DOI 10.36446/af.e1282

UNA LECTURA REPRESENTACIONAL DE LOS PILARES DE LA VISIÓN ESTADÍSTICA: HACIA UN ANÁLISIS PERSPECTIVISTA EN BIOLOGÍA POBLACIONAL

A Representational Reading of the Pillars of Statisticalism: Towards a Perspectival Analysis in Population Biology

Cristián Novelli [a]
https://orcid.org/0009-0002-5107-1450
cristian.novelli.gonzalez@gmail.com

Tiago Rama [b]
https://orcid.org/0000-0002-1531-7233
trama.folco@gmail.com

[a] Subunidad de Lógica y Metodología, Unidad Académica Instituto de Filosofía, Facultad de Humanidades y Ciencias de la Educación, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
[b] Subunidad de Filosofía e Historia de la Ciencia, Unidad Académica Instituto de Filosofía, Facultad de Humanidades y Ciencias de la Educación, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.

Resumen

Dentro del ámbito de la teoría evolutiva, las posturas causalista y estadística postulan diferentes formas de entender los conceptos y parámetros que los modelos poblacionales de la Síntesis Moderna involucran. En especial, la discusión se centra en gran parte sobre si la selección natural y la deriva deben entenderse como procesos causales o como parámetros estadísticos de los modelos. Este trabajo propone una lectura representacional de los compromisos centrales establecidos por una de estas posturas: los cuatro "pilares" de la visión estadística (Walsh et al., 2017). Para esto se realiza un análisis de los mismos a partir de las herramientas conceptuales del acercamiento de Van Fraassen (2008) en cuanto a la representación científica, entendiendo los pilares de la visión estadística como consecuencias del carácter representacional de los modelos poblacionales. A la hora de establecer cada uno de los pilares, enfatizamos la relevancia puesta en el uso de los modelos para ciertos objetivos científicos, así como en las características perspectivistas de los modelos poblacionales. Esto nos permite contrarrestar ciertas críticas e interpretaciones que la visión estadística ha recibido; en particular, argumentamos que es incorrecto asumir que la visión estadística establece que la genética poblacional sea "simplemente" matemática.

Palabras clave: Representación científica; Perspectivismo científico; Visión estadística; Modelos matemáticos; Selección natural; Biología poblacional.

Abstract

Within evolutionary theory, the causalist and statisticalist stances propose different ways of understanding the parameters and concepts involved in Modern Synthesis models. In particular, the core of the debate centers on whether natural selection and drift should be understood as causal processes or as statistical parameters defined by these models. This essay offers a representational reading of the core commitments of one of these stances: the four 'pillars' of Statisticalism (Walsh et al., 2017). To this end, we analyze these commitments through the lens of Van Fraassen's (2008) account of scientific representation, interpreting them as consequences of the representational nature of population models. In articulating each pillar, we emphasize the relevance of model use for specific scientific aims, as well as the perspectival character of population models. This allows us to counter certain criticisms and interpretations regarding statisticalism; in particular, we argue that it is incorrect to assume that statisticalism establishes population genetics as "just" mathematics.

Key words: Scientific Representation; Scientific Perspectivism; Statisticalism; Mathematical Models; Natural Selection; Population Biology.

> … individual models, while they are essential for understanding reality, should not be confused with that reality itself.
> Richard Levins (1966)

1. Introducción

El modelado matemático en la teoría evolutiva moderna cumple un rol central, y es esperable que, dada su relevancia, existan diversas preocupaciones en torno a por qué y cómo es que fórmulas abstractas pueden decir algo sobre los fenómenos evolutivos (Otsuka, 2019). Los modelos evolutivos de dinámicas poblacionales, desarrollados dentro de la Síntesis Moderna (*modelos-SM*), representan cambios en la estructura de poblaciones en evolución en términos de selección, deriva, aptitud, migraciones, recombinaciones o mutaciones genéticas. Existe toda una gama de modelos, como el famoso teorema fundamental de la selección natural de Fisher (1930), la ecuación de Price (1970), o el equilibrio Hardy-Weinberg (ver Queller, 2017, para un análisis reciente).

¿Cómo han de ser interpretados estos modelos? ¿Qué representan? ¿Qué tipo de explicaciones brindan? Dos posiciones se han consolidado en torno a estas problemáticas: la visión causal (VC) y la visión estadística (VE). Aproximadamente durante las últimas dos décadas, la VE ha desafiado a la versión causalista —dominante hasta ese entonces—, y como

consecuencia, autores que defienden el causalismo han salido a rebatir los argumentos de la VE (para revisiones críticas, ver Otsuka, 2016; Pence, 2021). Discrepancias aparte, ambas posturas mantienen en común el hecho de que las dinámicas poblacionales son explicadas a través de modelos matemáticos. La diferencia entre cada postura radica, esencialmente, en la *interpretación* de los modelos poblacionales, y no en su adecuación, justificación o necesidad.

La postura causalista, cuya principal referencia es el trabajo de Sober (1984), postula que la selección natural y la deriva son, entre otras, las causas del cambio evolutivo (Abrams, 2012; Millstein, 2006; Otsuka, 2015; Ramsey, 2016; Reisman & Forber, 2005; Stephens, 2004): la evolución se da porque una causa —como la selección natural o la deriva— produce un cambio en la estructura de una población. Existe, sin embargo, una pluralidad de posturas causalistas que si bien comparten un rechazo hacia la VE, difieren en los puntos en los que basan su rechazo (ver Luque, 2016a, Tabla 3, para un análisis extendido).[1] Por ejemplo, mientras que muchos causalistas apelan a la noción de *fuerza evolutiva* abogada por Sober (Stephens, 2004; Pence, 2017), otros argumentan que la analogía entre los modelos newtonianos de fuerzas y la teoría evolutiva es incorrecta, y hablan simplemente de *causas evolutivas* (Rosenberg & Bouchard, 2005; Otsuka, 2016; Luque, 2016b). De igual modo, si bien la tendencia general ha sido definir las causas evolutivas a nivel poblacional, existen propuestas (Otsuka, 2016; Ramsey, 2016) que postulan únicamente causas individuales, argumentando que este nivel causal es suficiente para construir una noción de aptitud a nivel poblacional que también lo sea (algo que niegan los estadísticos, como veremos). A su vez, muchos causalistas han insistido que la VE confunde el proceso evolutivo con el resultado de un proceso, y que la postura causalista cobra sentido —y justificación— en el análisis de los procesos (e.g. Millstein, 2006). Igualmente, mientras muchos separan la deriva y la selección en diferentes procesos cuyas fuerzas se aúnan para producir el cambio evolutivo (Millstein et al., 2009), otros las han tratado como dos elementos de un mismo proceso (Abrams, 2007; Brandon & Ramsey, 2007).

En el otro extremo se encuentra la VE, inaugurada a partir de dos artículos (Matthen & Ariew, 2002; Walsh et al., 2002) y extendida a lo largo

[1] La gran variedad de VC existentes hace legítima la pregunta de qué es lo que define al causalismo. Parece ser que es difícil elegir un aspecto definitorio x, ya que es posible localizar defensores del causalismo que rechazan x —e.g. no todos los causalistas asumen causas poblacionales, la misma teoría sobre aptitud, la separación entre deriva y selección natural, o la analogía de fuerzas. Un análisis detallado de los posibles problemas que esto conlleva excede el alcance de este trabajo. Agradecemos a un/a revisor/a anónimo/a por remarcar la diversidad de posturas dentro del causalismo.

de los años (Ariew, 2003; Ariew et al., 2015; Ariew & Lewontin, 2004; Matthen & Ariew, 2009; Walsh, 2007, 2019; Walsh et al., 2017). La VE sostiene que los modelos sobre dinámicas poblacionales especifican parámetros estadísticos que explican, predicen y cuantifican cambios en la estructura de las poblaciones en base a causas evolutivas de *nivel individual*. La selección natural y la deriva *no* son causas. La evolución es causada por fenómenos a nivel individual, no por la selección o la deriva. Sin embargo, con el propósito de explicar el cambio en la estructura de las poblaciones, los modelos de dinámicas poblacionales proveen un conjunto de parámetros estadísticos que explican, predicen y cuantifican dichos cambios. La selección y la deriva son efectos poblacionales de causas individuales, cuyo modelado *solo es posible* mediante un análisis estadístico. En la siguiente sección introduciremos más detalles de la VE.

El debate entre la VE y la VC ha estado atravesado por otros debates concernientes a la filosofía de la biología, así como a la filosofía de la ciencia en general. En relación a este último punto, diferentes herramientas teóricas de la filosofía de la ciencia han sido traídas al ruedo. A modo de ejemplo: la noción de propiedades emergentes (Pence, 2021), el análisis de causalidad en ciencia (Matthen & Ariew, 2009; Otsuka, 2016; Ramsey, 2016), diferentes tipos de explicación científica (Ariew, 2003; Walsh et al., 2002), la filosofía de las explicaciones mecanicistas (Millstein, 2006). Uno de nuestros objetivos aquí es sumar a esta lista una nueva herramienta de la filosofía de la ciencia: el análisis de las representaciones matemáticas en ciencias empíricas, y en particular, la propuesta perspectivista desarrollada por Van Fraassen (2008). Hay dos razones por las cuales el trabajo de Van Fraassen merece ser introducido en este debate. Primero, dado que el análisis de la representación matemática en las ciencias empíricas incluye dentro de su objeto de estudio los modelos en biología poblacional. Segundo, porque consideramos que un análisis representacional *ya está* en juego en el debate —al menos de forma clara en el bando estadístico— aunque no de manera explícita y desarrollada. Nuestra primera tarea es justificar este segundo punto: veremos cómo los pilares de la VE son construidos atendiendo a un análisis de la representación científica. En otras palabras, buscamos explicitar el hecho de que los estadísticos *ya son* representacionalistas perspectivistas, y más aún, que no pueden no serlo. Nuestra segunda tarea es argumentar que la VE se ve enriquecida y clarificada al introducir las herramientas teóricas de Van Fraassen, y que, en particular, pueden utilizarse para responder a algunas de las críticas que se le han hecho a la VE.

Procederemos de la siguiente forma. Primero, en la sección 2, nos centraremos en Walsh et al. (2017), que constituye una de las últimas formulaciones de la VE, y en la cual se presentan los cuatro pilares constitu-

tivos de dicha postura. En la sección 3 introducimos las ideas principales de Van Fraassen a utilizar en nuestro análisis. En la sección 4 se ofrece una lectura representacional de cada uno de los pilares de la VE, con el fin de justificar que en la construcción de cada pilar están en juego aspectos representacionales propios de los modelos poblacionales. En la sección 5 analizamos cómo una lectura representacionalista de los pilares permite desmentir algunas interpretaciones que la VE ha recibido, así como responder a algunas de las críticas que de ella se derivan.

2. Los *cuatro pilares* de la visión estadística

Con el fin de dejar clara la VE, ahondaremos en sus siguientes cuatro *pilares* (Walsh et al., 2017):

i. La selección natural es un efecto de orden superior (*higher order effect*);
ii. La aptitud de rasgo (*trait fitness*) es un concepto primitivo;
iii. Los modelos-SM son neutrales en sustrato (*substrate neutral*);
iv. La selección y la deriva son relativas a los modelos (*model relative*).

2.1. La selección natural es un efecto de orden superior

Sin contar cambios relacionados a mutaciones, segregación no mendeliana o transferencia genética lateral, restan dos formas de modificar la distribución de rasgos dentro de una población: la entrada o la salida de organismos. Estos pueden salir de la población emigrando o muriendo, y entrar a la misma inmigrando o naciendo. Los cambios sistemáticos en la distribución de los rasgos dentro de una población se dan cuando dicha entrada y salida de organismos está sesgada de alguna forma. La VE considera que, a partir de esto, los cambios en la distribución de rasgos en una población son consecuencias *analíticas* de las actividades de los organismos; son un *efecto estadístico* de orden superior (poblacional) de las causas evolutivas a nivel individual (Walsh, 2007).

Matthen & Ariew (2009) ofrecen una analogía desde la física. Si consideramos dentro de un recipiente dos partículas con la misma masa, A y B, que se mueven en la misma dirección pero en sentidos opuestos a una misma velocidad constante, su centro de masa *c* se mantiene en una posición constante con respecto al recipiente.[2] Si ahora consideramos a una de

[2] La velocidad, así como muchas otras magnitudes físicas, es representada por un vector —un segmento de recta orientado—. Un vector no se caracteriza únicamente por

las partículas, A, rebotando contra una de las paredes del recipiente, mientras que la otra sigue con su curso original, de forma instantánea el centro de masa *c* cambia su posición. Este cambio en *c* es una consecuencia del cambio en el movimiento relativo entre A y B, pero no hay ningún tipo de señal enviada de una partícula a otra que cause el cambio en la posición de *c*. Pero no hace falta: la posición de *c* es implicada a partir de las posiciones de A y B; es una consecuencia analítica obtenida a partir de estas, pues es función de las masas y la distancia entre las partículas. No se requiere ninguna causa que empuje o atraiga a *c* directamente. Entendemos entonces a la posición de *c* como un efecto de orden superior a partir del movimiento y las masas de las partículas.

Esta analogía es utilizada para ilustrar que, para que haya efectos de orden superior, no hace falta postular causas de orden superior (Matthen, 2010). Todas las causas evolutivas radican al nivel individual, en aquellas que provocan las salidas y entradas de los organismos en una población. La selección natural es un efecto estadístico de orden superior de las causas a nivel individual. A su vez, los efectos de orden superior dan lugar a un tipo especial de explicación, en la cual no hace falta enumerar o articular las causas a nivel de cada individuo para explicar el efecto de estas en el agregado (la población). De esta forma, nada se requiere para causar la evolución más que aquello que causa la supervivencia, reproducción, herencia, mutación, muerte y migración de los organismos de una población (Walsh et al., 2017, p. 8). En su lectura, los modelos-SM no advierten de las causas a nivel individual de los cambios poblacionales, sino que en su lugar citan la distribución de esas causas en una población.[3]

2.2. La aptitud de rasgo es un primitivo

El concepto explicativo central de los modelos-SM es la *aptitud de rasgo*. Este concepto estima el crecimiento relativo de un tipo de rasgo (clases abstractas de rasgos en las que está dividida la población). El segundo pilar de la VE sostiene que la aptitud de rasgo es un concepto primitivo: *no*

su magnitud (el valor numérico), sino también por una dirección y un sentido. La *dirección* corresponde a la recta sobre la que está contenido el vector, mientras que el *sentido* da cuenta de su orientación sobre dicha recta. De esta forma, decir que dos partículas se mueven en la misma dirección pero en sentidos opuestos significa que ambas se desplazan sobre la misma recta, mas hacia lados contrarios. Agradecemos a un/a revisor/a anónimo/a por dar cuenta del aspecto técnico de estos términos.

[3] Esto no implica que los estadísticos nieguen que cada instancia de cambio evolutivo involucre eventos causales. Lo que niegan es que las explicaciones de la selección-SM apelan a ellas (Walsh et al., 2017, p. 6). Esto es, no niegan que efectos de orden superior puedan tener explicaciones causales a nivel individual, como veremos.

tiene definición en términos de propiedades causales de los individuos que constituyen el conjunto.

Para comprender el segundo pilar es necesario distinguir entre dos conceptos de aptitud (Ariew & Lewontin, 2004; Walsh, 2019; Walsh et al., 2002). Por un lado, el concepto de aptitud vernácula (o individual, o darwiniana); por otro lado, el concepto de aptitud de tipo de rasgo. La primera se entiende en términos causales como una propensión de un individuo (generalmente a reproducirse). La noción de aptitud de tipo de rasgo —la que figura en los modelos poblacionales— no se describe a partir de los individuos (*tokens)*, sino que es un parámetro estadístico de nivel poblacional (asignado a *types*). La pregunta central sobre cómo entender la aptitud de tipo de rasgo representa así una división entre causalistas y estadísticos. La VC enfatiza que la aptitud de rasgo se define en función de las propiedades causales de los individuos (Beatty, 1998; Pence & Ramsey, 2015; Rosenberg, 2008). La VE, en cambio, sostiene que la aptitud de rasgo es un término primitivo.

Tal posición surge como resultado de argumentar en contra de la posibilidad de definir la aptitud de rasgo (solamente) a partir de las propiedades de los individuos actuales de una población. Esto, luego de descartar las siguientes posibilidades: a) que la aptitud de un rasgo sea el promedio de la aptitud vernácula de los individuos en posesión del rasgo, y b) que la aptitud de rasgo supervenga al conjunto de las propiedades causales de los individuos de la población. Con respecto al punto a), la VE explica que no solo el promedio de los resultados de reproducción individual es una representación muy cruda de la tendencia de un tipo de rasgo para crecer o decrecer en frecuencia relativa, sino que factores demográficos como el tamaño de la población o la estructura de edades también influyen en la tasa de cambio de la frecuencia de un tipo de rasgo.[4] En particular, estas consideraciones "sugieren que la tasa de crecimiento de un tipo de rasgo depende de todo tipo de factores causales, demográficos y estadísticos ajenos al promedio del resultado reproductivo de los individuos que poseen un rasgo determinado" (Walsh et al., 2017, p. 10, traducción propia). Respecto del punto b), considerar los factores demográficos como caracterizables a partir de propiedades individuales de los organismos desembocaría en que la aptitud de rasgo supervenga a las propiedades individuales de los individuos de una población —en cuyo caso sí podría darse una definición—. Este avance, sin embargo, es bloqueado por la VE a partir del rol que juega la aptitud de rasgo en los modelos-SM, donde lo que ofrece es una distribución de probabilidad a lo

[4] Walsh et al. (2017) discuten para esto varios ejemplos; véase también Ariew y Lewontin (2004) para una discusión más extendida.

largo del rango de cambios posibles para una población. Para esto, la VE hace hincapié en que los modelos contemplan solamente una suma simplificada, idealizada y probabilística del conjunto de causas que puede encontrar una población. A partir de esto, Walsh et al. (2017) sostienen que, partiendo tanto de la idea de que las poblaciones actuales pueden entenderse como muestras tomadas de una fuente indefinidamente grande de posibles poblaciones, como del hecho de que tales muestras pueden no representar fielmente (*misrepresent*) a la población fuente de la cual se toman, entonces el supuesto de que la aptitud de rasgo superviene en las propiedades causales de nivel individual conduce a un absurdo: la aptitud de rasgo no supervIene en la suma de las causas de nivel individual de una población, pues las propiedades de nivel individual no son suficientes para lograr la definición.[5]

2.3. Los modelos-SM son neutrales en sustrato

Un modelo es una representación parcial e indirecta de un objeto de estudio. Presuntamente, ningún modelo efectivamente trabajable podría incluir todos los aspectos altamente específicos de los detalles causales y a su vez capturar las dinámicas de las poblaciones en su completa generalidad (incluso si fuese algo deseable) (Walsh et al., 2017). Así, debemos tomar decisiones pragmáticas sobre qué factores representar, qué detalles idealizar y cuáles dejar fuera. Nada de esto hace que los modelos sean inútiles, porque la pérdida de detalle causal es compensada por una ganancia en generalidad.[6]

Los autores advierten que tal ganancia no viene acompañada de demandas exigentes para la aplicación de los modelos, pues estos realizan demandas metafísicas mínimas sobre las poblaciones a las que se aplican —i.e. imponen pocas restricciones sobre a qué se pueden aplicar—. Las condiciones para la aplicación de los modelos pueden ser satisfechas por poblaciones biológicas, mas nada de lo que hace a una población propiamente biológica es explícitamente representado en el modelo. Esto marca el siguiente hecho: los modelos matemáticos bajo estudio permiten representar aspectos característicos de poblaciones biológicas, pero su uso no está limitado a estas, ya que puede ser extendido a otro tipo de fenómenos, como la evolución cultural (Boyd & Richerson, 1985). Esto es apreciable, por ejemplo, en el uso de la ecuacion de Price, que es utilizada tanto en

[5] Véase Walsh et al. (2017) para el argumento completo.

[6] Esto no implica que toda teoría (por ejemplo, la newtoniana) que pretenda generalizaciones mediante uso de herramientas matemáticas implique que deba adoptarse una visión estadística en esta teoría. La VE es definida por sus cuatro pilares, que una teoría cumpla con alguno no implica que cumpla con todos.

biología evolutiva (Luque, 2017) como en economía (Knudsen, 2004). A esto apunta el pilar: los modelos matemáticos en biología poblacional no están limitados a su aplicación en un dominio particular. Los parámetros o variables que rigen estas interacciones son esencialmente neutrales, y ganan sustancia al considerarse dentro de una teoría específica.

2.4. La selección y la deriva son relativas a un modelo

Los modelos-SM son representaciones altamente simplificadas, abstractas e idealizadas de la realidad biológica. Estos "recortes" o "distorsiones" de la realidad son guiados por los objetivos que los investigadores persiguen al momento de construir los modelos. Como estos objetivos pueden efectivamente variar (por ejemplo, de un grupo que investiga aspectos generales de la evolución a otro enfocado en el fenómeno de construcción de nicho), una población puede ser representada por diferentes modelos dependiendo de aquello que el investigador elija acentuar, ignorar o idealizar (Walsh et al., 2017, p. 12). Teniendo esto bajo consideración es que decimos que una población varía su aptitud de rasgo *con respecto a* un modelo u otro. Es por eso que lo adecuado es establecer que, por ejemplo, una población está atravesando la selección solamente *en relación a un modelo-SM dado*. Así, una afirmación del estilo "la población X experimenta deriva", está incompleta si no se aclara con respecto a qué modelo se afirma.[7]

3. Van Fraassen sobre representación científica

En esta sección nos proponemos introducir algunas de las ideas centrales en la caracterización de la representación científica ofrecida por Bas van Fraassen (2008). El nivel de detalle propuesto aquí es relativo a nuestros objetivos a realizar en la sección 4, a saber, promover un análisis representacional de los pilares de la VE.[8] Destacaremos dos ideas centrales de su propuesta: el uso y objetivo epistémico de una representación, por un lado (sección 3.1), y las improntas de la perspectiva, por el otro (sección 3.2).

3.1. Representacionalismo perspectivista: uso y objetivos

La filosofía de la ciencia de la segunda mitad del siglo XX, influenciada por aproximaciones sociológicas, históricas, cognitivas, e incluso po-

[7] Walsh (2013) ofrece algunos ejemplos.

[8] Por una cuestión de espacio, dejaremos de lado otros aspectos vinculados a la representación científica desarrollados por Van Fraassen, como el análisis de la indexicalidad.

líticas sobre la ciencia, ha dado soporte a la idea de que alguna forma de pluralismo científico representa adecuadamente cómo se construye conocimiento en ciencia, existiendo diversas aproximaciones y siendo representado por pensadores influyentes en el área, como Kuhn, Lakatos, Latour, o Hacking. El perspectivismo científico emana de esta corriente en la que se busca reivindicar diferentes teorías y marcos epistémicos dentro de una disciplina científica.

Si bien existen diferentes propuestas sobre cómo entender el perspectivismo científico, diversos autores comparten un núcleo común que define una aproximación perspectivista en filosofía de la ciencia (los principales trabajos en el ámbito son: de Regt, 2017; Giere, 2006; Massimi, 2022; Massimi & McCoy, 2019; Morrison, 2015; Potochnik, 2017; Wimsatt, 2007; Winther, 2020). El perspectivismo científico considera que todo conocimiento científico está necesariamente condicionado por el punto de vista, los métodos, las herramientas y los contextos de quienes producen, divulgan y participan en su producción. El saber científico no es absoluto ni totalmente objetivo, sino que está situado en contextos históricos, culturales, tecnológicos y sociales particulares; esto es, existen múltiples perspectivas válidas que describen diferentes aspectos del mundo. Diferentes teorías o modelos científicos pueden coexistir y complementarse, ofreciendo "ventanas" (Massimi, 2022) distintas sobre un mismo fenómeno. Los instrumentos y métodos científicos influyen decisivamente en qué aspectos del mundo conocemos y cómo los conocemos, posibilitando y explicando por qué el conocimiento científico está en constante evolución —y revisión— a medida que cambian las herramientas, los métodos o los marcos teóricos.

Van Fraassen es uno de los filósofos de la ciencia que ha pregonado y desarrollado en más detalle la importancia de considerar las perspectivas científicas, resultando muy influyente en avances recientes (Massimi, 2022; Suárez, 2024). Una visión perspectivista de la ciencia tiene muchas caras: algunas se ocupan de cómo se explica un fenómeno y cuáles son las herramientas usadas, otras se centran en cómo se justifica, o en cómo se emplean diferentes tecnologías. En su libro *Scientific Representation: Paradoxes of Perspective*, Van Fraassen (2008) se focaliza en promover una visión perspectivista de la *representación científica* en las ciencias empíricas, esto es, en cómo asumir una perspectiva particular influye en cómo los científicos representan fenómenos. El énfasis de Van Fraassen en las ciencias empíricas interpela directamente a la VE: las representaciones matemáticas de fenómenos empíricos incluyen (aunque Van Fraassen no analiza específicamente) a los modelos poblacionales en biología evolutiva.

Dos elementos salientes cobran relevancia en su teoría: el *uso* representacional y su relación con los *objetivos epistémicos* de un agente para con

la representación. Para introducir estas ideas, podemos presentar lo que Van Fraassen consideraría el *Hauptsatz*[9] (cláusula principal) de su visión representacional: "No hay representación excepto en el sentido de que algunas cosas se usan, hacen, o toman, para representar algunas cosas como así o asá" (van Fraassen, 2008, p. 23, traducción propia). Representar, ante todo, es usar algo para referirnos a alguna cosa. La representación científica, siguiendo este acercamiento, consiste en el uso de ciertos artefactos —imágenes, gráficos, símbolos— para referirnos a otros fenómenos de interés científico —genes, protones, tormentas, transacciones—. El uso se considera, así, un elemento constitutivo de toda representación: una representación es algo que es tomado para representar algo. Las representaciones son producidas para un uso específico, con un propósito u objetivo determinado.

El uso de una representación está estrechamente vinculado con los objetivos perseguidos. A su vez, el objetivo de una representación es uno de los aspectos que delimitan cuáles son las características que debe contener la representación; por ejemplo, a partir de cuál es el uso que se le va a dar a un modelo es que se toma la decisión de abstraer ciertas propiedades del sistema objetivo. Tales decisiones inciden en la determinación de las condiciones del éxito representacional. Esto es, de qué forma una representación es buena o no en su labor depende del uso (y el objetivo) pretendido para esta. Un ejemplo ilustrativo, inspirado en Giere (2006), puede ser el siguiente: un mapa topográfico resulta de utilidad para un senderista, pues representa de forma adecuada las elevaciones del terreno. En cambio, no le servirá de mucho a un visitante extranjero entender las diferencias de nivel de la zona si lo único que quiere es encontrar una posada.

Toda representación es parcial e incompleta, por lo que aspirar a relaciones *isomórficas* entre la representación y lo representado ignora que toda representación es perspectiva; esto es, no existe un elemento aislado del acto cognitivo de representar que vincule una representación con su referente. Tal vínculo radica en el uso y en los objetivos epistémicos que entran en juego. Sin embargo, ciertas propiedades estructurales de la representación pueden hacer a esta más (o menos) beneficiosa para un objetivo. Así, empleando el concepto de *homomorfismo*, Van Fraassen analiza cómo ciertos elementos pueden ser más beneficiosos para representar un fenómeno, pues permiten un emparejamiento estructural más detallado,

[9] El tono condicional no es arbitrario y constituye una aclaración de la posición del propio Van Fraassen con respecto a su trabajo. Él mismo dice "Yo no defiendo una teoría de la representación, y esto no podría ser ofrecido como tal puesto que sería circular. Pero si lo hiciese, creo que este sería su *Hauptsatz*" (van Fraassen, 2008, p. 23, traducción propia). Utilizaremos desde ahora "*Hauptsatz*" para referirnos a la expresión respectiva en el texto principal, pero teniendo siempre en cuenta esta aclaración anterior.

ampliando el poder explicativo. El acto de representar implica escoger qué aspectos estructurales de la realidad serán representados y cuáles serán dejados de lado. Imaginemos, por ejemplo, que realizaremos una representación pictórica de una habitación. Diferentes perspectivas desde las cuales representar la escena pueden ser adecuadas para diferentes fines. Cada una de ellas comparte con lo representado ciertos aspectos estructurales mientras desestima otros: un plano de planta puede ser útil para un arquitecto, mientras que uno frontal puede ser el mejor para un retratista. Este carácter homomórfico se vincula con los objetivos representacionales: qué elementos del mundo se quiere representar, cómo, y para qué.

3.2. Improntas de la perspectiva

¿En qué sentido decimos que las representaciones son perspectivas? Es coherente pensar que las representaciones se realizan desde un "punto de vista". Esto es, no nos es posible representar desde "la nada" (*a view from nowhere*), ni tampoco representar desde todos los puntos de vista (*a view from everywhere*) (van Fraassen, 2008, p. 69). Pararnos desde un punto de vista implica dar cuenta de que ciertos aspectos no serán representados fielmente, o incluso serán omitidos. Esto es claro en los procesos de idealización en modelos. Un modelo que contenga todas las características del sistema objetivo, sea cual sea, no es algo a lo que aspirar, e incluso, no es posible. La mímesis en la representación tiende a considerarse un objetivo fútil.

Pararse desde una perspectiva da lugar a que tanto en la representación como en el proceso de representar una cierta cantidad de aspectos salgan a la luz como marcas características de la perspectiva. Esto es, como improntas (*hallmarks*). Van Fraassen presenta seis improntas que ayudan a caracterizar el aspecto perspectivo de las representaciones, todas relacionadas a su contenido. Para presentarlas, Van Fraassen emplea metáforas artísticas tomadas de la representación pictórica; rastrea aspectos de la perspectiva en el arte para ilustrarlos luego en la propia representación científica. Estas improntas son:

Oclusión: Una pintura siempre oculta cosas. Detrás de lo que se dibuja, existe una realidad que no está representada. Dibujar el rostro de una persona hace que oculte su nuca. Si uno pretende asumir una segunda perspectiva para representar lo que está oculto por la primera, habrá cosas ocultas en la segunda que eran representadas por la primera. Es decir, representar algunas cosas implica no representar otras. De esta manera, una representación *ocluye* algunas características del sistema objetivo a raíz de la perspectiva en la que uno se coloca. Revelar ciertas cosas desde una

perspectiva es incompatible con revelar los valores de otros parámetros de forma simultánea.

Ángulo: No todos los aspectos del sistema objeto son caracterizables desde un mismo punto de vista: no solo es apreciable que al posicionarnos desde un determinado *ángulo* resaltamos los elementos del mundo que nos interesan explicar, dejando otros de lado, sino que además estamos limitados en la cantidad de ángulos desde los cuales podemos describir aquello que observamos Es decir, no hay una representación que permita mostrar todas las caras de un objeto, siempre habrá ángulos que tendremos que sacrificar.

Distorsión marginal: El punto donde uno se sitúa para realizar un dibujo tiene un campo de visión limitado, marcando un alcance específico hasta donde se logra representar, y distorsionando los límites de la imagen. Así, al tomar un punto de fuga para construir un dibujo (o, como ejemplifica Van Fraassen, al tomar una foto empleando una cámara estenopeica), aspectos situados en los márgenes del mismo se verán distorsionados. En resumen, con el fin de representar adecuadamente aspectos del "centro" de nuestro sistema, otras propiedades en los bordes serán distorsionadas.

Granularidad: Al momento de representar, aquellos objetos que se encuentren más cercanos al lugar donde uno realiza el modelado serán resaltados y podrán ser descritos en mayor detalle. En cambio, los puntos más lejanos están más difuminados, y el nivel de *granularidad* será menor. Aquí entra nuevamente en juego el objetivo epistémico que un agente tenga para con la representación. Un simple retrato de un niño dibujado por el pequeño Pipo es suficiente para que describa a su nuevo amigo en la escuela, pero no será suficiente para el anatomista que quiere estudiar con detalle el conjunto de los músculos faciales. Para el caso del anatomista, la imagen debe dar cuenta de los grupos de músculos a estudiar, por lo cual la representación debe ser "de grano más fino", pues necesita dar cuenta de aspectos más detallados del sistema objetivo.

No-compromiso explícito (explicit non-commitment): Imaginemos nuevamente un retratista que se propone dibujar a una persona, quien lleva puesto un sombrero azul que no desea sacarse. El retrato estará *explícitamente comprometido* con la propiedad de tener un sombrero azul. Sin embargo, podría obviarse el asunto del sombrero, si, por ejemplo, el retratista escoge realizar un primer plano donde solo aparezca el rostro. En tal caso, el retrato estará *implícitamente no comprometido* (*implicit not-commitmen*t) con la propiedad de tener un sombrero azul. Finalmente, otra opción que destaca Van Fraassen es que el retrato puede estar *explícitamente no comprometido* con una propiedad, de la que no se dice nada, pues por ejemplo *el hecho* de que se retrate a la persona con un sombrero

azul no nos permite aseverar si tiene pelo o no. Es decir, representar un objeto con la propiedad S (tener sombrero azul) impide comprometernos con decir si tiene o no la propiedad P (tener pelo). Estas diferentes formas de articular compromiso y explicitud constituyen aspectos de la perspectiva que resultan centrales en la comprensión de la práctica científica, puesto que adoptar una teoría científica puede requerir que nos comprometamos o que ignoremos, explícita o implícitamente, ciertos aspectos del mundo.

Horizonte de alternativas: Van Fraassen presenta las improntas de la perspectiva destacando el lugar de lo que llama el "horizonte de alternativas". Cuando pensamos en una pintura que es dibujada desde un determinado punto de vista, lo hacemos atendiendo a sus alternativas. Esto es, pensamos en esta imagen como posicionada en un "horizonte" en el que se encuentran otras perspectivas del mismo objeto. De esta manera, resulta central en una representación el reconocimiento de otras perspectivas del mismo objeto. En términos de filosofía de la ciencia, esto implica que al posicionarse una disciplina científica desde una postura particular, reconozca que existen otros puntos desde donde representar y explicar un fenómeno.

Van Fraassen no considera esta lista exhaustiva. A su vez, no se compromete a asumir que tengan que estar todas las improntas simultáneamente presentes en toda representación científica.[10] Mas, su consideración permite dar cuenta de los efectos de la perspectiva en las representaciones. Como analizaremos en la siguiente sección, existe, a su vez, un estrecho vínculo entre las improntas —e.g., el ángulo genera oclusión; al describir con cierta granularidad unos aspectos se distorsionarán otros. Pasaremos ahora a indagar de qué manera el representacionalismo perspectivista juega un papel central en los pilares de la VE.

4. Una lectura representacional de los pilares de la visión estadística

El objetivo que nos planteamos en esta sección no es realizar una defensa de la VE ni validar ninguno de sus pilares. Nuestro principal propósito es argumentar que el análisis propuesto por la VE en la construcción de cada pilar es integrable en la discusión sobre representación científica. Consideramos que un análisis representacional sobre los modelos pobla-

[10] Podemos pensar esto como consecuencia de no poder dar definiciones en términos de necesidad y suficiencia para el concepto de representación. Van Fraassen (2008, p. 69) considera a la noción de *perspectiva* en sí un *cluster concept* tal como lo desarrolló Wittgenstein. Considerar todas estas improntas como un grupo de conceptos útiles y relacionados nos permite trabajar y entender sin mucha problemática el funcionamiento de las representaciones.

cionales *ya está* presente en la VE, aunque no de manera explícita. Así, nuestro objetivo es mostrar cómo la construcción de los pilares *supone* una lectura representacional.

4.1. Primer pilar: horizonte de alternativas y no compromiso explícito

Van Fraassen nos brinda dos herramientas, estrechamente vinculadas entre sí, para el análisis de este pilar: las improntas del "horizonte de alternativas" y el "no compromiso explícito". Ambas nos permiten enfatizar que la construcción de una representación está vinculada a los objetivos epistémicos específicos que se le proponen, siempre en contraste con sus alternativas y con aquellos aspectos sobre los que un modelo no está comprometido a explicar. En particular, para explicar y predecir el cambio evolutivo, la VE asume, reconoce y justifica que se debe trascender el nivel puramente individual, requiriendo un tipo específico de modelos y explicaciones poblacionales. La caracterización de la selección natural como *un efecto de orden superior* recae en los límites de las explicaciones a nivel individual y en la búsqueda de un marco epistemológico adecuado. En esta sección veremos cómo la construcción de dicho marco decanta en una lectura representacional. Para esto, comenzaremos con el análisis teórico que nos brinda la VE, para luego observar cómo este análisis tiene congruencia con el desarrollo histórico y actual respecto del estatus epistémico de los modelos poblacionales.

Para comprender el primer pilar es vital entender cómo la caracterización de los fenómenos poblacionales en estos modelos se da *en contraste* con otras descripciones posibles. Van Fraassen enfatiza además que la elección (construcción, uso) de una representación para caracterizar un fenómeno natural está vinculada a cuáles son nuestros objetivos específicos. Existen así diferentes *alternativas representacionales* que apuntan a distintos objetivos científicos, resultando útiles para algunos propósitos, mas fútiles para otros. Los organismos sobreviven, se reproducen y mueren, entran y salen de una población biológica. Como consecuencia, algunos tipos de rasgos incrementan su frecuencia relativa con respecto a otros. Acorde a la VE, nada es requerido para causar la evolución más que aquello que causa la supervivencia, reproducción, herencia, mutación, muerte, emigración e inmigración de los organismos en la población. Como resultado, esta interpretación no deja disponible el espacio para una lectura con fuerzas o causas a nivel poblacional, por lo que ni la selección natural ni la deriva pueden, dentro de esta interpretación, leerse en ese sentido. De alguna forma, la caracterización de estos modelos "agota" las fuerzas en el nivel individual, y a su vez entiende que dicha configuración es suficiente para dar

cuenta de cuáles son las causas de los cambios evolutivos de las poblaciones bajo estudio. Descartada la posibilidad de entender a la selección natural o a la deriva como causas de nivel poblacional, ¿cómo se explica y caracteriza, entonces, la selección natural?

Para responder, la VE apela a la noción de efecto de orden superior, lo cual supone la existencia de *más de una forma* de representar y explicar el cambio evolutivo. En este horizonte de alternativas podemos a) representar a la selección natural como un proceso causado a nivel individual, o b) representar a la selección natural como un efecto estadístico de orden superior. Esto da lugar a un pluralismo epistémico, en donde cada una de las explicaciones brindadas persigue distintos tipos de respuestas. El pluralismo epistémico es algo que los partidarios de la VE han reconocido en diversas ocasiones (Ariew, 2003; Walsh, 2019; Walsh et al., 2017). Si nuestro objetivo es el estudio de las causas evolutivas y cómo estas producen variación en los organismos, entonces se requiere de un estudio a nivel individual —un análisis sobre cómo los organismos nacen, se desarrollan, reproducen, y mueren—. Si nuestro objetivo es explicar el cambio en la estructura de una población, el análisis causal a nivel individual resulta insuficiente: "las explicaciones evolutivas no son reducibles a explicaciones causales de nivel individual" (Ariew, 2003, p. 561, traducción propia). Para este objetivo, en cambio, los modelos poblacionales sí se presentan como la herramienta adecuada. Ambas alternativas no solo son posibles, sino también necesarias para explicar distintos aspectos de la evolución.

Un aspecto fundamental en este análisis concierne *al no compromiso explícito de los modelos poblacionales con respecto a las causas individuales*. Esto es, el grado de generalidad conseguido en biología poblacional permite ignorar el detalle sobre cómo los individuos nacen, se reproducen, y mueren. Así, el objetivo científico perseguido en la construcción de los modelos poblacionales implica una forma *alternativa de representar* los procesos evolutivos que no está comprometida con descripciones a nivel individual. Como Sober (1980, p. 370, énfasis en original, traducción propia) señaló, "los detalles relativos a los individuos que forman parte de este conjunto son prácticamente irrelevantes [...] En este importante sentido, el pensamiento poblacional implica *ignorar a los individuos* […]". Sin embargo, contra Sober y la lectura causalista, en lugar de considerar a las poblaciones como sujetas a causas poblacionales, el "pensamiento poblacional" describe los efectos (estadísticos) de orden superior de las causas a nivel individual: el efecto en una población del agregado de los efectos de las causas que afectan a cada uno de sus componentes por separado (Nicholson, 2025). En la construcción de esta alternativa se presenta una de las propuestas centrales de la SM: no se piensa a las poblaciones como agregados

de individuos, sino como conjuntos de tipos abstractos (y en general, tipos de genes) (Fisher, 1953; Walsh et al., 2017). Esto da lugar a que el estudio de la evolución se explique a partir de las dinámicas de estos conjuntos. La construcción de modelos poblacionales consiste, por tanto, en el ensamblaje de representaciones matemáticas que analizan el cambio en la estructura de una población reconceptualizada a partir de tipos abstractos. Dicha distorsión da lugar a articular con gran generalidad las principales ecuaciones, teoremas y leyes (Walsh & Rupik, 2023). Construidos los modelos, el cambio en la frecuencia de los tipos de rasgos en una población se explica como una consecuencia analítica de las causas de nivel individual; la selección natural se representa como un efecto de orden superior, en contraste con el análisis causal a nivel individual: "Si el *objetivo* de la dinámica de poblaciones de la Síntesis Moderna es cuantificar, predecir y explicar estos cambios en la estructura de los rasgos, entonces es una teoría de las consecuencias analíticas de la entrada y la salida [de organismos individuales a la población]" (Walsh, 2019, p. 231, énfasis añadido, traducción propia).

De esta manera, consideramos que el pluralismo epistemológico que aboga la VE está marcado por las improntas de la perspectiva: existe un horizonte de alternativas representacionales, cada una con sus objetivos epistémicos. Algunas alternativas proveen explicaciones de primer orden sobre las causas evolutivas a nivel individual, y otras de segundo orden sobre las consecuencias evolutivas a nivel poblacional. Fundamentalmente, las explicaciones a nivel poblacional *no están comprometidas* con describir las causas a nivel individual: al abstraer, se asume explícitamente que los detalles a nivel individual pueden ser ignorados en pos de describir aquello que solo se logra con los modelos poblacionales.

La lectura que proponemos aquí tiene un anclaje histórico, donde podemos observar estas dos alternativas —una causal, la otra estadística— a la hora de investigar el cambio evolutivo. La construcción de modelos poblacionales no surgió a la par con la teoría de selección natural de Darwin, sino que fue una construcción científica posterior. ¿A qué se debe esto? Indudablemente, varios factores entran en juego, desde la consolidación del concepto de selección natural, el descubrimiento de la genética mendeliana, o aspectos sociocientíficos que posibilitan la gestación de cualquier teoría científica (Bowler, 2020; Otsuka, 2019). Sin embargo, atendiendo a cuestiones puramente epistémicas, el desarrollo de los modelos poblacionales resulta de una insuficiencia en la propuesta de Darwin, a saber, la carencia de herramientas matemáticas para analizar el cambio evolutivo en una población. Como los propios partidarios de la VE han defendido en diversas ocasiones (Ariew & Ernst, 2009; Ariew & Lewontin, 2004), la teoría de Darwin se describe puramente en términos causales, refiriendo al valor ecológico

que un rasgo tiene en los individuos de una población[11], mientras que el surgimiento de la SM fue posible gracias a la construcción de una perspectiva matematizada sobre el cambio poblacional. Esto constituye dos formas diferentes de explicar la evolución, donde no se trata de una sustitución entre perspectivas, sino de considerarlas, justamente, como *alternativas*.

Esta interpretación ha sido reivindicada fuera del debate entre VC y VE. Como reparó Grene (1961, p. 30, traducción propia) tiempo atrás, "debemos distinguir entre la 'selección genética' [la formulación desarrollada por Fisher], que es puramente estadística, y la 'selección darwiniana', que es causal y basada en el entorno". De igual modo, en un análisis más reciente, Godfrey-Smith (2009, capítulo 2) repara en cómo los elementos constitutivos y necesarios para la selección natural (*adaptive variation in fitness*), definidos en términos causales por Darwin, pasaron a ser redefinidos en términos estadísticos en el contexto de la SM (ver Rama, 2024). En este sentido, los modelos poblacionales surgieron para responder preguntas que la teoría de Darwin no engloba: representan una nueva *alternativa* para explicar el cambio evolutivo, complementaria a la teoría de Darwin. Por tanto, esto no significa que el surgimiento de los modelos poblacionales haya reemplazado el análisis ecológico-causal del cambio evolutivo inaugurado por Darwin.[12] Como se suele interpretar históricamente, los arquitectos de la SM no fueron Fisher, Wright, o Haldane, sino los responsables de conectar los modelos poblacionales de estos últimos con el análisis de poblaciones reales en contextos ecológicos particulares, es decir, de establecer una conexión entre los modelos y lo que los biólogos "naturalistas" estudiaban en sus respectivas disciplinas; esto es, un puente entre estas dos alternativas. Es precisamente la complementariedad epistémica entre dos formas distintas de explicar la evolución lo que da lugar al representacionalismo perspectivista.

Finalmente, consideramos que entender la VE atendiendo a su carácter perspectivista arroja luz sobre debates actuales en filosofía de la biología evolutiva, en particular, los debates entre la SM y la Síntesis Extendida (SE) (Laland et al., 2015; Lewens, 2019). En la misma corriente en la que Walsh y Rupik (2023) apelan al perspectivismo científico para "armonizar"

[11] Existen diferentes lecturas sobre el análisis causal ofrecido por Darwin. Defensores de la VE han sostenido que la noción de aptitud empleada por Darwin (aptitud darwiniana o aptitud vernacular) es un concepto central, aunque existen interpretaciones distintas al respecto (Ginnobili, 2016; Jeler, 2026). Nuestro foco en este comentario histórico está puesto en las diferentes alternativas que conforman la visión causal darwiniana y la visión matematizada de la genética poblacional. Agradecemos a un/a revisor/a anónimo/a por señalar este punto.

[12] Agradecemos a un/a revisor/a anónimo/a por dar cuenta de este punto histórico.

los debates SM-SE, consideramos que entender los objetivos epistémicos de distintos marcos científicos da lugar a posicionar y justificar cada uno de estos marcos; esto es, hay más de una perspectiva en el horizonte. Como Walsh y Rupik analizan, la perspectiva poblacional de la SM y las idealizaciones sobre las causas evolutivas que dan lugar a los teoremas fundamentales en biología poblacional han permitido explicar ciertos aspectos de la evolución concernientes a las propiedades estadísticas de una población. La SE, en cambio, ha tenido como principal cometido epistémico localizar las causas evolutivas a nivel individual y cómo los organismos causan la evolución (Rama, 2023). En este escenario actual, nos encontramos frente a dos perspectivas que explican la evolución basándose en los lineamientos epistémicos que propone la VE: distintos propósitos científicos requieren distintos tipos de explicaciones y representaciones. El pluralismo epistémico abogado por la VE también confluye en un perspectivismo representacional sobre el debate SM-SE (Rama, 2024).

4.2. Segundo pilar: granularidad y distorsión marginal

El análisis de la perspectiva nos ofrece las nociones de granularidad y distorsión marginal. Podemos apoyarnos en estas nociones para explicar por qué la VE propone a la aptitud de rasgo como un concepto primitivo. El aspecto central surge de la tensión entre los niveles de detalle propuestos en las caracterizaciones del concepto de aptitud y los mínimos de detalle exigidos por los modelos poblacionales. Los intentos de maximizar la precisión en la caracterización de la aptitud de rasgo, por un lado, y la generalidad de los modelos poblacionales, por el otro, dan lugar a que la construcción y el uso de los modelos requieran una negociación entre estas dos características. Esto se traduce en una *tensión* en el detalle esperado: los esfuerzos por caracterizar el concepto de aptitud implican un incremento de detalle (representaciones de grano fino), mientras que los modelos poblacionales exigen un mínimo de generalidad, lo que implica un tope en la granularidad del modelo.

De alguna manera, esta tensión tiene una dimensión histórica, a saber, el hecho de que el concepto de aptitud de rasgo haya sido definido y redefinido diversas veces a lo largo del siglo XX como resultado de la construcción de nuevos modelos. El concepto de aptitud ha sido modificado acorde a los propósitos epistémicos adjudicados a modelos que apuntan a responder preguntas que otros anteriores no respondían adecuadamente. Distintos modelos varían, por tanto, en su granularidad —detalle representacional—, o en sus distorsiones de la realidad. A modo de ejemplo, los debates en torno al altruismo han dado lugar al concepto de "aptitud (de

rasgo) inclusiva" (Hamilton, 1964), que toma en cuenta el grado de parentesco entre individuos, un aspecto de la realidad que en modelos anteriores estaba "distorsionado". Así, un objetivo epistémico particular (e.g., explicar el altruismo dentro de la selección natural), reformuló el concepto de aptitud con diferentes grados de detalle y distorsión.

Consideremos ahora, en mayor detalle, el alcance de dichas improntas para este pilar. Van Fraassen asocia la granularidad al nivel de detalle con el que se desarrollan los elementos de una obra; objetos que se representan como más distantes no se desarrollan con tanto detalle como aquellos cercanos. Podemos así atender a diferentes representaciones sobre un mismo objeto con diferentes niveles de detalle. Por ejemplo, dos retratos de una misma persona, donde uno se realiza bajo un estilo hiperrealista, puede dar cuenta de elementos más finos como poros o reflejos en las córneas, mientas que otro, en un estilo fauvista —*à la* Henri Matisse— operará bajo unidades mayores como pinceladas gruesas o masas de color. A esto sumamos dos observaciones más: primero, que la granularidad no siempre es homogénea, pues no todas las partes de una representación presentan el mismo nivel de detalle. Y segundo, la granularidad puede darse de forma gradual. Esto es, las representaciones no son necesariamente particionadas en secciones discretas según su granularidad. Para el caso de los modelos, esto marca cómo diferentes parámetros pueden definirse con diferentes niveles de precisión.

Si aplicamos esto a la discusión sobre los modelos-SM, podemos pensar en la granularidad de una representación en términos de cuántos detalles captura de los fenómenos representados. Un nivel de granularidad alto (o de grano fino) implica entonces un modelo que representa con gran detalle el fenómeno. Cuanto más general es el modelo, más grueso es el grano del pigmento con el que se realiza la representación. De esta forma, un modelo en el que se representa una gran cantidad de detalle (y en el cual posiblemente estén involucrados una gran cantidad de parámetros, y por ende la explicación de un fenómeno mucho más puntual) será considerado un modelo de grano más fino que un modelo más general, donde parte del detalle (por ejemplo, causal) será abstraído o idealizado —y donde intercambiamos detalle por generalidad—.

Respecto de la distorsión marginal, Van Fraassen la asocia con las distorsiones que se generan en los límites de una representación como producto de elegir un punto de foco. Podemos pensar esto en nuestro caso en términos de cómo se distorsiona la caracterización de los fenómenos en los "bordes" o "límites" de su conceptualización/caracterización. Esto es apreciable en cómo, al conceptualizar, focalizarnos en ciertas características implica que aspectos del fenómeno que quedan en los límites del alcance

conceptual no sean representados fielmente. En el caso de la biología poblacional, Ariew & Lewontin (2004) recorren diferentes acercamientos en donde la caracterización de la aptitud de rasgo deja "mal representados" a ciertos tipos de poblaciones. Por ejemplo, no considerar la superposición de generaciones o el crecimiento poblacional no ofrece una asignación precisa de la aptitud en todos los casos, pues adoptar un concepto de aptitud sin considerar que ciertas poblaciones son sensibles a dichos parámetros hace que queden fuera del foco conceptual, dando (o eventualmente, asignando) una idea de la aptitud de rasgo de esos tipos que es imprecisa, distorsionada.

Los aspectos mencionados con respecto a la granularidad y la distorsión marginal se reflejan con vigor en el primer punto mencionado al inicio de la sección: si intentamos dar con una acepción de la aptitud de rasgo suficientemente detallada caemos en la problemática de que, puesto que cada población bajo estudio tiene sus particularidades, no nos es posible caracterizar con el mismo nivel de detalle (y con el mismo concepto de aptitud) a todas las poblaciones sin sacrificar algún detalle que es importante en una pero no en otra (en línea con las críticas de Levins, 1966 y Weisberg, 2007 a los acercamientos de modelaje por fuerza bruta). Esto fuerza a decidir qué parámetros son relevantes para cada caso, consideración destacada por Ariew y Lewontin (2004).

Como si no fuese suficiente, Walsh et al. (2017) discuten que incluso aunque hubiese forma de caracterizar el concepto con todo el detalle esperado a partir de propiedades individuales (o al menos en términos de superveniencia, como discute Rosenberg, 2008), surge otro problema conforme a la tensión antes mencionada: el nivel de detalle pretendido entre estas concepciones de aptitud choca con las características idealizadas (en la búsqueda de generalidad) de los modelos poblacionales, que son fuertemente dependientes no solo de factores causales individuales y demográficos, sino también de toda una serie de factores de carácter estadístico/estocástico, relacionados estrechamente con el hecho de que la aptitud de rasgo es una propiedad estadística de una población idealizada, establecida en los modelos con una funcionalidad específica (Walsh et al., 2017). Es así que, ante esta dificultad de caracterización, la VE propone entonces un "límite" en el detalle, en la granularidad, al definir a la aptitud de rasgo como un parámetro de grano grueso, un concepto primitivo.

En conclusión, podemos considerar la interpretación de la aptitud de rasgo como un primitivo como consecuencia de una lectura representacional en la cual la "primitividad" es entendida como una elección representacional de grano grueso, que refleja tanto la complejidad de los sistemas biológicos modelados como los objetivos representacionales esperados. Podemos incluso pensar que esta decisión está anclada a límites epistémicos:

si bien no encontramos consenso sobre cómo caracterizar la aptitud, podemos de todas formas decidir tratarla en este sentido y obtener asimismo un conjunto de modelos funcionales y epistémicamente ricos.

4.3. Tercer pilar: el Hauptsatz *representacional*

Como explicamos anteriormente, la ecuación de Price, así como otros modelos poblacionales, puede tener diferentes usos: el sustrato de aplicación de la ecuación puede variar, sean bacterias, valores en la bolsa o las famosas polillas moteadas. Esta idea constituye el tercer pilar de la VE: los términos (parámetros) de los modelos no poseen significado biológico hasta que se toman dentro de un contexto (teoría) (ver Luque, 2017, y Baravalle et al., 2025, para una defensa de esta idea). ¿Qué puede aportarnos una lectura representacionalista de este pilar? Creemos aquí que el *Hauptsatz* de Van Fraassen cobra relevancia*:* la construcción de una representación sucede en un contexto científico y con un fin epistémico particular; es asimismo la acción cognitiva la que permite vincular un elemento a con otro elemento b, de manera que a represente b. Los vínculos entre representación y representado no están dados, y no hay propiedades en la representación que definan inequívocamente lo representado independientemente de su uso. El vínculo entre la representación y lo representado es algo que los científicos *hacen*.

Esto nos lleva al caso particular de la representación matemática en las ciencias empíricas, y que incluye nuestro punto de interés: las representaciones matemáticas en biología poblacional. La neutralidad de sustrato en biología poblacional se logra vislumbrar con claridad: los modelos en biología poblacional adquieren un significado —se tornan representaciones— una vez son usados por científicos, con objetivos epistémicos particulares, y con miras a tratar un fenómeno específico. La ecuación de Price, por sí sola, no dice absolutamente nada sobre la biología. En cambio, usada por biólogos poblacionales, dice y explica mucho. En manos de una economista dice y explica otras cosas. Que una misma ecuación matemática pueda referir a diferentes entidades es consecuencia de que las representaciones adquieren un referente en el uso. Lo que sucede, podríamos decir, es que notamos ciertas interacciones entre los fenómenos que estudiamos, y vemos que estructuralmente pueden entenderse a partir de las relaciones, funciones o conceptos que provee tal o cual ecuación. Los investigadores dan cuenta de que los elementos de sus teorías se relacionan de una manera dada, que resulta a su vez homomórfica a ciertas relaciones estructurales entre los parámetros de las ecuaciones. Este punto refleja esa realidad: las ecuaciones como tales, y en especial sus parámetros, no están “ancladas” a

una interpretación fija, y son por lo tanto neutrales (en principio) a cualquier significado particular de un dominio. Sin embargo, una vez que se establece una relación de representación, los parámetros "cobran sentido" y la ecuación permite establecer relaciones entre los objetos de un dominio de estudio dado. Más específicamente, los parámetros de un modelo poblacional carecen de referente biológico si no se tienen en cuenta los propósitos y usos que el modelador le otorga. Así, el *Hauptsatz* de Van Fraassen aplicado al contexto de los modelos en biología poblacional conlleva que los términos de los modelos no poseen significado biológico sino hasta que se toman dentro de un contexto; es decir, el tercer pilar de la VE.

4.4. Cuarto pilar: oclusión y ángulo

Con el propósito de evidenciar el carácter representacional del cuarto pilar, resaltaremos dos improntas de la perspectiva: oclusión y ángulo. Estas aparecen en el uso de los modelos: un modelo puede ocultar aspectos de la realidad que no se desean explicar con el objetivo de resaltar o "dejar a la vista" aquellos que sí son de interés. De igual modo, cambiar de ángulo permitirá representar cosas que antes estaban ocultas. Así, frente al cambio de una estructura poblacional, es posible generar modelos que describen un proceso de selección y otros modelos que describen deriva. Dado que algunos modelos ocultan ciertos aspectos y resaltan otros en función del ángulo desde el que se presenta el cambio evolutivo, la selección y la deriva resultan relativas al modelo: en algunos casos, resaltar un proceso de selección oculta los efectos de la deriva y viceversa. En consecuencia, el objeto de estudio se representará como una población transitando un proceso de deriva o de selección dependiendo de qué se oculte, resalte o enfatice. Estas improntas de la perspectiva, así, hacen que el contenido de un modelo esté influenciado por el uso del mismo. Esto se ve reflejado en que "las *elecciones* que una investigadora toma en la construcción de un modelo son guiadas por sus *objetivos*. Dado que los objetivos pueden variar, una población puede contar con diferentes modelos-SM dependiendo de qué características la investigadora *elija acentuar, ignorar o idealizar*" (Walsh et al., 2017, p. 12, énfasis añadido, traducción propia).[13]

Walsh et al. (2017) brindan un ejemplo para ilustrar este pilar. Imaginemos que estamos analizando el crecimiento de una población de 20 individuos que se reproducen asexualmente. En esta población hay dos va-

[13] En un reciente artículo, Gould et al. (2025) analizan en detalle cómo diferentes análisis pueden ser obtenidos en base a un mismo conjunto de datos como resultado de las decisiones que toman los investigadores en el análisis estadístico que realizan.

riantes, H y T. La reproducción está sincronizada de tal manera que cada individuo se reproduce una vez y luego muere, por lo que no hay generaciones superpuestas. Originalmente, tenemos 10 individuos H y 10 T. Como media, cada uno produce 5 crías al año. Sin embargo, estos rasgos son sensibles a la temperatura. Los individuos T son más aptos que los individuos H en años más fríos que el promedio (donde los individuos H producen 4 crías y los individuos T producen 6). Los individuos H son más aptos que los individuos T en años más cálidos que el promedio (donde los individuos H producen 6 crías y los individuos T producen 4).

Como ellos argumentan, la descripción del cambio estructural en una población dependerá de decisiones tomadas a la hora de representar el fenómeno. Supongamos que tomamos un tiempo limitado de ocho años, como ellos sugieren, donde hay una racha de seis años cálidos (c) y dos fríos (f) de la siguiente manera: c, c, c, f, c, c, f, c. Una opción para describir este cambio poblacional es modelar la población transitando un proceso de selección, donde los rasgos tendrán diferente aptitud promedio (H = 5.5; T = 4.5). Sin embargo, otra forma de describir este fenómeno es reconociendo que la distribución de temperaturas de estos ocho años es estadísticamente anómala, ya que frente a un período de tiempo mayor, la distribución de las condiciones climáticas no arroja ninguna diferencia de aptitud (H = T = 5). Este ejemplo es suficiente para rastrear el efecto de las improntas de la perspectiva.

Primero, en relación a la *oclusión,* tal como ellos lo analizan, describir el fenómeno como transitando un proceso de selección oculta el efecto de la deriva. Inversamente, modelar el cambio evolutivo como un fenómeno de deriva ocultará los efectos de la selección. Segundo, y como ellos también argumentan, no es posible escoger modelos que resaltan ambos fenómenos simultáneamente; es decir, no se puede adoptar ambos *ángulos,* ya que en un caso (selección) obtenemos que wT > wH, mientras que en otro caso (deriva) wT = wH. Esto no significa que no existan modelos que puedan modelar ambos fenómenos simultáneamente, sino que las decisiones que tomamos sobre el tiempo del modelo (o el tamaño de la población) afectarán a que un fenómeno se *resalte más* (e.g. deriva) y otro se *oculte más* (e.g. selección). Así, en este ejemplo, no podemos resaltar ambos ángulos por igual: las decisiones favorecen a uno y ocultan al otro.[14] Podríamos resaltar otros elementos presentes en el cambio evolutivo que también están ocultos en este ejemplo. Por mencionar algunos, el ejemplo descrito no considera fenómenos como construcción de nicho —e.g. de qué manera un rasgo puede modificar la temperatura de su ecosistema— ni hace referencia a

[14] Agradecemos a un/a revisor/a anónimo/a por esta clarificación.

mutaciones, interacciones con otros individuos, pleiotropía, o cualquier otro factor que pudiera significar un cambio en los valores de H y T en la población. Esto cobra relevancia si retomamos un punto discutido en el primer pilar (sección 4.1.), a saber, que diferentes perspectivas en el horizonte de alternativas pueden dar lugar a distintas perspectivas dentro de la teoría evolutiva, particularmente, la SM y la SE. La SE señala que las idealizaciones realizadas en los modelos estándares en la SM pueden ocultar aspectos influyentes en las dinámicas evolutivas, como la construcción de nicho, la herencia extendida, o la plasticidad fenotípica. De esta manera, es necesario que nuevos modelos sean construidos para poner a la vista aquello que estaba oculto. Podemos encontrar reformulaciones y nuevas aproximaciones en biología poblacional que apuntan en esta dirección (e.g. Day & Bonduriansky, 2011; Fogarty & Wade, 2022; Helanterä & Uller, 2010; Wade & Sultan, 2023; Edelaar et al., 2023; Otsuka, 2015; ver Rama, 2025, 2026, para una discusión de este punto).

Ocultar no es un defecto en un modelo; es una consecuencia de mirar las cosas desde un ángulo específico. Efectivamente, las idealizaciones que ocultan algunos factores suelen ser altamente explicativas, como es el caso del equilibrio Hardy-Weinberg, donde sabemos que las poblaciones no son infinitas, pero sin embargo, para ciertos propósitos, la finitud de una población puede ocultarse. Para otros propósitos, como el estudio de la deriva, el tamaño de una población puede ser un parámetro significativo.

5. ¿Es la biología poblacional "tan solo" matemáticas?

En la sección anterior establecimos una conexión de raíz entre la VE y el representacionalismo perspectivista. Creemos justificado concluir que la VE no puede ir en contra de la postura representacionalista de Van Fraassen. En otras palabras, rechazar la noción de representación, y en especial, el papel de las improntas de la perspectiva propias de la visión de Van Fraassen como parte constitutiva de los pilares de la VE pondría en tensión a la propia VE; ambas visiones no son ortogonales: la VE es una teoría representacional perspectivista y no puede no serlo. Negar una visión representacional, por tanto, implicaría dinamitar los pilares. A modo de ejemplo, si asumimos que no existe un horizonte de alternativas explicativas dentro de la teoría evolutiva, la distinción entre explicaciones causales de primer orden y explicaciones estadísticas de segundo orden pierde sentido (primer pilar). De igual modo, suponer que las decisiones de modelado no ocultan o marginalizan ciertos aspectos de aquello modelado va en contra de que los modelos son relativos a los objetivos y decisiones tomadas por el agente que modela (cuarto pilar). En términos generales, y en resonancia

con la propuesta de Levins (1966), la VE establece que no es posible congregar en un modelo todas las causas de un fenómeno evolutivo. Definir las causas evolutivas a nivel individual, en los nacimientos, muertes y migraciones de los organismos se corresponde así con explicaciones de nivel individual.[15] Así, a la hora de modelar un proceso evolutivo a nivel poblacional, no resulta posible modelar las "causas absolutas" de un proceso. Como Van Fraassen (2008, p. 57, traducción propia) establece, "en la práctica real de construir modelos para situaciones, la idea del modelaje 'perfecto' está tan alejada de ser realista que ciertamente no puede ser mantenida".

Establecida esta conexión, sin embargo, muchas preguntas abiertas surgen a la hora de pensar el debate entre estadísticos y causalistas:

1. ¿Permite el acercamiento representacional de la VE responder a las críticas planteadas por algunos causalistas?
2. ¿Qué aporta nuestro análisis al debate en sí entre la visión estadística y el causalismo?
3. ¿Promueve también el causalismo una interpretación de los modelos poblacionales basada en un análisis representacional?

Avanzar en detalle en cada una de estas preguntas excede los límites de este artículo. Aquí nos centraremos en la primera pregunta. Sin embargo, vale la pena señalar algunos puntos concernientes a las restantes dos. En relación con la segunda pregunta, uno de nuestros objetivos, de índole metodológico, consiste en introducir el representacionalismo perspectivista como una herramienta filosófica en el contexto del debate sobre los modelos poblacionales. Ambas posturas defienden que el debate es sobre la *interpretación* de los modelos (Otsuka, 2019; Walsh et al., 2017). En este sentido, el debate entre la VE y la VC recae dentro de un marco general en la filosofía de la ciencia, a saber, el de cómo las matemáticas se emplean en las ciencias empíricas (por ejemplo, Bueno & French, 2018). La aproximación representacional de Van Fraassen es una respuesta a este interrogante, enmarcando así el debate entre la VE y la VC. El debate podría plantearse en términos representacionales: cómo representan y se aplican los modelos matemáticos en biología poblacional. De igual modo que, por ejemplo, el análisis de la causalidad en filosofía de la ciencia ha entrado en juego dentro de la VC (Reisman & Forber, 2005; Pence, 2021), consideraciones sobre el carácter

[15] Incluso podría llegar a decirse que explicaciones evolutivas de nivel causal —qué requieran un análisis de las propiedades de los organismos en su contexto ecológico—tampoco podrían llegar a resumir todas las causas dentro de una explicación. En este caso nos encontramos con idealizaciones en los modelos causales (no estadísticos), un tema que también se trabaja dentro de la filosofía de la ciencia (Potochnik, 2017), pero que se aleja del foco de discusión específico de la VE. Agradecemos los comentarios de un/a revisor/a para clarificar las ideas de este párrafo.

representacional del modelado matemático pueden brindar herramientas para analizar el debate entre la VC y la VE (como veremos más abajo).

En relación a la tercera pregunta, si bien una lectura representacionalista parece estar en el seno de la VE y sus pilares, también podemos rastrear consideraciones representacionales dentro de la VC.[16] Por ejemplo, la noción de granularidad entra en juego a la hora de analizar distintos niveles de selección (Okasha, 2006), así como Sober (1984) enfatizó que la alternativa del pensamiento poblacional no tiene por qué estar comprometida explícitamente con el estudio de los individuos. Si bien hemos defendido que una lectura representacionalista de los modelos es inherente a la VE, dejamos abierta la conexión entre la VC y la propuesta sobre representacionalismo matemático de Van Fraassen: ¿es la visión representacionalista de los modelos constitutiva de la VC? En vínculo con el párrafo anterior, creemos que un análisis detallado de esta pregunta puede fortalecer el vínculo entre la naturaleza de la aplicabilidad de la matemática en las ciencias empíricas y el debate entre la VC y la VE.

Volvamos la atención a la primera pregunta. Un problema clásico en la historia de la biología evolutiva concierne el posible carácter tautológico de la selección natural: los organismos más aptos sobreviven y se reproducen más, y la aptitud se define, precisamente, en términos de sobrevivencia y reproducción. La posible aprioridad de la selección natural entra en tensión con el carácter predictivo, ampliativo, y empírico de la propia teoría evolutiva. Este problema ha adquirido un tono particular a medida que los modelos en genética poblacional han avanzado. En este contexto, el posible carácter tautológico de la selección natural se afianza en el hecho de que los teoremas, ecuaciones fundamentales y leyes en biología poblacional suceden en el propio nicho de la matemática: son verdades matemáticas. El caso más paradigmático es la ecuación de Price, que puede ser derivada dentro de los axiomas de la teoría estadística junto a la definición de media y covarianza (Otsuka, 2019, p. 23). Esto ha dado lugar a diversas preguntas: ¿de qué hablan los modelos? ¿Cuál es el contenido empírico de la genética poblacional? ¿La genética poblacional *es* matemática?

Existen diversas críticas que la VE ha recibido. Una de ellas remite a esta última pregunta. Diversos problemas se derivan de esta interpretación: la carencia de contenido empírico en genética poblacional (Stephens, 2004), la ausencia de un componente ampliativo (Otsuka, 2019), una tensión con el hecho de que el análisis causal es tenido en cuenta para explicar fenómenos evolutivos (Reisman & Forber, 2005) o el simple hecho de que, en la construcción de los modelos, los biólogos, como Fisher o Wright, sí tenían en

[16] Agradecemos el comentario detallado de dos revisores anónimos sobre este punto.

mente el objetivo de representar una realidad biológica, y no estaban simplemente derivando teoremas (Otsuka, 2016). Consideramos, sin embargo, que estos problemas surgen de *la lectura errónea* según la cual la VE asume que la genética poblacional *es* matemática. Como veremos, sostenemos que el análisis representacionalista sobre la VE puede aclarar este punto.

Un primer punto clarificatorio es que la genética poblacional es *una* de las disciplinas que comprenden la biología evolutiva, y si bien es cardinal, ambas disciplinas no deben ser equiparadas. El análisis de los modelos poblacionales de la VE no implica de ningún modo que la teoría evolutiva *in toto* no sea causal. La VE no niega causas evolutivas, ni que se requiera de un análisis causal para entender de mejor manera los procesos evolutivos. Como vimos en nuestro análisis del primer pilar (sección 4.1.), existe un horizonte de alternativas de las cuales una de ellas sí se focaliza en el análisis de las causas evolutivas —un punto claramente establecido en la VE (Ariew, 2003; Walsh, 2019)—; mucho se supo de la evolución antes de que existieran los modelos poblacionales. Así, no debe confundirse la teoría con el modelo. El modelaje poblacional es una alternativa más dentro de la teoría de la evolución.

Aclarado este punto, centrémonos en la tesis principal en disputa: acorde a la VE, ¿es la genética poblacional "tan solo" matemáticas? Esto parecen sugerir las siguientes dos citas de Otsuka:

I. "Acorde a la VE (*statisticalism*), sin embargo, la biología poblacional no es solo matematizada—es matemática" (Otsuka, 2016, p. 6, énfasis en original, traducción propia).

II. "La genética poblacional es esencialmente estadística *aplicada*" (Otsuka, 2019, p. 55, énfasis añadido, traducción propia).

La problemática principal surge de una diferencia sutil, aunque esencial, entre las dos citas: una de ellas describe a la genética poblacional como matemática *aplicada* (la teoría estadística específicamente), y la otra directamente como matemática. Consideramos que ambas posturas, entendidas bajo la distinción entre matemática "pura" y "aplicada" (Hacking, 2014), son incompatibles entre sí: la primera parece ubicar a la biología poblacional en el marco de la matemática pura, mientras que en la segunda la consideración respecto de las aplicaciones fuerza a la discusión fuera de ese terreno, volviendo necesario establecer un *vínculo* con lo empírico. El hecho de aceptar un marco representacional inherente a la VE permite ver cómo, por un lado, la primera cita es errónea; por el otro, en qué medida es cierto que la aplicación de la estadística es central en la teoría evolutiva, pero sin la necesidad de reducir la teoría a la aplicación.

El punto central responde al *Hauptsatz* de la misma forma que en la discusión respecto del tercer pilar (sección 4.3.): los modelos no poseen sig-

nificado biológico hasta que se toman dentro de un contexto. Como vimos, el vínculo entre representación y representado, entre modelo y fenómeno evolutivo, radica no solo en la estructura matemática en sí, sino también en el establecimiento de una correspondencia entre término y referente —parte de la tarea de interpretación—. Esto es, representar implica resolver "el problema de entender simplemente cómo una teoría científica es más que su apariencia matemática" (Van Fraassen, 2008, p. 115, traducción propia).

El *Hauptsatz* permite entender de mejor manera a qué nos referimos cuando decimos que "aplicamos" matemática (para mayor detalle sobre este debate, ver Steiner, 1998, y Bueno & French, 2018). En este caso: cómo representamos apropiadamente los fenómenos a partir de estructuras matemáticas de forma tal que exista un mapeo entre las estructuras matemáticas y los fenómenos a modelar. El punto clave es entender cómo este mapeo hace que la teoría resultante sea más que matemática pura (como dice la primera cita de Otsuka), a la vez que nos permite rescatar la importancia de las aplicaciones (a las que apela la segunda), pero sin la necesidad de reducir la teoría a la aplicación matemática.[17] Y, en especial, cómo el agente (en este caso, el científico) establece tal vínculo. Por ejemplo, ¿cómo decantamos en que el término w refiere a la aptitud? La respuesta de Van Fraassen reposa en un aspecto propio de las ciencias empíricas. Menciona que —respecto de las teorías matematizadas— "la teoría restaría como un fragmento de la matemática pura, y para nada una teoría empírica, si sus términos no estuvieran vinculados a prácticas de medición" (Van Fraassen, 2008, p. 115). El vínculo, entonces, que permite salir a la teoría evolutiva del reino puramente matemático radica en que el contenido representacional de los modelos queda fijado en su aplicación —en la acción llevada a cabo por el agente que modela, con objetivos, herramientas, y procedimientos de medición específicos—. Esto toca en el centro de la VE: la noción de aptitud de rasgo en los modelos puede ser construida solo mediante abstracción estadística, pero eso no significa que tal proceso sea solo matemático, sino que radica en la aplicación de herramientas matemáticas para tratar un proceso natural.

Entender el carácter representacional de la VE permite así desmentir la idea de que la genética poblacional *es* matemática. Como consecuencia, podemos responder a diferentes problemas que se derivan de esta

[17] Esto es, entender que el hecho de afirmar que (la genética poblacional) sea "*esencialmente* estadística aplicada" (Otsuka, 2019, p. 55, énfasis añadido, traducción propia) deja de lado aspectos constitutivos de la teoría, principalmente debido a que, de la misma forma en la cual ocurre con otras ciencias, la teoría también está conformada por enunciados contingentes propios. Pero incluso, como veremos más abajo, la misma aplicación implica apelar a aspectos no matemáticos propios de la teoría que se construye. Agradecemos a un/a revisor/a anónimo/a por dar cuenta de este punto.

interpretación errónea. La VE establece que los parámetros construidos no representan causas poblacionales. Esto no significa que no se tengan en cuenta los fenómenos biológicos que se quieren explicar —como si la genética poblacional fuese "tan solo" matemática—. La aplicación de una teoría matemática *sí* requiere generar abstracciones sobre los fenómenos causales que deseamos modelar. Así, la construcción de un modelo, como el caso del teorema fundamental de Fisher, tiene un contenido empírico propio de cualquier aplicabilidad de la matemática en ciencias empíricas. Precisamente es en el proceso de representación donde se logra el carácter ampliativo de la genética poblacional. Como Van Fraassen (2008, p. 247, traducción propia) menciona, "los fenómenos son, desde un punto de vista teórico, pequeños, arbitrarios, y caóticos—incluso desagradables, brutales y breves, podría uno decir— pero pueden entenderse como integrables en modelos matemáticos hermosamente simples pero mucho más grandes". Como bien enfatizaron Ariew (2003) y Walsh (2019), y vimos anteriormente, los modelos poblacionales constituyen una alternativa epistémica con su propio potencial y límites explicativos, cuya labor es irreductible al análisis de las causas evolutivas.

En resumen, en esta sección hemos tenido el objetivo general de mostrar que la VE no solo adopta un representacionalismo, sino que al hacerlo se visualizan con más claridad los compromisos e ideas detrás de sus pilares, argumentando así cómo algunas de las críticas específicas que se le han hecho a la VE no corresponden.

6. Conclusiones

En este trabajo trazamos el vínculo entre dos teorías en filosofía de la ciencia: el representacionalismo perspectivista de Van Fraassen (de índole general, concerniente a toda representación científica) y los pilares de la VE (una discusión particular sobre un tipo específico de representación científica). Hemos analizado cada uno de los pilares con el objetivo de vislumbrar cómo estos son construidos a partir de herramientas teóricas propuestas por Van Fraassen, en particular, atendiendo a las improntas de la perspectiva y su énfasis en el uso representacional.

Pilar 1: El *horizonte de alternativas* describe dos perspectivas desde donde se explica la evolución, una de orden inferior —individual, causal, vinculada a la SE— otra de *orden superior* —poblacional, estadística, vinculada a la SM—. La representación poblacional explícitamente reconoce que *no se compromete* con la descripción a nivel individual.

Pilar 2: El *grano grueso* de descripción de los modelos poblacionales

permite una gran generalidad y aplicabilidad a diversas poblaciones, sin embargo implica que sus parámetros —en especial la aptitud de rasgo— no puedan alcanzar una descripción de *grano fino.* Esta *tensión*, junto con las diferentes *distorsiones* producidas, decantan en la caracterización de la aptitud como un primitivo teórico.

Pilar 3: La posible aprioridad de los modelos poblacionales no es compatible con el hecho de que los parámetros de los modelos encuentran su significado —contenido— en el *uso* otorgado por un modelador y no antes. La amplia aplicabilidad de los modelos radica en que diferentes contenidos pueden ser atribuidos a sus parámetros según *los objetivos que se propone un agente.*

Pilar 4: Las decisiones en la construcción y uso de un modelo implican escoger un *ángulo* desde donde algunos factores de la realidad serán *resaltados* y otros *ocultados*. La descripción del cambio evolutivo en una población es, por tanto, dependiente del modelo que se usa.

El resultado de nuestro análisis es que la construcción de la VE implica diversas consideraciones vinculadas al carácter perspectivista de la representación científica; la VE *es una teoría que adopta un representacionalismo perspectivista*, aunque este punto no se haya hecho explícito hasta entonces, y negar esto implica *ir en contra de los propios pilares* de la VE.

Finalizamos este artículo mostrando no solo que la VE adopta una postura representacionalista perspectivista, sino que esto la aclara y la fortalece. En particular, analizamos cómo una lectura representacionalista permite desmentir la interpretación según la cual la VE defiende que la genética poblacional es "tan solo" matemática. Las herramientas teóricas de Van Fraassen permiten resaltar una relevancia fundamental entre la matemática pura y la aplicación de las matemáticas en las ciencias empíricas. En conclusión, el contenido biológico de los modelos poblacionales no se pierde en la VE.

El análisis desarrollado en este trabajo deja abiertas diversas puertas en relación con el papel que desempeña el representacionalismo perspectivista en el entendimiento de los modelos poblacionales: ¿ofrece este un marco adecuado para entender el debate en torno a la SE? ¿De qué manera puede explicar el surgimiento histórico de los modelos? ¿Cómo influyen sus aportes en los objetivos epistémicos de los modelos poblacionales? Estas y otras preguntas serán abordadas en trabajos futuros.

Bibliografía

Abrams, M. (2007). How do natural selection and random drift interact? *Philosophy of Science*, 74(5), 666-679. https://doi.org/10.1086/525612

Abrams, M. (2012). Measured, modeled, and causal conceptions of fitness. *Frontiers in Genetics*, *3*. https://doi.org/10.3389/fgene.2012.00196

Ariew, A. (2003). Ernst Mayr's «ultimate/proximate» distinction reconsidered and reconstructed. *Biology & Philosophy*, *18*(4), 553-565. https://doi.org/10.1023/A:1025565119032

Ariew, A., & Ernst, Z. (2009). What fitness can't be. *Erkenntnis*, *71*(3), 289-301. https://doi.org/10.1007/s10670-009-9183-9

Ariew, A., & Lewontin, R. C. (2004). The confusions of fitness. *The British Journal for the Philosophy of Science*, *55*(2), 347-363. https://doi.org/10.1093/bjps/55.2.347

Ariew, A., Rice, C., & Rohwer, Y. (2015). Autonomous-statistical explanations and natural selection. *The British Journal for the Philosophy of Science*, *66*(3), 635-658. https://doi.org/10.1093/bjps/axt054

Baravalle, L., Roffé, A. J., Luque, V. J., & Ginnobili, S. (2025). The value of Price. *Biological Theory*, *20*(1), 12-24. https://doi.org/10.1007/s13752-024-00482-4

Beatty, J. (1998). Fitness: Theoretical contexts. En E. Fox Keller & E. A. Lloyd (Eds.), *Keywords in evolutionary biology* (pp. 115-119). Harvard University Press.

Bowler, P. J. (2020). *Evolution: The history of an idea*. University of California Press.

Boyd, R., & Richerson, P. J. (1985). *Culture and the evolutionary process*. University of Chicago Press. https://press.uchicago.edu/ucp/books/book/chicago/C/bo5970597.html

Brandon, R. N., & Ramsey, G. (2007). What's wrong with the emergentist statistical interpretation of natural selection and random drift? En D. L. Hull & M. Ruse (Eds.), *The Cambridge companion to the philosophy of biology* (1.a ed., pp. 66-84). Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CCOL9780521851282.004

Bueno, O., & French, S. (2018). *Applying mathematics: Immersion, inference, interpretation* (1.a ed.). Oxford University Press.

Day, T., & Bonduriansky, R. (2011). A unified approach to the evolutionary consequences of genetic and nongenetic inheritance. *The American Naturalist*, *178*(2), 145-286 . https://doi.org/10.1086/660911

de Regt, H. W. (2017). *Understanding scientific understanding*. Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/oso/9780190652913.001.0001

Edelaar, P., Otsuka, J., & Luque, V. J. (2023). A generalised approach to the study and understanding of adaptive evolution. *Biological Reviews*, *98*(1), 352-375. https://doi.org/10.1111/brv.12910

Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press. http://archive.org/details/geneticaltheoryo031631mbp

Fisher, R. A. (1953). Croonian lecture - Population genetics. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B - Biological Sciences*, *141*(905), 510-523. https://doi.org/10.1098/rspb.1953.0058

Fogarty, L., & Wade, M. J. (2022). Niche construction in quantitative traits: Heritability and response to selection. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *289*(1976), 20220401. https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0401

Giere, R. N. (2006). *Scientific perspectivism*. University of Chicago Press.

Ginnobili, S. (2016). Missing concepts in natural selection theory reconstructions. *History and Philosophy of the Life Sciences*, *38*(3), 8. https://doi.org/10.1007/s40656-016-0109-y

Godfrey-Smith, P. (2009). *Darwinian populations and natural selection*. Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199552047.001.0001

Gould, E., Fraser, H. S., Parker, T. H., Nakagawa, S., Griffith, S. C., Vesk, P. A., Fidler, F., Hamilton, D. G., Abbey-Lee, R. N., Abbott, J. K., Aguirre, L. A., Alcaraz, C., Aloni, I., Altschul, D., Arekar, K., Atkins, J. W., Atkinson, J., Baker, C. M., Barrett, M., … Zitomer, R. A. (2025). Same data, different analysts: Variation in effect sizes due to analytical decisions in ecology and evolutionary biology. *BMC Biology*, *23*(1), 35. https://doi.org/10.1186/s12915-024-02101-x

Grene, M. (1961). Statistics and selection. *The British Journal for the Philosophy of Science*, *12*(45), 25-42. https://doi.org/10.1093/bjps/XII.45.25

Hacking, I. (2014). *Why is there a philosophy of mathematics at all*? Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9781107279346

Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, *7*(1), 1-16. https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90038-4

Helanterä, H., & Uller, T. (2010). The Price equation and extended inheritance. *Philosophy and Theory in Biology*, *2*(1), e101. https://doi.org/10.3998/ptb.6959004.0002.001

Jeler, C. (2026). Environmental homogeneity, selective paths, and the individuation of selection processes. *Erkenntnis 91*, 2221–2242. https://doi.org/10.1007/s10670-025-00989-7

Knudsen, T. (2004). General selection theory and economic evolution: The Price equation and the replicator/interactor distinction. *Journal of Economic Methodology*, *11*(2), 147-173. https://doi.org/10.1080/1350178041000169410

Laland, K. N., Uller, T., Feldman, M. W., Sterelny, K., Müller, G. B., Moczek,

A., Jablonka, E., & Odling-Smee, J. (2015). The extended evolutionary synthesis: Its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *282*(1813), 20151019. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1019

Levins, R. (1966). The strategy of model building in population biology. *American Scientist*, *54*(4), 421-431. https://www.jstor.org/stable/27836590

Lewens, T. (2019). The extended evolutionary synthesis: What is the debate about, and what might success for the extenders look like? *Biological Journal of the Linnean Society*, *127*(4), 707-721. https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz064

Luque, V. J. (2016a). *The force interpretation of evolutionary theory: Scope and limits*. [Tesis de doctorado, Universitat de València]. https://core.ac.uk/reader/75989390

Luque, V. J. (2016b). The principle of stasis: Why drift is not a zero-cause law. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, *57*, 71-79. https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2016.04.001

Luque, V. J. (2017). One equation to rule them all: A philosophical analysis of the Price equation. *Biology & Philosophy*, *32*(1), 97-125. https://doi.org/10.1007/s10539-016-9538-y

Massimi, M. (2022). *Perspectival realism* (1.a ed.). Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/oso/9780197555620.001.0001

Massimi, M., & McCoy, C. D. (Eds.) (2019). *Understanding perspectivism: Scientific challenges and methodological prospects*. Taylor & Francis. https://doi.org/10.4324/9781315145198

Matthen, M. (2010). What is drift? A Response to Millstein, Skipper, and Dietrich. *Philosophy and Theory in Biology*, *2*(2), e102. https://doi.org/10.3998/ptb.6959004.0002.002

Matthen, M., & Ariew, A. (2002). Two ways of thinking about fitness and natural selection. *Journal of Philosophy*, *99*(2), 55-83. https://doi.org/10.2307/3655552

Matthen, M., & Ariew, A. (2009). Selection and causation. *Philosophy of Science*, *76*(2), 201-224. https://doi.org/10.1086/648102

Millstein, R. L. (2006). Natural selection as a population-level causal process. *The British Journal for the Philosophy of Science*, *57*(4), 627-653. https://doi.org/10.1093/bjps/axl025

Millstein, R. L., Skipper Jr., R. A., & Dietrich, M. R. (2009). (Mis) interpreting mathematical models: Drift as a physical process. *Philosophy and Theory in Biology*, *1*(2), e002. https://doi.org/10.3998/ptb.6959004.0001.002

Morrison, M. (2015). *Reconstructing reality: Models, mathematics, and simulations*. Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199380275.001.0001

Nicholson, D. J. (2025). Population thinking and the uniqueness of biological entities. *Acta Biotheoretica*, *73*(2), 8. https://doi.org/10.1007/s10441-025-09498-0

Okasha, S. (2006). *Evolution and the levels of selection*. Clarendon Press. https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199267972.001.0001

Otsuka, J. (2015). Using causal models to integrate proximate and ultimate causation. *Biology & Philosophy*, *30*(1), 19-37. https://doi.org/10.1007/s10539-014-9448-9

Otsuka, J. (2016). A critical review of the statisticalist debate. *Biology & Philosophy*, *31*(4), 459-482. https://doi.org/10.1007/s10539-016-9528-0

Otsuka, J. (2019). *The role of mathematics in evolutionary theory*. Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/9781108672115

Pence, C. H. (2017). Is genetic drift a force? *Synthese*, *194*(6), 1967-1988. https://doi.org/10.1007/s11229-016-1031-2

Pence, C. H. (2021). *The causal structure of natural selection* (1.a ed.). Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/9781108680691

Pence, C. H., & Ramsey, G. (2015). Is organismic fitness at the basis of evolutionary theory? *Philosophy of Science*, *82*(5), 1081-1091. https://doi.org/10.1086/683442

Potochnik, A. (2017). *Idealization and the aims of science*. University of Chicago Press.

Price, G. R. (1970). Selection and covariance. *Nature*, *227*(5257), 520-521. https://doi.org/10.1038/227520a0

Queller, D. C. (2017). Fundamental theorems of evolution. *The American Naturalist*, *189*(4), 345-353. https://doi.org/10.1086/690937

Rama, T. (2023). Evolutionary causation and teleosemantics. En J. M. Viejo & M. Sanjuán (Eds.), *Life and mind* (Interdisciplinary Evolution Research, vol. 8, pp. 301-329). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-031-30304-3_14

Rama, T. (2024). The historical transformation of individual concepts into populational ones: An explanatory shift in the gestation of the modern synthesis. *History and Philosophy of the Life Sciences*, *46*(4), 35. https://doi.org/10.1007/s40656-024-00638-2

Rama, T. (2025). Reciprocal causation and statistical reciprocity. *Acta Biotheoretica*, *73*(4), 15. https://doi.org/10.1007/s10441-025-09506-3

Rama, T. (2026). The problem of models: Can quantitative evolutionary biology also call for an EES? *Evolutionary Biology*. https://doi.org/10.1007/s11692-026-09672-3

Ramsey, G. (2016). The causal structure of evolutionary theory. *Australasian Journal of Philosophy*, *94*(3), 421-434. https://doi.org/10.1080/00048402.2015.1111398

Reisman, K., & Forber, P. (2005). Manipulation and the causes of evolution. *Philosophy of Science*, *72*(5), 1113-1123. https://doi.org/10.1086/508120

Rosenberg, A. (2008). *Darwinian reductionism: Or, how to stop worrying and love molecular biology*. University of Chicago Press.

Rosenberg, A., & Bouchard, F. (2005). Matthen and Ariew's obituary for fitness: Reports of its death have been greatly exaggerated. *Biology & Philosophy*, *20*(2-3), 343-353. https://doi.org/10.1007/s10539-005-2560-0

Sober, E. (1980). Evolution, population thinking, and essentialism. *Philosophy of Science*, *47*(3), 350-383. https://doi.org/10.1086/288942

Sober, E. (1984). *The nature of selection: Evolutionary theory in philosophical focus*. University of Chicago Press.

Steiner, M. (1998). *The applicability of mathematics as a philosophical problem*. Harvard University Press.

Stephens, C. (2004). Selection, drift, and the "forces" of evolution. *Philosophy of Science*, *71*(4), 550-570. https://doi.org/10.1086/423751

Suárez, M. (2024). *Inference and representation: A study in modeling science*. The University of Chicago Press. https://doi.org/10.7208/chicago/9780226830032.001.0001

van Fraassen, B. C. (2008). *Scientific representation: Paradoxes of perspective*. Clarendon Press. https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199278220.001.0001

Wade, M. J., & Sultan, S. E. (2023). Niche construction and the environmental term of the Price equation: How natural selection changes when organisms alter their environments. *Evolution & Development*, *25*(6), 451-469. https://doi.org/10.1111/ede.12452

Walsh, D. M. (2007). The pomp of superfluous causes: The interpretation of evolutionary theory. *Philosophy of Science*, *74*(3), 281-303. https://doi.org/10.1086/520777

Walsh, D. M. (2013). Descriptions and models: Some responses to Abrams. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, *44*(3), 302-308. https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2013.06.004

Walsh, D. M. (2019). The paradox of population thinking: First order causes and higher order effects. En T. Uller & K. N. Lala (Eds.), *Evolutionary causation: Biological and Philosophical Reflections* (pp. 227-246). The MIT Press. https://doi.org/10.7551/mitpress/11693.003.0012

Walsh, D. M., Ariew, A., & Matthen, M. (2017). Four pillars of statisticalism. *Philosophy, Theory, and Practice in Biology*, *9*(1), 1. https://doi.org/10.3998/ptb.6959004.0009.001

Walsh, D. M., Lewens, T., & Ariew, A. (2002). The trials of life: Natural selection and random drift. *Philosophy of Science*, *69*(3), 452-473. https://doi.org/10.1086/342454

Walsh, D. M., & Rupik, G. (2023). The agential perspective: Countermapping the modern synthesis. *Evolution & Development*, *25*(6), 335-352. https://doi.org/10.1111/ede.12448

Weisberg, M. (2007). Forty years of 'The Strategy': Levins on model building and idealization. *Biology & Philosophy*, *21*(5), 623-645. https://doi.org/10.1007/s10539-006-9051-9

Wimsatt, W. C. (2007). *Re-engineering philosophy for limited beings: Piecewise approximations to reality*. Harvard University Press.

Winther, R. G. (2020). *When maps become the world*. University of Chicago Press.

Recibido el 1 de julio de 2025; revisado el 11 de octubre de 2025; revisado el 28 de noviembre de 2025; aceptado el 2 de diciembre de 2025.