

Edna Suárez Díaz (Compiladora)

VARIEDAD
infinita
ciencia y
representación

UN ENFOQUE HISTÓRICO
Y FILOSÓFICO



 **LIMUSA**
NORIEGA EDITORES

Estilos de investigación científica, modelos e insectos sociales

RASMUS GRØNFELDT WINTHER*

Estilos de investigación científica, modelización y representación

Existe una cantidad significativa de trabajos recientes sobre modelización y representación, como se hace evidente en el presente volumen. Lo que pretendo hacer en este artículo es conectar este grupo de temas con la noción de *estilo de investigación científica*. Mi argumento general es que diferentes estilos coordinan formas radicalmente distintas de modelar y representar. En lo concerniente a modelos y modelado, los estilos difieren en varios aspectos: 1) en la estructura de los modelos que les son pertinentes, 2) en la función de la modelización, particularmente en la manera en que este proceso *unifica*, o al menos *conecta* modelos muy distintos, y 3) en la variedad de *virtudes teóricas* que se consideran importantes durante la modelización. Mostraré estas diferencias mediante el análisis de algunos casos particulares de investigación en los insectos sociales; estos casos son guiados por dos estilos diferentes, que yo llamo biología *composicional* y biología *formal*.

De los dos estilos que analizaré, uno se enfoca en los modelos matemáticos, mientras que el otro enfatiza una gama de modelos no matemáticos como los diagramas y las narraciones. Los modelos matemáticos consisten en representaciones matemáticas que contienen estructuras como variables y parámetros unidos por operadores (de relación). Muchos supuestos, técnicas y heurísticas, así como aproximaciones e idealizaciones son aplicados y utilizados en el proceso de modelado matemático¹. Todos ellos son funcionales en la modelización, incluso si no están presentes *directamente* en las representaciones (p. ej., ecuaciones). Esto es, considero que los *modelos* incluyen tanto a 1) las *representaciones* (p. ej., la ecuación de Hardy-Weinberg) como 2) las *técnicas, suposiciones, etcétera* (p. ej., los métodos de la teoría de probabilidades y el cálculo analítico) *pertinentes para inferir y presentar las representaciones*. Los mo-

* Instituto de Investigaciones Filosóficas, Universidad Nacional Autónoma de México.

delos composicionales, por el otro lado, consisten de representaciones de las *partes* de un sistema así como de las *interacciones* entre esas partes. Las partes pueden ser estructuras, procesos, mecanismos o funciones y se hace referencia a ellos en diagramas y narraciones de la biología composicional. Un papel importante lo juegan las varias suposiciones que se hacen en los modelos sobre la relevancia de los diferentes tipos de partes, para individualizar y caracterizar las partes pertinentes². La estructura de las representaciones y los modelos que las incluyen son, entonces, muy distintos en los dos estilos.

La unificación puede verse como una virtud importante del proceso de la modelización³. Siguiendo la visión kantiana de Friedman, una meta importante de la ciencia es la unificación de un gran número de representaciones y afirmaciones con bases empíricas. Esta unificación de la estructura teórica en un pequeño número de afirmaciones o representaciones aceptadas de forma independiente, fundamenta la teoría en un grupo organizado, pequeño y general de principios explicativos. Friedman se ha enfocado particularmente en la unificación de los modelos matemáticos y representaciones en la teoría física⁴ y ha argumentado muy convincentemente que la unificación es posible y útil en algunas de las áreas de este dominio. Creo que acierta al reconocer el poder de la unificación en muchas de las ciencias orientadas a las matemáticas, al menos como un ideal regulatorio kantiano; por mi parte, argumento que la unificación es crucial para algunos tipos de modelos en la biología formal. En este artículo abordaré el papel unificador de un poderoso modelo de la genética evolutiva: la ecuación de Price.

El tipo de unificación discutido anteriormente *no* es la única forma de relacionar representaciones. Como mostraré para el caso de los modelos de insectos sociales guiados por la biología composicional, conectar y relacionar las representaciones y tipos de representaciones⁵ puede ser muy productivo para el desarrollo de nuevos experimentos, inferencias y predicciones⁶. Sin embargo, esta conexión no implica la unificación en el sentido de *un modelo general* bajo el cual los otros modelos puedan ser subsumidos, sino la generación de representaciones *coordinadas* de diferentes aspectos del *mismo* sistema⁷. Con esta coordinación, se logra un nivel de comprensión científica más alta, de forma análoga al aumento de comprensión que se logra cuando se subsumen modelos matemáticos bajo un modelo matemático más general⁸.

En la filosofía de la ciencia, se dice que las estructuras teóricas siguen y muestran varias virtudes teóricas como la simplicidad, la generalidad, la precisión, la adecuación empírica, la amplitud de alcance, el poder explicativo, la fecundidad, la consistencia, la computabilidad, y la "conectividad" entre otros⁹. En la biología formal la simplicidad, generalidad y amplitud de alcance son consideradas virtudes muy poderosas; de ahí la búsqueda de relaciones de subsunción y derivabilidad. Las representaciones matemáticas en los niveles más bajos de abstracción, frecuentemente pueden ser derivadas de aquellas a niveles más altos¹⁰. Por el otro lado, en la biología composicional, la simplicidad y la generalidad, como tales, *no* se resaltan como virtudes; en su lugar

el poder explicativo, la adecuación empírica, la diversidad de representación y lo que podríamos llamar "conectividad" son consideradas virtudes centrales. La biología composicional enfatiza la importancia de la experimentación y la manipulación material, de ahí el interés en la adecuación empírica. Además, estudia sistemas que se componen de niveles de organización complejos que contienen una multitud de propiedades; por esto, considera como características deseables tanto a la diversidad de representación (de los diferentes aspectos del sistema) como a la conectividad forjadas por el proceso de modelización entre estas representaciones. La distribución y énfasis de las virtudes teóricas es, entonces, distinta en cada uno de estos estilos, tal como puede verse en sus respectivas formas de modelar y representar.

Primero exploraré algunos comentarios generales sobre los estilos de investigación científica para motivar algunas intuiciones básicas sobre esta unidad coordinadora de la investigación científica. Tornaré entonces a mis estudios de caso sobre los insectos sociales para comparar y contrastar explícitamente la estructura, función y virtudes teóricas pertinentes a los modelos y representaciones de cada estilo.

¿Qué es un estilo de investigación científica?

Un estilo de investigación científica involucra una serie de compromisos tanto en la teoría como en la práctica, con una forma particular de hacer ciencia. Existen varios estudios filosóficos sobre los estilos de investigación científica¹¹. Aunque sería muy útil hacer un análisis comparativo de estas diferentes propuestas¹², hacerlo está más allá de las intenciones del presente trabajo.

Sin embargo, la reciente discusión de Hacking es intelectualmente estimulante, de forma que vale la pena remarcar algunos aspectos de ella. Él nota que cada estilo, como tal:

Introduce una gran variedad de novedades incluyendo nuevos tipos de: objetos, evidencia, oraciones, nuevas formas de ser candidato de verdad o falsedad, leyes, o en cualquier caso modalidades, posibilidades; uno también notará, en ocasiones, nuevos tipos de clasificación y de explicación¹³.

A esta lista yo añadiría nuevas formas de unificar, entender y modelar. Cierto número de temas de interés *filosófico* están presentes aquí. Hacking defiende la idea de que la objetividad surge de los estilos de investigación:

Esto no ocurre porque los estilos son objetivos (esto es, que hemos encontrado los mejores métodos imparciales para llegar a la verdad), sino porque *ellos han establecido lo que es ser objetivo* (verdades de ciertos tipos es lo que obtenemos mediante ciertos tipos de investigaciones, que responden a ciertos estándares)¹⁴.

Los estilos dan forma y determinan la posibilidad y naturaleza misma de la objetividad. Más aún, Hacking añade un elemento semántico a la discusión sobre los estilos:

Cada nuevo estilo... trae consigo nuevas oraciones, cosas que casi literalmente nunca antes fueron dichas. Esto es difícilmente poco común. Eso es lo que la gente vivaz ha estado haciendo desde los inicios de la raza humana. Lo que es distinto en los estilos es que *ellos introducen nuevas formas de ser candidato de verdad o falsedad*¹⁵.

Los estilos son constitutivos del mismo significado y estructura de las proposiciones de la ciencia. Es interesante ahondar en las opiniones, filosóficamente sofisticadas, de Hacking respecto al papel central de los estilos en la investigación científica.

En otros lugares, he comenzado a desarrollar mi propio análisis de los estilos¹⁶. Como yo lo veo, las diferencias importantes entre ambos no surgen de los dominios naturales estudiados ni de las especialidades científicas incluidas en cada uno de ellos, sino, más bien, de sus distintas *metodologías* para teorizar y experimentar. Cada estilo puede indagar de distintas formas, y de hecho lo hace, en los mismos sistemas biológicos (p. ej. el desarrollo en organismos). Algunas veces hasta llegan a conclusiones en conflicto sobre las entidades y los procesos del sistema. Estos conflictos se deben en gran medida a que cada estilo *añora la completitud*; es decir, cada uno utiliza sus propios métodos para desarrollar una teoría general coherente con la cual pretende explicar, de una manera necesaria y suficiente, *todos* los datos relevantes.

Identifico dos estilos diferentes, el *formal* y el *composicional*; cada uno tiene sus propias formas de razonar, a saber, explicar, modelar, y abstraer que le son internamente consecuentes. Mientras que la biología formal gira en torno a los modelos y leyes matemáticos, la biología composicional se enfoca en partes y todos materiales. Muchos filósofos y biólogos consideran que la biología formal es más interesante, importante y filosóficamente robusta. La genética de poblaciones teórica, que emplea el estilo formal, y que se ocupa de la dinámica del cambio evolutivo en las poblaciones, es comúnmente considerada como el paradigma de la biología teórica; una buena cantidad de análisis filosófico se ha dedicado a ella¹⁷. A la biología composicional, por el otro lado, se le acusa en ocasiones de ser meramente una ciencia filatélica o de estar obsesionada con los detalles mecanicistas. Esto es injusto, pues el estilo composicional es realmente científico, como pretendo demostrar. También resulta desafortunado, e incluso irónico, que el estilo composicional, que caracteriza a la *mayoría* de la biología, haya recibido la *menor* parte de la atención filosófica. Un impulso extra de mi proyecto viene de las preocupaciones sociales, económicas y éticas propias de la genética molecular, la fisiología, así como de la biología celular y del desarrollo; todas ellas ciencias biológicas que emplean el estilo composicional. Por ejemplo, la ingeniería genética, la investigación en células troncales y las terapias médicas derivada de la bioingeniería son analizadas más adecuadamente como casos de la biología composicional y no de la biología formal.

Entre la biología formal y la composicional los patrones de explicación y modelización son radicalmente distintos. Una caracterización más detallada de las diferencias

entre estos estilos se ha publicado en otros lugares¹⁸, aquí solamente daré una breve descripción. Los filósofos Cummins y Haugeland¹⁹ hicieron una importante distinción entre lo que yo llamo las explicaciones *basadas en leyes* y las explicaciones *basadas en partes*. En la estrategia explicatoria *formal* un conjunto de fenómenos o un modelo o ley relativamente concreto es explicado en relación con un modelo o ley más general, en el que se hace encajar al modelo o ley más concreto; en estos casos, los modelos y leyes consisten, por lo general, en formalismos matemáticos. Hempel insistía que esta relación, que él describió en términos lógicos, debería ser deductiva, pero ahora existen una variedad de opiniones respecto a la relación entre los modelos o leyes formales concretos y abstractos²⁰. Independientemente de la diversidad de estas opiniones, existe un énfasis general en que las leyes formales son la *fuerza* y el *fondo conceptual* de las explicaciones.

Por el otro lado, una explicación basada en partes se presenta cuando 1) *las partes*, 2) *las propiedades correspondientes a las partes* (p. ej. funciones y capacidades), y 3) *la organización relevante de las partes y sus propiedades, que también describe las interacciones y las relaciones entre ellas (la organización puede ser no-agregativa²¹) son utilizadas para dar cuenta de propiedades del sistema (el todo)*. El objetivo de la explicación es aclarar las propiedades del sistema composicional (p. ej. las funciones y capacidades del sistema).

Cummins y Haugeland han enfatizado la relevancia para la psicología de la estrategia explicativa basada en partes. Iniciemos con Cummins:

Un argumento muy importante de este estudio es que los fenómenos psicológicos no son típicamente explicados mediante su subsunción a leyes causales, sino al tratarlos como manifestaciones de capacidades que son explicadas mediante análisis^{22, 23}.

Haugeland presenta un argumento similar:

Sólo el estilo nomológico derivacional pone énfasis explícito en ecuaciones semejantes a las que generalmente se asocian con las leyes científicas. Pero argumentaré que sólo el estilo sistemático²⁴ es directamente relevante a la psicología cognitiva²⁵.

Yo extiendo sus argumentos a la Biología. Comúnmente, las explicaciones basadas en partes, más que las basadas en leyes, son la estrategia explicativa adecuada y común para muchas ciencias biológicas, como también han mostrado Kauffman y Wimsatt²⁶, y ciertamente es la forma pertinente al estilo composicional²⁷.

Las estrategias de modelización (y por lo tanto de representación) también son radicalmente distintas entre estos dos estilos. El estilo formal tiende a enfocarse en los modelos matemáticos (p. ej. la ecuación de Price que se discutirá a continuación), mientras que el estilo composicional enfatiza los modelos materiales, diagramáticos y narrativos²⁸. Mostraré cómo los modelos diagramáticos son centrales para la biología

composicional a partir de mis estudios de caso sobre varios aspectos del evo-devo (es decir, la biología evolutiva del desarrollo) de la morfología y fisiología de las hormigas hembras.

Insectos sociales: dos estilos en acción

El objetivo de esta sección es presentar dos formas muy distintas en las que se han desarrollado investigaciones sobre los insectos sociales; uno derivado de la biología formal y otro a partir de la biología composicional. Cada uno de los dos estilos de investigación involucra distintas formas de modelización y por lo tanto de representar las estructuras y procesos que se consideran pertinentes. Más aún, los dos estilos se enfocan en aspectos muy distintos de las colonias de insectos sociales.

Biología formal: la genética evolutiva teórica y la ecuación de Price

La genética evolutiva teórica es una disciplina guiada por la biología formal. La genética evolutiva es, a grandes rasgos, el estudio mediante la utilización de herramientas matemáticas del cambio a lo largo del tiempo de la constitución genética de las poblaciones. Los genes son considerados como los índices esenciales del cambio evolutivo. Desde la perspectiva de la genética evolutiva teórica, la evolución se *define*, de hecho, como el cambio en el tiempo de las frecuencias genéticas en las poblaciones. Puesto que los genes se interpretan como los agentes causales del fenotipo (a través del desarrollo), cualquier cambio en la distribución de los fenotipos en una población (mediante, por ejemplo, selección natural y migración entre poblaciones) *también* constituye un cambio en la distribución de genes en la población. Existen cuatro procesos evolutivos que cambian las frecuencias genéticas: las mutaciones, la migración, la deriva génica al azar y la selección natural²⁹. El edificio teórico de la genética evolutiva es una compleja estructura matemática que describe una gran variedad de relaciones entre estas fuerzas bajo una amplia variedad de condiciones. Las explicaciones basadas en leyes son ubicuas y aunque existen significativas discusiones sobre la importancia relativa de estas fuerzas evolutivas³⁰, existe una tendencia generalizada en la genética evolutiva, la cual es limitada en su poder explicativo, de considerar a la selección natural como la más importante de estas fuerzas. Aún si se admite la importancia de las otras fuerzas como factores causales en cambios de frecuencias genéticas, la mayoría de los biólogos están de acuerdo en que la selección natural es la *única* fuerza capaz de producir *adaptaciones* —aquellas partes del fenotipo que tienen una función clara y que están muy bien adecuadas a su ambiente. A continuación presentaré un enfoque formal que describe la acción de la selección natural.

La ecuación de

Uno de los mo
de Price³². Este
dores que le sig
Como hace no
matemática qu
importantes so
Michael Wade
y explicativas c
describir camb
entre otros niv
es aplicable a c
sociales son gr
relevante a ella
los casos de sel

La idea b
ter, que es a su
el promedio c
rianza, es dec
covarianza es
un carácter y u
adecuación rel

*Acoplamiento.
(carácter: ad
tipos de indivi*

1. Alta: Baja
2. Media : M
3. Baja: Alta

1. Alta: Baja
2. Media : B
3. Baja: Baja

1. Alta: Med
2. Media : B
3. Baja: Alta

Tabla 1. La re
Bajo" significa
Esta tabla pret
particular com

La ecuación de Price: lo básico

Uno de los modelos clásicos de la genética evolutiva teórica es el modelo de covarianza³¹ de Price³². Este modelo fue concebido por su descubridor, G. R. Price, y por los investigadores que le siguieron, como un modelo extremadamente *general* de la selección natural. Como hace notar Steve Frank, “[la] ecuación de Price se basa en un grado de abstracción matemática que es poco común en la genética evolutiva.”³³ Aunque existen desacuerdos importantes sobre los detalles del modelo, investigadores como Frank, David Queller y Michael Wade, están de acuerdo con varias de las propiedades descriptivas, heurísticas y explicativas de la abstracta ecuación de Price. Ésta ha sido particularmente útil para describir cambios en poblaciones que poseen estructuras jerárquicas, que consisten, entre otros niveles, de *organismos y grupos de organismos (emparentados)* —por lo tanto es aplicable a casos de selección familiar³⁴ y de grupo. Dado que las colonias de insectos sociales son grupos de organismos emparentados, la ecuación de Price claramente es relevante a ellas. Es al consenso entre los genetistas evolutivos respecto a su uso para los casos de selección grupal y familiar, a lo que me enfocaré.

La idea básica de la ecuación es que la fuerza de la selección sobre cualquier carácter, que es a su vez una medida de la magnitud de la fuerza presente para cambiar el promedio de un carácter en la población, se puede modelar como una covarianza, es decir una correlación entre 1) el carácter y 2) la adecuación relativa. Esta covarianza es medida en un rango de individuos de diferentes tipos; cada tipo posee un carácter y un valor de adecuación relativo particulares (es decir, ni el carácter ni la adecuación relativa está necesariamente fija con respecto al otro). La tabla 1 presenta

<i>Acoplamiento de diferentes magnitudes (carácter: adecuación relativa) en distintos tipos de individuo</i>	<i>¿Cuál es la magnitud de la covarianza entre el carácter y la adecuación relativa?</i>
1. Alta: Baja 2. Media : Media 3. Baja: Alta	<i>Alta</i>
1. Alta: Baja 2. Media : Baja 3. Baja: Baja	<i>Ninguna</i> No hay varianza en la adecuación relativa del carácter a diferentes valores.
1. Alta: Media 2. Media : Baja 3. Baja: Alta	<i>Media</i> El carácter y su adecuación relativa cambian sin mucha correlación.

Tabla 1. La relación entre las magnitudes acopladas del carácter y la adecuación relativa (“Alto: Bajo” significa que el carácter es alto y la adecuación relativa es baja) y la magnitud de la covarianza. Esta tabla pretende ser una herramienta heurística para entender el concepto de una covarianza, en particular como se utiliza en el caso de la ecuación de Price.

de forma cualitativa la relación entre tres diferentes casos del acoplamiento de la magnitud del carácter y de la magnitud de la covarianza³⁵. Mientras más alto es el valor de la covarianza y la correlación, mayor resulta la fuerza de selección —esto, de hecho, es cierto *por definición*. Una forma intuitiva de pensar en la ecuación de Price es en el sentido de que mide la *estructura* de la relación entre cualquier carácter y la adecuación relativa. Ahora, asumiendo que existe herencia de los cambios (seleccionados) en el carácter, entonces la selección puede *también* ser efectiva entre generaciones.

Esta es la representación *formal* básica de la covarianza tal como la presentan Wade y Queller³⁶:

$$[1] \quad \Delta \bar{z} = \text{Cov}(\omega_i, z_i)$$

Considérese una población de unidades de diferentes tipos i y que cada una tiene valores particulares para el carácter y la adecuación relativa. Aquí z es cualquier carácter, que también puede ser la frecuencia del gene en un *locus* en un individuo. El término z_i es el valor de z para el tipo i , mientras que la variable \bar{z} es el promedio del carácter, que puede ser también la frecuencia de un alelo en un cierto *locus* en una *población* particular de individuos (es decir, la frecuencia alélica promedio). Nótese que $\Delta \bar{z} = E[z_i'] - E[z_i]$, donde el apóstrofe indica el promedio del carácter después de la selección. La variable ω_i es la adecuación relativa³⁷ de los individuos del tipo i . El cambio (Δ) en el promedio del carácter es, entonces, una función de la covarianza entre el carácter y la adecuación relativa. Donde exista una covarianza distinta de cero, existe éxito reproductivo diferencial, debido a la selección de tipos con distintos valores del carácter (z_i), la cual resulta en un cambio en la frecuencia de genes asociados con el, o causales del, carácter.

Una propiedad muy importante e interesante de la ecuación de Price es que puede *expandirse* a múltiples niveles de selección. Los caracteres y adecuaciones relativas se pueden asignar a tipos de 1) grupos y 2) organismos que compongan esos grupos. Así, la fuerza de selección es la función de dos covarianzas, cada una midiendo la fuerza de selección a un nivel particular, grupo u organismo. La representación formal como la modeló Wade³⁸ es:

$$[2] \quad \Delta \bar{z} = \text{Cov}(\omega_{i,j}, z_{ijk}) + \text{Cov}(\omega_{.j}, z_{.jk})$$

Aquí ω_i es la adecuación relativa de los individuos del genotipo i en el grupo j ; z_{ijk} es la frecuencia (que es el *carácter*) del alelo k en un individuo de genotipo i en el grupo j ; los puntos en subíndice indican que en este caso se ha obtenido el promedio de los diferentes tipos de individuos en un grupo. La segunda covarianza, por lo tanto, representa la fuerza de selección *entre grupos* (donde todos los tipos individuales son

promediados dentro de cada grupo). Es útil observar en este contexto que una forma evolutivamente importante de incrementar la segunda covarianza es teniendo *estructura familiar*³⁹, en la que los organismos que pertenecen a un grupo están *emparentadas* entre sí. Esta situación incrementa la varianza entre grupos en sus caracteres grupales. Y dado que la covarianza aquí puede mostrarse como el producto de 1) la regresión de la adecuación grupal contra los caracteres grupales, multiplicado por 2) la varianza en el carácter grupal, la covarianza se aumentará en la medida en que incremente la varianza de los caracteres grupales⁴⁰.

La ecuación de Price aplicada a los insectos sociales

La ecuación de Price puede ser aplicada a colonias de insectos sociales. Antes, es necesario presentar una descripción básica de la genética de los insectos sociales. Como describió Hamilton en 1964, las hembras de los himenópteros están más emparentadas con sus hermanas (coeficiente de parentesco⁴¹ = 0.75) que con su descendencia (coeficiente de parentesco = 0.5), asumiendo que las hembras tengan el mismo padre. Este alto nivel de parentesco entre las hembras se explica porque los himenópteros son organismos haplo-diploides, es decir, los machos tienen sólo uno de los cromosomas que constituyen cada par, mientras que las hembras tienen ambos cromosomas de cada par. Así, considerando sólo el parentesco, una hembra debería escoger ayudar a la descendencia de su madre, o sea a sus hermanas: "nuestro principio nos dice que incluso si este nuevo adulto tuviera un nido construido y libre para utilizar, ella preferiría, si todo permanece igual, regresar al nido de su madre y proveer una celda para el crecimiento de una hermana extra que proveer una celda para una hija propia."⁴² La estructura genética haplo-diploide explica cómo es que existen conflictos selectivos al interior de las colonias de los insectos sociales.

En el caso de los insectos sociales, existe selección a dos niveles: 1) entre colonias y 2) al interior de las colonias (entre individuos o "grupos de interés"). La selección intra-colonial que está representada en la primera covarianza de la ecuación [2]; se da, por ejemplo, cuando las obreras compiten con la reina para alterar la proporción de sexos en la colonia. La adecuación de la reina, como argumentó Fisher en su libro de 1930⁴³, se maximiza cuando ella invierte igualmente en hijos e hijas (está igualmente emparentada a ambos). Una obrera está emparentada por 0.75 a una hermana, mientras que sólo por 0.25 a un hermano; por lo tanto, para una obrera una hermana es tres veces más valiosa que un hermano, y ellas entonces maximizan su adecuación (inclusiva) cuando invierten tres veces más en las hembras reproductivas comparado con lo invertido en los machos. Trivers y Hare, siguiendo los desarrollos teóricos de Hamilton⁴⁴ sobre la selección a nivel de familia, sugirieron que las obreras siempre preferirían criar hermanas que descendencia propia *siempre que* pudieran modificar la proporción de sexos de los descendientes reproductivos hacia una proporción de 3:1 entre ninfa⁴⁵ y machos,⁴⁶ existiendo entonces un conflicto intra-colonial por la proporción de sexos⁴⁷.

El punto clave aquí es que siempre existen formas de profundizar el uso de la ecuación de Price: 1) para abordar la temática y conflictos de la evolución de la proporción de sexos⁴⁸ y 2) en general, para describir las condiciones de incremento en la frecuencia de un gen mediante un comportamiento altruista⁴⁹ en una población colonial estructurada, cuando la selección intra-colonial contra el altruismo es menor que la selección inter-colonial a favor del altruismo, como señaló Hamilton en 1975⁵⁰. La aplicación de la ecuación de Price a los insectos sociales que he bosquejado aquí es matemáticamente compleja y no abundaré más en ella⁵¹.

La ecuación de Price y las virtudes filosóficas de los modelos formales

La ecuación de Price es *biológicamente* útil para modelar y representar selección jerárquica, y como hemos visto ha sido utilizada para ese propósito científico. Además es *filosóficamente* valiosa para resaltar algunas de las virtudes teóricas que poseen los modelos formales. Exploraré tres de esas virtudes: 1) nivel de simplicidad y generalidad, 2) poder de unificación teórica, y 3) poder explicativo, que surge de la rica estructura interna que le permite ser aplicada a diversos problemas empíricos.

Los investigadores que utilizan la ecuación, la identifican como poseedora de la cualidad de ser muy abstracta y simple; Frank hace notar que:

La ecuación es mucho más abstracta que las matemáticas aplicadas comunes de la evolución; simplemente sugiere una forma de mapear a miembros de un grupo en/a un segundo grupo [*grosso modo*, entidades antes y después de la selección][...] La ecuación de Price ha sido la única forma de estudiar problemas generales de interacciones de familia⁵².

Aquí Frank argumenta que, al menos en parte gracias a su generalidad, la ecuación es la única forma de abordar, en una forma informativa y profunda, preguntas sobre la estructura familiar. También parece estar diciendo que la ecuación es una teoría general de la *evolución* y no sólo de la *selección*, "la ecuación completa describe cambios selectivos en una generación y la *respuesta a la selección* [que, por definición, involucra herencia]⁵³." La generalidad de la ecuación es poderosa tanto por razones teóricas como empíricas, como veremos a continuación. Wade también resalta la generalidad del tipo de covarianza jerárquica defendida por Price: "es una descripción muy general del cambio en el valor del fenotipo promedio en una generación⁵⁴." Sin embargo, Wade *no* considera que la formulación particular de Price sea una descripción general completa del proceso evolutivo, pues carece (nuevamente, según Wade) de la información y estructura necesaria sobre la herencia⁵⁵. No abundaré más en este tema, pero a manera de resumen podemos decir que tanto Frank como Wade sostienen que la representación de la covarianza de Price es, al menos, una teoría general de la selección.

Más aún, la ecuación de Price es una teoría general sobre *cualquier* proceso de selección⁵⁶, lo que es un punto a su favor respecto a su nivel de generalidad. Se ha con-

siderado como una descripción extremadamente abstracta de los procesos de selección, no sólo en la teoría de la genética evolutiva, sino en *cualquier* dominio, incluyendo la Psicología y la Química⁵⁷. Price hace notar que:

Mi principal sugerencia es que uno debe empaparse bien de las complejidades de los procesos selectivos biológicos, pero trabajar matemáticamente en sistemas de selección abstractos y generales, más que en la selección biológica o cualquier otro sistema real de selección. La razón para la primera parte de la sugerencia es que a menos que uno sepa algo sobre el rango de los fenómenos sorprendentes que ocurren en la selección biológica, las ideas que se tengan sobre lo que se debe investigar en los modelos matemáticos son, casi seguramente, demasiado simples y poco imaginativas. (p. ej. ¿quién pensaría en inventar la reproducción arrhenotokous⁵⁸ si no existiera realmente? Sin embargo, es un sistema altamente exitoso, característico de esos insectos tan exitosos como las hormigas, las abejas y las avispas.) La razón para la segunda parte de la sugerencia es obvia, al punto que parecería innecesaria hacerla si no fuera por el hecho de que los biólogos matemáticos que trabajan con selección parecen lidiar en la mayoría de los casos con sistemas actuales más que con sistemas generales. Por lo tanto, puede ser útil decir algo más sobre los sistemas de selección abstractos y generales⁵⁹.

Frank concluye su artículo de 1995 con optimismo: "Y el futuro posiblemente demostrará que esta rica y poco comprendida ecuación sea, de hecho, la clave para una teoría de selección más amplia que trascienda la genética de poblaciones⁶⁰."

Una de las ventajas de que la ecuación sea una formulación general, es que puede *unificar* una variedad de representaciones. Por ejemplo, puede ser utilizada para relacionar una variedad de diferentes teorías y procesos relacionados con los insectos sociales y su estructura social, incluyendo la competencia intrasexual y la endogamia⁶¹, *bajo* un modelo y una representación general. Entonces, se concreta en una variedad de formas para diferentes procesos. En un artículo posterior, Frank hace una afirmación general sobre la unificación mediante la ecuación de Price:

La ecuación de Price constituye un marco conceptual simple y exacto para unificar modelos de selección natural. Cada modelo individual puede, por supuesto, ser obtenido mediante otros métodos. La ecuación de Price no es ni más ni menos que una notación artística, mostrando la simpleza de las relaciones entre ideas aparentemente muy distintas⁶².

Wade, en 1985, explícitamente muestra cómo el enfoque general de la covarianza puede ser utilizado para explicar, al adoptar una variedad de supuestos en diferentes dominios, los procesos de "selección suave, selección dura, selección familiar y selección de grupo" en poblaciones subdivididas. En particular:

Los modelos de selección suave, selección dura, selección familiar y selección de grupo pueden ser representados como variaciones de un modelo general que expresa el total del cambio en frecuencia de genes, en sí misma una covarianza, como la suma de dos componentes de covarianza: 1) la covarianza al interior de los grupos entre la adecuación relativa individual y la frecuencia génica individual promediada entre todos los grupos; y 2) la covarianza entre la adecuación relativa promedio grupal y la frecuencia génica promedio grupal[...] Los diferentes modelos de selección cambian estos componentes de la covarianza mediante sus supuestos⁶³.

Esta explícita discusión enfatiza el papel explicativo unificador que juega la ecuación —esto es, que subsume los modelos y representaciones más específicos de selección suave, selección dura, selección familiar y selección de grupo. Cada uno de los elementos de la covarianza tiene una interpretación diferente dependiendo de los supuestos particulares que le son relevantes a cada modelo y proceso de selección.

La segunda ventaja de que sea una ecuación abstracta es que puede ser *aplicada* a una variedad de áreas muy específicas, esto es, puede generar predicciones (a veces inesperadas) y explicaciones de procesos concretos. Es interesante que esta “tautología matemática⁶⁴,” con una rica estructura interna, tenga aplicaciones significativas. Respecto a la aplicabilidad de esta “tautología” Frank notó que: “La ecuación en sí misma no puede reducir la complejidad inherente a los modelos, pero la simple relación de covarianza entre caracteres y adecuación provee una forma compacta de observar los aspectos esenciales de la evolución social.” A través de esta notación, “nos da una forma más simple y natural de razonar sobre problemas complejos⁶⁵.” Así se pueden obtener nuevos acercamientos a problemas individuales, por ejemplo, sobre los procesos de selección familiar y cómo operan en las colonias de insectos sociales, mediante la formalización de esos problemas en términos de la ecuación de Price. Esto es “la ecuación de Price nos da una forma natural de pensar acerca de la decomposición jerárquica (especies, grupos, individuos, genes) y su asociación estadística⁶⁶ en diferentes niveles jerárquicos⁶⁷.” Aunque los detalles de la aplicación puedan ser complicados, “una vez que la estructura correcta se ha encontrado, resolver los problemas parece muy natural, tanto matemáticamente como biológicamente⁶⁸.” En resumen, la ecuación de Price puede ser útil para entender una variedad de procesos.

Brevemente, la ecuación de Price tiene las virtudes de ser general, unificadora y explicativamente poderosa en su aplicación empírica. Más aún, puede ser una herramienta importante en el análisis genético evolutivo formal de selección jerárquica en colonias de insectos sociales, como hemos visto. Es importante notar que existen una serie de problemas técnicos relativos al realismo y la justificación de los supuestos, así como de interpretación, en la ecuación de Price. No es una ecuación sin problemas, y se necesita una argumentación más amplia sobre el punto hasta el cual la ecuación satisface esas virtudes y también qué tan centrales deben ser estas virtudes en los estilos

con orientación matemática. Estos temas, sin embargo, están más allá de los alcances de este artículo.

Biología composicional: la biología evolutiva del desarrollo y la fisiología

Abordaré ahora la biología composicional. La biología evolutiva del desarrollo (evo-devo) y la fisiología son dos disciplinas guiadas por la biología composicional que nos han dado importantes acercamientos al estudio de las colonias de insectos sociales. Es interesante que tanto la evo-devo como la fisiología tiendan a ser utilizadas principalmente en el estudio de organismos; sin embargo, no es accidental que estas formas de explorar a los organismos hayan sido aplicadas a las colonias de insectos sociales. Existe la tradición de considerar a las colonias como "superorganismos", ésta tradición tiene sus orígenes en el artículo clásico de 1911 de William Morton Wheeler. La colonia es considerada análoga a un organismo en el sentido de que presenta fuertes interacciones internas de diferentes tipos y también posee coherencia funcional evolutiva y de desarrollo.

Los temas evolutivos y de desarrollo pertinentes a estas maneras composicionales de estudiar a los insectos sociales incluyen: 1) los procesos y funciones de diferentes canales de comunicación (p. ej. feromonas, contacto físico), 2) los procesos que tienen influencia en la determinación del sistema de castas, y 3) los mecanismos como la correcta distribución de las labores en la colonia que ayudan a mantener la homeostasis a nivel de colonia. Nótese que existen claros análogos organísmicos para cada uno de estos problemas; respectivamente: 1) señalización celular a corta y larga distancia, 2) diferenciación celular y, 3) mecanismos de regulación homeostática interorganísmica. La analogía de la colonia como un organismo está fundada en un *isomorfismo de la naturaleza del todo compuesto por partes* en cada uno de los dos dominios. Es decir, los procesos y estructuras importantes tienen una organización de un todo compuesto por partes tanto en las colonias de los insectos sociales como en los organismos. La diferencia clave radica en que el todo se convierte en una parte: los organismos son o bien considerados como un todo en un caso, o son considerados *partes* (de colonias de insectos sociales) en el otro caso.

Evo-devo y fisiología: lo básico

Evo-devo es, a grandes rasgos, el estudio principalmente experimental del cambio en los patrones de los procesos de desarrollo durante el tiempo filogenético. Si el desarrollo es el cambio de un individuo en el tiempo, entonces evo-devo es el estudio del cambio de un individuo en el tiempo⁶⁹. En evo-devo los genes son considerados, nuevamente, como agentes centrales. Frecuentemente, son interpretados tanto como los principales movilizadores del desarrollo, como las unidades que capturan y transmiten los cambios que ocurren en el desarrollo a lo largo del tiempo evolutivo. Las explicaciones en

evo-devo, muchas de las cuales se refieren a los genes como un tipo de parte crucial, siguen el patrón de explicaciones basadas en partes; por ejemplo, la expresión genética diferencial en distintas castas en las colonias de insectos sociales puede ser monitoreada y manipulada⁷⁰.

Los genes son un importante conjunto de partes que dan lugar a los procesos de determinación de castas, y por lo tanto son referentes importantes en las representaciones y modelos de la expresión diferencial de genes. Nuevos tipos de partes también se usan para otras actividades explicativas y representativas pertinentes a la evo-devo; por ejemplo, las homologías a *nivel de colonia* (partes a nivel de colonia como comportamiento grupal e individual, así como productos terminales del comportamiento como el nido), son usados exitosamente como caracteres para construir filogenias de abejas⁷¹ y avispas⁷². Más adelante exploraré un interesante estudio de caso de una explicación evo-devo para los insectos sociales.

La fisiología es otro campo guiado por la biología composicional, y se aplica, al igual que evo-devo, a los insectos sociales. Exploraré también un ejemplo del enfoque fisiológico sobre las colonias de insectos sociales; de nuevo, las explicaciones basadas en partes son el patrón explicativo principal, pero aquí son los procesos por arriba del nivel del gen los que juegan el papel preponderante. Para hacer explícita la analogía entre los organismos y las colonias de los insectos sociales, cabe mencionar *que el comportamiento de la hormiga como organismo da cuenta de y causa la fisiología a nivel colonia*. Esto es, el comportamiento de la hormiga como organismo da cuenta y causa la fisiología a nivel de la colonia en el mismo sentido en que el flujo de hormonas y señales nerviosas *dan cuenta y causan* la fisiología a nivel del organismo.

Sobre la estructura de los modelos y representaciones de los insectos sociales en el contexto de evo-devo y la fisiología

En esta sección analizaré dos ejemplos de investigaciones guiadas por el estilo composicional en los insectos sociales. Considerando el orden de aparición en la literatura y el incremento en la dificultad técnica de los detalles, iniciaré con el ejemplo que se enfoca en los procesos fisiológicos durante el desarrollo de las colonias de insectos sociales.

Hay una historia que requiere ser contada respecto a los procesos fisiológicos, a nivel colonial, los cuales son causales de la determinación del sistema de castas durante el tiempo de desarrollo de la colonia. Las hembras se desarrollan en ninfas o en obreras; Diana Wheeler, quien ha estudiado estos procesos, hace notar que ella "presenta una visión desde el desarrollo de la evolución de las sociedades⁷³." Lo que Wheeler encontró al revisar la literatura y, en su propia investigación, es que existen una serie de puntos decisivos durante el proceso de desarrollo de la hormiga hembra que determinan si se desarrollará en una ninfa o en una obrera. Puesto que en las sociedades simples de himenópteros "todas las hembras son reinas en potencia⁷⁴", estos puntos decisivos han evolucionado en el tiempo filogenético. Ella distingue dos tipos de influencias en el

desarrollo, que fuerzan activam (de ninfas), y 2) ninfa. La historión de castas⁷⁵.



Figura 1

Los factores cau ción de ninfas s organismos (p mas⁷⁷). Wheeler el comportamie huevo (dando m

desarrollo, que son *ellas mismas* aspectos de la fisiología de la colonia: 1) aquellas que fuerzan activamente a la hembra a convertirse en una obrera (inhiben la producción de ninfas), y 2) aquellas cuya presencia es necesaria para que la hembra se convierta en ninfa. La historia es bastante compleja, pero existen "temas comunes en la determinación de castas⁷⁵." Es en esto en lo que me enfocaré ahora.

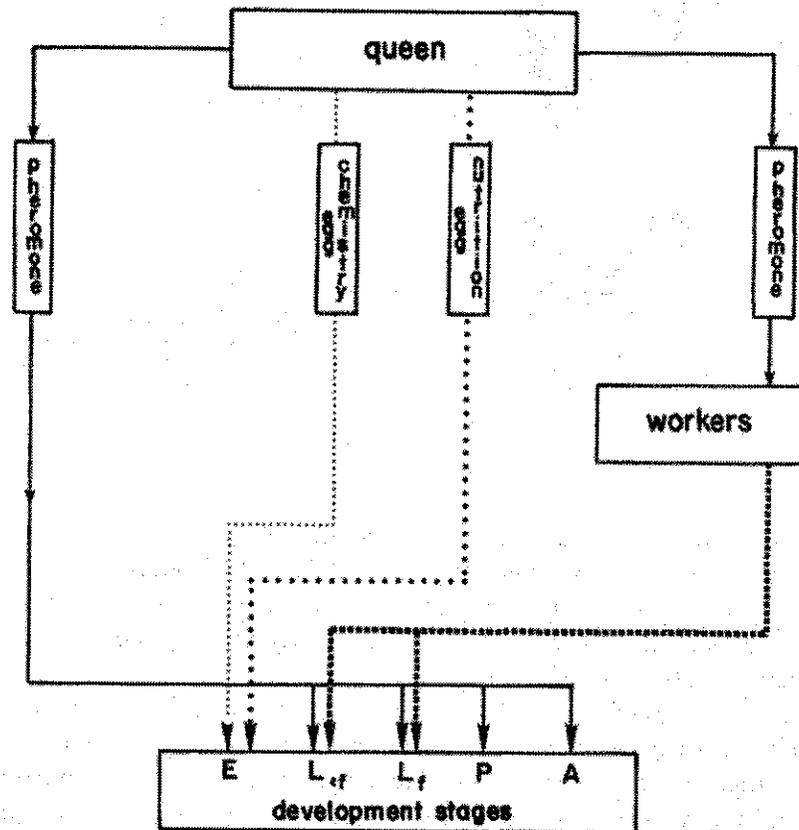


Figura 1

Los factores causales importantes de la fisiología colonial involucrados en la determinación de ninfas se han dividido en factores externos (p. ej. la hibernación⁷⁶) y en factores orgánicos (principalmente los efectos de la reina, mediados por una variedad de formas⁷⁷). Wheeler discute el fuerte efecto causal (mediado por feromonas) de la reina sobre el comportamiento de las obreras y el desarrollo de la larva, así como directamente en el huevo (dando más alimento y más RNA materno). Como se puede ver en la figura 1, la reina

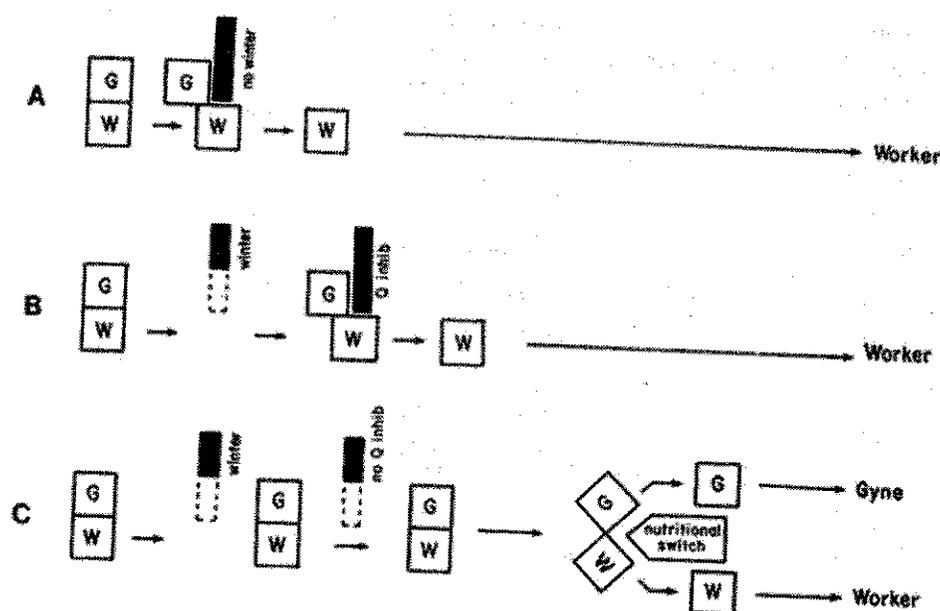


Figura 2

se representa como la fuente de muchos factores que afectan el desarrollo de las larvas. Esta representación, en forma de un diagrama de flujo, de las interacciones fisiológicas entre varias partes de las colonias de insectos sociales, es estructuralmente idéntica a las representaciones de las influencias de los genes en diferentes partes de un organismo que se hacen en la biología del desarrollo.

En la figura 2 puede verse una representación diferente de la información sobre el desarrollo y la fisiología obtenida a partir de una variedad de casos comparativos; en ella, los múltiples puntos decisivos se presentan explícitamente y el diagrama completo "representa el desarrollo de una hormiga hipotética similar a *Plagiolepis pygmaea*⁷⁸." Wheeler ha dividido el proceso en tres partes para mostrar lo que ocurre bajo diferentes condiciones (*A* y *B* llevan a las obreras, *C* puede llevar a las ninfas, dependiendo del resultado del "regulador alimenticio"⁷⁹). Una hormiga hembra particular *pierde bipotencialidad* (es decir la habilidad para desarrollarse como ninfa) si no hiberna o si existe inhibición de la reina mediada por feromonas. En varias especies de hormigas, la única forma mediante la cual las hembras pueden llegar a ser ninfas es: 1) si el huevo hiberna, 2) si no existe inhibición por feromonas de la reina [si 1) y 2) son satisfechos entonces la hembra en cuestión mantiene su bipotencialidad], y 3) el regulador alimenticio (mediado por cantidades *suficientes* de comida provistas a una hembra en particular por las obreras) se activa para producir cantidades suficientemente altas de

La hormona Ju es un estado es, por supuesto instructivos s en las colonias

Hace u sociales fue p tivo de los pa examinando notar que las polifenismo (es que no hay hacia hembra señales ambie dos regulador está presente, de diversos ge hormigas⁸³," patrón de exp (véase cajas 3-

Por otro en las varias e interrupción- genética esté i una fuerte evi se perdió un r linajes; la hipó pérdida ancest ocurre que la "w" y "s" en la red génica se i

La lección a la ausencia de la arquitectura (sin embargo, relativamente j nan, "nótese [del disco rudin informativa o p completa es m

Hormona Juvenil (HJ). Nótese, sin embargo, que este sistema de determinación de castas es un estado altamente derivado, "la hembra reproductiva [ninfa], no la obrera estéril, es, por supuesto, la forma femenina ancestral⁸⁰." Este caso nos brinda ejemplos muy instructivos sobre las representaciones de la investigación con orientación fisiológica en las colonias de insectos sociales.

Hace unos años un elegante ejemplo de investigación *evo-devo* sobre los insectos sociales fue presentado por Abouheif y Wray⁸¹. Ellos realizaron un análisis comparativo de los patrones de expresión genética de las alas de cuatro especies de hormigas, examinando tanto a las ninfas como a las obreras y soldados. Es importante hacer notar que las ninfas tienen alas, mientras que las obreras y soldados no —de ahí el polifenismo (múltiples fenotipos) de alas en las hormigas. Un resultado de sus estudios es que no hay evidencia de una razón genética inicial para el desarrollo hacia ninfa o hacia hembra no reproductiva; ambas tienen, de inicio, genomas equivalentes; son las señales ambientales como el fotoperíodo, la temperatura y la dieta los agentes de los dos reguladores y, en consecuencia, del polifenismo⁸². Esto es, si el estímulo apropiado está presente, se desarrolla una ninfa. Abouheif y Wray encontraron que "la expresión de diversos genes en la red está conservada en las castas aladas de las cuatro especies de hormigas⁸³;" es decir, las ninfas de varias especies presentan (básicamente) el mismo patrón de expresión de genes activos, mismo que también comparten con *Drosophila* (véase cajas 3-6 en la fila "wings" de la figura 3).

Por otro lado, el patrón de expresión de genes es interrumpido en *diferentes* puntos en las varias especies que producen hembras sin alas (véase los cuadros ■ —puntos de interrupción— en las celdas de la fila "no wings" de la figura 3). El hecho de que la red genética esté interrumpido en diferentes puntos en cada una de las cuatro especies es una fuerte evidencia que favorece la hipótesis de que la capacidad de desarrollar alas se perdió un número significativo de veces (en una variedad de formas) en diferentes linajes; la hipótesis alternativa, poco favorecida por la evidencia, es que existió una sola pérdida ancestral (o incluso un número muy pequeño de pérdidas ancestrales). También ocurre que la "morfología del disco rudimentario" es variable entre las especies (celdas "w" y "s" en la fila que representa los discos), lo que no es sorprendente dado que la red génica se interrumpe en forma diferente para cada especie.

La lección básica obtenida de este caso es que la arquitectura genética que subyace a la ausencia de alas es un carácter evolutivo variable y altamente derivado, mientras que la arquitectura que subyace a la *generación* de alas es un carácter conservado y ancestral (sin embargo, es importante tomar en cuenta el hecho de que los estudios abarcaron relativamente pocos genes en sólo cuatro especies de hormigas). Como ellos mencionan, "nótese [en la figura] la disociación entre la historia filogenética, la morfología del disco rudimentario, y los puntos de interrupción⁸⁴." Esto es, la filogenia no es muy informativa o predictiva de la morfología del disco o de la arquitectura genética. La red completa es mostrada para *Drosophila* —es necesario obtener más información sobre

Worker

Worker

Gyno

Worker

de las larvas.
biológicas
nética a las
organismo

ción sobre
tivos; en
completo
pema⁷⁸."
no diferen-
endiendo
lar pierde
dierna o si
nigas, la
el huevo
en satisfie-
regulador
embra en
de altas de

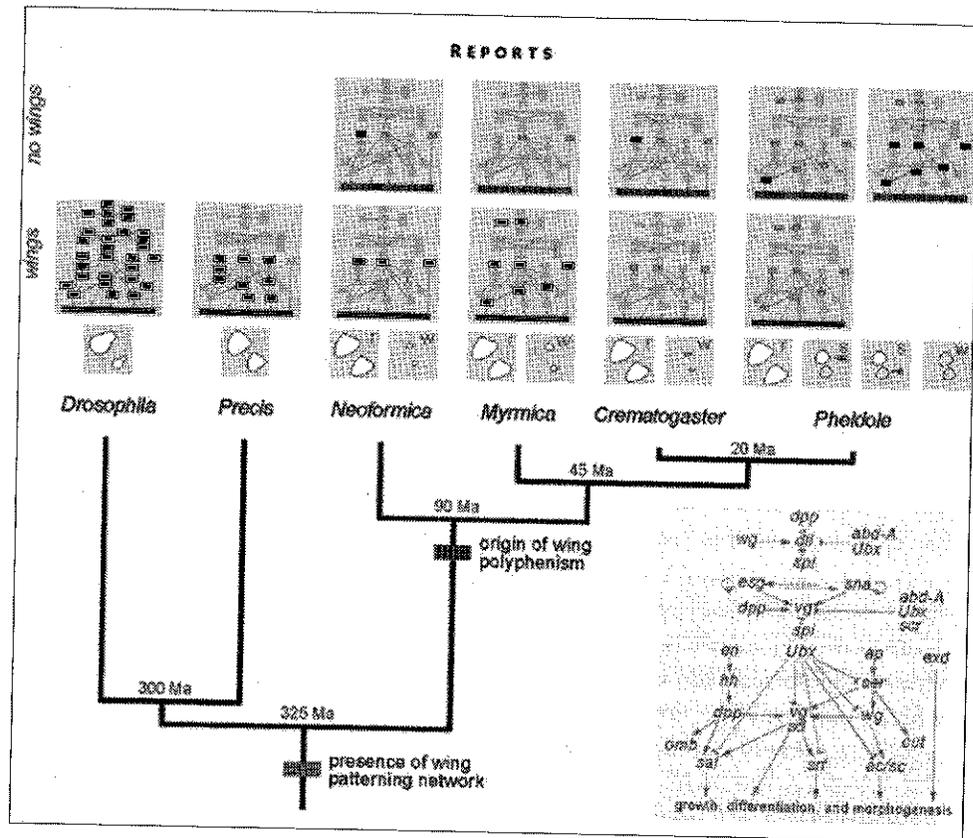


Figura 3

otros genes en la red (indicada en gris) de las diferentes especies de hormigas para hacer afirmaciones más robustas sobre la variabilidad y estabilidad.

La figura 3 es un modelo muy rico; se muestran tipos de representación de tres campos principales de la biología composicional: 1) la filogenia, del campo de la sistemática, 2) la red génica, del campo de la genética molecular, y 3) las ilustraciones de la morfología del disco rudimentario, del campo de la morfología comparada. En particular, resulta

interesante la representación de los diferentes puntos de actividad e interrupción de la red génica. La representación detallada de la red génica se presenta ilustrada como un diagrama de flujo de acción génica (esquina inferior derecha). Se abstrae después a pequeñas representaciones con la información esencial colocada en los *nodos* de diferentes acotaciones: ■ (activo), ■ (interrumpido), o ■ (no estudiado). Las acotaciones representan el estado de activación de los genes en la red. La naturaleza de la red génica en cada especie es comparada con la morfología de la estructura de las alas y la filogenia pertinente a esa especie. La presentación simultánea de los tres tipos de representación nos permite ver directamente las propiedades de cada especie y hacer inferencias y formular conclusiones, incluyendo que la filogenia no es muy informativa ni de la morfología del disco ni de los puntos de interrupción en la red.

Sobre las funciones y virtudes de la modelización y los modelos en la biología composicional

Una preocupación importante surge con respecto al estatus de las figuras 1, 2 y 3 como modelos; ¿hasta qué punto puede ser empleada la actividad de modelización (y representación) para generar *nuevas* informaciones y predicciones, *independientemente* de la experimentación, en la investigación sobre la fisiología y evo-devo de las colonias de insectos sociales? Hay un sentido en el que modelos como los considerados aquí son simples representaciones de datos y son, por lo tanto, demasiado cercanos al mundo empírico y no pueden ser manipulados *qua* modelos para generar nueva información⁸⁵. Si esto fuera cierto, estos modelos podrían ser "simples" representaciones que resumen la información obtenida experimentalmente.

Sin embargo, sostengo que estos tipos de representaciones son poderosos y generan nuevos 1) experimentos, 2) inferencias, 3) predicciones y, en general, (4) inspiración intelectual. Respecto a nuevos experimentos, dada la figura 1 podríamos diseñar y poner en marcha una serie de experimentos, por ejemplo, con el propósito explícito de variar y controlar los efectos de las feromonas *versus* la nutrición del huevo.

La figura 3 es un buen ejemplo de cómo estos tipos de representaciones pueden ser manipuladas también para generar inferencias sobre las relaciones sobre los varios tipos de información. La figura es, si no necesaria, al menos una forma muy clara y útil de representar los tres tipos de representación *adquiridos independientemente*⁸⁶. Es difícil imaginar un modelo más productivo que *conecte* la información. Es precisamente, como hemos visto antes, esta comparación explícita la que nos permite hacer inferencias sobre: 1) la utilidad predictiva de la filogenia para varios estados de la red génica o, para ponerlo en otros términos, 2) la estabilidad de la red genética en el tiempo evolutivo. Nótese que aquí también la conexión se da entre las representaciones y *no* entre los diferentes supuestos o técnicas de la modelización. Por ejemplo, las ricas metodologías de modelización de las filogenias y de las redes genéticas no están ligadas, pero las *representaciones particulares* derivadas de cada práctica de modelización si lo están.



para hacer

campos

mática, 2)

morfología

resulta

La figura 3 es también un valioso ejemplo de cómo pueden hacerse predicciones mediante la manipulación de este tipo de modelos diagramáticos. Considérese una filogenia más detallada también ligada a un modelo de red genética estudiada sólo en las mismas cuatro especies. La predicción natural sería entonces que para especies *muy cercanamente relacionadas genealógicamente*, habría al menos algunos puntos de interrupción conservados. A ciertas distancias filogenéticas, probablemente cortas, comenzarían a surgir pequeñas diferencias en los nodos de interrupción, y esto podría también ser potencialmente predicho si se conoce algo sobre la composición de la estructura de los clados del árbol (p. ej. ¿qué tan cercanamente relacionadas genealógicamente a nivel genético están realmente las especies vecinas y anidadas?). En general, si se sabe más sobre la filogenia se pueden hacer predicciones básicas sobre los puntos de interrupción en la arquitectura genética. Una predicción de un tipo *diferente* sería que los genes primarios de la red para alas ya estuvieran completamente caracterizados en *Drosophila* y que hubiera muy pocos, si acaso, genes *nuevos*. Estas predicciones podrían resultar equivocadas, pero el punto es que el contenido de la representación, y la manipulación de la representación (es decir, la modelización) da suficiente información para hacer predicciones útiles.

Decididamente, ninguno de los dos modelos considerados aquí [esto es, las figuras 1 y 3] como representaciones, *resultan necesarios* para *nuevos* desarrollos, es decir: 1) nuevos diseños experimentales, 2) la formulación de nuevas inferencias sobre las relaciones entre la historia evolutiva, las redes génicas y la morfología, o 3) nuevas predicciones. Sin embargo, esta falta de necesidad no hace al modelo desechable⁸⁷. El modelo continúa siendo muy útil y *pragmáticamente in-desechable*, en el mismo sentido en que la ecuación de Price, como Frank hizo notar antes⁸⁸, es poderosa aunque *tampoco* es necesaria para el desarrollo de ninguno de los modelos o representaciones de la selección natural.

A partir de esta discusión sobre la función de los modelos y las representaciones en la biología composicional, debe ser claro que diferentes virtudes son operativas aquí comparadas con la biología formal. Primero, las representaciones y modelos que las incluyen, están íntimamente ligadas al trabajo *experimental* significativo que se realiza en la biología composicional. Esto puede verse en los dos casos estudiados —los modelos se refieren a la rica información empírica que se hace disponible a través de los experimentos que realizan los investigadores (p. ej. Wheeler, y Abouheif y Wray). Aquí el poder explicativo y la adecuación empírica son enfatizadas como virtudes— el punto de vista de la biología composicional es que los modelos y representaciones *deben ser* articulados de forma que capturen y presenten la información experimental.

Más aún, en al menos estos dos casos de modelización en la biología composicional, se enfatiza la virtud de "conectividad," una forma particular de unificación. La biología composicional se basa en sistemas muy complejos y con muchas y muy diversas propiedades y relaciones. Por ejemplo, propiedades filogenéticas, genéticas y morfológicas de diferentes índoles son consideradas en el caso de Abouheif y Wray,

mientr
tempor
propie
comple
dos cas
turada
los dife
predicc
unificac
conside
sión y c

Conclu

En esta
y tamb
pone en
sobre la
investig
pero tan
cionales

Pr
variedad
hacer ju
en reali
tes estil
función
la mode
diferenc
de mi ar

Pe
haber co
hacemos
nen pri
irreleva
estilos s
compati
colocar
otra, o q
simples
compos

mientras que la investigación de Wheeler se conduce a varias escalas de organización temporales y espaciales, así como en diferentes niveles de desarrollo y con diferentes propiedades morfológicas y fisiológicas. No es mi intención dar aquí una descripción completa de la biología composicional que nos permita comparar y clasificar estos dos casos; sin embargo, es claro que en ambos casos información muy compleja, capturada en la *variedad* de modelos presentados y representados, nos permite conectar los diferentes tipos de representación y formular nuevos experimentos, inferencias y predicciones. Esta no es una relación de subsunción, pese a que hay un cierto tipo de unificación teórica. La diversidad de representaciones y la conectividad son entonces consideradas virtudes clave a las que se recurre cuando se desea tener mayor comprensión y conocimiento.

Conclusiones: estilos y perspectivas teóricas

En esta última sección deseo aclarar algunas de las conclusiones a las que he llegado y también deseo establecer lo que considero que es la estructura teórica que *traduce y pone en función* los estilos en la investigación biológica real como la que he explorado sobre los insectos sociales. Es mi argumento que las *perspectivas teóricas* coordinan la investigación; estas estructuras heredan mucho de los estilos en los que tienden a caer, pero también incorporan muchos y muy diversos compromisos nuevos que son funcionales en la investigación científica real.

Primero me permitiré asentar las conclusiones principales. Para entender la variedad completa de la investigación científica que realmente ocurre, es importante hacer justicia a las *formas* radicalmente distintas en las que la investigación científica en realidad se realiza. Creo que los estilos brindan una forma de hacer esto; diferentes estilos capturan diferentes tipos y conjuntos de compromisos con la estructura y función de los modelos, así como las diferentes virtudes teóricas que dan sustento a la modelización y las cuales el modelo debe satisfacer. He demostrado las profundas diferencias entre los estilos formal y composicional de investigación biológica a través de mi análisis de la investigación de los insectos sociales.

Permítaseme dar un paso atrás y traer a colación un asunto no resuelto. Espero haber convencido al lector de que existen diferentes estilos de investigación, pero *¿qué hacemos y que deberíamos hacer con estas diferencias?* Esto es, ¿las diferencias se mantienen primitivas y sin posibilidad de eliminación, posiblemente porque los estilos son irrelevantes entre sí, pues plantean distintas preguntas, o es posible mostrar que los estilos son realmente compatibles o incompatibles? Más aún, si se probara que son compatibles y que una síntesis entre ellos es posible, ¿implicaría esto que es posible colocarlos bajo un mismo esquema general o ser traducidos entre sí, de una forma u otra, o que "meramente" tendrían algunos elementos en común? No tengo respuestas simples para ninguna de estas preguntas; las relaciones entre la biología formal y la composicional aun necesitan ser exploradas y establecidas. Pero creo que una vez que

las diferencias entre estilos se hayan establecido, sería *deseable* encontrar formas que muestren su compatibilidad o incompatibilidad —sobre todo porque las afirmaciones sobre la imposibilidad de eliminar diferencias entre estructuras teóricas pueden llevar rápidamente a hacer afirmaciones sobre un fuerte relativismo y la carencia de cualquier tipo de objetividad (es decir, cualquier estilo es igualmente “válido” y no existen fundamentos racionales para adoptar uno o múltiples estilos), afirmaciones que prefiero evitar respecto a mi análisis.

Terminaré este artículo mencionando brevemente lo que considero que son las estructuras teóricas que funcionan como los *traductores* entre los estilos y la investigación real: las perspectivas teóricas. Las perspectivas teóricas⁸⁹ tienen una anatomía bastante compleja, incluyendo marcos de partición y recuentos explicativos⁹⁰, así como formas de coordinar modelos e imágenes en un dominio de investigación⁹¹. En general contienen una rica variedad de compromisos particulares respecto a la teorización y la experimentación; incluyen todos los compromisos del estilo de investigación científica que los guía y otros más.

En los casos que he estudiado, creo que existen dos perspectivas teóricas operando: la perspectiva competitiva bajo la biología formal y la perspectiva integrativa bajo la biología composicional. La investigación bajo la perspectiva *competitiva* explora los procesos selectivos que actúan entre unidades a diferentes niveles en la jerarquía genealógica (gene, organelo, célula, organismo, superorganismo, especie e incluso clado). Típicamente los biólogos y filósofos distinguen entre 1) los replicadores, de los que se hacen copias y cuyas propiedades (potencialmente codificadas) se correlacionan con, o más controversialmente, son causa de, las propiedades de los interactores, y 2) los interactores, quienes interactúan como un todo con su ambiente —interactores a muchos niveles (todos a partes jerárquicas) compiten directamente y de esta forma llevan a la supervivencia diferencial de los replicadores⁹². La perspectiva competitiva está fundamentalmente interesada en los patrones y procesos de cambio en la frecuencia del replicador (gen) entre generaciones, en poblaciones de interactores jerárquicos. Por ejemplo, en las colonias de himenópteros la selección ocurre tanto al nivel del organismo como de la colonia —hay dos niveles de interactores. Más aún, esta perspectiva, como vimos anteriormente, explora las condiciones necesarias para la fijación de alelos (es decir, de replicadores) que *reducen* la adecuación individual inmediata de las obreras; la regla de Hamilton se propone como una solución a este problema.

La investigación en la perspectiva *integrativa*, por otro lado, se ocupa de los procesos interactivos entre las partes y con los patrones de cambio evolutivo de estos procesos y partes. Los procesos de interés para esta perspectiva pueden ser divididos en al menos dos categorías: 1) del desarrollo, aquellas involucradas en la generación de la ruta dinámica tomada durante la producción de un sistema (y sus partes), y 2) de la fisiología, aquellos procesos que ocurren en cada paso de esta ruta. Como vimos en el caso del trabajo de D. Wheeler en colonias de insectos sociales, la perspectiva investiga los mecanismos a

nivel coló
a las larv
ocurre en

Dé
mica sele
a cambio
muy útil
perspect
y en los p
grupo de
por cont
entre los
refiere al
estructu
aconseja
de estilo

Agrade

Estoy ag
Universi
las repr
organiz
James C
Edna S

Notas

¹ Wint

² Wint

³ Sobre
1997.

⁴ Friedr

⁵ Com
estruc
no est
si está

⁶ Véase

⁷ Por ej
de ger

nivel colonia (p. ej. feromonas distribuidas y aprovisionamiento diferencial de alimentos a las larvas por parte de las obreras) mediante los cuales la diferenciación hacia obrera ocurre en el tiempo de desarrollo colonial e individual.

De forma breve, la investigación en la perspectiva competitiva enfatiza la dinámica selectiva, generalmente en múltiples niveles de módulos en individuos que llevan a cambios en las frecuencias del replicador; como vimos, esto es explorado de forma muy útil a través de la adopción de la biología formal. Por otra parte, el trabajo en la perspectiva integrativa se enfoca en cómo interactúan las partes para formar un todo y en los patrones de cambio evolutivo de los procesos y las partes, lo que constituye un grupo de compromiso que hereda, parcialmente, de la biología composicional. Falta por contar una historia bastante más detallada sobre las relaciones exactas que se dan entre los estilos y las perspectivas teóricas⁹³. Una pregunta particularmente compleja se refiere al estatus existencial que podemos, con justificación, otorgarle a ambos tipos de estructura teórica. No resulta claro cómo o si realmente existen, y algunos autores⁹⁴ nos aconsejan no reificar o cosificar estas estructuras teóricas. El proyecto sobre la conexión de estilos y las perspectivas teóricas permanece inacabado.

Agradecimientos

Estoy agradecido con Edna Suárez y Carlos López-Beltrán por la organización en la Universidad Nacional Autónoma de México del grupo de conferencias discutiendo las representaciones. Fui afortunado también de tener la posibilidad de asistir en la organización de una de estas conferencias. Estoy particularmente agradecido con James Griesemer, Sabina Leonelli, Sergio Martínez, Susan Oyama, Michael Wade y Edna Suárez por las discusiones sobre estos temas.

Notas

- ¹ Winther 2006b, 2006c.
- ² Winther 2006a.
- ³ Sobre unificación véase Friedman 1974; 1981; 1983; Kitcher 1981; 1989; Weber 1996; Jones 1997.
- ⁴ Friedman 1983.
- ⁵ Como mostraré más adelante, la unión aquí se da entre representaciones y *no* entre todo el proceso y estructura de construcción del modelo. Por ejemplo, una filogenia y una red de genes, como modelos, no están relacionados, pero *representaciones particulares*, provenientes de cada práctica de modelización si están relacionadas.
- ⁶ Véase, por ejemplo, Herrmann 1998, sobre la "continuidad conceptual".
- ⁷ Por ejemplo, las representaciones que surgen de las prácticas de modelización en las filogenias, redes de genes y la morfología de los insectos sociales, que analizaré más adelante.

- ⁸ Sobre entendimiento en la ciencia véase De Regt y Dieks, 2005. El biólogo poblacional, Richard Levins propone una clasificación de cómo relacionar una variedad de modelos. Los modelos se pueden relacionar de las siguientes tres maneras: "como modelos alternativos *coordinados* de los mismos fenómenos, que conjuntamente producen teoremas robustos; como modelos *complementarios* pueden abordar distintos aspectos del mismo problema y arrojar resultados complementarios y traslapados; como modelos "*anidados*" *jerárquicamente*, cada uno provee una interpretación de los parámetros suficientes del siguiente nivel más alto, donde tales parámetros se toman como dados." (Levins 1966, p. 431, cursivas mías) En inglés: "as coordinate alternative models for the same phenomena, they jointly produce robust theorems; as complementary models they can cope with different aspects of the same problem and give complementary as well as overlapping results; as hierarchically arranged 'nested' models, each provides an interpretation of the sufficient parameters of the next higher level where they are taken as given." El filósofo, Ian Hacking, al diagnosticar diferentes sentidos de la unidad en la ciencia (Hacking 1996), distingue entre singularidad ("*singleness*") y armonía ("*harmony*") – en el primer caso, una variedad de modelos, leyes o representaciones se han unificado en una sola cosa, en el segundo caso, esa misma variedad sigue existiendo como una variedad armoniosa. La discusión sobre distintas maneras de unificar y coordinar modelos, leyes o representaciones es bastante compleja (véase, por ejemplo, Galison y Stump 1996).
- ⁹ Kuhn y Quine resaltaron virtudes teóricas como la adecuación empírica, amplitud de alcance, generalidad y fecundidad. Para muchos filósofos de la ciencia, la virtud central, o lo que van Fraassen (1980) llama una virtud *epistémica*, es la adecuación empírica. Para van Fraassen, entre muchos otros, las demás virtudes son virtudes *pragmáticas* casi opcionales que no apuntan, por sí solas, hacia la verdad, pero que sí se pueden usar como criterios para escoger entre teorías empíricamente *equivalentes*. Estas virtudes no nos dan razones para *creer* en una teoría, pero sí para *comprometernos* con esa teoría (van Fraassen 1980, pp. 11-13; 87-96). También es cierto que en algunos casos las virtudes entran en conflicto ("*trade-off*"): por ejemplo, es difícil maximizar generalidad y precisión simultáneamente. Mi argumento sobre las virtudes teóricas es más radical. Yo propongo que en distintos estilos sucede que ni siquiera se usan las *mismas* listas de virtudes. Longino arguye algo parecido cuando presenta una lista "feminista" de virtudes que incluye virtudes teóricas interesantes y novedosas como "heterogenidad ontológica" y "complejidad de interacción" (1995, p. 392; véase también Longino 2002). Tampoco me queda claro qué tan justificada sea la distinción entre virtudes epistémicas y pragmáticas.
- ¹⁰ Pero véase Cartwright 1983; Winther en preparación.
- ¹¹ Por ejemplo: Wisan 1981; Hacking 1985, 1994, 2002; Maienschein 1991, 2000; Harwood 1993; Crombie 1994; Martínez 1995; Vicedo 1995, 2000; Davidson 1996; Suárez y Barahona 1996.
- ¹² Véase Vicedo, 1995 para un útil análisis comparativo anterior, que da una muestra limitada de los análisis de estilos disponibles.
- ¹³ Hacking 2002: 189. En el original se lee: "introduces a great many novelties including new types of objects; evidence; sentences, new ways of being a candidate for truth or falsehood; laws, or at any rate modalities; possibilities. One will also notice, on occasion, new types of classification and new types of explanations."
- ¹⁴ Hacking 2002: 181, cursivas mías. En el original se lee: "This is not because styles are objective (that is, that we have found the best impartial ways to get at the truth), but because *they have settled what it is to be objective* (truths of certain sorts are what we obtain by conducting certain sorts of investigations, answering to certain standards)."

¹⁵ Hacking
things th
been do
new tot

¹⁶ Winthe

¹⁷ Véase, p
que con

¹⁸ Winthe

¹⁹ Cammi

²⁰ Véase p
1988; S

²¹ Véase W

²² "Análisi
cial"), y
Cammi

²³ Cammi
nomena
manifes

²⁴ El "estil
interact
utilizan

²⁵ Haugle
explicit
claim th

²⁶ Kauffm

²⁷ Una pec
especial
interpre

ffman,
partes. l

Es tam
otra for

²⁸ Sobre k
1991b,
1981, l

²⁹ La selec

³⁰ Véase C

³¹ Una co
ejemplo
transpa

- ¹⁵ Hacking 2002: 190, cursivas mías. En el original se lee: "Each new style... brings with it new sentences, things that were quite literally never said before. This is hardly unusual. That is what lively people have been doing since the beginning of the human race. What's different about styles is that *they introduce new ways of being a candidate for truth or for falsehood.*"
- ¹⁶ Winther 2003, 2006a, 2006b; sobre perspectivas teóricas véase Winther 2005.
- ¹⁷ Véase, por ejemplo, los cuidadosos estudios contenidos en el libro editado por Sober (1984) y el libro que contiene la investigación realizada por Lloyd (1988).
- ¹⁸ Winther 2003, 2006a, 2006b.
- ¹⁹ Cummins (1983) y Haugeland [1998 (1978)].
- ²⁰ Véase por ejemplo: Cartwright 1983, 1989; Friedman 1974, 1981, 1983; Kitcher 1981, 1989; Lloyd 1988; Salmon 1984, 1989; van Fraassen 1980, 1989.
- ²¹ Véase Wimsatt, 1986.
- ²² "Análisis," someramente, involucra la decomposición de un sistema en partes ("análisis componencial"), y decomponer las capacidades de un sistema en capacidades de las partes ("análisis funcional"), Cummins 1983: 28 ff.
- ²³ Cummins 1983: 1. En el original se lee: "A major contention of this study is that psychological phenomena are typically not explained by subsuming them under causal laws, but by treating them as manifestations of capacities that are explained by analysis."
- ²⁴ El "estilo sistemático" es una forma de explicación basada en partes en la que las partes de un sistema interactúan de forma no aditiva y existe por lo tanto *falla en la agregabilidad* ("failure of aggregativity"), utilizando los términos de Wimsatt (1986).
- ²⁵ Haugeland 1998 (1978): 14. En el original se lee: "Only the derivational-nomological style puts an explicit emphasis on equations of the sort that we usually associate with scientific laws. But I shall claim that only the systematic style is directly relevant to cognitive psychology."
- ²⁶ Kauffman, 1971; Wimsatt, 1974.
- ²⁷ Una pequeña aclaración es pertinente en este punto. Estas dos formas de explicación pueden intercalarse, especialmente cuando los métodos formales son usados para explorar los sistemas composicionales, interpretados como tales. Considérese por ejemplo, el trabajo de Kauffman sobre redes de genes (Kauffman, 1993). Este trabajo emplea tanto explicaciones basadas en leyes como explicaciones basadas en partes. Lo que estoy describiendo con la distinción serían los *tipos ideales* de cada estrategia explicativa. Es también el caso que una porción importante de la investigación biológica cae, ya sea en uno o la otra forma de explicación, de manera mutuamente exclusiva.
- ²⁸ Sobre los modelos narrativos véase: Bechtel y Richardson 1993; Danto 1985; Griesemer 1990, 1991a, 1991b, 1996; Hull 1975, 1981, 1992; Machamer *et al.* 2000; O'Hara 1996; Plutynski 2001; Richards 1981, 1992; Winther 2003, 2006a en prensa.
- ²⁹ La selección natural puede actuar de una manera jerárquica, como veremos.
- ³⁰ Véase Gould y Lewontin 1979; Wade and Goodnight 1998.
- ³¹ Una covarianza es una correlación entre dos propiedades (incluyendo términos cuantitativos). Por ejemplo, considérese el hecho de que en muchas ocasiones la transparencia del cielo covaría con la transparencia en el humor de las personas: el clima soleado está fuertemente correlacionado con esta-

dos de ánimo positivos y un clima nublado está fuertemente correlacionado con humores tristes. La existencia de una covarianza *no* implica necesariamente una relación causal entre dos propiedades, aunque en el ejemplo utilizado es posible que exista – el clima es un factor importante para el humor de la gente.

- ³² Price 1970, 1972, 1995; véase también Robertson 1966; Li 1967.
- ³³ Frank 1995: 374. En el original se lee: "The Price Equation relies on a degree of mathematical abstraction that is rare in evolutionary genetics."
- ³⁴ *Kin selection*, en inglés.
- ³⁵ Formalmente, la covarianza y la varianza se definen como funciones de esperanza, $E(x)$, que es definida como: $E(x) = \sum x_i p(x_i)$, desde $i=0$ hasta $i=n$, donde $p(x_i)$ es la probabilidad de que ocurra x_i y la variable azarosa x está compuesta de los valores x_i . En particular, $\text{Var}(x) = E[x^2] - E[x]^2$, y $\text{Cov}(x, y) = E[xy] - E[x]E[y]$, o, como se dice comunmente, "la covarianza es la esperanza del producto menos el producto de las esperanzas." La relación entre la covarianza y el *coeficiente de correlación*, r_c es: $r_c = \text{Cov}(x, y) / \sqrt{[\text{Var}(x)\text{Var}(y)]}$.
- ³⁶ Wade 1985 y Queller 1992a.
- ³⁷ Una manera importante de definir a la adecuación relativa es como la división de la adecuación absoluta de un tipo (W) entre la adecuación promedio de la población (\bar{W}).
- ³⁸ Wade 1985 (p. 68).
- ³⁹ *Kin structure*, en inglés.
- ⁴⁰ Michod 2000; Rice 2004, formalmente: $\text{Cov}(x, y) = \beta_{yx} \text{Var}(x)$, donde β_{yx} es el coeficiente de regresión de y contra x . Sobre las matemáticas pertinentes véase el útil capítulo tres disponible en: <http://nitro.biosci.arizona.edu/courses/EEB581-2004/handouts/bivdistrib.pdf>.
- ⁴¹ El coeficiente de parentesco mide la cantidad de información genética compartida entre dos individuos (en las regiones del genoma en las que hay diferencia y varianza). Por ejemplo, en promedio, se comparte 0.5 de la información genética con una hermana, y 0.125 con un primo directo.
- ⁴² Hamilton 1996 (1964b), p. 58. En el original se lee: "Our principle tells us that even if this new adult had a nest ready constructed and vacant for her use she would prefer, other things being equal, returning to her mother's and provisioning a cell for the rearing of an extra sister to provisioning a cell for a daughter of her own."
- ⁴³ 2a. edición de 1958.
- ⁴⁴ Hamilton 1964a, 1964b.
- ⁴⁵ Una ninfa es una hembra reproductiva (hermana de las obreras).
- ⁴⁶ Existe aquí otro problema que no discutiré en detalle. Una obrera *estaría emparentada* por 0.5 a un hijo (y está emparentada por 0.25 a un hermano). Desde su punto de vista, entonces un hijo es dos veces más valioso que un hermano y entonces tendería a producir hijos —parafreando a Hamilton, la obrera "preferiría, si todo permanece igual," "proveer una celda para un [hijo] propio" que "regresar al nido de su madre y proveer una celda para el crecimiento de un [hermano] extra." En muchos casos, sin embargo, la reproducción es simplemente imposible para las obreras por razones morfológicas y fisiológicas.
- ⁴⁷ Trivers y Hare 1976; véase también Crozier y Pamilo 1996.

- ⁴⁸ Véase Frank 1995: 374.
- ⁴⁹ Se dice que un individuo que se reproduce por medio de un sistema de apareamiento, pero no se reproduce directamente, pero indirectamente a través de sus descendientes.
- ⁵⁰ Véase Hamilton 1995: 48.
- ⁵¹ Para leer más a fondo sobre este tema, véase Frank 1995: 374.
- ⁵² Frank 1995: 374. En el original se lee: "The Price Equation relies on a degree of mathematical abstraction that is rare in evolutionary genetics."
- ⁵³ Frank 1995: 374. En el original se lee: "The Price Equation relies on a degree of mathematical abstraction that is rare in evolutionary genetics."
- ⁵⁴ Wade 1985: 70. En el original se lee: "the mean phenotype of the population."
- ⁵⁵ Para una posibilidad de cómo se relaciona esto con la selección kin, véase Queller 1992a.
- ⁵⁶ Por ejemplo, véase Frank 1995: 374.
- ⁵⁷ Price 1995: 381.
- ⁵⁸ Básicamente, la selección kin es una selección que actúa sobre los genes que influyen en el comportamiento de los individuos que se relacionan con los individuos que los producen.
- ⁵⁹ Price 1995: 395. En el original se lee: "with biological selection rather than on the suggestion is that biological selection to be too simple reproduction if remarkably successful is obvious, so that that mathematical generalized system selection system."
- ⁶⁰ Frank 1995: 381. En el original se lee: "is indeed the key to the success of the system."
- ⁶¹ Frank 1986.
- ⁶² Frank 1997: 17. En el original se lee: "unify models of selection methods. The Price equation among seemingly unrelated phenomena."
- ⁶³ Wade 1985: 72. En el original se lee: "group selection."

- ⁴⁸ Véase Frank 1986; Bourke y Franks 1995; Rice 2004, por ejemplo.
- ⁴⁹ Se dice que un comportamiento es altruista cuando disminuye la adecuación del ejecutor del comportamiento, pero incrementa la adecuación del receptor.
- ⁵⁰ Véase Hamilton 1975; Wade 1980: 667; Sober y Wilson 1998; Queller 1992a, 1992b; Bourke y Franks 1995: 48.
- ⁵¹ Para leer más al respecto véase Frank 1986, 1998; Bourke y Franks 1995; Rice 2004.
- ⁵² Frank 1995: 379. En el original se lee: "The equation is much more abstract than the usual applied mathematics of evolution; it simply suggests a way to map members of one set to members of a second set [roughly, entities before and after selection]... The Price Equation has been the only way to study general problems of kin interactions."
- ⁵³ Frank 1995: 376, cursivas mías. En el original se lee: "The full equation describes selective changes within a generation and the *response to selection*."
- ⁵⁴ Wade 1985: 71. En el original se lee: "[it] is a very general description of the change in the value of the mean phenotype within a generation."
- ⁵⁵ Para una posible forma de incorporar y desarrollar la herencia en el contexto de la ecuación de Price, véase Queller 1992a.
- ⁵⁶ Por ejemplo, véase Frank 1995; Price 1995.
- ⁵⁷ Price 1995: 389.
- ⁵⁸ Básicamente, la reproducción haplo-diploide descrita anteriormente.
- ⁵⁹ Price 1995: 395. En el original se lee: "My main suggestion is that one should become well-acquainted with biological selection complexities, but work mathematically on abstract, generalised selection systems rather than on biological selection or other real selection systems. The reason for the first part of the suggestion is that unless one knows something about the range of remarkable things that happen in biological selection, one's ideas about what to investigate in mathematical models are almost certain to be too simple and unimaginative. (For example, who would ever think of inventing arrhenotokous reproduction if it did not actually occur? Yet [it] is a highly successful system, characterizing those remarkably successful insects the ants, bees, and wasps.) The reason for the second part of the suggestion is obvious, so that it might seem to be unnecessary to make such a suggestion if it were not for the fact that mathematical biologists working on selection seem almost always to deal with actual rather than generalized systems. Therefore it may be helpful to say something further about abstract, generalized selection systems."
- ⁶⁰ Frank 1995: 387. En inglés: "And the future may show that this rich and poorly understood equation is indeed the key to a broader theory of selection that transcends population genetics."
- ⁶¹ Frank 1986.
- ⁶² Frank 1997: 1724. En el original se lee: "The Price Equation provides a simple, exact framework to unify models of natural selection. Each individual model could, of course, be obtained by other methods. The Price Equation is nothing more or less than artful notation, showing the simple relations among seemingly disparate ideas."
- ⁶³ Wade 1985: 72. En el original se lee: "The models of soft selection, hard selection, kin selection, and group selection can be represented as variations of a common general model that expresses the total

gene frequency change, itself a covariance, as the sum of two covariance components: (1) the covariance within groups between individual relative fitness and individual gene frequency averaged over all groups; and (2) the covariance between group mean relative fitness and group mean gene frequency... The different models of selection change these components of covariance by their assumptions."

- ⁶⁴ Frank 1995: 379.
- ⁶⁵ Frank 1995: 374. En inglés: "The equation itself cannot reduce the inherent complexity of models, but the simple covariance relationship between a character and fitness provides a compact way to see the essential features of social evolution." ... [it] "provides an easier and more natural way to reason about complex problems."
- ⁶⁶ Que es particularmente pertinente en el caso de problemas de selección familiar, como Frank hace notar: "La selección familiar requiere que se piense en las interacciones entre individuos como interacciones entre grupos de alelos, donde hay más interacción estadística entre los grupos (parentesco)" Frank, 1995: 379. En inglés: "Kin selection requires that one think of interactions between individuals as interactions between sets of alleles, where there is some statistical relation between the sets (relatedness)."
- ⁶⁷ Frank, 1995: 379. En el original se lee: "The Price Equation provides a natural way to think about hierarchical decomposition (species, group, individual, gene) and statistical association at various hierarchical levels."
- ⁶⁸ Frank, 1995: 379. En el original se lee: "Once the right structure is found, solving problems seems very natural both algebraically and biologically."
- ⁶⁹ Véase por ejemplo Raff 1996, Robert 2004 y Amundson 2005.
- ⁷⁰ Por ejemplo, Evans y Wheeler 1999, 2001.
- ⁷¹ Alexander 1991.
- ⁷² Wenzel 1993.
- ⁷³ Wheeler 1986: 13. En inglés: "present[s] a developmental view of the evolution of societies." Véase también Wheeler 1991.
- ⁷⁴ Wheeler 1986: 13. En el original se lee: "all females are potential queens."
- ⁷⁵ Wheeler 1986: 14. En inglés: "common themes for caste determination."
- ⁷⁶ En el original en inglés se lee, *overwintering*, que se refiere al paso de una especie por el invierno, generalmente en el mismo lugar.
- ⁷⁷ Enfatizar a la reina como el agente causal de la mayoría, si no es que de todos, los factores relevantes para el desarrollo colonial, que parece reflejar una tendencia reduccionista (Wimsatt, 1980), no es necesario para una visión superorganísmica de los insectos sociales. Por ejemplo, el estudio de Schneirla (1971) sobre las hormigas guerreras (género *Eciton*), es un ejemplo de un rico trabajo sobre muchos tipos de interacciones en los aspectos de desarrollo en los insectos sociales. Schneirla demuestra cómo los huevos, larvas, obreras y ninfas también desempeñan papeles causales muy importantes —la colonia es un sistema interactivo muy complejo.
- ⁷⁸ Wheeler 1986: 24. En el original se lee: "represents development in a hypothetical ant similar to *Plagiolepis pygmaea*."
- ⁷⁹ *Nutritional switch* en inglés.
- ⁸⁰ Wheeler 1986: 24. En inglés: "The female reproductive, not the sterile worker, is, of course, the ancestral female form."

⁸¹ Abouheif y W

⁸² La breve desc
250), es, entó

⁸³ Abouheif y W
in the winge

⁸⁴ Abouheif y W
rudimentary

⁸⁵ Weisberg (et
abstracta dir
diente —est
ción simpler
representaci
de modeliza
sentaciones)

⁸⁶ En este caso,
de la red ge
superposició

⁸⁷ Véase Gries

⁸⁸ "Cada mode
1724. Véase

⁸⁹ Véase Kauff

⁹⁰ Por ejemplo

⁹¹ Por ejemplo

⁹² Dawkins 19

⁹³ Para un pri

⁹⁴ Por ejemplo

Referencia

ABOUEIF F
lyphenism in

ALEXANDER,
Annals of th

AMUNDSON
of Evo-devo.

Bechtel W,
calization as

BOURKE, A.
University I

- ⁸¹ Abouheif y Wray 2002.
- ⁸² La breve descripción fisiológica y de desarrollo de la determinación de castas de Abouheif y Wray (p. 250), es, entonces, muy similar a la narrativa de Wheeler.
- ⁸³ Abouheif y Wray 2002: 249. En inglés: "the expression of several genes within the network is conserved in the winged castes of four ant species."
- ⁸⁴ Abouheif y Wray 2002: 252. En el original se lee: "Note the dissociation between phylogenetic history, rudimentary disc morphology, and points of interruption."
- ⁸⁵ Weisberg (en preparación) hace una sugerente distinción entre un modelo y una representación abstracta directa. Sólo el primer tipo de representación puede ser manipulado de manera independiente —esta manipulación es precisamente la actividad de *modelar*; el segundo tipo de representación simplemente resume información empírica. Puede decirse que las figuras 1, 2 y 3 constituyen representaciones abstractas directas y *no* representaciones que puedan jugar un papel en el proceso de modelización. Sin embargo, yo estoy en desacuerdo con esta caracterización de las figuras (representaciones).
- ⁸⁶ En este caso, la filogenia está basada en un fragmento de ADN de 1.1 kilobases de *uno* de los genes (*wg*) de la red genética, y la morfología fue dibujada directamente a partir de los especímenes. Hay poca superposición en la información y metodologías de las tres prácticas de modelización.
- ⁸⁷ Véase Griesemer 1991b.
- ⁸⁸ "Cada modelo individual puede, por supuesto, ser obtenido mediante otros métodos." Frank 1997: 1724. Véase nota 62.
- ⁸⁹ Véase Kauffman, Wimsatt, y Griesemer.
- ⁹⁰ Por ejemplo, Kaufman 1971; Wimsatt 1974; Winther 2006a.
- ⁹¹ Por ejemplo, Griesemer 2000; Winther 2006a.
- ⁹² Dawkins 1976; Hull 1980; Brandon 1982; Lloyd 1988, 2000.
- ⁹³ Para un primer acercamiento al tema véase Winther 2005 y 2006a.
- ⁹⁴ Por ejemplo, Harwood 1993.

Referencias

- ABOUEIF E. Y G. A. WRAY, 2002, *Evolution of the gene network underlying wing polyphenism in ants*, *Science* 297: 249-252.
- ALEXANDER, B. A., 1991, *Phylogenetic analysis of the genus Apis (Hymenoptera: Apidae)*. *Annals of the Entomological Society of America* 84:137-149.
- AMUNDSON, R., 2005, *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought. Roots of Evo-devo*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bechtel W, y R. C. Richardson, 1993, *Discovering Complexity: Decomposition and Localization as Strategies in Scientific Research*. Princeton: Princeton University Press.
- BOURKE, A. F. G. y N. R. FRANKS, 1995, *Social Evolution in Ants*. Princeton: Princeton University Press.

- BRANDON, R.N., 1982, *The levels of selection*. PSA 1982 1: 315-323.
- CARTWRIGHT, N., 1983, *How the Laws of Physics Lie*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- CARTWRIGHT, N., 1989, *Nature's Capacities and Their Measurement*. Oxford: Oxford University Press.
- CROMBIE, A., 1994, *Styles of Scientific Thinking in the European Tradition*. 3 tomos. Londres: Duckworth.
- CROZIER, R. H. y P. PAMILO, 1996, *Evolution of Social Insect Colonies: Sex Allocation and Kin Selection*. Oxford: Oxford University Press.
- CUMMINS, R., 1983, *The Nature of Psychological Explanation*. Cambridge: MIT Press.
- DANTO, A. C., 1985, *Narration and Knowledge*. Nueva York: Columbia University Press.
- DAVIDSON, A. I., 1996, "Styles of reasoning, conceptual history, and the emergence of psychiatry", en: *The Disunity of Science. Boundaries, Contexts, and Power* (P. GALISON y D. J. STUMP, EDS.), pp. 75-100. Stanford: Stanford University Press.
- DAWKINS, R., 1976. *The Selfish Gene*. Oxford: Oxford University Press.
- DE REGT, H.W. y D. DIEKS, 2005, "A contextual approach to scientific understanding". *Synthese* 144: 137-170.
- EVANS, J. D y D. E. WHEELER, 1999, "Differential gene expression between developing queens and workers in the honey bee, *Apis mellifera*". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 5575-5580.
- EVANS, J. D y D. E. WHEELER, 2001, "Gene expression and the evolution of insect polyphenisms". *BioEssays* 23: 62-68.
- FISHER, R. A. (J. H. BENNETT, ED.), 2000 (1930, 1958), *The Genetical Theory of Natural Selection*. A Complete Variorum Edition. Oxford: Oxford University Press.
- FRANK, S. A., 1986, "Hierarchical selection theory and sex ratios I. General solutions for structured populations". *Theoretical Population Biology* 29: 312-342.
- FRANK, S. A., 1995, "George Price's contributions to evolutionary genetics". *Journal of Theoretical Biology* 175: 373-388.
- FRANK, S. A., 1997, The Price Equation, Fisher's Fundamental Theorem, kin selection, and causal analysis. *Evolution* 51: 1712-1729.
- FRANK, S. A., 1998, *Foundations of Social Evolution*. Princeton: Princeton University Press.
- FRIEDMAN M., 1974, "Explanation and scientific understanding". *The Journal of Philosophy* 71: 5-19.

- FRIEDMAN M., 1981, "Theoretical explanation", en: *Reduction, Time, and Reality: Studies in the Philosophy of the Natural Sciences* (R. HEALEY, ED.), pp. 1-16. Cambridge: Cambridge University Press.
- FRIEDMAN M., 1983, *Foundations of Space-Time Theories. Relativistic Physics and Philosophy of Science*. Princeton: Princeton University Press.
- GALISON P. y D. J. STUMP (EDS.), 1996, *The Disunity of Science. Boundaries, Contexts, and Power*. Stanford: Stanford University Press.
- GOULD, S. J. y R. LEWONTIN, 1979, "The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme". *Proc. Roy. Soc Lond B* 205: 581-598.
- GRIESEMER, J. R., 1990, "Modeling in the museum: On the role of remnant models in the work of Joseph Grinnell". *Biology and Philosophy* 5: 3-36.
- GRIESEMER, J. R., 1991a, "Material models in biology". *PSA* 1990 2: 79-93.
- GRIESEMER, J. R., 1991b, "Must scientific diagrams be eliminable? The case of Path Analysis". *Biology and Philosophy* 6: 155-80.
- GRIESEMER, J. R., 1996, "Periodization and models in historical biology", en: *New Perspectives on the History of Life* (M. T. GHISELIN y G. PINNA, EDS.), pp. 19-30. San Francisco: California Academy of Sciences.
- GRIESEMER, J. R., 2000, Development, culture, and the units of inheritance. *Philosophy of Science* 67: S348-368.
- HACKING, I., 1985, "Styles of scientific reasoning", en: *Post-Analytical Philosophy* (J. RAJCHMAN y C. WEST, EDS.), pp. 145-165. Nueva York: Columbia University Press.
- HACKING, I., 1994, "Styles of scientific thinking or reasoning: A new analytical tool for historians and philosophers of the sciences", en: *Trends in the Historiography of Science* (K. GAVROGLU, J. CHRISTIANIDIS y E. NICOLAIDIS, EDS.), pp. 31-48. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- HACKING, I., 1996, "The disunities of science", en: *The Disunity of Science. Boundaries, Contexts, and Power* (P. GALISON y D. J. STUMP, EDS.), pp. 37-74. Stanford: Stanford University Press.
- HACKING, I., 2002, *Historical Ontology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- HAMILTON, W. D., 1964a, The genetical evolution of social behaviour, I. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-16. Reimpreso en Hamilton, 1996, pp. 31-46.
- HAMILTON, W. D., 1964b, The genetical evolution of social behaviour, II. *Journal of Theoretical Biology* 7: 17-52 Reimpreso en Hamilton 1996, pp. 47-82.
- HAMILTON, W. D., 1975, "Innate social aptitudes of man: An approach from evolutionary genetics", en: *Biosocial Anthropology* (E. FOX, ED.), pp. 133-53. Londres: Malaby Press. Reimpreso en Hamilton 1996, pp. 329-351.
- HAMILTON, W. D. (ED.), 1996, *Narrow Roads of Gene Land. Vol 1: Evolution of Social Behavior*. Nueva York: Freeman.

- HARWOOD, J., 1993, *Styles of Scientific Thought. The German Genetics Community 1900-1933*. Chicago: University of Chicago Press.
- HAUGELAND, J., 1998 (1978), "The nature and plausibility of cognitivism", en: *Having Thought. Essays in the Metaphysics of Mind* (J. HAUGELAND, ED.), pp. 9-45. Cambridge: Harvard University Press.
- HERRMANN, H., 1998, *From Biology to Sociopolitics: Conceptual Continuity in Complex Systems*. New Haven: Yale University Press.
- HULL, D. L., 1975, "Central subjects and historical narratives". *History and Theory* 14: 253-74.
- HULL, D. L., 1980, "Individuality and selection". *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 311-332.
- HULL, D. L., 1981, "Historical narratives and integrating explanations", en: *Pragmatism and Purpose. Essays Presented to Thomas A. Goudge* (L. W. SUMNER, J. G. SLATER y F. WILSON, EDs.), pp. 172-88. Toronto: University of Toronto Press.
- HULL, D. L., 1992, The Particular-Circumstance Model of scientific explanation. In *History and Evolution* (M. H. NITECKI y D. V. NITECKI, EDs.) 69-80. Nueva York: SUNY Press.
- JONES, T., 1997, "Unification, reduction, and non-ideal explanations". *Synthese* 112: 75-96.
- KAUFFMAN, S. A., 1971, "Articulation of parts explanation in biology and the rational search for them". *Boston Studies in the Philosophy of Science* 8: 257-72.
- KAUFFMAN, S. A., 1993, *The Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- KITCHER, P., 1981, "Explanatory unification". *Philosophy of Science* 48: 507-531
- KITCHER, P., 1989, "Explanatory unification and the causal structure of the World", en: *Scientific Explanation* (P. KITCHER y W. C. SALMON, EDs.), pp. 410-505. Minneapolis: University of Minnesota Press.
- Levins, R., 1966, "The strategy of model building in population biology". *American Scientist* 54: 421-431.
- LI, C. C., 1967, "Fundamental theorem of natural selection". *Nature* 214: 505-506.
- LLOYD, E. A., 1988, *The Structure and Confirmation of Evolutionary Theory*. Princeton: Princeton University Press.
- LLOYD, E. A., 2000, "Units and levels of selection: An anatomy of the units of selection debates", en: *Thinking About Evolution: Historical, Philosophical and Political Perspectives* (E. SINGH, C. KRIMBAS, D. PAUL y J. BEATTY, EDs.), pp. 267-291. Cambridge: Cambridge University Press.

RASMUS G

LONGINO
383-397

LONGINO,

MACHIAMI
*losophy of*MAIENSCI
*Science in*MAIENSCI
Biology an

Cambridg

MARTÍNEZ
epistemolMICHOD,
*Individual*O'HARA,
historical

PINNA, ET

PLUTYNSK
68 (Proce

PRICE, G.

PRICE, G.
*Genetics 3*PRICE, G.
396.

QUELLER,

QUELLER,
*American*RAFF, R.
*Form. Chi*RICE, S., 2
Press.RICHARDS
science, et

EDS.), pp.

RICHARDS
en: *Histor*

York: SUN

- LONGINO, H. E., 1995, "Gender, politics, and the theoretical virtues". *Synthese* 104: 383-397.
- LONGINO, H. E., 2002, *The Fate of Knowledge*. Princeton: Princeton University Press.
- MACHAMER, P., L. Darden y C. F. Craver, 2000, "Thinking about mechanisms". *Philosophy of Science* 67: 1-25.
- MAIENSCHNEIN, J., 1991, "Epistemic styles in German and American embryology". *Science in Context* 4: 407-427.
- MAIENSCHNEIN, J., 2000, "Competing epistemologies and developmental biology", en: *Biology and Epistemology* (R. CREATH y J. MAIENSCHNEIN, EDs.), pp. 122-137. Cambridge: Cambridge University Press.
- MARTÍNEZ, S., 1995, "La autonomía de las tradiciones experimentales como problema epistemológico". *Crítica* 27: 3-48.
- MICHOD, R. E., 2000, *Darwinian Dynamics. Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality*. Princeton: Princeton University Press.
- O'HARA, R. J., 1996, "Mapping the space of time: Temporal representation in the historical sciences", en: *New Perspectives on the History of Life* (M. T. GHISELIN y G. PINNA, EDs.), pp. 7-17. San Francisco: California Academy of Sciences.
- PLUTYNSKI, A., 2001, "Modeling evolution in theory and practice". *Philosophy of Science* 68 (Proceedings): S225-S236.
- PRICE, G. R., 1970, "Selection and covariance". *Nature* 227: 520-521.
- PRICE, G. R., 1972, "Extension of covariance selection mathematics". *Annals of Human Genetics* 35: 485-490.
- PRICE, G. R., 1995, "The nature of selection". *Journal of Theoretical Biology* 175: 389-396.
- QUELLER, D. C., 1992a, "A general model for kin selection". *Evolution* 46: 376-380.
- QUELLER, D. C., 1992b, "Quantitative genetics, inclusive fitness, and group selection". *American Naturalist* 139: 540-558.
- RAFF, R. A., 1996, *The Shape of Life. Genes, Development, and the Evolution of Animal Form*. Chicago: University of Chicago Press.
- RICE, S., 2004, *Evolutionary Theory: Mathematical and Conceptual Foundations*. Sinauer Press.
- RICHARDS, R. J., 1981, Natural selection and other models in the historiography of science, en: *Scientific Inquiry and the Social Sciences* (M. B. BREWER y B. E. COLLINS, EDs.), pp. 37-76. San Francisco: Jossey-Bass Publishers.
- RICHARDS, R. J., 1992, "The structure of narrative explanation in history and biology", en: *History and Evolution* (M. H. NITECKI y D. V. NITECKI, EDs.), pp. 19-53. Nueva York: SUNY Press.

- ROBERT, J. S., 2004, *Embryology, Epigenesis, & Evolution: Taking Development Seriously*. Cambridge: Cambridge University Press.
- ROBERTSON, A., 1966, "A mathematical model for the culling process in dairy cattle". *Animal Production* 8: 95-108.
- SALMON, W. C., 1984, *Scientific Explanation and the Causal Structure of the World*. Princeton: Princeton University Press.
- SALMON, W. C., 1989, *Four Decades of Scientific Explanation*. Minneapolis: University of Minnesota Press.
- SCHNEIRLA, T. C., 1971, *Army Ants: A Study in Social Organization* (H. R. TOPOFF, ED.). San Francisco: Freeman.
- SOBER, E. (ED.), 1984. *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*. Cambridge: MIT Press.
- SOBER, E. y D. S. WILSON, 1998. *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Cambridge: Harvard University Press.
- SUÁREZ, E. y A. BARAHONA, 1996. "The experimental roots of the neutral theory of molecular biology". *History and Philosophy of the Life Sciences* 18: 55-81.
- TRIVERS, R. L. y H. HARE, 1976, "Haplodiploidy and the evolution of social insects". *Science* 191: 249-263.
- VAN FRAASSEN, B. C., 1980, *The Scientific Image*. Oxford: Oxford University Press.
- VAN FRAASSEN, B. C., 1989, *Laws and Symmetry*. Oxford: Oxford University Press.
- VICEDO, M., 1995, "Scientific styles: Towards some common ground in the history, philosophy and sociology of science". *Perspectives on Science* 3: 231-254.
- VICEDO, M., 2000, "Experimentation in early genetics. The implications of the historical character of science for scientific realism", en: *Biology and Epistemology* (R. CREATH y J. MAIENSCHIEIN, EDS.), pp. 215-243. Cambridge: Cambridge University Press.
- WADE, M. J., 1980, "Kin selection: Its components". *Science* 210: 665-667.
- WADE, M. J., 1985, "Soft selection, hard selection, kin selection, and group selection". *American Naturalist* 125: 61-73.
- WADE, M. J. y C. J. GOODNIGHT, 1998, "Perspective: the theories of Fisher and Wright in the context of metapopulations. When nature does many small experiments". *Evolution* 52: 1537-1553.
- WEBER, E., 1996, "Explanation, Understanding and Scientific Theories". *Erkenntnis* 44: 1-23.
- WENZEL J., 1993, "Application of the biogenetic law to behavioral ontogeny: A test using nest architecture in paper wasps". *Journal of Evolutionary Biology* 6: 229-247.
- WEISBERG, M. (en preparación), *Who is a Modeler?* Philadelphia: Philosophy Department, University of Pennsylvania.

- WHEELER, D. E., 1986, "Developmental and physiological determinants of caste in social Hymenoptera: Evolutionary Implications". *American Naturalist* 128: 13-34.
- WHEELER, D. E., 1991, "The developmental basis of worker caste polymorphism in ants". *American Naturalist* 138: 1218-1238.
- WHEELER, W. M., 1911, The ant-colony as an organism. *Journal of Morphology* 22: 307-325. Reimpreso en Wheeler WM. 1939. *Essays in Philosophical Biology*. Cambridge: Harvard University Press.
- WILSON, D. S. y E. SOBER, 1989, "Reviving the superorganism". *Journal of Theoretical Biology* 136: 337-356.
- WIMSATT, W. C., 1974, "Complexity and organization". *PSA* 1972 1: 67-86.
- WIMSATT, W. C., 1980, "Reductionist research strategies and their biases in the units of selection controversy", en: *Scientific Discovery. Volume 2: Case Studies* (T. NICKLES, ED.) pp. 213-259. Dordrecht: Reidel Publishing Company.
- WIMSATT, W. C., 1986, "Forms of aggregativity", en: *Human Nature and Natural Knowledge* (A. DONOGAN, JR. N. PEROVICH y M. WEDIN, EDS.), pp. 259-291. Dordrecht: Reidel.
- WINTHER, R. G., 2003, *Formal Biology and Compositional Biology as Two Kinds of Biological Theorizing*. History and Philosophy of Science Dissertation, Indiana: Indiana University.
- WINTHER, R. G., 2005, Evolutionary developmental biology meets levels of selection: Modular integration or competition, or both?, en *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems* (D. RASSKIN-GUTMAN y W. CALLEBAUT, EDs.), pp. 61-97. Cambridge: MIT Press.
- WINTHER, R. G., 2006a (en prensa), "Parts and theories in compositional biology". *Biology and Philosophy*.
- WINTHER, R. G., 2006b (en prensa), "An obstacle to unification in biological social science: Formal and compositional styles scientific investigation". *Graduate Journal of Social Sciences* (URL = <www.gjss.org>).
- WINTHER, R. G., 2006c (en prensa), "Fisherian and Wrightian perspectives in evolutionary genetics and model-mediated imposition of theoretical assumptions". *Journal of Theoretical Biology*.
- WINTHER, R. G. (en preparación), Deduction and abstraction in science. Manuscrito disponible a solicitud.
- WISAN, W. L., 1981, "Galileo and the emergence of a new scientific style", en: *Theory Change, Ancient Axiomatics, and Galileo's Methodology. Proceedings of the 1978 Pisa Conference on the History and Philosophy of Science*. Vol. 1 (J. HINTIKKA, D. GRUENDER y E. AGAZZI, EDs.), pp. 311-339. Dordrecht: D. Reidel Publishing Co.