



Leyes, mecanismos y modelos en biología: el caso de la genética mendeliana

Mario CASANUEVA



RESUMEN

La estructura lógico conceptual de la genética mendeliana (presentada en formato grafo-modelo) sirve de pretexto a la discusión de algunas peculiaridades de la relación entre los conceptos de teoría, ley, modelo y mecanismo. El ejercicio muestra que, bajo determinadas interpretaciones, estos conceptos pueden ser considerados dentro de un mismo sistema sin que exista contraposición en ello. Básicamente, una teoría consta de una familia de modelos, un modelo es una interpretación que satisface los postulados de la teoría, en particular las constricciones (leyes) que indican el funcionamiento de sus partes, y un mecanismo es un modelo que además permite la localización o la referenciación espacio-temporal de sus partes o componentes.

PALABRAS-CLAVE • Representación. Diagramas. Concepción grafo-modelo. Concepciones semánticas. Genética mendeliana. Genética formal. Nuevo mecanicismo.

INTRODUCCIÓN

La naturaleza de mecanismos, modelos, leyes o teorías, y su papel como aspectos constitutivos, o no, de la biología, no son cuestiones ajenas entre sí y la respuesta que a ellas se dé impacta a otros temas igualmente centrales de la filosofía de la biología, como las discusiones en torno al reduccionismo o la naturaleza de las explicaciones. En este trabajo abordaré los conceptos de ley, modelo y mecanismo, a propósito de la estructura conceptual de la genética mendeliana, la cual ha sido ampliamente discutida en la filosofía de la biología. El trabajo no se propone una discusión con distintas propuestas que aparecen en la literatura, pues la tarea sería demasiado extensa; más bien, la idea es ilustrar una interpretación que torna compatibles e incluso, complementarias, visiones que utilizan alguno o algunos de estos tres conceptos como si fuesen contrapuestos o estuviesen en clara tensión con el otro o los otros.

La elucidación de las estructuras conceptuales de la genética mendeliana y de la genética formal (en adelante GM y GF, respectivamente) ha sido realizada bajo los cánones de la concepción grafo-modelo (cf. Casanueva & Méndez, 2008; Casanueva, 2009), un miembro más de la corriente semanticista en filosofía de la ciencia, la cual

identifica a las teorías con una familia de modelos, susceptibles de ser introducidos de diversas maneras, ninguna de las cuales puede ser privilegiada *a priori* (cf. Suppe, 1977; Van Fraassen, 1970; Balzer *et al.*, 1987; Giere, 1988, 2004, 2010; Díez & Moulines, 2000; Casanueva, 2005; Méndez & Casanueva, 2006; Zenker & Gärdenfors, 2015). La perspectiva seguida aquí, deriva de la concepción estructuralista de teorías, y asume sus principales distinciones, pero difiere en la forma dilecta de presentar los modelos y en algunas consideraciones sobre los criterios de identificación de las teorías. La elección de presentar las estructuras conceptuales de leyes, modelos y/o mecanismos de forma gráfica obedece a las ventajas que imágenes y diagramas brindan a la representación y el cálculo, las cuales han sido diversamente señaladas (cf. Bechtel & Richardson, 1993; Glennan, 2002; Machamer *et al.*, 2000; Bechtel & Abrahamsen, 2005; Perini, 2005, 2013; Sheredos *et al.*, 2013; Craver & Kaiser, 2013; Gebharder & Kaiser, 2013; Tversky *et al.*, 2009; Giere, 2010; Tversky, 2011; Wimsatt, 2012; Vorms, 2013; Tylén *et al.* 2014; Burnston, *et al.*, 2014; Abrahamsen & Bechtel, 2015; Burnston, 2016; Larkin & Simon, 1987; Darden & Craver, 2002; Kozma, 2003; Ainsworth *et al.*, 2011; Jones & Wolkenhauer, 2012; Wimsatt, 2012; Sheredos *et al.*, 2013; Jones, 2014; Cheon, 2014; Osbeck & Nersessian, 2014; Chandrasekharan & Nersessian, 2015). Aquí, destacan en particular las potencialidades de la escritura bidimensional, con múltiples ordenes de lectura y su posibilidad de brindar simultáneamente, en un solo vistazo, una visión holista de la arquitectura de relaciones entre las diversas entidades y funciones involucradas (cf. Perini, 2005, p. 2013). Ya que no existen las imágenes auto-identificantes, los diagramas se acompañan de una serie de indicaciones para su lectura, se considera a los diagramas como herramientas cognitivas que no están en pugna, ni pretenden la sustitución de los enfoques lingüísticos, imagen y texto se complementan.

Antes de iniciar la presentación del diagrama que muestra la estructura lógico-conceptual de GM y GF, son necesarias algunas precisiones. La idea básica es clarificar y describir las entidades y relaciones (funciones) que conforman los modelos (mecanismos) propios de GM señalando las diferentes formas de acción o constricciones a los que se ven sometidos. Las entidades se representan mediante recuadros (en los diagramas) o con corchetes (en el texto) dentro de los que se abrevia el nombre de un conjunto base. Recuadros y corchetes deben ser interpretados como conjuntos de diversas estructuraciones sobre sus respectivos conjuntos base. Por ejemplo, si “*A*” representa un conjunto, el símbolo “[*A*]” representa el conjunto de todas las entidades que se obtienen, agrupando o combinando mediante diferentes operaciones conjuntistas miembros de *A*, lo que incluye a los subconjuntos no vacíos de *A*, los pares, ternas etc., de miembros de *A*, y también, combinaciones de elementos simples con subconjuntos o con secuencias, combinaciones de segundo orden o superiores etc. Cuando es necesario, se especifica cuáles son las formas o las entidades particulares a

las que se hace referencia. Las flechas representan relaciones o funciones, cuyos orígenes y destinos indican los conjuntos base de los polos (dominio y codominio) de esa relación o función. En ocasiones, debido a la importancia que tienen dentro de la teoría, algunas entidades que pudiesen ser consideradas como estructuraciones de un conjunto base más básico o primitivo se mantienen diferenciadas de éste. En tales casos, he empleado flechas de línea doble (continua, para la base de contratación de la teoría o de guiones, para la porción GM-teórica), mismas que, desde un punto de vista formal, se comportan como definiciones (pues son eliminables y no creativas). Para esta presentación he prescindido de las caracterizaciones formales, disponibles en textos previos (cf. Casanueva, 2003; Casanueva & Méndez, 2008).

Los diagramas empleados en la concepción grafo-modelo admiten diferentes niveles de profundidad en el análisis. La idea es similar a los esquemas de Darden (2013), en el sentido en que proporcionan una descripción abstracta e incompleta, que sabemos cómo llenar con descripciones específicas de sus entidades, subestructuras y relaciones. Para esta presentación se ha elegido un nivel de detalle intermedio.

Al interior de los diagramas se diferencian los flujos de información y el papel que cumplen las funciones en la obtención de explicaciones. La clave de los diagramas reconoce diferentes tipos de funciones (flechas), según el papel jugado en la construcción de explicaciones. Se consideran cuatro principales tipos: **(a)** las funciones o flechas, que sirven a la formulación de la pregunta, **(b)** las que introducen los términos modelo-teóricos, **(c)** las que permiten la formulación de un cálculo o una serie de transformaciones coherentes y **(d)** las que permiten una interpretación o aplicación de los resultados del cálculo postulado por la teoría. Finalmente debo señalar que, en aras de la brevedad, la presentación corresponde a un estereotipo ahistórico, propio de contextos educativos (cf. Echeverría, 1995, p. 51-66).

1 GENÉTICA MENDELIANA

Una de las notas más destacadas de las teorías es su capacidad recursiva (cf. Moulines, 1991), podemos hacer teorías sobre las teorías y teorizar sobre teorizaciones.¹ La introducción de los genes, en tanto co-factores causales de las características, requiere de consideraciones acerca de qué es una característica heredable (de la cual los genes

¹ Un conocido ejemplo paradigmático de “teoría” y de “teorizar” lo proporciona la mecánica clásica. En ella, el planteamiento adecuado de los conceptos de “fuerza” y “masa”, requiere que – antes – se hayan hecho ciertas consideraciones sobre el marco en el que se describen los movimientos, el espacio, el tiempo (continuos e isótropos) y la función posición (dos veces diferenciable en el tiempo). La cinemática de Galileo estipula la invariancia de la aceleración ante un cambio de coordenadas espacio-temporales entre sistemas inerciales. Los conceptos de “espacio”, “tiempo”, “posición”, “primera derivada de la posición” y “segunda derivada de la posición” son compartidos por la mecánica y la cinemática. Son conceptos cuyo significado, en mecánica, se toma de la cinemática. Podría decirse que, de alguna manera, la mecánica newtoniana se monta sobre la cinemática galileana (Moulines, 1982).

son co-factores causal) y de cuáles son los mecanismos de transmisión entre generaciones. Ambas consideraciones dependen a su vez de juicios acerca de la reproducción. La genética mendeliana (en adelante GM), posee dos grandes basamentos, sobre los que se encuentra, por así decirlo, “montada”: **(i)** la teoría unigamética de la fecundación, esto es, la idea de que el cigoto de cualquier individuo con reproducción sexual deriva de la unión (singamia) de un gameto masculino de su padre con un gameto femenino de su madre y **(ii)** la descripción de los organismos en términos de una asociación de cierto tipo de características (llamadas mendelianas), o sea, rasgos heredables que se reproducen sin cambios (puros) en una cepa pura.² Tal descripción se denomina fenotipo y, en principio, se puede describir como un conjunto o secuencia de características heredables simples. La descripción que proporciona un fenotipo es por lo general una imagen parcial del organismo, habitualmente los modelos de GM no consideran todas las características mendelianas presentes en un organismo.

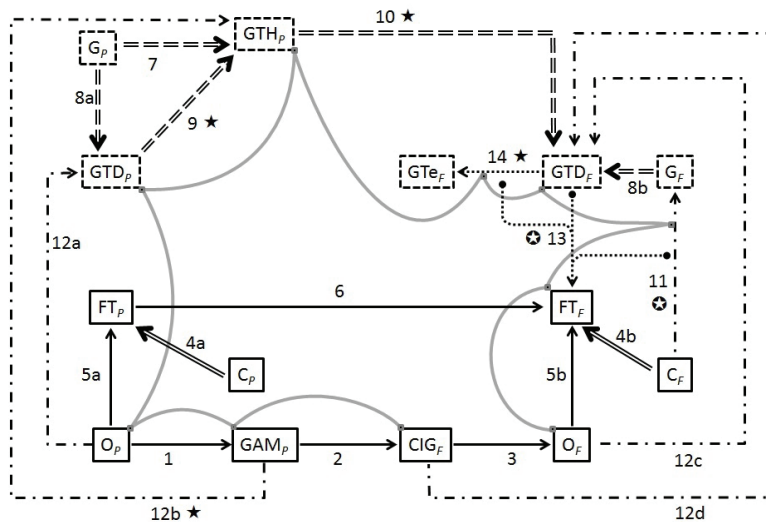


Figura 1. Estructura lógico-conceptual de la genética mendeliana (GM). Las flechas de líneas continuas, sean sencillas (por ejemplo, 1 y 2) o dobles (por ejemplo, 4a), representan a las funciones que participan del planteamiento de la pregunta; las flechas de punto y guion (por ejemplo, 12a), a las que permiten la introducción de los términos GM-teóricos; las flechas de guion de línea doble (por ejemplo, 7), a las que participan del cálculo de GM y, finalmente, las flechas de guiones cortos (por ejemplo, 13), representan funciones que permiten la vinculación de genotipos con fenotipos (a saber, la determinación genética). Los recuadros de líneas continuas indican entidades GM-no teóricas en tanto que los recuadros de guiones refieren a las entidades GM-teóricas. La estrella negra, señala funciones que en algún momento han sido denominadas leyes y la estrella blanca sobre un círculo negro, indica otras que legítimamente pueden denominarse leyes. Por último, la línea gris formada por curvas que tocan los distintos recuadros, representa la ley fundamental de GM. Ver la explicación en el texto.

² Una cepa pura es una línea de descendencia cerrada, donde todos los individuos presentan la misma apariencia, que se obtiene cruzando entre sí a los descendientes de un determinado individuo o pareja, (excluyendo toda participación de no-descendientes) a lo largo de varias generaciones.

La figura 1 muestra la estructura lógico conceptual de GM. Sólo se representan la generación parental y la primera generación filial.³ La porción inferior del diagrama, con flechas continuas, sencillas o dobles, representa la porción que sirve a la formulación de la pregunta que da origen a la genética: ¿por qué los organismos tanto se parecen a, como difieren de, sus padres? O, en otros términos: ¿de qué manera los organismos transmiten sus características a lo largo de las generaciones? La teoría unigamética de la fecundación y la adscripción de descripciones fenotípicas a los organismos, constituyen la base de contrastación de GM. Los conceptos que aquí aparecen se consideran previos al planteamiento propiamente genético, y conforman el territorio en el que se somete a prueba o contrastación a GM.

A continuación, se proporciona una guía para la correcta lectura visual de la figura 1. Se recomienda al lector tenerla a la vista durante su lectura. [O_P] representa los organismos parentales, [GAM_P] simboliza los gametos producidos por los organismos parentales, [CIG_F] indica los cigotos filiales y [O_F] los organismos de la primera generación filial. Estos cuatro corchetes se encuentran conectados por tres flechas. La flecha 1 representa una función que asocia organismos (individuales) de la generación P, con el conjunto de gametos ellos producen, a cada organismo le corresponde su propio conjunto de gametos. La flecha 2 enlaza un par de gametos (uno masculino y uno femenino) con el cigoto (individual) que resulta de su unión. La flecha 3 nos indica cuál es el organismo que deriva del desarrollo de cada cigoto en particular.⁴

Los corchetes [C_P] y [C_F] representan respectivamente el conjunto de rasgos o características que ocurren en la generación parental y en la filial. Las flechas marcadas 4a y 4b nos indican como estructurar las características a fin de construir a los fenotipos correspondientes a las distintas generaciones [FT_F] y [FT_P]. Primero las características son agrupadas por tipos, posteriormente se obtienen todas las combinaciones posibles tomando una sola característica de cada tipo.⁵ Una vez construidos

³ No obstante, lo dicho es válido para cualquier par de generaciones paterna y filial, por lo que todas las generaciones están contempladas pues todo padre o madre son a su vez hijos.

⁴ Algunas reconstrucciones estructuralistas (cf. Balzer & Dawe, 1986; Lorenzano, 1995), no contemplan ninguna referencia a las distintas fases de los ciclos de vida de los organismos, así, funden en un solo molde genética mendeliana y genética formal. La última fue creada por Morgan y el grupo *Drosophila*, a fin de mantener a su genética de elementos recombinantes (genes) cuyas relaciones afectan la expresión de las características, inmune a posibles críticas que se pudiesen suscitar al vincular tales elementos a los cromosomas, cuya fisiología no era aún muy conocida. De esta manera, los resultados de las formas de recombinación y expresión de los genes se sostendrían a nivel fenomenológico, aún cuando la citología de la fecundación y división celular fuesen abandonadas. En su presentación de *The mechanism of Mendelian heredity*, Morgan y colaboradores señalaron "(...) como biólogos, nosotros no estamos interesados en la herencia primariamente como una formulación matemática, sino más bien como un problema que concierne a la célula, el huevo y el esperma" (Morgan *et al.* 1915, p. viii-ix). Aquí incluyo explícitamente los referentes a los ciclos de vida, como en su momento, hicieron, antes de Morgan y compañía, Mendel, De Vries, Correns o Bateson.

⁵ En algunas especializaciones de GM la forma en que se construyen los fenotipos a partir de las características puede variar, a veces no se toma una característica de cada tipo sino un par de ellas o conjuntos más complejos (cf. Casanueva, 2003; Casanueva & Méndez, 2013).

los fenotipos, a cada individuo se le asocia su correspondiente descripción o fenotipo (flechas marcadas 5a y 5b). Llegados a este punto, es posible reformular la pregunta central de la genética en términos más precisos: ¿qué fenotipo corresponde a los diferentes descendientes de una determinada pareja (fecundación cruzada) u organismo individual (autofecundación) con tal o tales fenotipos? (flecha 6).

Pasemos ahora al cálculo de GM, esta parte está constituida por aquellos conceptos que son introducidos con la intención de dar cuenta del problema o los fenómenos descritos en la base de contrastación. Se trata de conceptos cuya correcta aplicación o determinación presupone el cumplimiento de las leyes más generales de GM (la ley fundamental, en el lenguaje estructuralista). El punto medular de GM es la postulación de que existen factores causales de las características, Mendel los denominó “elementos” y Johannsen, “genes”. Tales factores se transmiten a través de los gametos, en los cuales existen de manera individual, y se reúnen en el cigoto de formando pares, en los que cada padre contribuye con la mitad. Esto requiere que los genes de la generación parental [G_p] y de la generación filial [G_f] puedan presentar diferentes estructuraciones, las flechas de guiones dobles nos indican cómo conformarlas. Las diferentes formas de estructurar tanto genes como características dependen del tipo de relación causal que se postule entre ambos.⁶

De igual manera que lo postulado para las características, en la especialización más sencilla (dominancia estricta), los genes se agrupan según su tipo. Cualesquiera dos tipos son disjuntos y los genes que pertenecen a un mismo tipo se denominan alelos entre sí (se consideran formas alternas), esto es, un gen sólo se considera alelo con respecto a otro de su mismo tipo. Si a continuación se toma un gen de cada tipo, obtendremos un mosaico de genes donde todos los tipos están representados de manera individual. [GTH_p] representa los genotipos haploides parentales.⁷ La flecha 7 representa esta estructuración. Si en lugar de tomar un gen de cada tipo, tomamos un par de ellos, iguales o diferentes (flechas 8a y 8b), en lugar de genotipos haploides, obtenemos genotipos diploides, los parentales ([GTD_p]) se obtienen mediante la flecha 8a y los filiales ([GTD_f]) mediante la flecha 8b.⁸

Las flechas 9 y 10 son estructuraciones que representan los aspectos medulares de la “mecánica” de GM. Dado un genotipo parental diploide, la flecha 9 nos indica

⁶ Diferentes especializaciones de GM postulan distintos tipos de acción causal, pues no siempre un único gen es responsable de la presencia de alguna característica particular, en ocasiones un gen puede causar más de una característica (pleiotropía) y también ocurre que la presencia de una característica se deba a dos o más genes (codominancia y herencia multifactorial) o que la presencia de algunos de ellos o ciertas combinaciones enmascaren la presencia de otros genes (epistasia) o incluso que varios genes causen conjuntamente varias características.

⁷ Los filiales no son representados pues sólo participarían en los gametos que darán origen a la siguiente generación (ver nota 3).

⁸ Decimos que un genotipo es homocigoto para un determinado tipo de gen si los miembros del par que corresponde a ese tipo son iguales, si son diferentes, le llamamos heterocigoto. Cada genotipo diploide presenta, a lo sumo, 2 formas alélicas, pero en la población puede haber números alelos de un mismo tipo de gen.

el conjunto de genotipos haploides al que puede dar lugar, tantos como el número de combinaciones que se obtienen tomando sólo un alelo de los distintos tipos de genes presentes en el genotipo diploide en cuestión. La flecha 9 representa lo que se conoce como primera ley de Mendel o ley de la segregación independiente, llamada así ya que los alelos elegidos para la formación de los genotipos haploides, se obtienen de manera independiente para cada tipo de gen, sin que la elección de alguno en particular influya en la elección de cualquier otro. La flecha 10 indica cómo obtener genotipos diploides individuales, partiendo de un par de genotipos haploides, basta unir en pares los genes del mismo tipo que se hallan presentes en los genotipos haploides (durante el proceso de fecundación, cada gameto contribuye con un genotipo haploide, y su unión (singamia) da lugar al genotipo diploide del cigoto). Esta flecha representa lo que se conoce como segunda ley de Mendel o ley de la recombinación independiente, pues, en principio, cualquier genotipo haploide puede (re)combinarse con cualquier otro, con independencia de los genes que los constituyan.

Las flechas de punto y guion permiten vincular los términos GM-teóricos con términos GM-no teóricos. La flecha 11 relaciona características o grupos de características con genes o grupos de genes. Nos indica de qué gen, o grupo de genes interactuantes, provendría cada característica, o grupo de características, si los genes o sus grupos interactuantes se pudiesen expresar aisladamente. Se trata de una idealización, necesaria para la construcción de GM, que es previa a la postulación de la ley fundamental. En las especializaciones más sencillas de la teoría, cada gen alelo está relacionado solamente con una característica; en otros casos, por ejemplo, la herencia multifactorial, la pleiotropía o la epistasia, la relación no es uno a uno y los números de genes y características implicados pueden modificarse.

Las cuatro flechas de punto y guion rotuladas con el número 12 (a, b, c y d), permiten asignar descripciones GM-teóricas a estados de cosas en la base de contrastación, son funciones de portación que nos indican cuál es el genotipo (haploide o diploide) portado por los gametos, los cigotos y (las células somáticas de) los organismos adultos. Destaca la flecha 12b, la cual indica que los gametos parentales portan genotipos haploides, donde los alelos se presentan en forma individual y pura (sin contaminación del alelo que los acompaña, en el organismo parental, desde el cigoto hasta la formación de las células gaméticas). La “teoría de la pureza de los gametos” o “ley de la pureza de los gametos” fue uno de los aspectos considerados como más novedosos del mendelismo por Bateson y aunque otros destacados genetistas como Morgan o Davenport fueron en un principio, contrarios a la idea, después se tornaron abanderados de la misma (cf. Provine, 1986).

La flecha 13 representa una función que expresa las leyes de determinación genética y vincula los genotipos filiales con sus respectivos fenotipos; se trata de un funcional, es decir una función que toma como argumento a otras funciones o, en breve,

una función de funciones. Aquí se representa en forma de una flecha con tres puntos de origen. Para determinar su valor es necesario conocer: la composición del genotipo en cuestión, el vínculo de causalidad postulado por 11, la estructura de los fenotipos y, en ocasiones, una o varias funciones adicionales. El modelo más sencillo en el que las leyes de se encuentran plenamente determinadas (dominancia estricta), añade una función más (flecha 14), misma que indica el comportamiento (dominante o recesivo) de los alelos presentes en un genotipo filial diploide, adicionalmente, considera que los fenotipos son secuencias simples de características, y que, en todos los casos, entre dos alelos cualesquiera, siempre uno domina sobre el otro (esto es, no hay codominancia). Si, de los diferentes pares de alelos que conforman un genotipo diploide, se elige solo un alelo, de manera tal que para los heterocigotos se elige siempre el dominante, los genes elegidos constituyen el conjunto de los genes que se expresan (flecha 14). Las características que la función 11 asocia a cada uno ellos, conforman el fenotipo que la función 13 asocia al genotipo diploide en cuestión. Las diferentes combinaciones de las formas específicas que puedan tomar la estructura genética de los genotipos, el vínculo de causalidad postulado por 11, la estructura de los fenotipos y las funciones que determinan los genes expresables, dan lugar a las diversas especializaciones de GM.⁹

Hemos visto cómo se encuentran conectadas mediante diferentes funciones, las distintas entidades que participan de la herencia, sin embargo, hace falta añadir una restricción que nos indique el modo de acción del sistema completo. Algo que proporcione un garante modal de que el proceso ocurrirá, pues nada hasta ahora obliga a ello. Bajo un enfoque modelo-teórico, lo faltante es una ley que, de manera sinóptica, postule la existencia y garantice la correcta actuación de las diferentes entidades y funciones postuladas por el modelo. Los modelos que conforman una teoría, no sólo indican qué es lo que hay, también nos dicen cómo se comporta.¹⁰ Antes de enunciar la forma que tomaría tal ley haré un breve paréntesis.

La concepción estructuralista de teorías emplea la noción de modelo en un sentido lógico del término que se retrotrae a Tarski (1936) y que seguimos aquí. Un modelo es una interpretación que torna verdaderos los postulados de la teoría. Según esta consideración el mundo es modelo de la teoría y no al revés. Pero eso es solo una manera de hablar: siempre podemos invertir esta sentencia (Balzer *et al.*, 1987). Más importante resulta señalar que la interpretación fija el significado de entidades y funciones de forma global, los significados no se asignan mediante definiciones término

⁹ En algunas reconstrucciones estructuralistas (cf. Lorenzano, 1995; Balzer & Lorenzano, 2000), las especializaciones dependen, entre otras cosas, del número de pares genes involucrados. Tal consideración parece poco natural, pues lo relevante es la forma de interacción entre los genes, y no el número de ellos que, nosotros, consideramos.

¹⁰ Como se verá más adelante, es por ello que, bajo la óptica del nuevo mecanicismo, lo que hace falta es postular la efectiva existencia del mecanismo de la herencia.

a término, y las teorías se aplican a una porción estructurada del mundo. Una importante porción del significado de los términos introducidos por las teorías empíricas está dada por la presencia de una restricción que regula su comportamiento, vincula entidades y funciones en ella postuladas y norma su dinámica, nos indica la manera en que actúan o interaccionan las entidades postuladas. Ello se logra añadiendo restricciones (“funcionales”) a las propiedades estructurales ya indicadas. Dentro de la metateoría estructuralista y, siguiendo consideraciones análogas, en este trabajo, a las restricciones que dan lugar a la postulación de generalizaciones no accidentales se les denomina leyes.

Regresando al diagrama de la estructura de GM, la línea gris compuesta de una serie de curvas señala las entidades que participan de la Ley Fundamental de GM. Su enunciado es largo: “A cada organismo de la generación F se le asocian: un par de organismos de la generación P , un par de gametos de la generación P , un cigoto de la generación F , un par de genotipos diploides de la generación P , un par de genotipos haploides de la generación P , un genotipo diploide de la generación F , una función específica de causalidad genes-características, una función de específica de expresión de los genes (estas dos funciones permiten la construcción de la función de determinación genética) y un fenotipo de la generación F , tales que: los organismos de la generación P son sus padres, los gametos parentales fueron producidos por sus padres (flecha 1), ese particular par de gametos fue el que dio origen al cigoto (flecha 2) del que proviene el organismo (flecha 3), los genotipos diploides de la generación P son los que portaban sus padres (flecha 12a), los genotipos haploides de la generación P fueron obtenidos a partir de los genotipos portados por sus padres (flecha 9), fue de ese par específico de genotipos haploides del que se obtuvo el genotipo diploide de la generación F (flecha 10) que corresponde al portado tanto por el organismo como por su cigoto (flechas 12c y 12d) y, finalmente, a partir de dicho genotipo diploide de la generación F se obtiene, mediante la aplicación de la función de determinación genética (flechas 11, 13 y 14), el fenotipo que corresponde al organismo en cuestión (flecha 5b).¹¹

2 LEYES EXPLÍCITAS E IMPLÍCITAS, LEYES ESTRUCTURALES, LEY FUNDAMENTAL Y LEYES ESPECIALES

La filosofía de la ciencia anglosajona nació con un fuerte interés en el estudio de la física. La naturaleza del espacio-tiempo, la teoría de la relatividad y la relación entre

¹¹ Una presentación formal de la estructura de esta ley puede cotejarse en Casanueva (2003). Cabe señalar que la estructura de GM donde los elementos de la teoría son engarzados mediante la postulación de la existencia de una serie de entidades de las cuales se describe su forma de acción es muy similar a la de mecanismos moleculares como la síntesis de proteínas, típicamente considerados por la corriente conocida como nuevo mecanicismo en biología (cf. Casanueva & Madrigal, 2016).

la geometría empírica y las geometrías formales, ocuparon buena parte de su agenda. Como resultado, quedó marcada por esta impronta y en sus discusiones de temas sustantivos de ciencia, tomó ejemplos en su mayoría derivados de la física. Cuando se hablaba de leyes en uso en la ciencia (y no de idealizaciones de ejemplos seleccionados o contruidos para sus discusión filosófica, esto es, enunciados del tipo “todos los cuervos son negros”, o “todos los cisnes son blancos”) se tenían en mente, como ejemplos paradigmáticos, leyes de la física: las leyes de conservación, las leyes de las mecánicas clásica, relativista o cuántica, las leyes de la termodinámica, las leyes del electro-magnetismo, las leyes de radiación, las leyes de los gases etc.. Todas estas se expresan en forma de diferentes ecuaciones que relacionan entre sí distintas magnitudes físicas, (funciones métricas), son explícitamente enunciadas y en varios casos se han establecido mediante consideraciones meramente teóricas (no experimentales).

En gran parte de la biología no parece haber leyes de este tipo; de haberlas, salvo en notables territorios como la genética de poblaciones o procesos fisiológicos como la transmisión nerviosa o la cinética enzimática, no se enuncian en forma matemática y tal vez ni siquiera se enuncian explícitamente. Las así llamadas “leyes de Mendel” son un ejemplo ampliamente discutido (cf. Darden, 1991; Kitcher, 1984; Kohler, 1994; Mitchell, 2000, 2002; Waters, 2004; Lorenzano, 2007; Godfrey-Smith, 2013), donde muchas veces se parte de consideraciones que se pensaron ciertas para las leyes de la física. Bajo ese canon, se criticó por ejemplo su falta de universalidad (cf. Smart, 1963, 1968) o su contingencia evolutiva (cf. Beatty, 1995), olvidando que las leyes de la física no son universales, y también dependen de contingencias (cf. Mitchell, 2000, 2002).¹²

Dentro del estructuralismo, la naturaleza de las leyes ha sido discutida en distintas ocasiones y la fuerza con la que sostienen algunas de sus características han cambiado en distintos momentos. Un intento reciente de sistematización (cf. Lorenzano, 2017), compila las siguientes: carácter sinóptico, fuerza modal, validez en todo el ámbito de la teoría, ser empíricamente irrestrictas, poder servir de marco para la sistematización y tener fuerza modal. En su análisis de la naturaleza de los funcionales (funciones de funciones), involucrados en la formulación de los principios rectores de la mecánica y la termodinámica, Moulines (1978, 1984) mostró que los cuantificadores existenciales abiertos (de primer, de segundo e incluso de tercer orden), involucrados

¹² Para otros territorios de la biología, como la evolución, se ha postulado una naturaleza apriorística de las leyes (cf. Brandon, 1978, 1997; Sober, 1984, 1997; Elgin, 2003). Aunque algunos de los rasgos sostenidos por quienes postulan la aprioricidad de las leyes se pueden explicar apelando a la estructura propuesta de para GM (donde primero se enuncian todos los componentes indicando sus formas de actuación y después se enlazan mediante una constricción que posee cuantificadores existenciales abiertos y de segundo orden y los ata de una manera específica), tal discusión escapa a los límites del presente trabajo. Contra Sober, Díez y Lorenzano (2015) han discutido recientemente el tema de las leyes apriorísticas en evolución mostrando que en biología no existe diferencia con casos clásicos en física. Una presentación más extensa que recoge con precisión buena parte de la literatura en torno a las leyes en biología puede encontrarse en Caponi (2014).

en la formulación de los que llamó principios-guía, dan cuenta de algunos aspectos intrigantes de los paradigmas kuhnianos: parecen ser infalsables por la experiencia o más una promesa que una realización. En el caso que nos ocupa la ley postula la existencia de las diferentes entidades involucradas en la herencia biológica.

De manera análoga a como la segunda ley de la mecánica newtoniana da cuenta del movimiento postulando la existencia de fuerzas cuya suma debe ser igual al producto de la masa por la aceleración, pero no nos dice ni cuántas ni cuáles son las fuerzas, la constricción general de GM postula la existencia de entidades biológicas que interactúan de maneras específicas a fin de que la herencia ocurra, pasa revista a la mayoría de los conceptos involucrados en la estructura de GM de manera explícita (e implícitamente a todos) y los agrupa en una sola expresión que resume los procesos de la herencia y que contiene cuantificadores de segundo orden, pero no las identifica con precisión.

La constricción general de GM, posee fuerza modal en el sentido de que estipula cómo deben de pasar las cosas, da pie a enunciados en subjuntivo y expresa una generalización no accidental, adicionalmente también puede servir de marco para la sistematización de las diferentes especializaciones de la genética, por lo que satisface los requerimientos para ser considerada una ley fundamental. No obstante, ningún texto de genética la formula explícitamente.

Como hemos señalado a lo largo de la presentación del diagrama de GM, en ella se presentan diversos tipos de leyes y de “leyes”. Algunas como la primera y segunda leyes de Mendel (flechas 9 y 10), son así llamadas por una larga tradición, pero no parecen poseer las características necesarias para ser consideradas leyes o constricciones clave (cf. Casanueva, 2003; Lorenzano, 2007), si bien expresan importantes constricciones formales. En ellas se establece la estructura de los genotipos portados por los gametos, los organismos y sus cigotos. Se nos indica que los primeros son haploides, los segundos y terceros, diploides. Adicionalmente el genotipo del cigoto debe coincidir con el del organismo al que da lugar. Estas dos condiciones junto con la relación de causalidad entre genes y características postuladas (flecha 11) deben ser consideradas constricciones estructurales más que funcionales, son claramente parte de la estructura de GM, pero no es en ellas en donde se expresa la dinámica de la herencia. Llama la atención que la relación causal postulada entre genes y características (flecha 11) no se denomine como una especie de primera ley, o ley de la causalidad, que nos indica que toda característica es (co-)causada por un gen y todo gen es (co-)factor causal de una característica.

Adicionalmente, el señalamiento de que los gametos portan características sencillas y puras (flecha 12b), aunque puede ser considerado ley, pues da apoyo a enunciados en subjuntivo y expresa con fuerza normativa una generalización no accidental, no se denomina como tal, aunque en ocasiones se recoge bajo el nombre de *teoría* de

la pureza de los gametos. Mucho sorprende a las reconstrucciones de GM de corte estructuralista (cf. Balzer & Dawe, 1986; Casanueva, 1987; Lorenzano, 1995) que, lo en cada una de ellas se denomina ley fundamental no está explícitamente enunciada en los textos de GM, aunque su postulación sea necesaria para dar cuenta de sus aplicaciones, de manera sistemática (la ley engarza las regiones más estables de la teoría con sus aspectos más variables, señalando los rangos y modos de su variación). Una lista de leyes particulares (esto es, leyes que no se cumplen en todos los modelos), nos indican cómo se pueden instanciar o particularizar algunas de las funciones expresadas en el diagrama, que hasta este momento no han sido completamente definidas y se encargan de generar las distintas especializaciones de la teoría. Así, podríamos hablar de las leyes de la dominancia estricta, las leyes de los diferentes tipos de epistasia, las leyes de la pleiotropía o las leyes de la herencia multifactorial. En la dominancia estricta la relación de causalidad es uno a uno y, entre dos alelos cualesquiera, siempre uno domina sobre el otro (flechas 11 y 14), pero la atribución de causalidad y el comportamiento relativo de los genes en un genotipo diploide pueden variar.¹³

Dentro del diagrama, se pueden diferenciar las leyes estructurales, aquellas que al ser eliminadas restan conectividad al diagrama (siguiendo el flujo indicado por las flechas, ya no se pueden conectar nodos que antes estaban conectados) y la ley fundamental se distingue fácilmente por su carácter sinóptico (participan de manera explícita o implícita un gran número de entidades; y las leyes especiales se ubican sobre las regiones de variación del diagrama).

3 MECANISMOS Y MODELOS, EL NUEVO MECANICISMO

En historia y filosofía de la biología, el movimiento conocido como el nuevo mecanicismo (en adelante NM), sostiene, desde hace más de dos décadas, la idea de que la biología no puede ser capturada bajo el mismo marco que permitió la estructuración de la filosofía de la física. Un nuevo *dictum* centrado en mecanismos, y una paráfrasis de la famosa frase de Dobzhansky, se ha hecho lugar, declarando que “nada en biología tiene *ningún* sentido sin la idea de que los biólogos están en búsqueda de mecanismos” (Craver & Darden, 2013, p. 202; cursivas añadidas). Para el, NM una narrativa centrada en teorías y una idea de explicación cercana a un modelo basado en leyes se encuentra en choque con la visión mecanicista y se considera que, en el mejor de los casos sería no pernicioso y poco se gana con ella (cf. Bechtel & Richardson, 1993; Machamer *et al.*, 2000; Craver & Darden, 2001; Darden, 2002, 2006; Darden & Craver, 2002; Glennan, 2002; Woodward, 2002; Tabery, 2004; Bechtel & Abrahamsen, 2005, 2007, 2011; Cra-

¹³ Estos postulados o leyes darían cuenta de la uniformidad de una primera generación de híbridos y por ello, a veces, se les nombra como ley de la uniformidad y se le asigna un numeral dentro de las leyes de Mendel.

ver, 2008; Craver & Kaiser, 2013; Bechtel, 2011; Illari & Williamson, 2012; Sheredos *et al.*, 2013; Abrahamsen & Bechtel, 2015).

En términos muy generales, dentro del nuevo mecanicismo (NM) podemos encontrar básicamente dos formas de caracterizar la noción de *mecanismo*. La primera, fue dada por Machamer, Darden y Craver, para quienes “los mecanismos son entidades y actividades organizadas de manera que son productoras de cambios regulares desde su inicio (o preparación) hasta su final (o condiciones de término)” (Machamer *et al.*, 2000, p. 3). Mientras que la elaborada por Glennan considera que:

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

Estas distintas caracterizaciones no son incompatibles y, con ciertos ajustes, puede realizarse una combinación:

un mecanismo para un fenómeno es un conjunto o colección de entidades o partes (espacio-temporalmente localizadas o al menos relativamente referenciadas)¹⁴ cuyas actividades, relaciones e interacciones (correspondientemente organizadas) son productoras de cambios específicos e invariantes que, de considerarse globalmente, desde su inicio hasta su término, dan cuenta de manera completa del fenómeno en cuestión (Casanueva & Madrigal, 2016, p. 179).

Darden (2013), ha sumariado la lista de rasgos distintivos de un mecanismo: debe referir a un fenómeno; poseer componentes (entidades y actividades, y módulos); tener un arreglo de los componentes en términos de su localización, estructura, orientación, conectividad y compartimentalización; poseer una caracterización temporal de los componentes (orden, rango, duración y frecuencia) y finalmente participar de contextos locales (localización dentro de una jerarquía o localización dentro de una serie).

El NM destaca el papel que juegan los mecanismos y sus diagramas en la obtención de explicaciones (cf. Darden & Craver, 2002; Bechtel & Abrahamsen, 2005; Abrahamsen & Bechtel, 2015; Burnston, 2016). Dar una explicación, en términos mecanicistas, es proporcionar una descripción del sistema físico responsable del fenómeno a explicar (cf. Craver, 2007), es decir, se trata de señalar cómo las acciones coordinadas de las entidades y actividades del mecanismo correspondiente son responsables de las diferentes características del fenómeno dado. No es difícil imaginar por qué las explicaciones que involucran mecanismos dentro de la biología, pueden capturarse mediante diagramas (cf. Machamer *et al.*, 2000; Bechtel & Abrahamsen,

¹⁴ Tal localización o referenciación puede ser meramente topológica y relativa a otros componentes del mecanismo.

2005; Perini, 2005; Sheredos *et al.*, 2013; Craver & Kaiser, 2013; Gebharter & Kaiser, 2013). La bidimensionalidad propia del formato de los diagramas es más adecuada que la linealidad obligada de las representaciones en un texto, pues permite hacer referencia de manera simultánea a los diferentes componentes del sistema, a sus actividades y sus relaciones con el propio sistema, ya sea como un todo, ya con otras de sus partes (cf. Perini, 2005). Los diagramas de un mecanismo, constituyen un marco para la construcción, revisión, articulación y extensión de explicaciones, en tanto que permiten delimitar el fenómeno a explicar, así como para la identificación de relaciones explicativas (cf. Darden, 2002; Abrahamsen & Bechtel, 2015).

Podemos ahora preguntarnos si la estructura lógico conceptual propuesta para GM puede conceptuarse como la postulación de un mecanismo. La respuesta es afirmativa pues entre sus características se cuentan:

- (i) Refiere al fenómeno de la herencia;
- (ii) posee componentes (padres, gametos, cigotos, organismos, características, fenotipos, genes, genotipos de diverso tipo) y módulos (la teoría unigámica de la fecundación puede ser representada de manera menos detallada, señalando simplemente el paso de organismos parentales a organismos filiales con la intermediación de los gametos, o aspectos de ella aquí presentados muy sucintamente, como la fecundación, pueden ser mucho más detallados).
- (iii) Posee actividades, indicadas por las distintas flechas (los organismos producen gametos, que se reúnen formando cigotos, que se desarrollan; los genotipos son portados por gametos, cigotos y organismos etc.).
- (iv) Los componentes poseen determinados arreglos (los genotipos haploides con solamente una característica por tipo de gen, están localizados en – son portados por – los gametos, mismos que se conectan, fusionándose – singamia – durante la fecundación).
- (v) La forma de actuación posee una estructura temporal (por ejemplo, hay generación parental y filial, y el paso de padres a hijos requiere el concurso temporalmente ordenado de gametos y cigotos, la frecuencia del proceso ocurre al menos una vez por generación).
- (vi) Incluye diferentes niveles de organización biológica, el más evidente a nivel organísmico, se presentan, organismos, gametos y cigotos, en los dos últimos se advierte un nivel unicelular, la afirmación de que los genotipos diploides son portados por gametos y cigotos, refiere un nivel subcelular y finalmente la construcción de los conjuntos de genes y características (que considerados globalmente no se encuentran manifiestos en ningún individuo, pero si en las poblaciones).
- (vii) Se puede ubicar en conexión con otras teorías no genéticas (Casanueva,

2010) (los genotipos y fenotipos pueden funcionar como conjuntos de clases con heredabilidad y participar de teorías evolucionistas, los niveles unicelular y pluricelular pueden ser relacionados con teorías celulares y mecanismos fisiológicos celulares particulares; por ejemplo, el paso de cigoto a adulto únicamente muestra divisiones mitóticas en tanto que la formación de gametos requiere divisiones meióticas) y con teorías genéticas posteriores, donde, por ejemplo se introduce la idea de los cromosomas o las mutaciones (Casanueva & Méndez, 2005).

Así, la estructura conceptual de GM puede tanto ser descrita en términos de mecanismo, como en términos de una teoría con modelos y leyes. La descripción mecánica y un enfoque modelo-teórico no están necesariamente reñidos.

4 MECANISMOS Y MODELOS, GENÉTICA MENDELIANA Y GENÉTICA FORMAL

Cabe ahora preguntarse si toda teoría puede ser descrita en términos de mecanismos. La respuesta en esta ocasión es negativa pues no toda teoría permite una descripción que permita la localización o la referencia espacio temporal de sus partes o componentes. Tal es el caso de la genética formal.

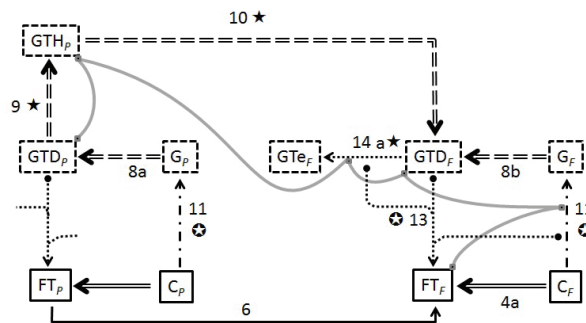


Figura 2. Estructura lógico-conceptual de la genética formal (GF). La clave sigue las mismas pautas que las indicadas en la figura anterior. Las flechas de líneas continuas, sean sencillas (por ejemplo, 6) o dobles (por ejemplo, 4a), representan a las funciones que participan del planteamiento de la pregunta; las flechas de punto y guion (por ejemplo, 11), a las que permiten la introducción de los términos GM-teóricos; las de guiones de línea doble (por ejemplo, 9), a las que participan del cálculo de GM y, finalmente, las flechas de guiones cortos (por ejemplo, 13), representan funciones que permiten la vinculación de genotipos con fenotipos (a saber, la determinación genética). Los recuadros de líneas continuas indican entidades GF-no teóricas en tanto que los recuadros de guiones refieren a las entidades GF-teóricas. La estrella negra, señala funciones que en algún momento han sido denominadas leyes y la estrella blanca sobre un círculo negro, indica otras que legítimamente pueden denominarse leyes. Por último, la línea gris formada por curvas que tocan los distintos recuadros, representa la ley fundamental de GF. Ver la explicación en el texto.

La figura 2 muestra el grafo de la estructura lógico-conceptual de la genética formal (en adelante, GF), mismo que se obtiene recortando, del grafo de GM, los aspectos organizmicos y celulares. Para funciones que cumplen papeles *mutatis mutandis* análogos a los de GM se han respetado los números de la figura uno. Al eliminar toda referencia a las entidades biológicas que aparecen en la teoría de la fecundación, y considerar solo los aspectos formales de los genes (sus diversas estructuraciones) se elimina la posibilidad de ubicar o referenciar espacio-temporalmente las principales entidades de la teoría. A excepción de las flechas 11, 13 y 14 (las cuales no se encuentran completamente especificadas), las flechas que inciden sobre genes o estructuraciones de genes, pueden ser introducidas como definiciones. Recordemos que los genotipos formales, más que realizar algunas acciones como segregar o recombinar, sufren tales acciones, son segregados o recombinados (¡por nosotros! en operaciones de lápiz y papel). En tanto abstracciones formales, características, genes, genotipos y fenotipos no están localizados en algún lugar. Aunque los organismos o los gametos (*token*) sí puedan ser localizados o referenciados en relación con otros componentes de GM, sería un error categorial pretender ubicar sus genotipos o fenotipos (*type*), pues una misma caracterización puede corresponder a dos o más organismos.

CONCLUSIONES

La GM es compatible con varias descripciones (modelística o mecanística; lingüística o gráfica) y ninguna de ellas puede ser privilegiada *a priori*, aunque cada una presenta ventajas relativas. La forma gráfica permite capturar la estructura conceptual en un solo golpe gestáltico, admite la representación simultánea de todos los aspectos relacionales de la teoría, resulta fácil de seguir, posibilita una fácil distinción de los diferentes papeles que, en la construcción de explicaciones, cumplen los distintos conceptos que la constituyen, e igualmente posibilita la diferenciación de distintos tipos de leyes – las leyes estructurales, que forman parte de su “aparato conceptuador” y constituyen condiciones de posibilidad para el planteamiento del mecanismo o modelo, la ley fundamental que sirve a modo de principio guía, en el sentido caracterizado por Moulines (1978), y las leyes especiales que instancian los patrones de variación propios de la teoría –, si acaso nos interesa plantear las cosas de esa manera. Adicionalmente el formato gráfico ha sido útil en la comparación estructural de GF y GM.

Bajo la caracterización seguida aquí, las leyes se entienden como constricciones que afectan diferentes regiones del modelo o mecanismo y dan pie a la elaboración de enunciados en subjuntivo (regularidades no accidentales), que permiten dar cuenta de la forma en cómo opera el fenómeno bajo estudio. Los modelos son interpretaciones que tornan verdaderos los postulados de la teoría (se cumplen sus distintas carac-

terizaciones y constricciones) y sólo aquellos modelos cuyos componentes cumplen las condiciones estipuladas por Darden (2013) (en particular que puedan ser espacio-temporalmente referenciados entre sí) serían considerados mecanismos.

En numerosas ocasiones en biología, las regularidades no accidentales no se expresan en forma de leyes, sino de narrativas de eventos, mediante la postulación de secuencias episódicas con una transformación coherente entre ellas (tal es el caso de las teorías de la herencia y de los mecanismos propios de la biología molecular). No hay en ello ningún defecto; éste ocurre al pensar que la biología *debe* seguir los cánones que la física ha seguido. Ambas disciplinas poseen tradiciones diferentes que han encontrado útil la expresión de regularidades, de manera distinta, pues distintos son también sus objetos de estudio y las formas en que la contingencia propia de los sistemas abiertos se manifiesta. Mitchell (2000), postula la existencia de gradientes de contingencia entre las leyes, las de la física serían menos contingentes que las de la biología, pues los sistemas de los que se habla son distintos, se requieren muchas más cosas para que un organismo tenga descendientes que para que una masa colisione con otra. La naturaleza fundamental del Universo quedó fijada poco tiempo después del *Big bang*, desde entonces tuvieron que pasar muchas cosas antes de que la reproducción sexual surgiese entre los eucariontes. No tiene sentido exigir que las teorías se satisfagan más allá de su ámbito de aplicación. En tanto que la mecánica clásica pretende aplicarse a todo el universo conocido, los sistemas a los que se pretende aplicar GM, en principio, están restringidos a los eucariontes sexuados, y no hay por qué exigir que se cumplan más allá de este ámbito, ni que la forma de expresar las regularidades en ellos encontradas deba ocurrir necesariamente de una determinada manera. ☞

AGRADECIMIENTOS. Estoy en deuda con los integrantes de los seminarios Phibio y REMO, en particular con Oswalth Basurto, Carlos López Beltrán, Ximena González, Siobhan F. Guerrero Mc Manus, Diego Méndez, Maximiliano Martínez y Octavio Valadez por sus comentarios, a una versión informal del texto. Este trabajo participa de los proyectos CB 182084, del CONACYT, México y PICT2007 N° 1558 del ANPCyT, Argentina.

Mario CASANUEVA
Departamento de Humanidades,
Universidad Autónoma Metropolitana,
Cuajimalpa, México.
mario.casanueva@gmail.com

Laws, mechanisms, and models in Biology:
the case of Mendelian genetics

ABSTRACT

The logical conceptual structure of Mendelian genetics, presented in a graph-model format, provides the context to discuss some peculiarities of relations among the concepts of law, model and mechanism are discussed. It is shown how such concepts can be considered within the same system without any contradictions. Basically, a theory is a family of models, a model is an interpretation that satisfies the postulates of the theory, that is the constraints (laws) that express the functioning of its parts, and a mechanism is a model that, in addition, permits the localization or the spatiotemporal referencing of its parts or components.

KEYWORDS • Representation. Diagrams. Graph-model conception. Laws in Biology. Mendelian Genetics. Formal Genetics. New mechanistic philosophy of science.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAHAMSEN, A. & BECHTEL, W. Diagrams as tools for scientific reasoning. *Review of Philosophy and Psychology*, 6, 1, p. 117-31, 2015.
- AINSWORTH, S. et al. Drawing to learn in science. *Science*, 333, 6046, p. 1096-7, 2011.
- BALZER, W. & DAWE, C. M. Structure and comparison of genetic theories: (1) classical genetics. *British Journal Philosophy of Science*, 37, p. 55-69, 1986.
- BALZER, W. & LORENZANO, P. The logical structure of classical genetics. *Zeitschrift für allgemeine Wissenschaftstheorie*, 31, p. 243-66, 2000.
- BALZER, W.; PEARCE, D. & SCHMIDT, H. J. (Ed.). *Reduction in science: Structure, examples, philosophical problems*. Netherlands: Springer Science & Business Media, 1984.
- BALZER, W. et al. *An architecture for science. The structuralist program*. Dordrecht: Reidel, 1987.
- BEATTY, J. The evolutionary contingency thesis. In: WOLTERS, G. & LENNOX, J. (Ed.). *Concepts, theories and rationality in the biological sciences*. The Second Annual Pittsburgh/Konstanz Colloquium in the Philosophy of Science. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 1995. (The second annual Pittsburgh/Konstanz Colloquium in the Philosophy of Science). p. 45-81.
- BECHTEL, W. Mechanism and biological explanation. *Philosophy of Science*, 78, 4, p. 533-57, 2011.
- BECHTEL, W. & ABRAHAMSEN, A. Explanation: a mechanist alternative. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 36, p. 421-41, 2005.
- ____ & _____. In search of mitochondrial mechanisms: interfield excursions between cell biology and biochemistry. *Journal of the History of Biology*, 40, p. 1-33, 2007.
- ____ & _____. Complex biological mechanisms: cyclic, oscillatory, and autonomous. In: HOOKER, C. A. (Ed.). *Philosophy of complex systems. Handbook of the philosophy of science*. New York: Elsevier, 2011. v. 10, p. 257-86.
- BECHTEL, W. & RICHARDSON, R. C. *Discovering complexity: decomposition and localization as strategies in scientific research*. Princeton: Princeton University Press, 1993.
- BRANDON, R. N. Adaptation and evolutionary theory. *Studies in History and Philosophy of Science*, 9, p. 181-206, 1978.
- ____. Does biology have laws? The experimental evidence. *Philosophy of Science*, 64, p. 444-57, 1997.
- BURNSTON, D. C. Data graphs and mechanistic explanation. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 57, p. 1-12, 2016.
- BURNSTON, D. C. et al. Scientists' use of diagrams in developing mechanistic explanations: A case study from chronobiology. *Pragmatics & Cognition*, 22, 2, p. 224-43, 2014.
- CAPONI, G. *Leyes sin causa y causas sin ley en la explicación biológica*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, 2014.

- CASANUEVA, M. La estructura lógica de la genética clásica. *Memorias del LVII Congreso de la Asociación de Investigación Pediátrica* (México), v. 1, p. 99-108, 1987.
- _____. *Mendeliana*. Iztapalapa: Porrúa/UAM, 2003. (Biblioteca de Signos)
- _____. Los modelos en la filosofía de la ciencia del siglo xx. In: LÓPEZ-AUSTIN, A. (Ed.). *El modelo en la ciencia y la cultura*. México: Siglo XXI/UNAM, 2005.
- _____. Transmisión visual del conocimiento. In: CASANUEVA, M. & BOLAÑOS, B. (Ed.). *El giro pictórico: epistemología de la imagen*. Madrid: Anthropos/UAM-Cuajimalpa. 2009. p. 213-34.
- _____. Qué es la Biología. In: PÉREZ TAMAYO, R. (Ed.). *Discusiones sobre la vida y la biología*. México: Siglo XXI/UNAM, 2010. p. 41-78.
- CASANUEVA, M. & BOLAÑOS, B. (Ed.). *El giro pictórico: epistemología de la imagen*. Madrid: Anthropos/UAM-Cuajimalpa. 2009.
- CASANUEVA, M. & MADRIGAL, R. Flujos informativos, mecanismos y modelos en la síntesis de proteínas. *Scientiae Studia*, 14, 1, p. 175-97, 2016.
- CASANUEVA, M. & MÉNDEZ D. Tres teorías y tres niveles en la genética del siglo xx. In: ESTANY, A. (Ed.). *Ciencias matemáticas naturales y sociales*. Madrid: Trotta, 2005. p. 29-53.
- ____ & _____. Teoría y experimento en genética mendeliana: una exposición en imágenes. *Theoria*, 63, p. 285-306, 2008.
- ____ & _____. Graphs and lattices as conceptual representation formats. An exploratory exercise with five specializations of mendelian genetics. *Metatheoria*, 3, 1, p. 19-37, 2013.
- CHANDRASEKHARAN, S., & NERSESSIAN, N. J. Building cognition: the construction of computational representations for scientific discovery. *Cognitive science*, 39, 8, p. 1727-63, 2015.
- CHAO, H.; CHEN, S. & MILLSTEIN, R. (Ed.). *Mechanism and causality in biology and economics*. Dordrecht: Springer, 2013.
- CHEON, H. Distributed cognition in scientific contexts. *Journal for General Philosophy of Science*, 45, 1, p. 23-33, 2014.
- COVENTRY, K. R.; TENBRINK, T. & BATEMAN, J. (Ed.). *Spatial language and dialogue*. Oxford: OUP, 2009. v. 3.
- CRAVER, C. F. *Explaining the brain*. Oxford: Oxford University Press, 2007.
- _____. Physical law and mechanistic explanation in the Hodgkin and Huxley model of the action potential. *Philosophy of Science*, 75, 5, p. 1022-33, 2008.
- CRAVER, C. F. & DARDEN, L. Discovering mechanisms in neurobiology: the case of spatial memory. In: MACHAMER, P.; GRUSH, R. & McLAUGHLIN, P. (Ed.). *Theory and method in the neurosciences*. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 2001. p. 112-37.
- _____. *In search of mechanisms: discoveries across the life sciences*. Chicago: University of Chicago Press, 2013.
- CRAVER, C. F. & KAISER, M. I. Mechanisms and laws: clarifying the debate. In: CHAO, H.; CHEN, S. & MILLSTEIN, R. (Ed.). *Mechanism and causality in biology and economics*. Dordrecht: Springer, 2013. p. 125-45.
- DARDEN, L. *Theory change in science: Strategies from Mendelian genetics*. New York: Oxford University Press, 1991.
- _____. Strategies for discovering mechanisms: schema instantiation, modular subassembly, forward, backward chaining. *Philosophy of Science* (Suplemento PSA 2000 Parte 2), 69, p. S354-65, 2002.
- _____. Flow of information in molecular biological mechanisms. *Biological Theory*, 1, 3, p. 280-7, 2006.
- _____. Mechanisms versus causes in biology and medicine. In: CHAO, H.; CHEN, S. & MILLSTEIN, R. (Ed.). *Mechanism and causality in biology and economics*. Dordrecht: Springer Netherlands, 2013. p. 19-34.
- DARDEN, L. & CRAVER, C. Strategies in the interfield discovery of the mechanism of protein synthesis. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 33, 1, p. 1-28, 2002.

- DÍEZ, J. (Ed.). *Exploraciones pluralistas: las filosofías de C. Ulises Moulines*. México/Barcelona: UNAM/Biblioteca Nueva, 2017.
- DÍEZ, J. A. & LORENZANO, P. Are natural selection explanatory models a priori? *Biology & Philosophy*, 30, 6, p. 787-809, 2015.
- DÍEZ, J. A. & MOULINES, C. U. *Fundamentos de la filosofía de la ciencia*. Barcelona: Ariel, 2000.
- ECHVERRÍA, J. *Filosofía de la ciencia*. Madrid: Akal, 1995.
- ELGIN, M. Biology and a priori laws. *Philosophy of Science*, 70, p. 1380-9, 2003.
- ESTANY, A. (Ed.). *Ciencias matemáticas naturales y sociales*. Madrid: Trotta, 2005.
- GEBHARTER, A. & KAISER, M. I. Causal graphs and biological mechanisms. In: KAISER, M. I.; SCHOLZ, O. R.; PLENCE, D. & HÜTTEMANN, A. (Ed.). *Explanation in the special sciences*. Dordrecht: Springer Netherlands, 2013. p. 55-85.
- GIERE, R. N. *Explaining science: a cognitive approach*. Chicago: University of Chicago, 1988.
- _____. How models are used to represent reality. *Philosophy of Science*, 71, Supplement, p. 742-52, 2004.
- _____. An agent-based conception of models and scientific representation. *Synthese*, 172, 2, p. 269-81, 2010.
- GLENNAN S. Rethinking mechanistic explanation. *Philosophy of Science*, 69, p. 342-53, 2002.
- GODFREY-SMITH, P. *Philosophy of biology*. Princeton: Princeton University Press, 2013.
- HOOKE, C. A. (Ed.). *Philosophy of complex systems. Handbook of the philosophy of science*. New York: Elsevier, 2011. v. 10.
- ILLARI, P. M. & WILLIAMSON, J. What is a mechanism? Thinking about mechanisms across the sciences. *European Journal for Philosophy of Science*, 2, 1, p. 119-35, 2012.
- JONES, N. Bowtie structures, pathway diagrams, and topological explanation. *Erkenntnis*, 79, 5, p. 1135-55, 2014.
- JONES, N. & WOLKENHAUER, O. Diagrams as locality aids for explanation and model construction in cell biology. *Biology & Philosophy*, 27, 5, p. 705-21, 2012.
- KAISER, M. I.; SCHOLZ, O. R.; PLENCE, D. & HÜTTEMANN, A. (Ed.). *Explanation in the special sciences*. Dordrecht: Springer Netherlands, 2013.
- KITCHER, P. 1953 and all that: a tale of two sciences. *Philosophical Review*, 93, p. 335-73, 1984.
- KOHLER, R. E. *Lords of the fly: Drosophila genetics and the experimental life*. Chicago: University of Chicago Press, 1994.
- KOZMA, R. The material features of multiple representations and their cognitive and social affordances for science understanding. *Learning and Instruction*, 13, 2, p. 205-26, 2003.
- LARKIN, J. H. & SIMON, H. A. Why a diagram is (sometimes) worth ten thousand words. *Cognitive science*, 11, 1, p. 65-100, 1987.
- LÓPEZ-AUSTIN, A. (Ed.). *El modelo en la ciencia y la cultura*. México: Siglo XXI/UNAM, 2005.
- LORENZANO, P. *Geschichte und Struktur der klassischen Genetik*. Berlin: Peter Lang, 1995.
- _____. Leyes fundamentales y leyes de la biología. *Scientiae Studia*, 5, 2, p. 185-214, 2007.
- _____. Principios-guía y leyes fundamentales en la metateoría estructuralista. In Díez, J. (Ed.). *Exploraciones pluralistas: las filosofías de C. Ulises Moulines*. México/Barcelona: UNAM/Biblioteca Nueva, 2017.
- MACHAMER, P. et al. Thinking about mechanisms, *Philosophy of Science*, 67, p. 1-25, 2000.
- MACHAMER, P.; GRUSH, R. & McLAUGHLIN, P. (Ed.). *Theory and method in the neurosciences*. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 2001.
- MÉNDEZ, D. & CASANUEVA, M. A reconstruction of Darwin's pangenesis in a graph format. In: NIEBERGAL, E. (Ed.). *Philosophie der Wissenschaft – Wissenschaft der Philosophie*. Muenchen/Tübingen: Mentis, 2006. p. 157-64.

- MITCHELL, S. D. *Ceteris paribus*—an inadequate representation for biological contingency. *Erkenntnis*, 57, 3, p. 329-50, 2002.
- _____. Dimensions of scientific law. *Philosophy of Science*, p. 242-65, 2000.
- MORGAN, T. H. et al. *The mechanism of mendelian heredity*. New York: Henry Holt, 1915.
- MOULINES, C. U. *Exploraciones metacientíficas*, Madrid: Alianza, 1982.
- _____. Cuantificadores existenciales y principios-guía en las teorías físicas. *Crítica*, 29, p. 59-88, 1978.
- _____. Ontological reduction in the natural sciences (1). In: BALZER, W.; PEARCE, D. & SCHMIDT, H. J. (Ed.). *Reduction in science: Structure, examples, philosophical problems*. Netherlands: Springer Science & Business Media, 1984. p. 51-70.
- _____. *Pluralidad y recursión. Estudios epistemológicos*. Madrid: Alianza, 1991.
- NIEBERGAL, E. (Ed.). *Philosophie der Wissenschaft – Wissenschaft der Philosophie*. Muenchen/Tübingen: Mentis, 2006.
- OSBECK, L. M. & NERSESSIAN, N. J. Situating distributed cognition. *Philosophical Psychology*, 27, 1, p. 82-97, 2014.
- PÉREZ-TAMAYO, R. (Ed.). *Discusiones sobre la vida y la biología*. México: Siglo XXI/UNAM, 2010.
- PERINI, L. Explanation in two dimensions: Diagrams and biological explanation. *Biology and Philosophy*, 20, 2-3, p. 257-69, 2005.
- _____. Diagrams in biology. *The Knowledge Engineering Review*, 28, 3, p. 273-86, 2013.
- PROVINE, W. B. *Sewall Wright and evolutionary biology*. Chicago: University of Chicago Press, 1986.
- SHEREDOS, B. et al. Why do biologists use so many diagrams? *Philosophy of Science*, 80, 5, p. 931-44, 2013.
- SMART, J. *Between science and philosophy: an introduction to the philosophy of science*. New York: Random House, 1968.
- _____. *Philosophy and scientific realism*. London: Routledge and Kegan Paul, 1963.
- SOBER, E. *The nature of selection: evolutionary theory in philosophical focus*. Cambridge: The MIT Press, 1984.
- _____. Two outbreaks of lawlessness in recent philosophy of biology. *Philosophy of Science*, 64, p. S458-67, 1997.
- SUPPE, F. The search for philosophic understanding of scientific theories. In: SUPPE, F. (Ed.). *The structure of scientific theories*. Urbana: University of Illinois Press, 1977. p.1-244.
- _____. (Ed.). *The structure of scientific theories*. Urbana: University of Illinois Press, 1977.
- TABERY, J. C. Synthesizing activities and interactions in the concept of a mechanism. *Philosophy of Science*, 71, 1, p. 1-15, 2004.
- TARSKI, A. On the concept of logical consequence. In: WOODGER, J. H. (Ed.). *Logic, semantics, metamathematics. Papers from 1923 to 1938 by Alfred Tarski*. Oxford: Clarendon Press, 1956. p. 409-20.
- TVERSKY, B. Visualizing thought. *Topics in Cognitive Science*, 3, 3, p. 499-535, 2011.
- TVERSKY, B. et al. Explanations in gesture, diagram, and word. In: COVENTRY, K. R.; TENBRINK, T. & BATEMAN, J. (Ed.). *Spatial language and dialogue*. Oxford: OUP, 2009. v. 3, p. 119-31.
- TYLÉN, K. et al. Diagrammatic reasoning: Abstraction, interaction, and insight. *Pragmatics & Cognition*, 22, 2, p. 264-83, 2014.
- VAN FRAASSEN, B. C. On the extension of Beth's semantics of physical theories. *Philosophy of Science*, 37, p. 667-98, 1970.
- VORMS, M. Theorizing and representational practices in classical genetics. *Biological Theory*, 7, 4, p. 311-24, 2013.
- WATERS, K. What was classical genetics? *Studies in History and Philosophy of Science*, 35, p. 783-809, 2004.
- WIMSATT, W. The analytic geometry of genetics: part I: the structure, function, and early evolution of Punnett squares. *Archive for History of Exact Sciences*, 66, 4, p. 359-96, 2012.

- WOLTERS, G. & LENNOX, J. (Ed.). *Concepts, theories and rationality in the biological sciences*. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 1995. (The second annual Pittsburgh/Konstanz Colloquium in the Philosophy of Science).
- WOODGER, J. H. (Ed.). *Logic, semantics, metamathematics*. Papers from 1923 to 1938 by Alfred Tarski. Oxford: Clarendon Press, 1956.
- WOODWARD, J. What is a mechanism? A counterfactual account. *Philosophy of Science*, 69, p. 366-77, 2002.
- ZENKER, F. & GÄRDENFORS, P. Communication, rationality, and conceptual changes in scientific theories. In: ZENKER, F. & GÄRDENFORS, P. (Ed.). *Applications of conceptual spaces*. New York/Dordrecht/London: Springer Heidelberg, 2015. p. 259-77.
- ____ & _____. (Ed.). *Applications of conceptual spaces*. New York/Dordrecht/London: Springer Heidelberg, 2015.

