos ante una "crisis de vocabulario". Aquí el papel de la metáfora es la extensión creativa de los horizontes lingüísticos para poder nombrar lo que está más allá de ellos. Recordemos que numerosos términos científicos fueron introducidos como metáforas: "fuerza", "electrón", "selección natural", "entropía", "probabilidad", "alter-ego", "plusvalía", "utilidad", etc. De hecho, los denominados conceptos puramente intelectuales, por ejemplo, los conceptos teóricos de una teoría están a menudo –quizá siempre– basados en metáforas que tienen un fundamento físico o cultural.

Más recientemente, la metáfora también se ha presentado como una de las funciones cognitivas superiores por las cuales el ser humano tiene las habilidades y las capacidades de hacer coherentes y continuas las experiencias de interacción con su entorno. Su función es crear anticipaciones y expectativas en los constantes reencuentros y dar un orden a las experiencias, al dotar de significado al mundo. Las metáforas, son recursos del pensamiento y la acción que conllevan la construcción y el desarrollo de un mapa mental específico que influye en cómo las

personas piensan, razonan, imaginan y actúan en su vida cotidiana. Es a través de la metáfora, que se hace uso de los patrones que se obtienen en la experiencia para poder organizar el modo de entendimiento abstracto y consensuado dentro de los contextos socio-culturales (Johnson, 1999). La proyección imaginativa se considera un principio por el cual la experiencia corporal, la experiencia en general y las estructuras cognitivas a ellas asociadas, dan forma a los fenómenos mentales y corporales en la interacción con el entorno físico y social. Las metáforas literalmente moldean nuestro cuerpo. Lakoff y Johnson, así como Lakoff y Núñez (2000/2005) o Johnson y Larson (2003), quienes aplican este marco teórico a las matemáticas o a la música, han construido una vasta caracterización de los esquemas corporales imaginativos que dan coherencia a la experiencia del sujeto con su entorno.

Cabe destacar que estos patrones corporizados no se mantienen privados a la persona que los experimenta, sino que su inserción en la comunidad ayuda a interpretar y codificar muchos de los patrones sentidos. Se convierten en modos culturales compartidos de experiencia y ayudan a determinar la naturaleza de significado, como entendimientos coherentes de los mundos particulares. Incluso en el entrenamiento que lleva a un estudiante a transformarse en científico, el uso de experiencias compartidas y de extensión e internalización de conceptos juega un fuerte papel; considérese el papel que Kuhn torga al uso de ejemplares compartidos en los procesos de internalización de significado.<sup>151</sup> La relación entre la metáfora y las redes cognitivas se extiende más allá de las mentes individuales y se disemina dentro del mundo cultural, pues la experiencia cultural involucra aspectos significativos del comportamiento corporizado. Adicionalmente, las representaciones culturales públicas de las metáforas conceptuales tienen una función cognitiva indispensable que permite a los seres humanos tener una memoria semántica dependiente del contexto cultural en el que se hallen, con la que interactúa constantemente al significar su mundo. Dicho de otra manera, puede realizar asociaciones y comprensiones sin necesidad de estar categorizando cada ítem, por lo que carga menos contenido mental durante el día en el uso de pensamientos y lenguaje. Sus procesos cotidianos son parte de flujos infomacionales que adquieren coherencia en los significados compartidos. Esta posibilidad sugiere que importantes partes del pensamiento metafórico y del lenguaje son en gran parte formas internalizadas del mundo socio-cultural, como

---

<sup>151</sup> Más aún, en lo que respecta a la ontología científica, Thomas Kuhn (1993) propone que la metáfora juega un rol esencial en establecer vínculos entre el lenguaje científico y el mundo. Vínculos que no son eternos, sino que cuando hay cambios teóricos éstos se acompañan por cambios en las metáforas relevantes, y por tanto en las partes correspondientes de la red de similaridades por los cuales los términos intentan responder a la naturaleza. Esencialmente, considera a la metáfora, como un proceso de alto nivel por medio del cual surge una forma distinta de comunicación que utiliza el lenguaje, que va más allá de las referencias de las clases naturales, al categorizar al mundo de una manera distinta. Kuhn subraya que la metáfora juega un importante papel en encontrar los referentes de los términos científicos.

singularidades de los procesos mentales del sistema nervioso de los seres humanos.

Las expresiones metafóricas son entendidas al acceder a los consensos lingüísticos y convenciones metafóricas previas, pero no en todas las circunstancias individuales, culturales o sociales actúan las mismas asociaciones o mapas metafóricos (Gibbs y Cameron, 2007). Por ejemplo, para muchas culturas el futuro está adelante y generan todos los mapas metafóricos con esa idea eje (v.g., “ya llegará el mañana”, “tiene un buen porvenir”), sin embargo, existen otras culturas en las que el futuro queda atrás (Johnson, 2007) con lo que la construcción lingüística es muy distinta. Las variaciones culturales, pero también las individuales, confieren a la metáfora un carácter abierto. Richard Boyd (1993), plantea esta apertura como una característica fundamental de la metáfora. Su falta de explicitud y su particularidad de ser abiertas (*open-endedness*), permiten las contingencias y el cambio. Por ello tienen cabida en el proceso por el cual los términos teóricos son introducidos.<sup>152</sup>

Lakoff y Johnson (1980/2003,1999) reconocen tres tipos básicos de metáforas a las que denominan: ontológicas, de orientación y estructurales. En las primeras, a una cosa se le atribuyen propiedades de otra o incluso se señala que una cosa es otra. En las segundas, un determinado campo se estructura con base en relaciones topológicas fundadas en la tridimensionalidad corporal. Finalmente, las terceras, son similares a las primeras, pues una cosa proporciona la pauta para el entendimiento de otra, pero a diferencia de ellas, más que relacionar entidades singulares y transferir propiedades de una a otra, vinculan dominios completos y se constituyen en marcos que dan pie a la generación de numerosas metáforas. No sólo se transfieren propiedades de alguna entidad a otra, sino que además se establecen analogías entre procesos o subestructuras. Aunque podría señalarse que la tipología de Lakoff y Johnson peca de falta de sistematicidad (sus clases no son disjuntas y no es exhaustiva), estas tres clases nos parecen un buen punto de partida, pues ponen de manifiesto diferentes estructuras y estrategias de pensamiento presentes en las metáforas. A continuación, pasamos revista a diferentes tipos de metáforas. Nuestra lista amplía ligeramente la de Lakoff y Johnson, mas es consonante con su espíritu general.

---

<sup>152</sup> Boyd (1993) separa las metáforas en las genuinas o analógicas, que son fundamentales para la ciencia al proveer un rol constitutivo de las teorías, una parte irremplazable de la maquinaria lingüística de las teorías científicas (por ejemplo, el concepto “fuerza” en la mecánica clásica, o “selección natural” en la teoría evolucionista darwiniana ), y las no genuinas, en las que su contribución es más exegética o pedagógica que constitutiva, ya que su uso es más heurístico (por ejemplo, la comparación del tamaño de núcleo del átomo con un balón de fútbol en un estadio).

## 2.1. Metáforas ontológicas

Constituyen un modo pervasivo de entendimiento por el cual las propiedades o patrones de un dominio de experiencia más conocido se proyectan sobre otro dominio menos conocido. Son una forma particular de entendimiento, donde se accede a los conceptos abstractos o menos conocidos en términos de conceptos más concretos o conocidos.

Con fines de su estudio, siguiendo una taxonomía habitual en el campo del análisis literario, hemos dividido las metáforas ontológicas en impuras y puras. La distinción se justifica en la medida en que se corresponden con operaciones cognitivas distintas. Las primeras nombran explícitamente los dos polos de la metáfora, en las segundas uno de ellos debe, por así decirlo, descubrirse. “Tus dientes son perlas”, “tu contrincante es un cordero”, “el examen estará perrísimo” y “el hombre es lobo del hombre”, son ejemplos de metáforas ontológicas impuras, en tanto que, “las perlas de tu boca”, “grito amarillo en el cielo”, “el invierno de la vida” y “la fatiga de los metales”, lo son de metáforas ontológicas puras, pues, los dientes, el Sol, la vejez, o los músculos, respectivamente, no son directamente aludidos.

### METÁFORAS ONTOLÓGICAS IMPURAS

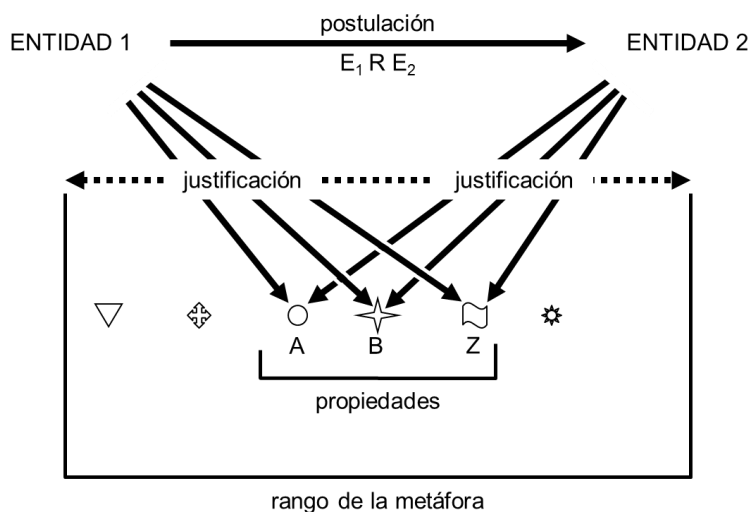


Figura 1. Estructura inferencial de las metáforas conceptuales impuras. Explicación en el texto.

La figura 1 recoge la estructura inferencial de las metáforas conceptuales impuras. Mediante la postulación de la metáfora la entidad 1 se relaciona con la entidad 2 ( $E_1 R E_2$ ). No se trata de que la relación postulada preexista a la metáfora y ésta sólo la nombre, la metáfora, crea una relación que se justifica en virtud de que, gracias a su enunciación, se nos revela que ambas entidades comparten una serie de

propiedades en las que antes no habíamos reparado. La justificación posee distintas posibilidades de interpretación y en función de ellas señala hacia distintas propiedades que no son enunciadas por la metáfora, por lo que su extensión permanece abierta.

Consideremos el ejemplo “tus dientes son perlas”. La metáfora relaciona una entidad, los dientes, con otra, las perlas y está justificada en la medida en que la blancura, brillantez o valor son propiedades compartidas por ambas entidades. Dado el carácter abierto de las metáforas, dependiendo del contexto de enunciación, las posibilidades de interpretación pueden incluso apuntar a significados en algún sentido, opuestos a los mencionados, por ejemplo, esta metáfora podría usarse para indicar que los dientes de alguien son, como las perlas, escasos.

La figura 2 recupera la estructura informacional de las metáforas ontológicas puras. Aquí, la postulación de la metáfora consiste en la atribución de determinadas propiedades, que podríamos calificar de “extrañas”, a una entidad explícitamente mencionada (la entidad fuente). La metáfora tiene la intención de referir a otra entidad no mencionada (el blanco de la metáfora) y como todo acto de habla puede acertar en diferentes grados o fallar. El oyente puede no comprender del todo la metáfora o incluso malinterpretarla, mas quien comprende la metáfora ve enriquecido su conocimiento con el hallazgo de que el blanco comparte con la fuente una serie de atributos que no se contemplaban antes. La metáfora se justifica en la medida en que a la entidad blanco se le pueden atribuir las propiedades que la metáfora postula para la entidad fuente y también en la medida en que la entidad fuente posee de hecho las propiedades que la metáfora revela como compartidas por ambas entidades. Cabe destacar que la solución de este tipo de metáfora permite la introducción de una metáfora impura que enlaza ambos polos señalando que la entidad fuente es la entidad blanco (flecha M.I. en el diagrama).

## METÁFORAS ONTOLÓGICAS PURAS

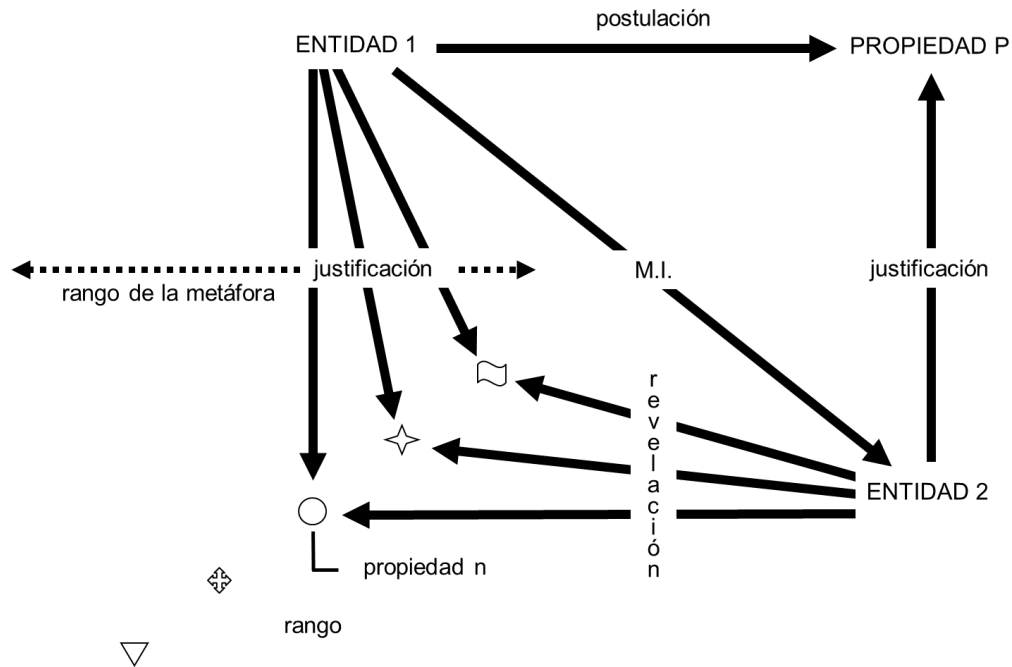


Figura 2. Estructura informacional de las metáforas conceptuales puras. Explicación en el texto.

Una instancia de ello surge al considerar la metáfora “grito amarillo en el cielo”, está claro que su interpretación literal constituye un equívoco, los gritos no poseen color, pero a quien entiende la metáfora, se le revela, como si fuese un descubrimiento, que el Sol comparte con los gritos una serie de propiedades como pueden ser, impactar a los sentidos, ser una especie de “explosión”, ser algo “poderoso”, etc.. Nuevamente, el rango de posibilidades de la metáfora está abierto, hay muchas maneras de entenderla adecuadamente. Quien la entiende puede construir otras metáforas con la misma estructura, por ejemplo, si pensamos en el Sol como algo poderoso, aunque sepamos que en la mitología greco-romana el Sol es Helios, o Apolo, podemos referirnos a él como “hércules amarillo en el cielo” o incluso, para hablar del débil Sol de un día muy nublado, podemos usar la expresión “susurro blanquecino en el cielo”.

### 2.2. Metáforas de orientación

Éstas, organizan un sistema global de conceptos con relación a otro. La mayoría de ellas tienen que ver con relaciones topológicas del cuerpo en el espacio: arriba-abajo, dentro-fuera, delante-detrás, profundo-superficial, central-periférico. Estas posiciones relativas surgen por las particularidades biológicas que tienen los

agentes humanos y su funcionamiento en interacción con las leyes naturales y con los constreñimientos culturales de su entorno. Por esta razón, las orientaciones metafóricas no son arbitrarias, sino que tienen su base en la experiencia física y cultural del agente vivo y se sistematizan y adquieren coherencia entre las comunidades de hablantes. Por ejemplo, en las metáforas del tipo: “feliz es arriba y triste es abajo” el sentirse triste es expresado con expresiones como “estoy por los suelos” o “estoy deprimido”, lo que presenta una relación entre la fuerza de gravedad y la interacción que ejerce con el cuerpo, así como la postura que se adopta bajo un sentir corporal de tristeza. Continuando la ejemplificación, cuando en neurofisiología nos referimos a la racionalidad, la abstracción o el pensamiento, hablamos de “funciones de alta jerarquía” o “funciones superiores”, pues se ha considerado que las mismas suceden en la parte de arriba del cuerpo: el cerebro. Aunque el concepto de arriba es el mismo en todas las metáforas, el tipo de experiencia en el que se basa puede ser muy distinto, subrayando que pueden cambiar las formas metafóricas entre culturas. El humano aprehende esta estructura de verticalidad repetidas veces al percibir y actuar cada día, al percibir un árbol o una zanahoria plantada en el suelo, con la sensación de estar parado o de estar agachado, o al subir unas escaleras o bajarlas. Ya que la experiencia de verticalidad, conceptualizada como parte de los esquemas imaginarios,<sup>153</sup> participa de muchas maneras distintas, puede dar lugar a muchas metáforas diferentes constituidas sobre bases experienciales distintas, como “arriba es racional y abajo es irracional” “salud y vida son arriba, la enfermedad y la muerte abajo”, “tener control o fuerza es arriba estar sujeto a control o fuerza es abajo” o “la virtud es arriba, el vicio abajo”. El esquema vertical es la estructura abstracta (o imaginativa) de esa experiencia de verticalidad, en la imaginación, en los procesos de abstracción y en las percepciones-acciones (en la planeación ideo-motora) al interactuar con el mundo.

La figura 3 modeliza la estructura cognitiva presente en las metáforas de orientación. En ellas, la enunciación establece una analogía entre un determinado dominio y la estructura de un espacio topológico 3D. La metáfora presupone como condición de inteligibilidad: (i) Que sobre el dominio de origen o dominio fuente se pueda proyectar (o posea) una determinada partición en clases que pueda ser ordenada, tal estructura no se enuncia explícitamente, pues cae dentro del rango de interpretación abierto de la metáfora. (ii) Que el espacio topológico 3D sea

---

<sup>153</sup> El esquema imaginario es definido por Lakoff y Johnson (1980/2003) como un patrón recurrente y dinámico entre las interacciones perceptuales y los programas motores, que conecta un amplio rango de diferentes experiencias que manifiestan la misma estructura recurrente, que dan coherencia y estructura a la experiencia corporizada. Se construyen a partir de patrones análogos y continuos de una historia de experiencias interactivas con el entorno. Funcionan primariamente como estructuras abstractas de imágenes motoras, por eso se les considera en un sitio intermedio entre la percepción espacial y el lenguaje. Una instancia es el “esquema vertical”.

coherente con nuestra experiencia corporal de tridimensionalidad y (iii) Que diferentes posturas o estados corporales, se puedan poner en correlación con las distintas clases en que se ha estructurado el dominio origen.

#### METÁFORAS DE ORIENTACIÓN

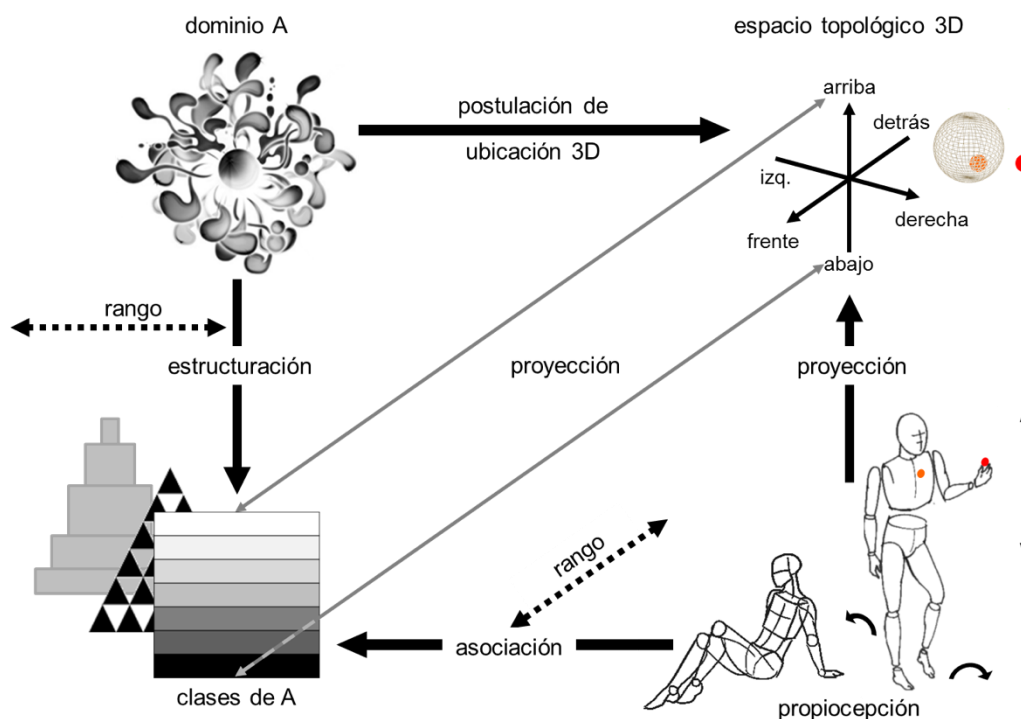


Figura 3. Estructura informacional de las metáforas de orientación. Explicación en el texto.

Para ilustrar el caso consideremos la expresión: “estoy deprimido”, misma que forma parte de un juego consistente de referencias anímicas que incluyen casos como: “eso me levantó el ánimo”, “pensar en ella me ayuda a levantarme” “tengo la moral alta” “estoy abatido”. Aquí la fuente, el dominio de los estados de ánimo, se concibe como susceptible de ser dividido en una serie de clases que puede ser ordenada siguiendo una gradación. Consideremos, como ejemplo, la serie: “feliz, conforme, ecuánime, apático, melancólico, triste, infeliz” en ella un sentimiento positivo que produce euforia va menguando hasta convertirse en su contrario. Decidir cuál es exactamente esa serie, es una cuestión que pertenece al rango de interpretación abierta de la metáfora, múltiples interpretaciones son igualmente adecuadas, el dominio se puede estructurar de maneras muy diversas. La metáfora encuentra una justificación en el hecho de que habitualmente una postura corporal inclinada o recogida suele acompañar a la tristeza, en tanto que una erguida se asocia a estados emocionales de euforia o gozo. Una situación análoga ocurre con las expresiones faciales, las comisuras de la boca se encuentran hacia arriba cuando estamos felices y hacia abajo si estamos tristes. Cuál sea exactamente el ámbito



propioceptivo (el cuerpo completo, el rostro, un estado mental, etc.) que asociamos a la gradación de los estados de ánimo, es nuevamente una cuestión abierta que cae dentro del rango de interpretación de la metáfora. Por otra parte, nuestra experiencia corporal en un espacio gravitacional 3D es la base para la construcción de una estructura topológica que permite fijar ejes direccionales asociados a las oposiciones entre arriba y abajo, izquierda y derecha, y enfrente y detrás, igualmente da pie al establecimiento de posiciones relativas como adentro y afuera o cerca y lejos o comparaciones del tipo “más cerca que...” o “más chico que...”. Todo esto permite la estructuración de los estados de ánimo sobre un eje de verticalidad arriba abajo, donde, feliz es arriba y triste abajo.

### 2.3. Metáforas estructurales

Aquí, un concepto se estructura metafóricamente en términos de otro. Un sistema global de conceptos es transvasado de un campo a otro. Se trata de metáforas impuras pues postulan una relación entre dominios explícitamente enunciados. Tal relación da pauta al establecimiento de morfismos que reflejan la estructura de una determinada subregión del dominio fuente sobre una subregión ajena del dominio destino. Esto permite que entidades o procesos presentes en la subregión del dominio fuente se consideren análogos (en el caso extremo, isomorfos) a entidades o procesos que, en virtud de la metáfora, se reconocen como existentes en el dominio destino. Las subregiones enlazadas mediante la metáfora, no son idénticas, pero la subregión blanco, se puede conceputar como estructurada sobre el patrón que posee la subregión fuente, la analogía se constituye en un morfismo que preserva estructuras. Cuáles sean exactamente las subregiones o las partes que se destacan de una región, es nuevamente una cuestión abierta que cae dentro del rango de interpretación de la metáfora. La figura 4 muestra la estructura relacional de estas metáforas.

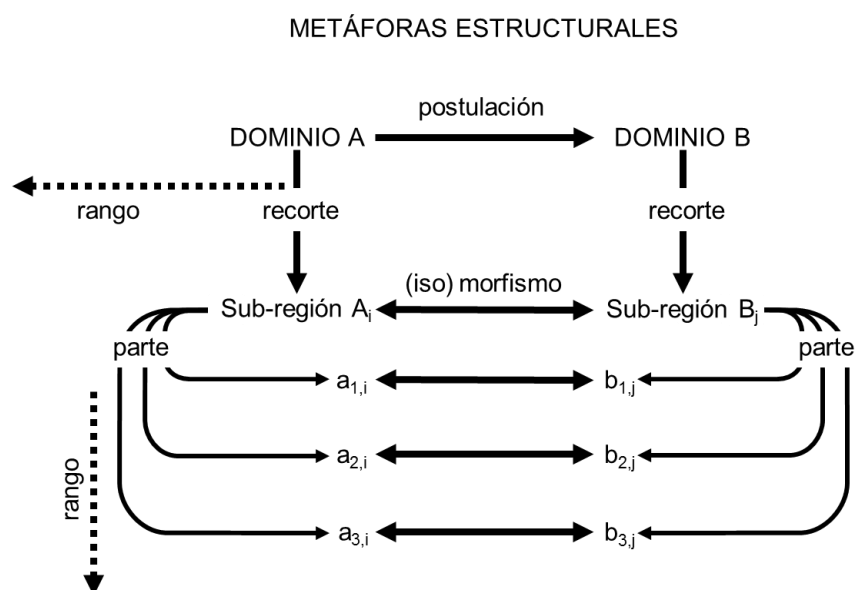


Figura 4. Estructura informacional las metáforas estructurales. Explicación en el texto.

Para ilustrar el caso analizaremos uno de los ejemplos de Lakoff y Johnson (1999), la metáfora “una discusión académica es una guerra”. Aquí el dominio de las acciones bélicas sirve de marco para estructurar el dominio del diálogo argumentativo. La subestructura que refiere a la ubicación de los diferentes objetivos militares y las estrategias para su conquista o defensa, sirven de marco para conceptualizar la acción a seguir respecto a una subestructura del otro dominio: las diferentes partes o aspectos de una argumentación. Esto permite que determinadas entidades o procesos de la subestructura bélica se trasladen metafóricamente al campo de la retórica argumentativa, lo que da origen a locuciones como: “atacó sus puntos débiles”, “si sigues esa estrategia, te destruirá”, o “destruyó todos sus argumentos”. De esta manera, los morfismos contenidos en la metáfora permiten que, por ejemplo, procesos tales como destruir, atacar o defender se conviertan respectivamente en los análogos semánticos de: invalidar, debilitar o fundamentar.

En las metáforas analizadas aquí, los flujos informativos que surgen en los polos (origen y destino) conforman figuras cerradas; entre ellos se establecen las analogías que permiten la ampliación de horizontes cognitivos dados en las metáforas. Las diferentes flechas o concatenaciones de flechas ponen de relieve las distintas funciones cognitivas que participan de una metáfora, (unas sirven para postular estructuraciones, o analogías, otras para justificarlas, otras más para mostrarnos sus revelaciones, etc.). Los rangos de variación de las metáforas son diferentes maneras de interpretar algunas de las relaciones que se originan en las que los polos de las metáforas. A continuación, nos ocupamos de las estructuras informacionales de las explicaciones científicas.

### 3. EXPLICACIONES

Aquí nos ocupamos de aquellas explicaciones que pueden ser conceptualizadas como respuestas a preguntas “cómo” o a preguntas “por qué”, por ejemplo, cómo pasamos de un estado de cosas a otro, o por qué a ciertos objetos se les adscribe

una determinada propiedad. Para fines del análisis, distinguimos dos tipos: (i) las explicaciones históricas, basadas en procesos narrativos y (ii) las explicaciones por inferencia, basadas en modelos.<sup>154</sup> Al igual que en el caso de las metáforas, el análisis destaca los distintos procesos epistémicos que participan de una explicación. En particular, diferencia entre aquellas estructuras o procesos que sirven al planteamiento de la pregunta y las que participan en la obtención de la respuesta. Este último proceso se descompone en otros tres que responden a diferentes funciones epistémicas que, como veremos, presenta variaciones en los tipos de explicación aquí considerados.

### 3.1. Explicaciones narrativas o históricas

En ellas una determinada historia o narración se postula como explicación de un hecho o estado final. Aquí existe un elemento corporizado que proviene de la historicidad provocada por los esquemas imaginarios, las metáforas conceptuales que de ellos surgen y los lenguajes sociales que las consensan. Los humanos experimentamos el mundo a partir de una temporalidad múltiple y secuencial. Cada comportamiento tiene un inicio, un desarrollo y una meta cumplida o no. Cada experiencia comienza con un escenario que provoca una evolución del desarrollo de los episodios a través de los posibles estados futuros, v.g., el movimiento del brazo para alcanzar una taza, tiene un inicio, una trayectoria y un objetivo que se alcanza o no. El esquema imaginario “fuente de movimiento-sendero-meta” es el principal esquema relacionado con las explicaciones narrativas (Lakoff y Nuñez, 2000/2005), pues por su temporalidad y paralelismo las narrativas que acontecen en nuestra vida son entendidas con base en este tipo de esquemas imaginarios y de metáforas conceptuales del movimiento temporal a lo largo de un sendero, que tiene un pasado, un presente y un futuro, memorias, instantes presentes y expectativas o anticipaciones.

---

<sup>154</sup> Bajo este tipo caen las explicaciones basadas en leyes o principios generales, pero nuestra caracterización no se centrará en estos aspectos.

## EXPLICACIONES NARRATIVAS O HISTÓRICAS

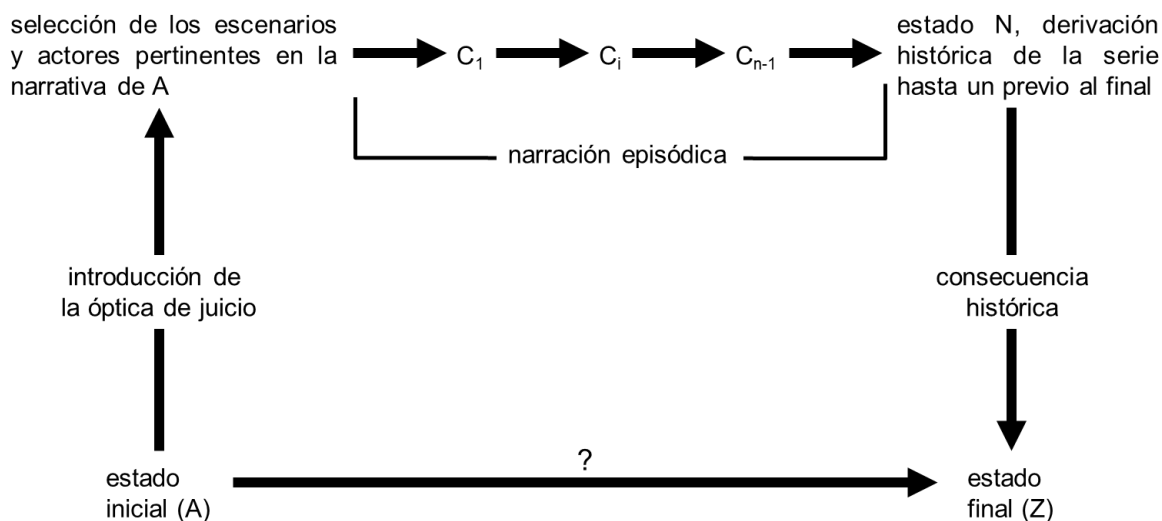


Figura 5. Estructura informativa de las explicaciones históricas, explicación en el texto.

La figura 5 plasma la estructura de las explicaciones históricas. En el diagrama destacan dos grandes flujos informativos, ambos inician en el extremo inferior izquierdo. El primer flujo está constituido por la flecha marcada con el signo de interrogación (en la parte inferior del esquema) y representa el planteamiento de una pregunta histórica acerca de cómo, a partir de un determinado estado (A), se arriba a otro estado (Z).<sup>155</sup> El segundo flujo constituye la respuesta y está conformado por la concatenación de tres momentos epistémicos:

- (i) Introducción de la óptica que marcará la pauta general de la narrativa, representada por la flecha vertical, hacia arriba. Toda explicación histórica es una historia juzgada que le es vedada al actor histórico. El aspecto central que deseamos destacar aquí es el papel creativo de la narrativa. M. Norton Wise (2011) destaca el señalamiento de Ricoeur (1984) acerca de que este punto no debe considerarse en términos de si la narrativa identifica o no verdades objetivas acerca del mundo, sino en la consideración del papel transformador

<sup>155</sup> Debe señalarse que en ocasiones la pregunta no incluye explícitamente la formulación del estado inicial, pero éste puede ser extraído del contexto en el que se formula la pregunta, cuando alguien simplemente pregunta cómo es que hemos llegado a tal estado de cosas, por lo general no espera que se le responda iniciando la narración en el origen de los tiempos, sino simplemente a partir de un estado previo donde la situación era distinta y que por lo general se encuentra implícito en el contexto de la pregunta. El planteamiento de una pregunta histórica, presupone que el hecho es un elemento

de la narrativa, al destacar ciertos escenarios (situaciones) o actores y otorgarles una preeminencia que sólo adquiere sentido desde una óptica posterior. Es claro que, por ejemplo, el encuentro entre dos personajes, en una situación particular, puede ser irrelevante o adquirir un enorme significado, dependiendo de la historia a desarrollar.

- (ii) La narración propiamente dicha, lo que podríamos llamar la trama de la metáfora, este momento está constituido por la sucesión temporal de estados o episodios concatenados en virtud de la permanencia, o modificación coherente, de entidades y procesos. Mientras mayor sea la proporción de información justificada y legitimada mayor será su coherencia. El proceso se representa en la parte superior del esquema mediante una serie de flechas horizontales que tomadas conjuntamente representan el curso de la historia, su narración episódica.
- (iii) El último momento, el desenlace, es representado por la flecha vertical hacia abajo, consiste en la obtención de la consecuencia histórica de la narrativa.

La concatenación de estos tres momentos epistémicos genera convicción, no solo en virtud de una continuidad de entidades y procesos que conectan entre sí las diferentes etapas o episodios dotándolas de coherencia, sino también gracias al isomorfismo entre la acción humana y la narrativa (Carr, 2008), pues la experiencia del agente con el mundo es episódica, con pasado, presente y futuro y sus movimientos poseen inicio, trayectoria y desenlace. La narrativa está construida sobre esquemas imaginarios de la metáfora del movimiento a lo largo del camino. (Lakoff y Nuñez, 2000/2005).

### 3.2. Explicaciones por inferencia o modelo teóricas

Una de las principales funciones de los modelos y teorías científicas es la obtención de explicaciones acerca de los procesos o fenómenos de una determinada porción del mundo, aquella que constituye su ámbito de aplicación.<sup>156</sup> Como en el caso anterior, el análisis de los flujos de información destaca la función epistémica de diferentes aspectos del modelo.

---

<sup>156</sup> La naturaleza de las explicaciones científicas ha sido objeto de amplios y cuantiosos tratamientos que no serán reseñados aquí. Confrontar por ejemplo el modelo nomológico deductivo y el modelo de explicación como una subsunción modelo-teórica ampliativa (Díez, 2012).

## EXPLICACIONES MODELO-TEÓRICAS

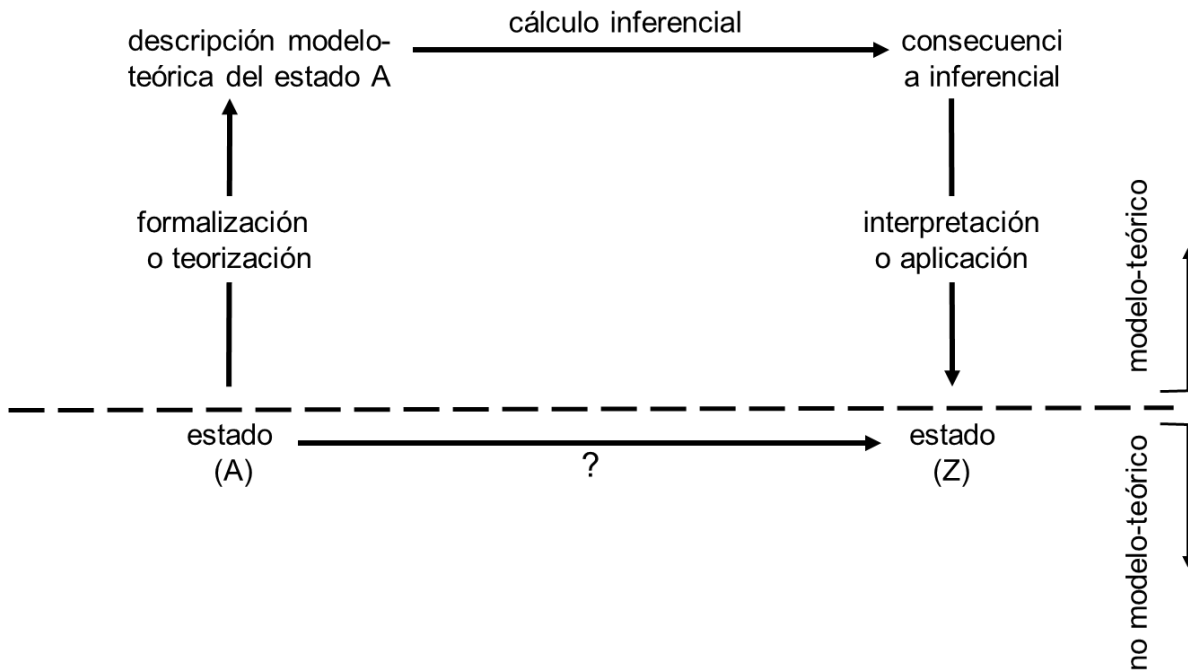


Figura 6. Estructura informacional de las explicaciones modelo-teóricas, explicación en el texto.

La figura 6 recoge la estructura inferencial de las explicaciones modelo-teóricas. Nuevamente, la flecha inferior marcada con el signo de interrogación representa la pregunta en términos de un tránsito o una asignación que involucra dos estados y una relación dirigida entre ellos. De acuerdo a la distinción estructuralista, entre términos T-teóricos y términos no T-teóricos, (distinción relativa a cada teoría T), en la formulación de la pregunta se utilizan sólo conceptos T- no teóricos. Ello es así, pues la formulación de la pregunta no debe presuponer la validez del modelo, de lo contrario este tipo de explicaciones serían semánticamente cerradas y, en consecuencia, no empíricas. El dominio semántico de la pregunta conforma el territorio contra el que se contrastarán los estados de cosas obtenidos por el modelo. Al igual que en el caso anterior, la respuesta se descompone en tres momentos epistémicos que juegan papeles análogos a los momentos correspondientes en la explicación narrativa. Analicemos el punto.

- (i) La flecha ascendente marcada como “formalización o teorización, representa el momento de introducción de los términos modelo-teóricos; son los que el modelo o teoría introduce a fin de explicar o dar cuenta del fenómeno contenido en la formulación de la pregunta. Deben de estar en conexión con el espacio semántico desde donde se plantea la pregunta y extenderlo. No se

trata de una conexión con otro dominio o un destacar determinadas subestructuras o regiones de un dominio previo ya dado sino de la ampliación de un territorio semántico mediante la postulación de nuevas entidades o relaciones. Este movimiento permite la obtención de una descripción modelo-teórica del punto de inicio del flujo informativo que plantea la pregunta.

- (ii) La flecha horizontal superior representa la obtención de las inferencias que resultan de aplicar las constricciones (leyes) o reglas propuestas por el modelo a la descripción obtenida en el paso anterior. Este momento es de naturaleza totalmente inferencial. Aquí estamos ceñidos a los territorios demarcados, por la lógica, la matemática y las reglas de inferencia establecidas por el modelo. Este movimiento de cálculo o inferencia posee una naturaleza muy variada en los casos más sencillos una mera ordenación o clasificación pueden bastar, pero en otros casos se recurre a herramientas matemáticas altamente sofisticadas.
- (iii) Por último, la flecha vertical descendente representa la aplicación o interpretación de los resultados obtenidos en el paso previo. *Mutatis mutandis* este movimiento juega un papel similar al que la concepción heredada otorgaba a las reglas de correspondencia, aunque esto es sólo aproximado. Aquí también pueden tener un rol los componentes nomológicos o formales de la teoría o modelo.

Un aspecto destacable de los últimos dos diagramas es que los flujos de información que simbolizan la pregunta y la respuesta conforman una figura cerrada, pues ambos parten de un mismo origen y arriban a un mismo destino, pero discurren por caminos conceptuales (dominios) distintos. En este circuito radica la capacidad explicativa de los modelos o narraciones pues determinadas propiedades de un flujo se pueden obtener a partir del otro. (Barwise y Seligman 1997, Ibarra y Morman 2000). Para el caso de la explicación modelo-teórica la relación entre los flujos admite varias posibilidades, (v.g., igualdad ( $=$ ), inclusión ( $\subseteq$ ), desigualdad ( $<$ ,  $>$ ) o diferencia ( $\neq$ )), lo relevante de la relación entre las rutas sea tal que es que su naturaleza permita inferir algo de una de ellas, a partir de la otra. El tipo de relación que se dé entre los flujos, refleja el grado de información que brinda el modelo.<sup>157</sup>

---

<sup>157</sup> Como Casanueva y Méndez (2009) han señalado “es difícil pensar que la simple diferencia pueda dar alguna información relevante (...), pero visto con cuidado, el caso no es tan extraño: en geología, algunas veces no se sabe cuál es la procedencia de una determinada muestra pero sí se sabe que no es originaria de la zona de estudio (es alóctona) y ello proporciona información sobre la muestra y sobre la zona. Igualmente, en arqueología se desconoce la procedencia de determinados objetos de una zona, pero se sabe que son foráneos. Más aún este mismo tipo de razonamiento puede aplicarse a la detección de casos aberrantes en muestras estadísticas bajo análisis exploratorio de datos.”

Ejemplificando, para el caso de la genética mendeliana, la pregunta fundamental de la que trata puede parafrasearse de varias maneras, todas ellas apuntan a la transmisión de las características a lo largo de las generaciones, por elegir alguna, “¿cómo es que a partir de padres con determinada apariencia o fenotipo se obtienen hijos con tal o cual apariencia? Para la construcción de la respuesta, en términos muy generales que pueden ser grandemente ampliados o refinados, se postula que:

- (i) Los padres poseen determinados genotipos,
- (ii) Los genotipos de los padres pueden dar lugar a determinadas combinaciones que constituyen los posibles genotipos de los hijos (las así llamadas “Leyes de Mendel y de Morgan”) y,
- (iii) Que, en virtud de ciertas reglas de determinación genética y comportamiento relativo (dominancia, recesividad, codominancia, epistasis, pleiotropía, genes ligados, herencia multifactorial, etc..), los posibles genotipos de los hijos pueden dar lugar a un determinado conjunto de fenotipos F y los fenotipos de los hijos reales se encuentran dentro de dicho conjunto.

Los tres aspectos arriba enunciados se corresponden con los señalados para las explicaciones por inferencia o modelo teóricas. Aquí la relación entre los flujos de información no es una igualdad, sino una inclusión los fenotipos de los hijos reales estarán incluidos dentro de los fenotipos posibles. Ello da cuenta de la naturaleza probabilística de la genética.

#### 4. APUNTES FINALES

A continuación, se señalan tres puntos que, a título de conclusiones provisionales, pueden dar pie a mayores desarrollos.

- (i) Las diferentes partes de la arquitectura conceptual de las metáforas y explicaciones y su correspondiente función cognitiva se entienden mejor al analizar su estructura completa y no sólo la parte explícitamente enunciada.<sup>158</sup>
- (ii) El análisis de las estructuras completas de metáforas y explicaciones nos muestra a ambas como formas abductivas en las que algo adicional a lo enunciado debe ser considerado. Ya sea el descubrimiento de la parte no enunciada de las metáforas, o la introducción de la óptica de la narrativa o de

---

<sup>158</sup> Dicho sea de paso, consideramos que en este aspecto radica la falta de adecuación del modelo nomológico deductivo de explicación el cual no considera ni los aspectos de introducción de los términos teóricos ni la estructura de la pregunta. Esto convierte a la explicación en un movimiento puramente deductivo y no permite el análisis de otras funciones epistémicas presentes en la explicación.



los términos teóricos o debe ser agregado en un movimiento creativo que constituye una especie de descubrimiento. “La sugerencia abductiva nos viene como un destello” (Peirce, *CP* 5.181, 1903, citado en Aliseda, 1988) consideramos que el proceso abductivo está presente en la estructura completa de metáforas y explicaciones, es tanto “un acto de intuición como uno de inferencia” (Anderson, 1986).

- (iii) La introducción del modelo nomológico deductivo de explicación, vino de la mano de fuertes cuestionamientos a las explicaciones narrativas. Al no seguir los cánones propios de las explicaciones en física, estaban bajo sospecha. Algunos como Danto (1985) buscaron la defensa de la explicación narrativa al considerarla como una serie de micro movimientos de naturaleza hempeliana, basados en leyes (Wise, 2011). El análisis planteado aquí da pie al planteamiento de una estrategia distinta en favor de las narrativas. No se trata de que las narrativas, al no ajustarse a los cánones de las explicaciones nomológicas deductivas se encuentren bajo sospecha. Su fundamento corporizado, suministra su aceptabilidad. Pero más importante aún, como hemos mostrado, la explicación científica basada en modelos, o si se prefiere, en leyes, guarda fuertes semejanzas con la explicación narrativa, donde la teorización sustituye a la introducción de una óptica y el cálculo (o la aplicación de las leyes) toma el lugar de la narración episódica. No es descabellado considerar que la aceptabilidad de las explicaciones nomológicas, deriva del hecho de que sus diferentes partes juegan papeles análogos a los que encontramos en la explicación narrativa. Esta última sería la forma de explicación por excelencia pues está basada en patrones corporizados y socialmente situados territorio al que en última instancia debe remitirse todo fundamento sobre la aceptabilidad. La convicción que generan las explicaciones narrativas deriva de la serie de pasos coherentes concatenados en virtud de la permanencia o modificación de entidades y procesos. Por su parte, en las explicaciones nomológicas, tal convicción deriva de una sucesión de fórmulas sintácticamente adecuadas (aquellas que se obtienen mediante la aplicación del cálculo o los movimientos deductivos inferenciales que siguen a la introducción de las leyes), por lo que puede sostenerse que el primer tipo de explicación es la pauta para modelizar el segundo, aunque esto aún debe ser tomado con reserva.

## Referencias

1. Aliseda, A. (1998). La abducción como cambio epistémico: C. S. Peirce y las teorías epistémicas en inteligencia artificial. *Analogía filosófica: revista de filosofía, investigación y difusión*, 12(1), 125–144.

2. Anderson, D. R. (1986). The Evolution of Peirce's Concept of Abduction. *Transactions of the Charles S. Peirce Society*, 22(2), 145–164.
3. Aristóteles. (1948). *El arte Poética*. Buenos Aires: Austral.
4. Balzer, W., Moulines, C. U., y Sneed, J. D. (1987). *An Architectonic for Science: the Structuralist Program*. Dordrecht: Springer Netherlands.
5. Barwise, J., y Seligman, J. (1997). *Information flow: the logic of distributed systems*. Cambridge; New York: Cambridge University Press.
6. Boyd, R. (1993). Metaphor and Theory Change: What is 'Metaphor' a Metaphor for. En A. Ortony (Ed.), *Metaphor and thought* (pp. 481–532). Cambridge: Cambridge University Press.
7. Carr, D. (2008). Narrative Explanation and Its Malcontents. *History and Theory*, 47(1), 19–30.
8. Casanueva, M., y Méndez, D. (2008). Teoría y experimento en Genética Mendeliana: una exposición en imágenes. *THEORIA. Revista de Teoría, Historia y Fundamentos de la Ciencia*, 23(3), 285–306.
9. Cornell, E. (1991). *Knowledge Representation and Metaphor*. Dordrecht: Springer Netherlands.
10. Danto, A. C. (1985). *Narration and Knowledge: Including the Integral Text of Analytical Philosophy of History*. New York: Columbia University Press.
11. Díez, J. A. (2012). La explicación científica causalidad, unificación y subsunción teórica. En: L. M. Peris-Viñé (Ed.), *Filosofía de la ciencia en Iberoamérica: metateoría estructural* (pp. 517–562). Madrid: Tecnos.
12. Gibbs, R. W. (1992). Categorization and metaphor understanding. *Psychological Review*, 99(3), 572–577.
13. Gibbs, Raymond W. (1999). *Intentions in the Experience of Meaning*. New York: Cambridge University Press.
14. Gibbs, Raymond W., y Cameron, L. (2008). The social-cognitive dynamics of metaphor performance. *Cognitive Systems Research*, 9(1), 64–75.
15. Ibarra, A., y Mormann, T. (2000). Una Teoría Combinatoria de las Representaciones Científicas. *Crítica*, 32(95), 3–46.
16. Johnson, M. (2007). *The Meaning of the Body: Aesthetics of Human Understanding*. Chicago: University of Chicago Press.
17. Kuhn, T. S. (1993). Metaphor in Science. En A. Ortony (Ed.), *Metaphor and Thought* (pp. 533–542). Cambridge: Cambridge University Press.
18. L. Johnson, M., y Larson, S. (2003). "Something in the Way She Moves" Metaphors of Musical Motion. *Metaphor and Symbol - METAPHOR SYMB*, 18, 63–84.
19. Lakoff, G., y Johnson, M. (2003). *Metaphors we live by*. Chicago: University of Chicago Press.
20. Lakoff, G., y Johnson, M. (2010). *Philosophy in the flesh: the embodied mind and its challenge to Western thought* (Nachdr.). New York: Basic Books.

21. Lakoff, G., y Núñez, R. E. (2011). *Where mathematics comes from: how the embodied mind brings mathematics into being* (Nachdr.). New York: Basic Books.
22. Martin, J., y Harré, R. (1982). Metaphor in Science. En: D. S. Miall (Ed.), *Metaphor* (pp. 89–105). Sussex: The Harvester Press.
23. Ricoeur, P. (1984). *Time and Narrative, Volume 1*. Chicago: University of Chicago Press.
24. Wise, M. N. (2011). Science as (Historical) Narrative. *Erkenntnis* (1975-), 75(3), 349–376.

## Capítulo 13. Tres aspectos de la racionalidad científica

En el presente trabajo, más que una tesis acabada presento un esquema de la misma sin someterlo al diálogo con las tradiciones filosóficas que en él confluyen. En general consideraré a la racionalidad como la correcta actuación, ejercicio o realización de una capacidad o habilidad de los humanos (a saber, la razón) para obtener conocimiento y/o actuar adecuadamente. En este sentido y tomada globalmente, considero que la ciencia es una empresa racional, aunque no la única. Dicho lo anterior, entremos en materia.

Aunque originalmente se limitó sólo a una de ellas, la filosofía de la ciencia anglosajona del siglo xx conoció las dos caras de la rancia distinción: racionalidad teórica o epistémica vs. racionalidad práctica.<sup>159</sup> Los aspectos fundamentales de la primera ya se recogen en el ideal de ciencia como sistema –inferencial- privilegiado para la comprensión e inteligibilidad del Mundo, ideal que aparece en los *Segundos Analíticos* de Aristóteles y desde entonces ha marcado una pauta en nuestras consideraciones sobre la ciencia, v.g., sirvió de modelo a los *Elementos*, la Ilustración lo reconoció en su lectura de Newton y el siglo XX en su lectura de Einstein. Por su parte, la racionalidad práctica cae en el ámbito de nuestras acciones intencionales y, retomando una distinción aristotélica, con fines de su análisis, se divide en racionalidad prudencial o fronética y racionalidad técnica. El estudio de la primera remonta sus orígenes a la reflexión sistemática acerca del buen vivir, del saber dirigir correctamente la vida. Se refiere al saber o conocimiento práctico que nos otorga la habilidad de conducirnos adecuada y sensatamente. Por su parte, la racionalidad técnica se ubica en el ámbito de la transformación de las cosas y su estudio se remonta a la reflexión sistemática en torno a las artes y oficios, necesarios para el desarrollo y supervivencia de los colectivos humanos. La característica común a *phronesis* y *tekne* es la falta de necesidad en la índole de su objeto: ni nuestro comportamiento ni nuestros productos ocurren por necesidad.

Aunque el sentido aristotélico de “*episteme*”, “*phronesis*” y “*tekne*” refiere a formas o modos del conocimiento, más a que a tipos o aspectos de la racionalidad, aquí lo utilizaré en ambos sentidos. Toda forma de conocimiento se basa en algún tipo de racionalidad y, en ocasiones, la distinción no es tan nítida como podría parecer en

---

<sup>159</sup> Aunque no opto por ello, buena parte de lo que digo sobre estas formas de racionalidad, podría decirse en términos de lo que se ha dicho con la intención de oponer una “racionalidad” epistémica a una “razonabilidad” práctica.

un primer momento. En lo que sigue, sostendré que *episteme*, *phronesis* y *tekne* son necesarias para dar cuenta de la racionalidad científica, pues una caracterización completa de aspectos tradicionalmente considerados como epistémicos —mismos que (casi) todo mundo consideraría como imprescindibles para dar cuenta de la racionalidad científica— requiere forzosamente de los otros dos.

## 1 *EPISTEME*. LA DIMENSIÓN CONCEPTUAL

La idea de una racionalidad científica como puramente epistémica dominó la filosofía durante los tres últimos siglos y privilegió, casi en exclusiva, los aspectos conceptuales de la ciencia. Más que atender a la actividad científica, se atendió primordialmente a *uno* de sus mejores productos, las teorías. Se pensaba que la racionalidad de la ciencia consistía en subsumir nuestra experiencia de la Naturaleza bajo el patrón de un sistema conceptual inferencial (teoría) validado por algún tipo de lógica. Tradicionalmente, lo propio de este aspecto de la racionalidad, su nota distintiva, es la necesidad; su objeto es un saber necesario. Tal necesidad se predica en dos sentidos, uno conforme a las leyes formales propias de la lógica y la matemática y otro conforme a las leyes de la Naturaleza (tanto deterministas como indeterministas). Actualmente no se requiere señalar la importancia que estas cuestiones tienen para una adecuada caracterización de la racionalidad científica, más bien hay que hablar de los excesos que se cometieron en su nombre.

En los movimientos logicistas del siglo xx esta concepción se plasmó, *i.a.*, en (i) una visión de las teorías empíricas como sistemas axiomáticos, como cálculos deductivos a los que se añadía una interpretación; (ii) dentro del estudio de las formas abstractas, una primacía de los enfoques sintácticos sobre los semánticos y (iii) un modelo de explicación científica centrado en la idea de deducción lógica, que contemplaba a la inferencia inductiva como un caso debilitado. Se pensaba que la actividad primordial de la ciencia era la creación de sistemas (teorías) para la demostración de relaciones (nomológicamente) necesarias entre cosas o eventos. Explicar algo era (de)mostrar su ocurrencia necesaria. Bajo estos cánones, la racionalidad se concibió casi exclusivamente en términos de procesos inferenciales.

Por otra parte, la demarcación entre contexto de descubrimiento y contexto de justificación facilitó que la tesis de la existencia de un lenguaje empirista universal se encadenara a la tesis de la neutralidad valorativa de la ciencia. Se consideró que la ciencia dependía fundamentalmente de factores lógicos y empíricos (considerados objetivos, o al menos temporalmente no-problemáticos) y en consecuencia quedaba libre de las influencias contextuales (sociales, psicológicas, históricas, etc.), mismas que relevan aspectos locales e introducen tanto un sesgo

de perspectiva como una carga valorativa. La ciencia, asentada sobre una base empírica universal (o al menos universalizable), tenía por juez una (La) racionalidad universal y ello suministraba un garante de progreso.

En el panorama contemporáneo, los enfoques centrados en las teorías, concebidas como estructuras conceptuales formales, han visto menguar su importancia relativa en la polifonía de la filosofía de la ciencia, pero subsistirán en tanto las teorías sean una unidad de análisis legítima y la dimensión representacional siga siendo indispensable. Esto es, si bien perdieron la hegemonía, no se les quitó el derecho a la existencia. Actualmente consideramos que no basta analizar las estructuras lógico-conceptuales de las teorías para dar cuenta de la racionalidad científica, pero esto no significa que los aspectos conceptuales, en particular los relativos a los procesos inferenciales y la semántica en ciencia, no desempeñen ningún papel en la racionalidad científica.

Las principales tesis de la llamada concepción heredada equivocaron el rumbo por diversas razones que no voy a analizar aquí, pero entre ellas, destaca su inadecuación histórica. Ello no es casual, pues se consideraba que la necesidad propia de la *episteme* le confería tanto universalidad como a-historicidad; la evaluación de las teorías sólo dependía de factores lógicos y/o empíricos y en consecuencia podía enfrentarse de manera a-histórica y no contextualizada. Actualmente consideramos que no es posible dar cuenta de la racionalidad del desarrollo de la ciencia apelando únicamente a tales factores. La estructura (reglas de inferencia incluidas) y la semántica no son suficientes, aunque claro está, son necesarias, en la medida en que nos permiten tanto entender lo que nuestras teorías y modelos dicen acerca del mundo, como generar criterios para su evaluación.

## 2. PHRONESIS. LA DIMENSIÓN PRAGMÁTICO SOCIAL

Entre otros muchos aspectos, la “revuelta historicista” de los años sesenta del siglo pasado trajo consigo una considerable merma del énfasis en los aspectos lógico-estructurales de las teorías. O bien se postularon nuevas unidades de análisis para la filosofía de la ciencia o, al menos, se modificó la conceptualización de las teorías. *Grosso modo*, aunque no todos y no de la misma manera, los historicistas ampliaron tales unidades de manera que los factores introducidos por aspectos “contextuales” cobraron importancia. Detrás de ello se encontraba la firme convicción de que los grandes cambios en la historia de la ciencia involucran mucho más que cambios en las estructuras lógico-conceptuales de las teorías. La idea era que la misma noción de racionalidad está en juego y debe ser suplantada. Al abandonarse la idea de una racionalidad epistémica universal, la agenda de la filosofía de la ciencia anglosajona

privilegió la discusión en torno a la racionalidad práctica aunque, hay que decirlo, en general se atendieron prioritariamente los aspectos fronéticos sobre los técnicos.

Una de las tesis más destacadas de los principales historicistas fue que en el centro de nuestras unidades de análisis (teorías, paradigmas, programas de investigación, teorías globales, elementos teóricos, tradiciones, etc.), en algún lugar protegido de la crítica, existían fuertes *compromisos* que no pueden ser evaluados o justificados apelando sólo a la experiencia, o a algún sistema lógico o matemático; son creídos o aceptados por otro tipo de razones. A tales compromisos se les atribuyó una naturaleza muy variada (los había ontológicos, epistemológicos, metodológicos, etc.) y se les adscribió la función de servir de condiciones de posibilidad de la existencia, la inteligibilidad y/o el desarrollo, de la investigación. Tal tesis elimina las pretendidas bases de las que partía la construcción de una racionalidad universal y a-histórica. Estas consideraciones resultaron en una preponderancia de los modelos de desarrollo y de los criterios para la elección y evaluación de teorías. ¿Bajo qué criterios se justifica el cambio teórico?, ¿Cómo mostrar que el cambio científico es racional, si acaso lo es? ¿Tienen alguna participación los valores propios de los contextos locales?

En el mismo barco que los factores “externos” (léase extra-lógicos y extra-empíricos) arribaron los valores “no epistémicos” y, de la mano, el fantasma del relativismo. Algunos se abrazaron a él, otros se le enfrentaron (enarbolando o no la bandera de la razón universal) y, finalmente, otros abogaron por una convivencia pacífica: se rechaza el relativismo extremo, pero bajo ciertas condiciones se admiten relativismos locales o moderados. Los últimos (y, a juzgar por su actual importancia relativa, vencedores) sostuvieron que no hay argumentos o algoritmos que, partiendo de hechos no problemáticos, permitan -de acuerdo a patrones universales de racionalidad- evaluar los distintos marcos, teorías, paradigmas, o cualquier otra unidad de análisis. Sin embargo, añadían, que no basten las razones *lógicas o teóricas*, no quiere decir que no existan *razones y buenas razones*.<sup>160</sup> La diferencia consiste en que éstas ya no son pretendidamente universales sino que están cargadas de valores locales, introducidos por las coyunturas de la historia, por determinada combinación de factores o circunstancias específicas, o directamente como valores particulares. Ya no se consideran criterios externos, se les otorga carta de ciudadanía y se les cambia el nombre, v.g., Laudan los llama “principios locales de racionalidad” (Laudan, 1981, pp.144-155).

---

<sup>160</sup> En Kuhn (1970b, 1970c), especialmente las partes dedicadas a la defensa en contra de la acusación de irracionalista que lanzaron sus críticos.

Ya no se piensa que la racionalidad procede sólo mediante juicios que se formulan en términos de oposiciones bivalentes: verdadero o falso, correcto o incorrecto, sino que distintos tipos de razones introducen juicios como: adecuado, procedente, prometedor, realizable, deseable, bueno, etc. acompañados de sus respectivos opuestos, valores neutros o ponderaciones, según sea el caso. La introducción de valores locales desbancó al argumento concluyente y lo obligó a compartir el lugar con la persuasión (Pérez-Ransanz, 1999, cap. 5); ahora la inferencia lógica y el cálculo matemático se sientan en la misma mesa que el buen sentido y la prudencia (Velasco-Gómez, 2000, pp.39-46). Todos ellos y no únicamente los primeros deben considerarse en el análisis de la evaluación y la toma de decisiones.

Uno de los mejores legados que en vida nos ha dejado el historicismo es la imposibilidad de considerar a la ciencia como una empresa valorativamente neutral. Oigamos a Toulmin quien, a propósito de los múltiples intereses de la razón, señala:

La ética, el derecho, la política, la estética e incluso la retórica tienen sus distintas contribuciones que hacer. ¿Acaso son estos tipos de razonamiento menos serios por tener una “carga de valor”? Esta pregunta ya debería parecernos absurda. Los intereses y los valores son inextricables: la habilidad para eludir la incoherencia formal y la comprensión de cómo afecta el mundo natural a nuestras vidas cotidianas son intereses tan cargados de valor como cualquier otra empresa humana (Toulmin, 2001, p.243).

Los valores están presentes en la ciencia no sólo de manera global, en tanto empresa humana, sino al interior de nuestras teorías particulares. *Episteme* y *phronesis* se enlazan de tal suerte que, para actuar, la primera requiere del ejercicio previo de la segunda. Antes de intentar una demostración o prueba en “modo geométrico” debemos saber qué tipo de descripciones de la experiencia son aceptables y qué tipo de inferencias o de pruebas se consideran correctas. Así como la aceptación de la prueba por reducción al absurdo precede a su uso en una demostración, la aceptación de un determinado reporte empírico como evidencia genuina, precede a la discusión de su valor como evidencia. La formulación de nuestras teorías requiere de compromisos ontológicos que no pueden justificarse partiendo de la experiencia o de algún sistema analítico; son presupuestos que expresan condiciones de posibilidad de tales teorías, en este sentido son previos. La obra de los historicistas se dedicó a mostrar con lujo de detalle la función de tales compromisos.<sup>161</sup> Su existencia nos muestra que junto a las pruebas deben

---

<sup>161</sup> Sirvan de muestra unos cuantos ejemplos: (i), antes de discutir si el telescopio muestra o no la existencia de los satélites galileanos, es necesario aceptar que tales observaciones los son de objetos y no una distorsión creada por el telescopio, pues ciertamente los telescopios galileanos producen distorsiones. Galileo no disponía de ninguna prueba de que los satélites jovianos no eran artefactos introducidos por su instrumento. Alguien podría sostener que las distorsiones que el



aceptarse las disuasiones, pues ambas desempeñan un papel en el desarrollo de la ciencia.

### 3. TEKNE. LA DIMENSIÓN METODOLÓGICO-INSTRUMENTAL

Para el pensamiento griego, las técnicas poseían una considerable importancia en tanto su conocimiento representaba no sólo una habilidad en la realización de las tareas propias de los oficios necesarios para nuestra supervivencia, sino también una parte esencial de lo humano (a la que míticamente atribuían un origen divino<sup>162</sup>). Los estudios contemporáneos en general no han recogido esta importancia, y sólo de manera relativamente reciente las cuestiones propias de las técnicas y la tecnología han recibido la atención que deben merecer a los filósofos. Algunos de los rasgos de este tipo de racionalidad se encuentran ya en las propuestas de los pragmatistas del siglo XIX, de los operacionalistas y algunos historicistas, del siglo XX, en Hacking o más recientemente en las obras de algunos cognitivistas y filósofos de la tecnología. Para esta presentación usaré eclécticamente elementos que provienen de todos ellos, sin referirme a ningún autor en particular.

Las teorías versan sobre una porción del mundo y de ella nos proporcionan una representación que no es ni autoevidente ni autojustificatoria. Adquirirla implica tanto aprender a percibir de una cierta manera, adquirir ciertas habilidades y disposiciones discriminatorias, como aprender a crear, modificar o “manipular” objetos o procesos, mediante determinadas técnicas y procedimientos asociados a los conceptos postulados por la teoría en cuestión. Como bien señaló Hacking el representar requiere del intervenir y viceversa.

#### 3.1. Significado y procedimientos empíricos

En su búsqueda de definiciones que permitieran la introducción de los términos teóricos en función de términos empíricos, los operacionalistas postularon que el significado de los primeros está dado por el conjunto de operaciones a los que se

---

telescopio produce sobre los objetos terrestres siguen un patrón distinto al de los satélites, pero mientras se sostuviera que los objetos supra-lunares eran de distinta naturaleza que los infra-lunares, los tipos de aberración causada sobre unos o sobre otros podría ser distinta y no habría porqué esperar que los de los objetos supra-lunares siguieran patrón alguno. (ii) La creencia de Newton en el espacio absoluto deriva más de un compromiso metafísico que de la aplicación de sus propias reglas metodológicas (iii) Darwin que montó su presentación del concepto de selección natural sobre la analogía con la Selección Artificial, carecía de pruebas de que la variación se comportaba de igual manera en la Naturaleza que en organismos domésticos. (iv) Volta, quien ponderaba la carga de sus pilas según durara la sensación (chispazo) que le producía el conectarlas a sus párpados, no poseía ninguna prueba o teoría que justificara la pretensión de que su cuerpo era lo que posteriormente calificaríamos como un buen voltímetro.

<sup>162</sup> Véase el mito de Prometeo o el de las enseñanzas médicas del centauro Quirón a Asclepio.

asocian y que permiten su aplicación o determinación. Esta tesis fue eliminada por Carnap quien señaló que resultaba en una inaceptable pérdida de universalidad para los conceptos científicos, pues para una misma noción (v.g., longitud) habría tantos conceptos asociados como formas de determinarla. Sin embargo, algo hay de rescatable en el operacionalismo, si bien los métodos o procedimientos empíricos de determinación de funciones o de identificación de entidades no proporcionan la totalidad del significado, sí proporcionan una parte considerable. La forma lógica o matemática de un concepto y/o las relaciones que establece con otros, no bastan para determinar su significado.

Pensemos por ejemplo en el concepto masa. Desde un punto de vista extensional, podemos concebirlo como un conjunto de funciones que asocian objetos (o partículas) con números, las cuales satisfacen entre ellas la preservación de la proporcionalidad. Sabremos además que el valor de la masa de un objeto se relaciona con los valores de las fuerzas y aceleración que experimenta según lo dicta la Segunda Ley de Newton (Sneed, 1971). Pero si "masa" es una función (o un conjunto de funciones), para caracterizarla por completo no basta con conocer su dominio: objetos o partículas, su codominio: números reales positivos, y sus relaciones con otros conceptos (la Segunda Ley), es necesario conocer además la regla de asociación entre los objetos del dominio y los del codominio y ésta se *determina empíricamente*. Para hacerlo debemos recurrir a objetos-patrón tales como granos o decímetros cúbicos de agua y a instrumentos tales como balanzas o básculas. Existen muchas maneras de determinar la masa de un objeto, pero si efectivamente determinan la masa todas ellas deben coincidir (dentro de los márgenes del error experimental).

La clásica distinción de Frege entre los dos componentes del significado, sentido y referencia, puede auxiliarnos a entender qué está pasando. Existen muchos posibles sentidos (por no decir infinitos) en los que el referente Venus puede ser introducido: lucero matutino, lucero vespertino, segundo planeta, planeta con la atmósfera más densa, etc. pero todos ellos son sentidos del mismo referente. Análogamente existen numerosas maneras o procedimientos para determinar la masa. Lo relevante es que *al menos una* de ellas, aunque ninguna en particular, es necesaria para determinar la regla de asociación, y en consecuencia elucidar el significado completo del concepto "masa".

Por otra parte, la relación entre conceptos e instrumentos y técnicas no se reduce a que para determinar o aplicar los primeros sea necesario realizar un cierto proceder con objetos, tal como podría hacerlo algún artilugio mecánico o cibernético diseñado para ello. La *tekne* es más que un mero hacer, es un saber hacer, un hacer intencional, dirigido a un objetivo. Ese saber hacer nos aproxima o conduce a lo

deseado, se enfrenta a nuevos casos, proporciona una respuesta a cuestiones del tipo: ¿cómo construir una báscula cuya sensibilidad sea de mil millonésimas de gramo? o ¿cómo determinar la variabilidad genética de una población?, antes de que las formas de hacerlo sean conocidas. Al irse sumando, los métodos de determinación de funciones o de identificación de entidades, van robusteciendo (estabilizando) los conceptos a los que se aplican. De esta manera, no sólo el significado sino también la dinámica de nuestras teorías depende, aunque no en exclusiva, de sus métodos, técnicas y procedimientos empíricos.

Así como una historia de las teorías debe (o debería) decirnos cómo éstas han ido ganando aplicaciones, a qué tipo de fenómenos se han ido aplicando, una historia de los conceptos debe decirnos cómo éstos han ido ganando robustez. El grado de robustez de los conceptos no es inherente a ellos, no es una propiedad necesaria, sino que depende de las contingencias de la historia, de aspectos contextuales, de su utilidad y métodos de aplicación.

### 3.2. Percepción y cognición

La *tekne* se constituye a través de un proceso de aprendizaje práctico, de una empiria que nos otorga cierta familiaridad y conocimiento de los objetos, pero también modifica nuestros modos de percepción y cognición. A diferencia de la *episteme*, la *tekne* no sólo opera con elementos conceptuales, sino que incluye además elementos no conceptuales, o al menos no conscientes.

Mucho se ha escrito acerca de la diferencia entre “ver” y “ver que”, entre ver algo y ver que ese algo es (un) x. Esta diferencia radica en la adquisición de ciertas disposiciones discriminatorias. Una vez que nuestros sistemas cognitivos se han conformado e inician su actividad, siempre estamos en posesión de (o atrapados por) determinadas disposiciones discriminatorias; sin embargo, a veces nos es permitido pasar de unas a otras<sup>163</sup> y ello requiere de un adiestramiento. Aprender a reconocer en la fragua el rojo preciso del hierro para forjar el sable, puede llevar años al aprendiz, pero una vez que lo consigue no puede dejar de verlo ahí donde se presente, lo verá en el cielo al atardecer, o en los erizos de la cena. Ha adquirido ciertas disposiciones discriminatorias que no son conscientes, ocurren por así decirlo “en automático”, se adquieren mediante un proceso de creciente

---

<sup>163</sup> Existen algunas disposiciones discriminatorias invariantes e innatas (v.g., no podemos ver un rostro humano cóncavo), pero otras son claramente adquiridas v.g., ver *un encendedor* o la *forma* precisa de una *membrana celular*, son estas últimas las que podemos modificar, aunque no completamente a voluntad, no las podemos diseñar a nuestro capricho.

automatización.<sup>164</sup> Este adiestramiento de la percepción es algo común en ciencia. Entre otros, la percepción entrenada permite la detección de casos anómalos, peculiares o interesantes. El experimentador distingue los casos interesantes no sólo por “buen olfato” sino por oficio (y tales distinciones, en ocasiones guían el curso de la ciencia).

Veamos ahora algunos aspectos en relación con el uso de instrumentos. Aprender a usar un instrumento implica adquirir una cierta destreza, ello requiere práctica, y aquí, la práctica literalmente hace al maestro, modifica su cuerpo. Pedro, antes de aprender a conducir, se diferencia de Pedro, campeón mundial de carreras de autos, *i.a.*, en que el segundo posee una serie de arcos reflejos ausentes en el primero. De igual manera, operaciones de laboratorio tan simples como manejar una pipeta, implican este tipo de relación con los instrumentos. Cuando ciertas técnicas se aprenden, se realizan de manera no deliberada y se fijan en estructuras distintas al cerebro, expresan un saber que está en nosotros, pero no es íntegramente conceptual o verbal. (el nadador o el pianista no es consciente de todo lo que hacen, pero si no lo hiciera no sabría nadar o tocar el piano).

El hecho de que este conocimiento no sea (totalmente) verbalizable otorga ciertos rasgos distintivos a su transmisión. Si bien los sujetos pueden ser *orientados* mediante un determinado conjunto de instrucciones (más o menos precisas) para operar con objetos, en muchos casos se requiere la presencia de un instructor. No se aprende natación mediante manuales. El aprendizaje de muchas técnicas, sobre todo las que usan tecnología novedosa, requiere no sólo de práctica sino de de instructores. Este aspecto muestra el sentido de ciertas actividades científicas como los viajes de capacitación. No sería racional hacerlos si pudieran suplirse con el envío de un manual.

Por último, pensemos en la forma en que un ciego maneja y “lee” su bastón. No es descabellado considerar que la unidad cognitiva no es el organismo ciego, sino la interacción ciego-bastón. En ciencia la interacción con nuestras herramientas es sumamente relevante. Hace tiempo, una colega que me enseñaba el manejo de cierto paquete estadístico, al preguntarle cómo se hacía cierta cosa me dijo: “si lo sé, pero déjame hacerlo, esas neuronas están en la computadora y los dedos”. La relación del experimentador con su instrumento proporciona al primero criterios para la selección de técnicas (de identificación de entidades y/o de determinación de funciones), que van más allá de los aspectos tradicionalmente considerados

---

<sup>164</sup> Debemos a Michael Polanyi, como a ningún otro, el haber señalado con claridad este punto. Cfr. especialmente Polanyi (1983).

epistémicos -y recordemos que tales técnicas son necesarias para la determinación del significado.

### 3.3. *Tekne y phronesis*

La *phronesis* se relaciona con la *episteme* no sólo directamente, sino también indirectamente a través de la *tekne*, pues la creación y transformación de cosas presupone la realización de juicios prudenciales. El hacer requiere obtener y administrar recursos, para ello es menester un mínimo de adecuación con los valores propios de contextos locales. Tales valores no se introducen de manera individual, sino como sistemas. Nuestras distintas metas (epistémicas y no epistémicas) pueden estar en conflicto y no siempre es posible “desactivar” unas en la búsqueda de las otras. La tensión se resuelve mediante juicios prudenciales.

Así, por ejemplo, la administración y la planeación involucran contratos sociales e introducen valores sociales en la toma de decisiones que influyen en el curso de las actividades científicas. La construcción de nuevos instrumentos también refleja la introducción de valores contextuales, el carácter monstruoso de muchos prototipos obedece en buena medida a que fueron hechos con piezas cuyo diseño obedecía a otros intereses. Se hicieron a partir de lo que había y lo que se podía, sobre “lo que se consiguió”, y de no haber sido así, no se habrían hecho. En la construcción de instrumentos los juicios prudenciales intervienen constantemente. Las discusiones en torno a la aceptabilidad de los márgenes de error están cargadas de ellos. ¿Hasta cuánto nos aproximamos a  $\pi$  antes de decidimos por una esfera imperfecta?

Pero no únicamente se construyen instrumentos; tanto los diseños experimentales, como los objetos mismos del discurso científico son construidos. La luz de la que habla Newton, aquella que entró a su habitación por un pequeño orificio y a la que hizo pasar por prismas y lupas, no es la luz llena de reflejos de una habitación normal, es, como decían algunos de sus contemporáneos, una luz “torturada” valga decir, “construida”. Las cepas puras de Mendel, o las muestras estadísticas, tampoco son objetos naturales y así en numerosas ocasiones. Todas estas construcciones requieren de adaptación a contextos locales (*i.e.*, se realizan ponderando razones históricas “extra-epistémicas”) y son necesarias para extender el campo de aplicaciones exitosas de una teoría.

También aparecen juicios prudenciales en cuanto a la relevancia, la pertinencia, el manejo o la presentación de los datos. ¿Cuándo juzga el dibujante que su representación gráfica es adecuada al carácter anatómico? ¿Cuántas generaciones son suficientes para considerar que el carácter “rugoso” ha permanecido constante?

¿Qué valor de  $\pi$  usamos en nuestros cálculos? etc. Por otra parte, como ha señalado Dobzhansky

Pocos experimentadores poseen la suerte suficiente como para que todos sus experimentos estén exentos de errores o accidentes, y es sólo el sentido común quien se encarga de descartar tales fallas. El peligro evidente es adscribir, y eliminar del registro de los resultados auténticos, aquellos resultados que no satisfacen las expectativas de uno (Dobzhansky, 1967, p.1589).

#### 4. *EPISTEME*, *PHRONESIS* Y *TEKNE*: RECAPITULACIÓN A MANERA DE CONCLUSIONES

En un ejercicio que recuerda la retícula propuesta por Laudan,<sup>165</sup> podemos destacar los siguientes puntos:

(i) La *episteme* requiere de la *phronesis* (o si se prefiere, la *phronesis* posibilita la *episteme*). En los cimientos de las teorías subyacen compromisos previos –cuya aceptación presupone la realización de juicios prudenciales– que actúan como condiciones de posibilidad y relevan aspectos contextuales históricamente contingentes.

(ii) La *tekne* requiere de la *episteme* y viceversa. Por una parte, la *tekne* encarna un saber dirigido a un objetivo previamente conceptuado, es decir, se refiere a estados de cosas de una porción del Mundo sobre la cual existe una representación. Por la otra, esclarecer el significado cabal de los conceptos científicos requiere del uso y la construcción de aparatos, técnicas y diseños experimentales, pues éstos proporcionan sentido a tales conceptos y de esta manera coadyuvan a revelar su referente.<sup>166</sup>

(iii) La *tekne* requiere de la *phronesis*. La adecuación a contextos locales, necesaria para su desarrollo, requiere constantemente de la realización de juicios prudenciales. Dicho desarrollo involucra tanto a instrumentos y técnicas como a los objetos del discurso científico. Por otra parte, los juicios prudenciales acompañan a la *tekne* en todas sus labores con los datos.

---

<sup>165</sup> Véase Laudan, L (1984) pp.62-63 y la ampliación propuesta por Marquina, J. (2005) Cap.5.

<sup>166</sup> Además, los métodos empíricos de identificación de entidades o de determinación de funciones contribuyen a explicar la permanencia (duración) diferencial de los conceptos de una disciplina. Por otra parte, si bien una requiere de la otra y la otra de la una, la *episteme* se diferencia de la *tekne* pues sus objetos, los conceptos, no son entidades espacio-temporales, en tanto que la *tekne* si incluye tales entidades y la *tekne* se diferencia de la *episteme* pues incluye componentes no verbales, necesarios pues co-determinan la dinámica científica.

(iv) Así como en el precepto “por sus frutos los conoceréis”, *episteme* y *tekne* se justifican entre sí y justifican a la *phronesis*. La racionalidad científica participa de las tres. La figura y el cuadro que se muestran a continuación condensan estas ideas.

En la figura 1 y en el cuadro 1 podemos ver condensadas las ideas anteriormente expuestas.

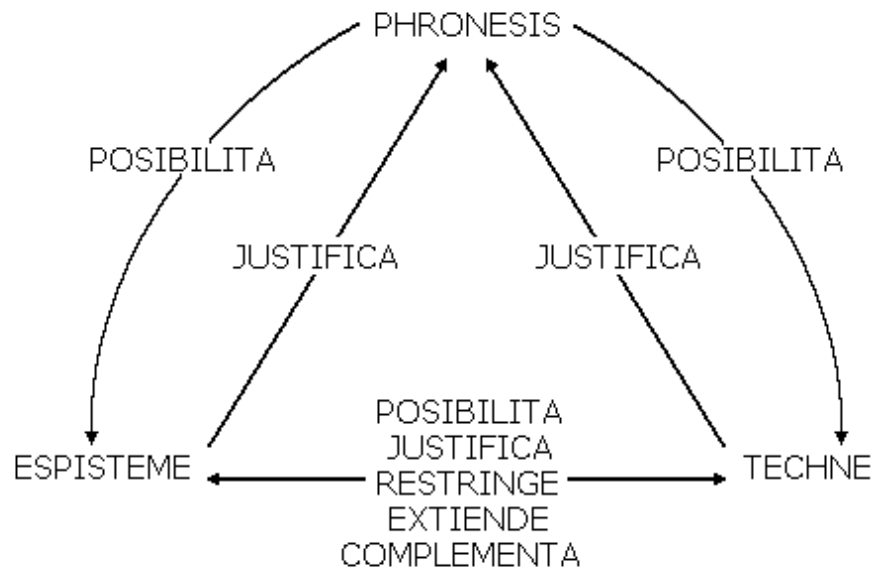


Figura 1 Tres aspectos de la racionalidad científica. Explicado en el texto.

| Componente  | Pregunta principal                  | Racionalidad preponderante | Labor o tarea preponderante                                 | Actividades preponderantes   |
|---|-------------------------------------|----------------------------|---|--|
| <i>Episteme</i><br><br>Dimensión conceptual<br><br>Mundo de las ideas   | Cómo es el mundo                    | Epistémica o inferencial   | Explicar  | Conceptuar, estructurar, representar, modelar  |
| <i>Tekne</i><br><br>Dimensión Metodológica-Instrumental<br><br>Mundo de los objetos y procesos                                  | Cómo podemos transformar el mundo   | Técnica o fáctica          | Transformar   | Causar, intervenir ,aislar, construir o estabilizar determinados sistemas o procesos empíricos   |
| <i>Phronesis</i><br><br>Dimensión Pragmático-Psico-Socio-Histórica<br><br>Mundo de los sujetos, sus interacciones y su historia | Qué es lo que conviene hacer y cómo | Fronética o prudencial.    | Elegir normas o principios evaluativos, y cursos de acción. | Atender, dirigir, decidir evaluar, persuadir polemizar, interesar, posibilitar, planificar enseñar, comunicar, capacitar, corregir, hacer ingeniería social. |

Cuadro 1. Detalle sobre los tres aspectos de la racionalidad científica.



## Referencias

1. Dobzhansky, T. (1967). Looking back at Mendel's discovery. *Science*, 156, 1588–1589.
2. Hacking, I. (Ed.). (1981). *Scientific Revolutions*. Oxford, New York: Oxford University Press.
3. Kuhn, T. (1970). Reflections on My Critics. En I. Lakatos y A. Musgrave (Eds.), *Criticism and the Growth of Knowledge* (pp. 231–278). Cambridge University Press.
4. Kuhn, T. S. (1970a). Postscript 1969. En: *The Structure of Scientific Revolutions* (2a ed., pp. 174–210). Chicago: The University of Chicago Press.
5. Kuhn, T. S. (1970b). *The Structure of Scientific Revolutions* (2a ed.). Chicago: University of Chicago Press.
6. Lakatos, I., y Musgrave, A. (Eds.). (1970). *Criticism and the Growth of Knowledge: Proceedings of the International Colloquium in the Philosophy of Science, London, 1965*. Cambridge: Cambridge University Press.
7. Laudan, L. (1981). A Problem-Solving Approach to Scientific Progress. En I. Hacking (Ed.), *Scientific Revolutions* (pp. 144–155). Oxford, New York: Oxford University Press.
8. Laudan, L. (1984). *Science and Values: The Aims of Science and Their Role in Scientific Debate*. Berkeley: University of California Press.
9. Marquina, J. E. (2005). *La tradición de investigación newtoniana*. México: Biblioteca de Signos (UAM-I) y Plaza y Valdés Editores.
10. Polanyi, M. (1983). *The Tacit Dimension*. Massachusetts: Peter Smith.
11. Ransanz, A. R. P. (1999). *Kuhn y el cambio científico*. México: Fondo de Cultura Económica.
12. Santiago, T. (2000). *Alcances y límites de la racionalidad en el conocimiento y la sociedad*. México: Biblioteca de Signos (Uam-I) y Plaza y Valdés Editores.
13. Sneed, J. D. (1971). *The Logical Structure of Mathematical Physics*. Dordrecht: Springer.
14. Toulmin, S. E. (2003). *Regreso a la razón: el debate entre la racionalidad y la experiencia y la práctica personal en el mundo contemporáneo*. Barcelona Península.
15. Velasco Gómez, A. (2000). La racionalidad científica en Duhem y Popper: buen sentido o reglas metodológicas. En T. Santiago (Ed.), *Alcances y límites de la racionalidad en el conocimiento y la sociedad* (pp. 39–46). México: Plaza y Valdés.