

## LA EXPLICACION TEORICA DE LA ADAPTACION: OPTIMIZACION, UNIFICACION Y EXPLICACION CAUSAL EN LA ECOLOGIA EVOLUCIONISTA

### THE THEORETICAL EXPLANATION OF ADAPTATION: OPTIMIZATION, UNIFICATION, AND CAUSAL EXPLANATION IN EVOLUTIONARY ECOLOGY

*Alirio Rosales.*

Escuela de Filosofía, Facultad de Humanidades y Educación, Universidad Central de Venezuela,  
Caracas, Venezuela. E-mail: [gonrosa@cantv.net](mailto:gonrosa@cantv.net)

#### RESUMEN

Se hace un estudio filosófico de la Teoría de Biohistorias, como uno de los ejes de la ecología evolucionista, a partir del artículo seminal de Jesús Alberto León "Life Histories as Adaptive Strategies" (León, 1976). El problema filosófico consiste en explorar la manera en que la introducción de las técnicas de optimización dinámica permiten la unificación teórica de las explicaciones de rasgos adaptativos en los organismos. Un rasgo distintivo de esta unificación, es que la unificación teórica aquí resulta a la vez en un *marco causal* de explicación de adaptaciones. Esto contrasta con la tesis reciente de Morrison (2000) al efecto de que la unificación se logra a expensas de la explicación. La construcción de J.A. León es estudiada en detalle y el marco unificador-causal de la Teoría de Biohistorias es presentado y analizado.

#### ABSTRACT

A philosophical appraisal of Life-History Theory as a fundamental theory within evolutionary ecology is here presented. As a case study, Jesús Alberto León's seminal paper "Life Histories as Adaptive Strategies" (León, 1976) is thoroughly analysed and discussed as it develops a unified framework for theory construction in the explanation of adaptive traits. Such a unified framework is understood as being a causal framework as well. This is in clear contrast with the recent theses advanced by Morrison (2000) to the effect that unification is normally decoupled from explanation. Unification is achieved by means of mathematical structures which allow for a great level of generality at the expense of the explanatory detail necessary to determine how phenomena empirically work. In the case of theory construction within life-history theory, the unified framework is a causal framework for understanding adaptive evolution.

**Palabras clave:** Explicación teórica, Unificación, Adaptación, Causalidad, Optimización:

**Keywords:** Theoretical explanation, Unification, Adaptation, Casuality, Optimization

#### INTRODUCCION

Formar parte de un homenaje a Jesús Alberto León implica, por un lado, un reconocimiento al Profesor que hacía de sus clases una provocación inmediata a la creación y una invitación al ejercicio independiente del pensamiento analítico y crítico. Por otro, se trata, para un filósofo de la ciencia, de una obra que se construyó con un perfil epistemológico explícito. A la vez que sentaba las bases teóricas que constituyeron parte integral y crucial en la emergencia de la Ecología Evolucionista en los años setenta, J.A. León, tanto en sus trabajos

de esa época, como en los que le siguieron hasta este presente que nos convoca, ha estado forjando un marco teórico *unificador* desde donde pensar y explicar patrones adaptativos naturales.<sup>1</sup> Esto tiene plena significación para escenarios filosóficos recientes, donde el problema de la explicación por unificación por un lado, y el de la construcción de modelos por el otro, a pesar de haber cobrado un renovado auge, se han mantenido separados.<sup>2</sup> Un tratamiento adecuado para dar cuenta de la explicación teórica en la ciencia, requiere el repensar la unificación explicativa como el resultado de la construcción de modelos idealizados. En su reciente

libro Morrison (2000)<sup>3</sup> propone que la unificación teórica no es explicativa, en la medida en que ésta se obtiene mediante estructuras matemáticas generales que permiten representar fenómenos diversos, a expensas de caracterizaciones mecanísticas apropiadas que constituirían el lado genuinamente explicativo de la teoría. Esto reforzaría la distinción hecha por Wesley C. Salmon entre concepciones epistémicas y óntico-causales de la explicación.<sup>4</sup> Se trata de una tensión entre la construcción de conceptos dentro de estructuras matemáticas y de basar explicaciones en relaciones genuinamente causales.<sup>5</sup> Los conceptos clave en la unificación pueden no ser los que proporcionen una explicación de cómo los procesos físicos relevantes operen en una situación empírica dada. Al permitir una gran generalidad en su aplicación, el formalismo matemático reduce la capacidad explicativa de la teoría en cuestión, tal como afirma Morrison (2000):

*“Pero esta generalidad tiene un inconveniente: Al no proporcionar una explicación de cómo los procesos físicos se dan, el poder unificador se logra a expensas del poder explicativo.”* (traducción de A. Rosales)<sup>6</sup>

El punto central aquí, frente a Morrison (2000) es que, en la medida en que se reconozca que la unificación se logra mediante la construcción de modelos idealizados, y en este sentido modelos *teóricos* de los fenómenos, el significado de la explicación teórica no radica en determinar la manera en que los fenómenos se den empíricamente, sino en explorar dinámicas posibles de fenómenos en representaciones ideales. Se puede tratar entonces de representaciones que refieran a posibles patrones causales o no.<sup>7</sup> Así, la separación entre la parte matemático-conceptual (representacional) así como también la formalismo-modelo que proporciona el poder unificador y la apelación a mecanismos físicos sobre los que recaiga el poder explicativo de una teoría, parece perder fuerza filosófica. Lo importante es la manera en que la operación de posibles mecanismos físicos pueda ser explorada teóricamente, esto es, como dinámicas en modelos matemáticos idealizados. Dentro de esta visión de las cosas, un marco unificado constituiría una guía eficiente en la exploración causal de los fenómenos: hipotéticos mecanismos se dilucidarían como posibilidades dentro de modelos ideales.<sup>8</sup> El caso de la Teoría de Biohistorias,<sup>9</sup> que aquí se

analiza solo *preliminarmente*, es el de un marco teórico cuyos conceptos centrales constituyen la base para dilucidar la dinámica causal del fenómeno de la adaptación, como una dinámica que depende de las probabilidades de supervivencia y/o reproducción de fenotipos en relación con la estructura de un ambiente dado. La aplicación de la teoría matemática de la optimización y la teoría de juegos<sup>10</sup> abrió el compás para la formulación de modelos donde la conexión explicativa entre las probabilidades antes referidas y la adaptación se hiciera explícita explicativamente, y dejara de ser solo supuesta o dada por entendida en el desarrollo de la teoría de la evolución. En lo que sigue, la aseveración última se podrá apreciar a partir de una discusión del artículo de León (1976)<sup>11</sup> que permitirá a su vez continuar la discusión ya empezada sobre la relación entre unificación y explicación, esta vez en el contexto de la explicación de la adaptación.

Esta explicación, el *problema central* para Darwin, se logra mediante la unificación que se da bajo el concepto de estrategias evolutivas óptimas o, para decirlo con más generalidad, estrategias adaptativas.<sup>12</sup> Esto proporciona la comprensión teórica de la adaptación. Las nociones de ‘unificación’, ‘comprensión teórica’ y ‘explicación teórica’ han estado en el ojo de huracanes filosóficos recientes y, sin embargo, su conexión está lejos de haber sido aclarada.<sup>13</sup> En lo que sigue, analizaré en detalle la construcción teórica de León (1976) bajo el planteamiento interpretativo anterior, e intentaré hacer conexiones entre explicación y construcción de modelos. En particular, el análisis que sigue presenta como novedad para la filosofía de la biología, a la Teoría de Biohistorias como caso de estudio.<sup>14</sup>

### LAS BIOHISTORIAS COMO ESTRATEGIAS ADAPTATIVAS.<sup>15</sup>

Luego de distinguir los temas en que se habían concentrado los “ataques teóricos sobre los problemas de las biohistorias”,<sup>16</sup> León (1976) formula el objetivo de su artículo:

“Este artículo es un intento de examinar estos diferentes temas bajo un marco unificado. La *unidad conceptual* se logra usando la teoría del control óptimo.”<sup>17</sup> (traducción de A. Rosales)

El objetivo es uno de lograr unidad conceptual en las explicaciones teóricas de las biohistorias mediante el uso de una teoría matemática, la teoría de control óptimo. Así, una biohistoria óptima es caracterizada:

“Una biohistoria óptima se realiza al seleccionar a lo largo del tiempo un vector de control (o decisión) de energías destinadas para hacer que el organismo sobreviva y crezca, de manera que maximice la reproducción esperada después del nacimiento.”<sup>18</sup> (traducción de A. Rosales)

Así, se anuncia la *virtud teórica* central de esta formulación:

“Esta formulación permite especificar simultáneamente políticas de distribución óptimas y trayectorias fenotípicas óptimas.”<sup>19</sup> (traducción de A. Rosales).

Lo que es importante notar en este punto es que la biohistoria óptima se entiende como una estrategia de ‘decisión’, por parte de un organismo, sobre maneras posibles de hacer inversiones energéticas que le permitan sobrevivir y crecer de manera que sus chances reproductivos sean optimizados.<sup>20</sup> Así, se especifican ‘políticas óptimas’ de distribución energética y trayectorias fenotípicas óptimas. La textura causal de la construcción teórica se empieza ya a vislumbrar aquí. El problema está en determinar cómo influyen las decisiones energéticas en el chance reproductivo del individuo en cuestión. Sin embargo, tales chances se materializan dentro de un contexto poblacional, y no en individuos aislados. Al tomar en cuenta esto, el significado biológico de biohistoria o estrategia óptima coincide con el concepto de Estrategia Evolutivamente Estable:

“La noción de óptimo que se va a usar en este artículo es el concepto de Maynard Smith de una estrategia evolutivamente estable o EEE (...). Esta se define como aquella estrategia (biohistoria) que, una vez adoptada por todos los individuos de una especie, es inmune a más cambios evolutivos (para un patrón ambiental consistente a largo plazo), debido a que cualquier mutante sería menos apto que los demás miembros de la población.”<sup>21</sup> (traducción de A. Rosales).

Las decisiones energéticas óptimas como atributos adaptativos que maximizan los chances reproductivos, deben ser estables ante el surgimiento de posibles variantes que por mutación u otro factor puedan surgir en la población. La sola presencia, en un momento dado, de características óptimas en el sentido señalado, no basta evolutivamente. Es la estabilidad evolutiva a largo plazo<sup>22</sup> lo que une<sup>23</sup> optimalidad con evolución. De esta manera, se efectúa el lazo causal entre *optimal allocation policies* y *optimal phenotypic trajectories*.

La noción de una trayectoria fenotípica óptima cobra sentido solo con respecto al criterio de estabilidad evolutiva a largo plazo. Es esta estabilidad evolutiva lo que Darwin expresó con el resultado explicativo principal de la selección natural: la preservación, en el tiempo evolutivo, de aquellas características que hacían a ciertos individuos estar, ‘mejor’ preparados para la “lucha por la existencia”. El uso de la teoría matemática de optimización permitió darle consistencia teórica a la idea central de Darwin. Veamos esto a partir de la discusión anterior. En la lucha por la vida, los individuos tienen solo una cantidad *finita* de energía disponible para invertirla en crecimiento y reproducción. Al mismo tiempo, tienen que buscar alimento, competir con otros que tengan gustos similares por el alimento, escapar de depredadores, aguantar una sequía, etc. Un demonio darwiniano no viviría nunca la lucha por la existencia.<sup>24</sup> La formulación de León atiende al problema de una biohistoria óptima como un problema general de establecer posibles trayectorias fenotípicas dadas las *restricciones* energéticas. Es preciso entonces entrar ahora en detalles del modelo general de León. El primer paso es caracterizar la *descripción de estado* del sistema. En una edad dada, la información sobre el fenotipo de un organismo se describe como un conjunto de funciones  $Y_i(x)$ , ( $i=1, \dots, n$ ), y se representa en un vector fenotípico. Los  $Y$ 's representan algún nivel significativo del fenotipo del individuo considerado. Estas variables constituyen el lado cuantitativo de la representación matemática. La “descripción de *cualidad*”<sup>25</sup> se efectúa introduciendo como variable a la probabilidad de llegar a una edad  $x$  desde el nacimiento,  $l(x)$ , que a su vez se define como variable de estado  $Y_0=l$ .

El vector fenotípico, incluye ahora a  $Y_0$ , y entonces se transforma en el *vector de estado*:

$$\mathbf{Y}(x) = \{Y_1(x), \dots, Y_n(x)\}^T$$

Las  $n+1$  variables constituyen un conjunto de "parámetros suficientes" en la descripción del sistema.<sup>26</sup> A continuación se definen las variables de control con las que se caracteriza la energía a distribuir en las diversas funciones biológicas relevantes.  $E_c$  es la tasa en la cual un organismo obtiene energía y  $E_a$  la tasa en la cual el organismo invierte la energía en una actividad determinada  $S$  (supervivencia),  $M$  (mantenimiento),  $C$  (crecimiento), y  $R$  (reproducción). La energía de crecimiento  $E_G$  es una sumatoria del crecimiento de todos los subsistemas en crecimiento:

$$E_G = \sum_{i=1}^n E_i$$

Si  $E_s$ , la energía dedicada a la supervivencia se denota como  $E_o$ , el vector de tasas de inversión de energía.  $E_o$  será el *vector control* para las configuraciones energéticas:

$$\mathbf{E} = \{E_0(x), E_1(x), \dots, E_n(x)\}^T$$

El paso crucial es introducir la noción de *esfuerzo*, con la que se representa el costo energético involucrado en una actividad dada: esfuerzo de crecimiento, esfuerzo de supervivencia, y esfuerzo reproductivo.<sup>27</sup> León (1976) señala que "en cualquier edad el organismo se enfrenta a restricciones energéticas". Esto comporta, por un lado, la definición de un "presupuesto energético instantáneo":

$$E_C(\mathbf{Y}_F) = E_M(\mathbf{Y}_F) + E_R + \mathbf{1}^T \mathbf{E}$$

Por otro, dado que valores energéticos negativos no son biológicamente concebibles,

$$\mathbf{F}(\mathbf{Y}, \mathbf{E}) \geq 0$$

Un aspecto crucial de la construcción del modelo tiene que ver con la incorporación de estas restricciones en el esquema general de la dependencia de la dinámica evolutiva sobre las probabilidades de supervivencia y reproducción. Esto implica que la noción de una biohistoria tiene que ser esencialmente una noción *dinámica*. En efecto lo es, pues "el tiempo ( la edad), entra muy naturalmente en el problema".<sup>28</sup> Así una biohistoria óptima se representa como una trayectoria evolutiva posible en el espacio de estados fenotípico definido anteriormente, mediante el aparato mate-

mático de la teoría de control óptimo. Esto significa relacionar funcionalmente tales probabilidades en el modelo (matemático), con la variable que se va a optimizar. Surge entonces el problema de la construcción de la función *aptitud* (fitness)<sup>29</sup>. Se introduce como una medida de una propiedad biológica que una biohistoria dada le confiere a un cierto tipo de organismo que posea tal biohistoria, y que al depender de los chances del organismo de sobrevivir y reproducirse, tal propiedad puede inducir cambios en la composición de una población en la evolución a largo plazo. De esta manera, la influencia causal de atributos biológicos "adaptativos" representados en la biohistoria, converge matemática y conceptualmente, por así decirlo, en las dos dimensiones esenciales de la aptitud, la fecundidad y la supervivencia. La complejidad inherente a un fenotipo cualquiera, se reduce teóricamente a su efecto sobre las probabilidades de supervivencia y reproducción componentes de la aptitud. El fenotipo se representa "al nivel más inclusivo" de descripción.<sup>30</sup> Tal efecto se conceptualiza como una posible maximización de tales probabilidades. La dinámica de la biohistoria se estudia como la maximización restringida de la aptitud. En el modelo de León (1976), la propiedad en cuestión es la tasa per capita de crecimiento de la sub-población de fenotipos que posean la biohistoria dada. Esta tasa per capita de crecimiento se mide por la raíz positiva  $m$  de la ecuación:

$$1 = \int_0^{\infty} e^{-mx} l(x) m(x) dx \quad 31$$

Nótese aquí que la contrapartida biológica de la aptitud es una propiedad *demográfica*: se trata de una tasa de crecimiento. En la ecuación,  $l(x)$  representa la probabilidad de llegar a la edad  $x$  y  $b(x)$  la tasa de fecundidad en la edad  $x$ :  $l(x)$  y  $b(x)$  *especifican* la biohistoria. Los cambios en los números de la población dependerán de los valores de fecundidad en un momento dado anterior, y de las probabilidades de supervivencia hasta la edad reproductiva. Aquellos fenotipos con mayor aptitud, tendrán una tasa de incremento mayor y aumentarán en número con más rapidez relativamente a otros tipos posibles presentes en la población hasta predominar en ella y las características biohistóricas que incidan en una mayor probabilidad de supervivencia y reproducción,

constituirán un estado evolutivo óptimo de estrategias evolutivamente estables, una vez que predominen en la población y no puedan ser reemplazadas por posibles estrategias mutantes.

La utilización de  $m$  como medida de aptitud no completa la construcción para el problema *matemático* de la optimización.  $m$  depende sólo implícitamente de  $l(x)$  y  $b(x)$ , y el problema es maximizar un funcional explícito. La tasa intrínseca de crecimiento depende de  $l(x)$  y  $b(x)$  de maneras que hay que definir funcionalmente y las técnicas de optimización dinámica requieren de la especificación de una función definida explícitamente. Igualmente, nótese que León había caracterizado una biohistoria óptima como aquella que maximiza la reproducción esperada después del nacimiento (*expected reproduction beyond birth*).<sup>32</sup> León entonces usa un elegante teorema con el que prueba que maximizar  $m$  *equivale* a maximizar  $V_0$ , la reproducción esperada. Con esto, logra que los dos significados de aptitud,  $m$  y  $V_0$  converjan en un solo proceso de optimización y se conecten, *causalmente*, la reproducción con aumento per capita y el estado evolutivo de estrategia evolutivamente estable.

Se establece entonces, la estructura *funcional* de la tasa de fecundidad  $b$ , y se construye una expresión general para la "función reproductiva", que va a ser la formulación explícita del funcional reproducción esperada después del nacimiento.<sup>33</sup> En particular, hay que establecer la dependencia de  $b$  con respecto al vector fenotípico  $Y_F$  y al vector de control  $E$ , y la edad  $x$ . Así,  $b$  depende de las variables de estado y de la forma de las inversiones energéticas.

Entonces:

$$b = b(Y_F, E, x).$$

Esto permite entonces la definición general de una noción de función reproductiva:

$$U[Y(x), E(x), x] = Y_0(x)b[Y_F(x), E(x), x]$$

La definición es general pues, como se ve,  $U$  depende del vector fenotípico de estados  $Y(x)$  y del vector de control  $E(x)$ , que a su vez se definen en términos de una distribución fenotípica inicial y la estructura funcional de  $b$ . León establece los supuestos que subyacen a esta formulación y que

tienen que ver con los valores que es biológicamente plausible delimitar para las variables involucradas. La edad máxima  $c$  será la edad máxima posible que pueda ser fisiológicamente permitida, dado que el organismo en cuestión tenga un determinado período de vida. Las funciones que gobiernan la dependencia de la tasa de supervivencia:

$$i = \dot{Y}_0,$$

las tasas de crecimiento:

$$\dot{Y}_i$$

en el estado del organismo  $Y$ , las tasas de inversión de energía y la edad se suponen conocidas.

Es importante insistir, como se señaló anteriormente, que el teorema en cuestión permite acoplar en el modelo las dos dimensiones causales implicadas en las nociones distinguidas de aptitud. Por un lado, está una genética que atañe los pasos reproductivos de generación en generación. Por otro, se trata de la dimensión demográfica en la que un cierto tipo de característica fenotípica aumenta con respecto a una distribución inicial de características en la población, hasta llegar a ser una estrategia evolutivamente estable: la población está inmune a ser invadida por una estrategia mutante.<sup>34</sup>

Así, se formula el Problema de la Historia de Vida Óptima como un problema de maximización dadas las restricciones apropiadamente definidas. Vale la pena reproducir la formulación de León (1976). El problema tiene dos pasos:

(1) Encontrar la trayectoria del vector de control  $E(x)$  (y del vector de estado  $Y(x)$  también), tal que:

$$\max \int_0^x e^{-Ax} U(Y, E, x) dx$$

Tal como se ha señalado, la maximización *depende* de las condiciones antes descritas que León especifica de las cuales se resaltan ahora, las restricciones dinámicas que expresan la *estructura causal general* del problema

$$\dot{Y} = f(Y, E, x)$$

La representación teórica del proceso adaptativo se logra mediante la construcción de un vector de



estados de estados del sistema  $Y$  en el que la evolución se explora como cambios en el tiempo en un espacio de estados fenotípicos *posibles*. La dinámica de estas configuraciones depende de la forma de las inversiones energéticas que se representan en el vector de control  $E$ . Las configuraciones posibles dependen a su vez de cómo e definan las unidades de edad  $x$ .

(2) La solución a la primera parte da una familia de trayectorias fenotípicas que representan biohistorias como estrategias adaptativas en el espacio de estados. El problema consiste en seleccionar la trayectoria que haga máxima la reproducción esperada después del nacimiento  $V_0 = 1$ .

Espero que la exposición hasta ahora permita apreciar la manera en que León elabora un *marco unificado* para la *explicación teórica* de la adaptación donde las escalas causales ecológica y evolutiva han de encontrarse. Vayamos entonces ahora, justamente al problema de la explicación teórica en la literatura filosófica.

## UNIFICACION Y EXPLICACION TEORICA

Retomando lo ya anunciado en la introducción, dos son los horizontes filosóficos que se encuentran en esta discusión, el de la *filosofía de la explicación* con la *filosofía de los modelos*. Tal encuentro ocurrió por primera vez en los trabajos de Cartwright (1983).<sup>35</sup> En esa obra, esta autora atacaba una serie de problemas filosóficos partiendo de que en la física teórica, las aplicaciones de las ecuaciones fundamentales y las explicaciones se daban a partir de la construcción de modelos como representaciones idealizadas de los fenómenos.

Cartwright (1983) ponía especial énfasis en el carácter parcialmente *ficticio* de los modelos: algunas propiedades representadas en ellos no tienen contrapartida en la realidad. Se trata, por ejemplo, de planos sin fricción, potenciales infinitos, o puntos materiales. Si los modelos representan lo que acontece empíricamente, lo hacen como meros *simulacros* de ella y no dentro de relaciones determinadas de correspondencia. De allí que Cartwright presentó una filosofía de la explicación como simulacro en su *Simulacrum Account of Explanation*.<sup>36</sup> Aquellas propiedades que sí tuvieran correlatos empíricos solo son convenientes según el

dominio predictivo de la teoría. El problema estriba entonces en atender el problema de el *papel* que juegan las idealizaciones o ficciones teóricas en las explicaciones. Cartwright (1983) dio una pista. Poniendo como ejemplo de tales ficciones las distribuciones de probabilidad de la mecánica estadística, señala lo siguiente:

*“Es mejor entender estas distribuciones como ficciones, ficciones que, en cualquier caso, tienen un poderoso papel organizador y no nos llevan a demasiados errores aunque las consideremos reales en casos simples.”*<sup>37</sup> (traducción de A. Rosales, énfasis agregado)

Aunque Cartwright (1983) parece, según lo afirmado anteriormente, entender el papel organizador de las idealizaciones solo desde su valor predictivo, mi tesis central es que tal papel organizador recae justamente en el poder unificador de un marco teórico dado y la unificación se realiza solo a través de la creación de estructuras conceptuales articuladas en estructuras matemáticas. Propiedades del mundo real son representadas por propiedades dentro de marcos conceptuales y esto implica un proceso de idealización de dichas propiedades y sus interacciones.

En este sentido, en la explicación teórica se *crean* espacios de posibilidades en la exploración de patrones empíricos, cuyo acceso, dada la complejidad de los sistemas empíricos, sería imposible sin la representación idealizada de dichos sistemas.<sup>38</sup> Morrison (2000),<sup>39</sup> por su parte, hace ver el papel de las estructuras matemáticas en diversos episodios de unificación en la historia de la ciencia, arguyendo a favor de un deslinde entre unificación y explicación. El deslinde se da, como ya se ha dejado ver, en la medida en que las unificaciones teóricas que se han efectuado no han ido acompañadas de una comprensión de cómo los fenómenos se dan u operan en contextos empíricos. Aunque Morrison (2000) no es explícita a este respecto, su posición sobre lo que constituye el aspecto genuinamente explicativo de las teorías, se acerca al espíritu básico de la concepción óptica de la explicación para la que explicar significa comprender causalmente los fenómenos en términos de las maneras cómo se den efectivamente.<sup>40</sup> Morrison (2000) continúa parte del programa de Cartwright en el sentido de que su tesis cobra fuerza solo desde la afirmación de que el carácter

idealizado de representaciones teóricas, no permite que las unificaciones anclen, por así decirlo, en propiedades genuinamente empíricas de los sistemas físicos. Sólo a partir de *ese* anclaje es que logramos una comprensión explicativa (causal) de los fenómenos. Ante esto, es crucial decir que lo que es realmente propio y definitorio de la explicación teórica es que mediante ella logramos comprender cómo se comportarían los sistemas físicos antes de que podamos tener experiencias experimentales u observacionales de ellos. El papel de la idealización, en la concepción creativa de estructuras físicas en escenarios conceptuales matemáticamente estructurados, permite vislumbrar el tipo de comportamiento que habría que esperar empíricamente.<sup>41</sup>

La manera en que la investigación experimental u observacional se combina con la teórica depende del contexto que se considere, pero el punto central presente es que el rol unificador de las ficciones entra en juego abiertamente en una comprensión causal de los fenómenos. A este respecto, es reveladora la siguiente afirmación de Cartwright (1983) con respecto al problema general de la explicación:

*"Necesitamos una teoría de la explicación que muestre la relación entre los procesos causales y las leyes fundamentales que usamos para estudiarlos. Ni mi teoría del simulacrum ni la teoría tradicional de ley abarcadora son de mucha ayuda."*<sup>42</sup> (traducción de A. Rosales).

Este reto de Cartwright (1983) surgía precisamente de la ausencia de una exploración a fondo del papel de las construcciones idealizadas en la explicación. El texto en cuestión indica un crucial aspecto contextual del problema. Se trata, y esto lo vió Hempel (1965) con claridad prístina, de que un aspecto definitorio de la física teórica es el empleo de las llamadas ecuaciones o leyes fundamentales en la predicción y explicación de fenómenos. Esto plantea para Cartwright (1983), una distinción entre leyes y modelos, entre un formalismo matemático y el modelo que permite su aplicación. Esto da una pista sobre el por qué de la ausencia de relación entre explicaciones teóricas y procesos causales. Si las leyes fundamentales se conciben como estructuras anteriores o separables a los modelos representativos, entonces se les inutiliza a priori con respecto a su papel en la investigación del compor-

tamiento de sistemas empíricamente especificables. Parece más apropiado pensar que las ecuaciones fundamentales han sido formuladas con el objetivo paralelo de modelar fenómenos naturales. Si esto se acepta, la distancia entre *teorías de alto nivel* y modelos se acorta epistemológicamente.<sup>43</sup>

Dejando esto como una hipótesis que hay que justificar dentro de la física, el contexto biológico presentado aquí es uno en el cual no existe distancia alguna entre ecuaciones fundamentales y modelos. Esto permite que, en la explicación teórica de la adaptación, el marco teórico unificador es un marco de comprensión causal. Cabe hacerse entonces la pregunta : ¿Qué es lo que en la construcción de los modelos, como representaciones, permite que estos sean explicativos, unificativa y causalmente? Morrison (2000) ha expresado una idea definitiva sobre esto:

*"La razón por la que los modelos son explicativos es que, al representar esos sistemas, ellos exhiben ciertos tipos de dependencias estructurales. El modelo nos muestra cómo aspectos particulares del sistema son integrados y encajan de tal manera que el comportamiento del sistema puede ser explicado."*<sup>44</sup> (traducción de A. Rosales).

Aunque esto fue señalado en el contexto de modelos en hidrodinámica (Morrison, 1999)<sup>45</sup> puede generalizarse y afinarse con provecho aquí. Esto se hará volviendo al problema original de este artículo.

## LA EXPLICACION TEORICA DE LA ADAPTACION

Veamos entonces, ahora más de cerca, qué es lo que involucra la construcción teórica en la ciencia. Distingamos entre dos niveles representacionales superpuestos. En uno, el matemático, se utiliza alguna estructura matemática disponible en vistas de dar cuenta de un dominio de fenómenos de una manera unificada. Si para cada situación se necesita una estructura matemática diferente entonces la investigación procedería sin proporcionar comprensión alguna.

En esta empresa se postula una cierta estructura física idealizada: objetos y relaciones plausibles entre ellos. Dadas las relaciones postuladas, el aparato matemático permite explorar las

dependencias estructurales de que hablaba Morrison (2000), mediante el establecimiento de las dependencias funcionales expresadas y compactadas en definiciones de propiedades y en ecuaciones dinámicas. Para esto hay que establecer el espacio de estados donde se estudia la evolución de las propiedades que se estudien. Los objetos empíricos y sus relaciones son objeto de estudio teórico solo como instancias de objetos ideales dentro de estructuras matemáticas en las que se define el espacio de estados con el que se representa la evolución del sistema. Puede tratarse entonces de puntos materiales, como en la mecánica clásica, de poblaciones infinitas representadas mediante frecuencias de alelos, o de las características fenotípicamente expresadas de los individuos representadas como estrategias adaptativas. En cada caso, el espacio de estados no puede definirse sin la construcción idealizada. Vimos cómo en su modelo, León (1976) definía un vector de estados fenotípicos  $Y(x)$  del sistema modelado. Luego, la evolución del sistema en términos del movimiento de trayectorias fenotípicas óptimas se estudian conectando esos movimientos con restricciones energéticas representadas en las variables de control. Se establece la *dependencia causal* entre la supervivencia evolutiva y el gasto energético de un tipo de individuo en un ambiente, que se supone constante. La explicación de la diversidad de biohistorias en la naturaleza se unifica en esta dependencia causal que a su vez se representa en un programa de construcción matemática mediante la teoría de optimización. La dependencia causal como dependencia estructural, en el sentido de Morrison, se representa matemáticamente en la ecuación última que expresa las restricciones dinámicas:

$$\dot{Y} = f(Y, E, x)$$

El movimiento evolutivo depende de la manera en que los organismos distribuyan y utilicen su presupuesto energético como estrategias adaptativas, frente al ambiente.

A diferencia de la aparente tensión entre unificación y explicación causal que parece haber en la física dados los casos estudiados por Morrison (2000), la construcción de modelos en ecología teórica y en la ecología evolucionista en particular, parece proceder como una empresa donde la explicación emplea idealizaciones en estructura física y matemática que unifican,

ordenan y sistematizan una comprensión causal de los fenómenos. He intentado hacer ver esto en un artículo seminal en el nacimiento de la Teoría de Biohistorias, dentro de la Ecología Evolucionista. Si he andado en la dirección correcta, en el trabajo analizado de Jesús Alberto León, junto a los trabajos que le precedieron de John Maynard Smith y Richard Levins, se puede ver no solo avances técnicos y conceptuales, sino también el despliegue de las bases epistemológicas para una ciencia teórica de la adaptación que viene a extender el espacio de estados evolutivo, inicialmente genético, a un espacio fenotípico. Con la ecología evolucionista, evolución es también cambio en el espacio de estados fenotípico en el que podemos pensar que las poblaciones naturales diverjan según como cambien las trayectorias fenotípicas en la evolución a largo plazo. Ilan Eshel ha argumentado, convincentemente, creo, que la dinámicas genéticas se aplican a una escala temporal "a corto plazo" y no son extrapolables a la evolución "a largo plazo" donde son posibles configuraciones adaptativas representadas en el concepto de estrategias evolutivamente estables. He aquí el problema que sigue pendiente de unificación (causal) para la ecología evolucionista, y la evolución en general. Se trata de la posibilidad de una comprensión (unificada) de las causas ecológico-fenotípicas de la adaptación y de sus causas genéticas. Ninguno de estos niveles causales es prescindible, según el legado precioso de Darwin.

## AGRADECIMIENTOS

La evolución de este trabajo hasta la forma presente se debe, además de al tiempo de incubación, a conversaciones con Margaret Morrison, Peter Abrams, Steven French, Jonathan Hodge y Anjan Chakaravarty. Una visita reciente a la División de Historia y Filosofía de la Ciencia de la Universidad de Leeds me permitió hacerme de la atmósfera intelectual propicia para discutir las y mejorarlas. Agradezco a Steven French y a Jonathan Hodge por su hospitalidad durante la misma. Tal visita fue posible gracias a un financiamiento dentro del Programa de Pasantías de Investigación del Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, de la Universidad Central de Venezuela. La forma *final* del trabajo le debe mucho a Diego Rodríguez.



## LITERATURA CITADA

- BELLMAN, R.**  
1957. *Dynamic Programming*. Princeton, Princeton University Press.
- BYERLY, H.C., & R. MICHOD.**  
1991. Fitness and evolutionary explanation. *Biology and Philosophy*, 6: 1-22.
- BURTT, E.A.**  
1952. *The Metaphysical Foundations of Modern Science*. (Edición revisada). Humanities Press.
- CALENDER, C. & HUGGET, N.**  
2001. *Physics Meets Philosophy at the Planck Scale. Contemporary Theories of Quantum Gravity*. Cambridge, Cambridge University Press
- CARTWRIGHT, N.**  
1983. *How Physical Theories Lie*. Oxford, Oxford University Press.  
1989. *Nature's Capacities and their Measurement*. Oxford, Oxford University Press.  
1999. *The Dappled World*. Cambridge, Cambridge University Press.
- ESHEL, I., & M. FELDMAN.**  
2001. Optimality and evolutionary stability under short term and long term selection. En S.H. Orzack & E. Sober (Eds.) *Adaptationism and Optimality*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 161-190.
- FISHER, R.A.**  
1958. *The Genetical Theory of Natural Selection*. New York, Dover. (2da edición revisada).
- FRIEDMAN, M.**  
1979. Explanation and Scientific Understanding. *Journal of Philosophy*, 61: 5-19.  
1981. Theoretical Explanation. En R. Healey (Ed.) *Reduction, Time and Reality*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 1-16.  
1983. *Foundations of Space - Time Theories*. Princeton, Princeton University Press.
- GOMULKIEWICZ, R.**  
1998. Game theory, optimization, and quantitative genetics. En L.A. Dugatkin & H.K. Reeve (Eds.) *Game Theory and Animal Behavior*. Oxford, Oxford University Press, pp. 283-303.
- HEMPEL, C.G.**  
1965. *Aspects of Scientific Explanation*. New York, The Free Press.
- LENNOX, J., & B. WILSON**  
1994. Natural selection and the struggle for life. *Studies in the History and Philosophy of Science*, 25: 65-80.
- LEON, J.A.**  
1976. Life histories as a adaptive strategies. *Journal of Theoretical Biology*, 60, 301-336.
- LEON, J.A.**  
1990. *Bases Para la Teoría de Biohistorias*. Trabajo de Ascenso a Profesor Titular, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.  
1992. Bioteleología. En V. Lo Monaco (Ed.). *Las explicaciones teleológicas. Cuadernos de Episteme No. 5*. Caracas, Publicaciones del Instituto de Filosofía, UCV, pp. 31-68.
- LEON, J.A., Y D. TUMPSON**  
1975. Competition between Two Species for Two Complementary or Substitutable Resources. *Journal of Theoretical Biology*, 50: 185-201.
- LEVINS, R.**  
1966. The strategy of model building in population biology. *American Scientist*, 54: 421-431.
- MAYNARD SMITH, J.**  
1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge, Cambridge University Press.
- MILLS, S., & J. BEATTY**  
1979. The propensity interpretation of fitness. *Philosophy of Science*, 46: 263-288.
- MORGAN, M., Y M. MORRISON**  
1999. *Models as Mediators*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MORRISON, M.**  
1999. Models as autonomous agents. En M. Morgan y M. Morrison (Eds.) *Models as Mediators*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 38-65.  
2000. *Unifying Scientific Theories: Physical Concepts and Mathematical Structures*. New York, Cambridge University Press.
- MOULINES, C.U.**  
1982. *Exploraciones Metacientíficas*. Madrid, Alianza Editorial.
- PUTNAM, H.**  
1999. *The Threefold Cord: Mind, Body and World*. Cambridge, Harvard University Press.
- ROFF, D.A.**  
1992. *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. New York, Chapman and Hall.
- ROSALES, A.**  
1994. *Explicaciones Adaptacionistas por Selección Natural: Un Intento de Fundamentación*. Tesis de Licenciatura, Escuela de Filosofía, Facultad de Humanidades y Educación, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.  
1997. ¿Un principio guía para la teoría de la Evolución? *Apuntes Filosóficos*, 11: 123-132.

SALMON, W.C.

1984. *Scientific Explanation and the Causal Structure of the World*. Princeton, Princeton University Press.

1989. *Four Decades of Scientific Explanation*. Minneapolis, University of Minnesota Press.

SOBER, E.

1984. *The Nature of Selection*. Cambridge, MIT Press.

STEARNS, S.

1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford, Oxford University Press.

TORRETTI, R.

1989. *Creative Understanding*. The University of Chicago Press, Chicago.

WEINBERG, S.

1993. *Dreams of a Final Theory*. New York, Vintage Books.

---

ANEXOS

---

<sup>1</sup> Por marco epistemológico explícito, entiendo el que, en la elaboración de un marco teórico en una disciplina científica, un autor dado exprese objetivos filosóficos que guían su trabajo, o haga justificaciones filosóficas de sus desarrollos. La obra de J.A. León ofrece tal marco no sólo en el trabajo que constituye el centro de este artículo, sino en otros lugares de su obra. Dos ejemplos son León y Tumpson (1975) donde incluye una discusión en términos de modelos fenomenológicos y representacionales en la explicación mecanística de patrones macroscópicos, y su notable ensayo sobre Bioteología (León, 1992), que inaugura su *Bases para la Teoría de Biohistorias* en León (1990). En este último trabajo, discute los problemas filosóficos implicados en el uso de argumentos de optimalidad en las explicaciones adaptativas. En mi apreciación de la obra de León, la motivación *unificadora* está presente en su desarrollo de la Teoría del Balance Complejo en la Teoría de Biohistorias, como se puede ver en León (1990).

<sup>2</sup> Tal tesis y elementos para su superación fueron reunidos en una charla *The Philosophy of Models and the Philosophy of Explanation: bridging the gap*, presentada en los Seminarios de Historia y Filosofía de la Ciencia, de la División de Historia y Filosofía de la Ciencia de la Universidad de Leeds, en Noviembre de 2000. Agradezco los comentarios de Jonathan Hodge, Greg Radick, Geoffrey Cantor y John Christie, en esa oportunidad.

<sup>3</sup> Morrison (2000). La lectura de este libro, y un comentario de Steven French, me condujeron a la detección y posterior formulación de la *brecha* entre la filosofía de los modelos y la de la explicación.

<sup>4</sup> Véase Salmon (1984, 1989) para apreciar la *historia reciente* del problema de la explicación.

<sup>5</sup> Objetivamente causales, sería aquí una expresión equivalente. La distinción de Salmon (1984, 1989) implica que el aspecto causal de las explicaciones está "más allá" de los marcos teóricos en que las explicaciones son articuladas. Frente a Hempel (1965), Salmon ha afirmado que las explicaciones no son argumentos. Esto sugiere la idea de que habría virtudes explicativas "internas" y otras, "externas" a los marcos teóricos, tal como lo ha discutido Putnam (1999). Para este autor la causación y la explicación son "nociones interdependientes" (p.145). El tono filosófico general de este trabajo está dentro de esta tesis expresada por Putnam y se puede formular de la siguiente manera: la explicación causal se forja en la propia construcción de modelos representativos de los fenómenos. Parte del proceso de idealización que es *crucial* en la construcción de modelos, y que se tratará más adelante, lo constituye la postulación de estructura física que sea compatible con la estructura matemática dada. Resolver las ecuaciones de campo de A. Einstein, por ejemplo, requirió del ejercicio de la imaginación física en la postulación de escenarios posibles de distribución de la materia en el universo. Sostendría entonces que la tesis de Putnam implica que la distinción entre aspectos internos-epistémicos y externos-ónticos de la explicación tendría que suprimirse. Esto afectaría igualmente, la honrada distinción entre un aspecto formal-matemático de las teorías y los modelos, que figura, por ejemplo en los trabajos de Nancy Cartwright. En comunicación personal, el Profesor Putnam ha expresado su acuerdo con estos señalamientos.

<sup>6</sup> La obra de Morrison (2000, p. 64) es un argumento sostenido, a lo largo de acuciosos estudios de casos históricos, a favor de la tesis de que unificación y explicación pueden ir por separado en el desarrollo de las teorías. Morrison analiza la unifi-

cación entre óptica y electromagnetismo de Maxwell, la unificación electro – débil, la teoría de la relatividad especial y la teoría de la evolución en el argumento de Darwin de la selección natural y los cimientos de la genética de poblaciones en los trabajos de Ronald A. Fisher y Sewall Wright. La unificación se produce debido a la formulación de conceptos en estructuras matemáticas que no constituyen bases para explicaciones, las cuales para Morrison, deben poder apelar a estructuras teóricas existentes “como una manera de responder al menos cómo se producen procesos particulares que estén dentro del dominio de la teoría—por ejemplo, cómo las ondas electromagnéticas se propagan en el espacio(..)”, (p.139). En este sentido, Morrison (2000) parece unirse a W. Salmon y su concepción óntico-causal de la explicación, para la que lo explicativo está más allá de los marcos teóricos y consiste en relaciones causales objetivas, que “existen en el mundo” (Salmon, 1984, p.121). Tales relaciones causales se dan entre procesos e interacciones causales (Ibidem).

<sup>7</sup> Se trata entonces de entender a la explicación y a la causación como nociones interdependientes, en el sentido de Putnam (1999) discutido en la Nota 6.

<sup>8</sup> La exploración teórica puede ser exploración de dinámicas definidas para *propiedades causales* de los sistemas. Como se verá más adelante, esta exploración es unificada en la explicación teórica. El ver a la explicación y a la causación como interdependientes permite rescatar el valor explicativo de la unificación. Más sobre esto en lo que sigue.

<sup>9</sup> Para revisiones del campo, ver León (1990) y los libros de Roff (1992) y Stearns 1992).

<sup>10</sup> Cada teoría matemática se utilizó en dos escenarios *causales* diferentes. La de optimización en situaciones donde lo que hace un organismo dado no depende de lo que hacen los otros organismos. La teoría de juegos, en situaciones donde lo contrario es la regla. El primer escenario es independiente de la frecuencia de los otros tipos de organismos presentes en la población. El segundo es dependiente de dicha frecuencia. La discusión más clara sigue siendo, en mi opinión, la de Maynard Smith (1982).

<sup>11</sup> Este artículo funda la Teoría de Biohistorias como una teoría con marco matemático explícito. En este sentido, es uno de los trabajos pioneros en la aplicación de técnicas matemáticas de optimización en

la biología evolucionista. Se trata en este trabajo de procesos de optimización dinámica usando la teoría de control óptimo.

<sup>12</sup> Sin el desarrollo de marcos matemáticos apropiados, el concepto de una estrategia adaptativa tendría un valor sólo metafórico y en manera alguna podría haber tenido un efecto unificador. A este respecto, recordemos que Darwin expresaba, en el Origen de las Especies, que él usaba el argumento de la “lucha por la existencia” de un modo “metafórico” En un trabajo anterior, he afirmado que el contexto ecológico de la lucha por la existencia es un componente causal explicativo central para Darwin en la explicación de adaptaciones que, precisamente, se incorpora en explicaciones propiamente dichas a partir de las conceptualizaciones que usan teoría de optimización y teoría de juegos. Para un análisis, ver el capítulo 2 de Rosales (1994).

<sup>13</sup> La idea de que la explicación científica implica unificación fue puesta en la palestra filosófica de los últimos veinte años por Friedman (1979), y desarrollada posteriormente en Friedman (1981, 1983). Estos trabajos fijaron el foco de discusión para Morrison (2000), quien por otra parte es continuadora de la agenda anti-realista que había empezado anteriormente Cartwright (1983). Sobre todo en Friedman (1983), este autor concibe la unificación como una virtud, a la vez que explicativa, metodológica, a la hora de la escogencia y aceptación de marcos teóricos, como el de las estructuras del espacio-tiempo en la Teoría de la Relatividad. Igualmente, afirma que la unificación indica un grado de confirmación mayor de la estructura teórica y es base para una interpretación realista de la misma. Morrison (2000) ataca frontalmente a esta comprensión de la unificación de Friedman y creo que la separación entre explicación y unificación que ella hace resulta igualmente en parte de su ataque a la concepción metodológico-realista de Friedman. La idea intuitiva de unificación que es suficiente para lo que sigue, es la de la aplicación de un mismo marco teórico en dominios diferentes de fenómenos. La idea de unificación no es, por supuesto, de Friedman. En su magnífico libro Burt (1952) comenta con respecto a Kepler: *A true hypothesis is always a more inclusive conception, binding together facts which had hitherto been regarded as distinct; it reveals a mathematical order and harmony where before there had been unexplained diversity.* (Cursivas negritas agregadas). La

idea de unificación acompañó el surgimiento de la física moderna y todavía es un claro *ideal* para la física teórica actual, por ejemplo, en la incesante búsqueda de una teoría de la gravedad cuántica. Para apreciar discusiones ver, por ejemplo, Weinberg (1993, 2001). Una discusión detallada del desarrollo del problema de la unificación explicativa en la literatura filosófica se encuentra en Salmon (1984).

<sup>14</sup> Este es el primer estudio filosófico de la teoría de biohistorias, hasta donde tengo conocimiento de la literatura. Se trata aquí. Como se ha dicho de examinar un artículo seminal y fundacional como el de León (1976). Tal artículo no es solo clave en la fundación de la teoría de biohistorias sino de la ecología evolutiva teórica en general. Por otro lado, es uno de los primeros desarrollos teóricos base de lo que luego ha sido llamado el “programa de investigación por optimización”. Un análisis del desarrollo de la teoría de biohistorias será emprendido en trabajos posteriores. Dentro de la filosofía de la biología, la teoría de la selección natural suele identificarse con la formulación de la genética de poblaciones, tal como se puede ver en Sober (1984). Sin embargo, el escenario es mucho más rico y es en la ecología evolucionista donde se incorporan los niveles causales cruciales para una comprensión del fenómeno de la adaptación biológica. En mi propia evolución intelectual al estudiar los desarrollos teóricos de la ecología evolutiva, tengo que reconocer mi eterna deuda intelectual con los cursos y las conversaciones con el Profesor León, y con la filosofía de la física, donde desde la segunda mitad de los años setenta, los problemas filosóficos son discutidos desde estudios de casos históricos concretos donde la construcción de teoría se aprecia en el seno de las ideas que las generaron, y que han cristalizado en la publicación de la serie Einstein Studies. En particular, he aprendido mucho de los trabajos de Michael Friedman, Arthur Fine, John Norton, John Earman, Roberto Torretti, Don Howard, James Cushing y Steven French, en orden cronológico de aparición.

<sup>15</sup> El término “biohistoria” es del propio León (1976).

<sup>16</sup> León (1976, p.301).

<sup>17</sup> León (1976, p.303).

<sup>18</sup> León (1976, p.303).

<sup>19</sup> León (1976, p. 303).

<sup>20</sup> El conjunto posible de estrategias está genéticamente restringido. Las estrategias adaptativas deben ser genéticamente posibles. Esto genera el problema general de determinar si un óptimo predicho es compatible con una configuración genética dada: de si un óptimo tiene una base genética. Una discusión y elaboración reciente de esto se puede ver en Gomulkiewicz (1998).

<sup>21</sup> p.103. En esta formulación León (1976) hace ver el carácter general de la noción de una estrategia evolutivamente estable. Nótese que el marco de León no es uno dependiente de la frecuencia, escenario para el que la noción de una estrategia evolutiva-mente estable fue creada. La consecuencia causal de una característica adaptativa es su estabilidad evolutiva frente a la aparición de otras características mutantes. Ilan Eshel y sus colaboradores han contribuido a aclarar la *dimensión temporal* implicada en la noción de una EEE. En un reciente trabajo (Eshel & Feldman, 2001) se señala que una EEE, que se refiere “a la inmunidad de un sistema a la introducción de *cualquier* mutación nueva”(p.163), se aplica al proceso de evolución a *largo plazo* (*long-term evolution*), “el proceso, popularmente llamado de ensayo y error, en el cual la mutación introduce en la población nuevos genotipos que están entonces bajo las fuerzas de la selección natural, la selección sexual, la recombinación, y otros mecanismos similares”(p.163, traducción de A. Rosales). Los autores distinguen ésta de la evolución a corto plazo (*short-term evolution*), “la dinámica de las frecuencias relativas de un conjunto fijo y finito de genotipos, que usualmente son los que existen en la población en un tiempo dado pero que pueden incluir mutaciones de un conjunto finito de alelos. La evolución a corto plazo procede por cambios en las frecuencias de genotipos representadas en la población.”, (p.161, traducción de A. Rosales). Éste es el contexto dinámico de los modelos de la genética de poblaciones. En León (1976) el autor estaba haciendo una conexión conceptual entre optimalidad y evolución que es completamente explícita a la luz de los resultados de Eshel y colaboradores. Volveré a esta fecunda distinción más adelante.

<sup>22</sup> En el sentido distinguido por Eshel & Feldman (2001). El posterior uso de esta expresión será siempre en este sentido.



<sup>23</sup> Esto es, justamente la consecuencia de la posibilidad de conectar optimalidad con evolución.

<sup>24</sup> El termino es de J.A. León (com. pers.) parafraseando el demonio maxwelliano. La Ecología Evolucionista incorpora en la Teoría de la Evolución en general, las *dinámicas ecológicas* que constituyen lo que Darwin llamó lucha por la existencia. Dentro de la filosofía de la biología, tal como señalé en la nota 13 anterior, los desarrollos en esta importantísima área han pasado desapercibidos y el proceso de selección natural se suele fundamentar sin tomar en cuenta el contexto ecológico que Darwin resume en esa expresión. Para una discusión, ver Rosales (1994) y Lennox & Wilson (1994).

<sup>25</sup> León (1976, p.306).

<sup>26</sup> Tal como lo señala León (1976), la noción de una parametro suficiente la presenta Levins (1966).

<sup>27</sup> Esta noción es clave en el desarrollo de la Teoría de Biohistorias.

<sup>28</sup> *The task of finding an optimal life history invites the use of dynamic optimization, because time (age) enters quite naturally into the problem* (León 1976, p.304).

<sup>29</sup> El término castellano "aptitud" es del propio León, el cual es mucho más apropiado que los de "adecuación" o "eficacia" empleados frecuentemente en otros círculos.

<sup>30</sup> Vale la pena citar las líneas de León, agregándole cierto énfasis en cursiva negritas: *Phenotype should include, of course, physiological and behavioral activities. Since all phenotypic and niche variables map to either or both components or fitness, fecundity and survivorship, to follow these two parameters along the life history is to map the phenotype at the highest, most inclusive level*, (León, 1976, p. 302). Esta formulación expresa con claridad la característica central del concepto de aptitud en el modelaje teórico para explicar la adaptación, y que se discute en el texto. El concepto de aptitud ha sido uno de los más discutidos en la filosofía de la biología. Una importante discusión reciente, con amplias referencias se encuentra en los capítulos 7 y 8 de Michod (1999).

<sup>31</sup> Ronald Fisher llamó a  $m$  parámetro maltusiano. Mi presentación sigue muy de cerca la original de León (1976, p.304).

<sup>32</sup> Se tienen entonces dos significados de aptitud: uno ecológico, como tasa intrínseca de crecimiento privilegiada por R. Fisher, y el otro como reproducción esperada después del nacimiento, o más generalmente "reproducción esperada de descendencia (*expected number of offspring*), que es el usado en los modelos de la genética de poblaciones. Michod toma en cuenta estos dos significados y hace una distinción entre "Aptitud-F" ("F" por Fisher), y "aptitud genotípica". La discusión del concepto de aptitud partió del concepto genético-poblacional en la formulación de la Interpretación Propensitivista de la Aptitud, que tuvo su origen en el artículo de Mills & Beatty (1979). Byerly & Michod (1991) introducen y discuten esa distinción en un contexto filosófico amplio. En ese volumen, sigue una discusión del artículo por un número de biólogos y filósofos, con una replica de Byerly y Michod (1991). El problema central aquí sigue siendo la manera en que los dos significados distinguidos del concepto de aptitud entran en la construcción de teoría.

<sup>33</sup> En el apéndice se expone el teorema en cuestión, que León (1976, p. 303) llama *Shift Theorem*.

<sup>34</sup> Matemáticamente,  $m$  y  $V_0$  son ambos funcionales. Funciones que a su vez expresan dependencias entre funciones: funciones de funciones. Esto, que se puede ver claramente en la formulación de León, tiene consecuencias filosóficas importantes. Se trata de una situación general para conceptos científicos *fundamentales* que se estructuran matemáticamente: fuerza, entropía, etc. En tanto funciones de funciones, estos conceptos no admiten explicaciones filosóficas en términos de reconstruirlos simplemente como definiciones sobre un dominio de objetos individuales. Moulines (1982) ha discutido esto incisivamente. He discutido y extendido lo desarrollado por Moulines en Rosales (1997).

<sup>35</sup> Desde un punto de vista filosófico, el concepto de aptitud es inherentemente complejo causalmente, y en esto radica, tal como la entiendo, la distinción de Byerly & Michod (1991). Conuerdo con estos autores en que para aclarar el papel del concepto de

aptitud en las explicaciones evolucionistas, hay que tener en mente esa distinción.

<sup>36</sup> Los términos “estructura causal general” y “representación teórica” son términos interpretativos de este trabajo.

<sup>37</sup> Ensayo 8 de Cartwright (1983).

<sup>38</sup> Cartwright (1983, pag. 154).

<sup>39</sup> En el debate del realismo científico, la posición tradicional realista pareciera implicar la construcción de modelos que contengan todas las propiedades relevantes del dominio de aplicación de la teoría. Mientras más de esas propiedades se incluyan, el modelo será más realista. Es aquí donde hacen mella los argumentos de Cartwright, pues los modelos en la ciencia teórica son necesariamente idealizados y no satisfacen ningún criterio de realismo por completitud en los detalles de la representación.

<sup>40</sup> Ver Morrison (2000).

<sup>41</sup> La concepción óptica tiene su formulación más elaborada en el libro de Salmon (1984).

<sup>42</sup> Roberto Torretti ha desarrollado una filosofía de la ciencia que parte de que las teorías científicas son el producto de los esfuerzos del entendimiento

creativo de científicos. En el señalamiento que hago estoy en deuda con su libro (Torretti, 1989). Aunque este autor se centra en las teorías de la física matemática, creo que su tesis es generalizable.

<sup>43</sup> Cartwright (1983, pag. 162).

<sup>44</sup> Así, Cartwright (1983), a lo largo de su obra, ha hecho énfasis en una distinción entre lo abstracto y lo concreto con respecto a las teorías. En la literatura reciente, esta distinción ha conducido a la tesis de que los modelos son “instrumentos mediadores” entre los formalismos abstractos y las aplicaciones empíricas de las teorías. Para esta última tesis, ver la colección de ensayos compilada por Morgan y Morrison (1999).

<sup>45</sup> Se trata del problema de modelar el movimiento de fluidos viscosos. A pesar de la existencia de un formalismo para la mecánica de fluidos no viscosos sin fricción, las ecuaciones de Navier-Stokes, hacia 1904 no se había formulado ningún modelo físico explicativo de la dinámica de fluidos que incluyera los efectos de la fricción en fluidos viscosos. Esto lo logra Ludwig Prandtl con su modelo de “capas finas” (boundary layer model). En Morrison (1999), la autora presenta un análisis muy rico de este caso.

---

#### APENDICES.

---

1. El teorema referido en el texto es denominado “a shif theorem” por León. Surge del problema de encontrar un funcional explícito para la optimización dinámica de biohistorias. El problema inicial se define como el de encontrar la biohistoria que maximize  $m$ , el parámetro Maltusiano. Este problema se muestra como lógicamente equivalente a un criterio de maximización de la reproducción esperada después del nacimiento (expected reproduction beyond birth)  $V_0$ , definida como:

$$V_0(M, l, b) \equiv \int_0^{\infty} e^{-Mx} l(x)b(x)dx$$

donde  $M$  es un número real indefinido.  $M$  es un parámetro y al sustituir la solución en la integral, el paso final es encontrar el valor de  $M$  que haga  $\max V_0 = 1$ .

2. En este apéndice se amplía el marco teórico de León (1976) para hacer más precisas las tesis filosóficas aquí presentadas. La exposición sigue, casi al pie de la letra, el orden del elegante y complejo desarrollo de León (1976), sin ser exhaustiva en sus detalles.

El Problema de la Biohistoria Óptima (Optimal Life History Problem), conlleva la construcción de una ecuación que expresa la relación de recurrencia fundamental, con respecto a los cambios en las variables de estado. Esto se realiza usando un Principio de Optimalidad formulado por Bellman (1957) citado por León (1976): *an optimal policy {E\*} has the property that, whatever the initial state and decision (i.e. control) are, the remaining decisions must constitute an optimal policy with regard to the state resulting from the first decision.*

Se parte de la definición de reproducción máxima esperada después de la edad  $x$ :

$$V^*(\mathbf{Y}, x) = \max_x \int_x^{\infty} e^{-Mt} U(\mathbf{Y}, \mathbf{E}, t) dt \quad (\text{A1})$$

siendo  $c$  la máxima edad fisiológica posible.

Aplicando el Principio de Optimalidad se obtiene

$$V^*(\mathbf{Y}, x) = \max_{\mathbf{E}(x)} [e^{-Mx} U(\mathbf{Y}, \mathbf{E}, x) \Delta x + V^*(\mathbf{Y} + \Delta \mathbf{Y}, x + \Delta x)] \quad (\text{A2})$$

La Ec. (A2) es la relación fundamental de recurrencia. Esta ecuación expresa que los cambios en las variables de estado no dependen de cuál sea la estrategia inicial. Dada una estrategia, las estrategias posteriores han de ser óptimas según los criterios establecidos. Haciendo unas suposiciones matemáticas, se llega a la ecuación de Bellman:

$$-\frac{\partial V^*}{\partial x} = \max_{\mathbf{E}(x)} \left[ e^{-Mx} U(\mathbf{Y}, \mathbf{E}, x) + \frac{\partial V^*}{\partial \mathbf{Y}} \dot{\mathbf{Y}}(\mathbf{Y}, \mathbf{E}, x) \right] \quad (\text{A3})$$

La expresión.  $\partial V^* / \partial \mathbf{Y}$  es el gradiente de la función  $V^*$ ; el vector fila de sensibilidades de  $V^*$  a cambios en las variables de estado:

$$\frac{\partial V^*}{\partial \mathbf{Y}} = \left[ \frac{\partial V^*}{\partial Y_0}, \frac{\partial V^*}{\partial Y_1}, \dots, \frac{\partial V^*}{\partial Y_n} \right] \quad (\text{A4})$$

Una biohistoria óptima se define en función de la susceptibilidad del valor óptimo a cambios en las variables de estado. Así, la ecuación de Bellman (1957) expresa, en palabras de León lo siguiente: *“an optimal life history is that which at any age is minimally sensitive to the advance of age, where sensitivity is measured as the marginal effect of age advance on the expected reproduction beyond the age in question.”* (Cursivas en el original). Haciendo la ecuación igual a cero:

$$0 = \max_{\mathbf{E}} \left[ e^{-Mx} U(\mathbf{Y}, \mathbf{E}, x) + \frac{\partial V^*}{\partial x} + \sum_{i=0}^n \left( \frac{\partial V^*}{\partial Y_i} \right) \dot{Y}_i(\mathbf{Y}, \mathbf{E}, x) \right] \quad (\text{A5})$$

Se puede ver que el primer término representa una “ganancia dinámica” (dynamic profit), en términos de la descendencia efectiva. El segundo término es negativo y representa la tasa de disminución del resto de la contribución reproductiva. Esto es un “costo dinámico”. León caracteriza con más precisión una biohistoria óptima:

“ the optimal life-history is one along which the difference between dynamic profit and dynamic cost at any age is maximal and equal to zero (i.e. in any other life history the cost would exceed the profit).” En esta fase del marco teórico de León (1976), se ha establecido una estructura matemática que representa la sensibilidad de configuraciones óptimas a cambios en las variables de estado y se han tipificado esos cambios en términos de un balance entre ganancias y costos dinámicos. Una biohistoria óptima se define como una en la que el costo no exceda la ganancia, en un balance dado. Hasta ahora, sin embargo, no se han incluido las restricciones en las variables de estado y en las de control. Sólo se ha caracterizado una biohistoria óptima como un patrón de sensibilidad a cambios en las variables de estado. Las restricciones se incluyen como condiciones necesarias de soluciones óptimas a ecuaciones construidas en formulaciones Lagrangianas y Hamiltonianas. Se trata de una extensión del método de los multiplicadores de Lagrange a problemas de optimización dinámica. Se construye un funcional Lagrangiano introduciendo un vector fila de multiplicadores dinámicos  $\mathbf{p}(x)$ :

$$L = \int_0^{\infty} \{e^{-\lambda x} U(\mathbf{Y}, \mathbf{E}, x) + \mathbf{p}(x)[\mathbf{f}(\mathbf{Y}, \mathbf{E}, x) - \dot{\mathbf{Y}}]\} dx \quad (\text{A6})$$

Se trata entonces de encontrar las condiciones necesarias de un punto de equilibrio, o punto de ensilladura. En, primer lugar, una variación en el multiplicador de Lagrange induce una variación correspondiente en el Lagrangiano

$$\delta L = \int_0^{\infty} \delta p(x)[\mathbf{f}(\mathbf{Y}, \mathbf{E}, x) - \dot{\mathbf{Y}}] dx \quad (\text{A7})$$

Al minimizar  $L$  escogiendo apropiadamente un conjunto de multiplicadores  $\mathbf{p}(x)$ ,  $\delta L$  tiene que hacerse cero, por lo que

$$\dot{\mathbf{Y}} = \mathbf{f}(\mathbf{Y}, \mathbf{E}, x) \quad (\text{A8})$$

Nótese entonces que la ecuación anterior representa las restricciones dinámicas que introducen la dimensión causal en el modelo, según se ha discutido aquí. Constituyen la primera condición necesaria en el desarrollo de León (1976). Para las otras condiciones, se integra por partes el Lagrangiano anterior

$$L = \int_0^{\infty} \{e^{-\lambda x} U(\mathbf{Y}, \mathbf{E}, x) + \mathbf{p}\mathbf{f}(\mathbf{Y}, \mathbf{E}, x) + \dot{\mathbf{p}}\mathbf{Y}\} dx - [\mathbf{p}(\infty)\mathbf{Y}(\infty) - \mathbf{p}(0)\mathbf{Y}(0)] \quad (\text{A9})$$

La primera parte de la expresión se define como la función Hamiltoniana

$$H(\mathbf{Y}, \mathbf{E}, \mathbf{p}, x) \equiv e^{-\lambda x} U(\mathbf{Y}, \mathbf{E}, x) + \mathbf{p}\mathbf{f}(\mathbf{Y}, \mathbf{E}, x) \quad (\text{A10})$$

Se introduce una variación  $\delta$  en la trayectoria de control y una variación correspondiente en la trayectoria de estado:

$$\delta L = \int_0^{\infty} \left\{ \frac{\partial H}{\partial \mathbf{E}} \delta \mathbf{E} + \left( \frac{\partial H}{\partial \mathbf{Y}} + \dot{\mathbf{p}} \right) \delta \mathbf{Y} \right\} dx \quad (\text{A11})$$

Para un valor máximo,  $\delta L$  se anula y entonces las condiciones necesarias segunda y tercera son:



$$\dot{\mathbf{p}} = -\frac{\partial H}{\partial \mathbf{Y}}, \quad (\text{A12})$$

$$\frac{\partial H}{\partial \mathbf{E}} = \mathbf{0}. \quad (\text{A13})$$

A partir de esto León expresa las restricciones dinámicas usando el Hamiltoniano

$$\dot{\mathbf{Y}} = \frac{\partial H}{\partial \mathbf{p}}. \quad (\text{A14})$$

Las ecuaciones (A12), (A13) y (A14) son ecuaciones canónicas. Especial atención merecen las interpretaciones que León hace de la estructura formal que desarrolla. Se dará aquí solo un ejemplo. El Lagrangiano definido en (A6) es igual a la función  $V^*$ , la reproducción óptima esperada cuando se evalúa en la solución  $\{\mathbf{E}^*(x)\}$ ,  $\{\mathbf{P}^*(x)\}$ ,  $\{\mathbf{Y}^*(x)\}$ . Para un estado inicial arbitrario  $\mathbf{Y}(x)$  y una edad  $x$ , se tiene

$$V^*(\mathbf{Y}, x) = \int_0^x (H^* + \dot{\mathbf{p}}^* \mathbf{Y}) dt - [\mathbf{p}^*(x) \mathbf{Y}^*(x) - \mathbf{p}^*(x) \mathbf{Y}(x)] \quad (\text{A15})$$

$$\mathbf{p}^*(x) = \frac{\partial V^*}{\partial \mathbf{Y}}. \quad (\text{A16})$$

Así, en consecuencia con las construcciones anteriores, el multiplicador  $p_i(x)$  en cualquier edad representa la sensibilidad de la reproducción esperada después del nacimiento a cambios en la variable de estado  $Y_i$  correspondiente a esa edad;  $\mathbf{p}(x)$  es un índice de la importancia reproductiva futura de cambios en el fenotipo y en la capacidad de supervivencia en la edad  $x$ . León (1976) lo llama vector prospectivo de valores. A continuación se trata el problema del efecto de los cambios en una variable a lo largo de la biohistoria en la aptitud  $m$ . Utilizando resultados anteriores León (1976) demuestra que un efecto dado en  $m$  es proporcional a un efecto en  $V$  para una edad dada, llegando al principio que la sensibilidad de la aptitud a un cambio a partir de una edad serán proporcionales a la sensibilidad de la reproducción esperada después de esa edad:

$$\frac{\partial m^*}{\partial Y_i} \delta Y_i \propto \frac{\partial V^*}{\partial Y_i} \delta Y_i = p_i(x) \delta Y_i. \quad (\text{A17})$$

$p_i(x)$  es un índice de sensibilidad de la aptitud a cambios en las variables de estado. Así mismo, León señala interesantemente que  $p_i(x)$  es "un índice de la intensidad de la selección correctiva que tiende a recobrar la biohistoria óptima cuando aparezcan en la población desviaciones de ella en la forma de mutantes a partir de una edad  $x$  en adelante." Una biohistoria óptima, tal como se ha discutido en el texto, tiene sentido biológico solo si se incluyen posibles cambios que desvíen la configuración óptima. Una configuración fenotípica adaptativa es una que se mantiene en el tiempo evolutivo, en la evolución a largo plazo, a pesar de perturbaciones posibles. La obtención de las restricciones dinámicas como condiciones de la optimización matemática, incorpora esta dimensión causal esencial, y esto permite que el formalismo matemático unificador sea *al mismo tiempo* un marco causal para la comprensión teórica del proceso adaptativo.