



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
Posgrado en Filosofía de la Ciencia

# Modelación y abstracción en la investigación de la señal nerviosa

TESIS  
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE  
DOCTORA EN FILOSOFÍA DE LA CIENCIA

PRESENTA:  
Natalia Carrillo Martínez de la Escalera

TUTOR PRINCIPAL:  
Sergio F. Martínez Muñoz  
Instituto de Investigaciones Filosóficas  
UNAM

Ciudad Universitaria, CDMX. Junio de 2019



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

*A Pau Luque,  
a quien no podría querer más.*

## Agradecimientos

Cualquiera que haya escrito una tesis de doctorado sabe que es un viaje largo, con un paisaje que cambia su cara cada día. Hay quienes lo apoyan a uno en el contenido de la tesis, quienes le ayudan a uno a volverse un investigador, y también quienes permiten que se pueda soportar el viaje. Comenzaré por lo primero, agradeciendo a Rasmus Winther, quien sugirió el tema de tesis, que como dijo Carlos López, es un “garbanzo de a libra para un epistemólogo.” Esa investigación no hubiera existido de no ser porque en aquella comida en La Cañada (¿o era el paraíso?) Rasmus indagó sobre mi tesis de licenciatura y, al enterarse de que trató sobre el modelo de Hodgkin y Huxley me comenta, ¿sabes que hay un nuevo modelo del impulso nervioso?

La investigación sobre ese “nuevo modelo” se vio tremendamente enriquecido por la oportunidad de hacer una estancia en el laboratorio de biofísica de membranas del Niels Bohr Institute en Copenhague. Quisiera agradecer a Thomas Heimburg por recibirme y por responder pacientemente a todas mis preguntas. Esto también se lo quiero agradecer a Andrew Jackson y algunos de los miembros del grupo de investigación de biofísica de membranas del NBI, en particular a Karis Zecchi. Ese viaje académico también fue posible gracias a Rasmus, quien ha hecho muchas otras cosas por mi carrera académica.

Los comentarios de Ángeles Eraña a lo largo de la investigación han hecho una diferencia grande en la calidad del trabajo, y estoy muy agradecida de que haya aceptado estar en el comité evaluador, porque es de las mejores sinodales que he tenido jamás. Por otro lado, Carlos López ha hecho comentarios cuando ya el trabajo estaba avanzado, que no sólo mejoraron el trabajo mismo sino que

también van a mejorar la manera en la que trabajo y la manera en la que presentaré esta investigación en trabajos futuros. Axel Barceló me ha ayudado mucho en la presentación del trabajo y sus comentarios me han motivado para profundizar en algunos de los temas tratados, en particular sobre la abstracción en ciencia. En ese sentido, Rasmus, Carlos, Axel y Ángeles han contribuido a mi formación académica además de ayudar a desarrollar y mejorar el contenido de la tesis. Finalmente, quiero agradecer profundamente a Sergio Martínez, quien ha sido un apoyo en los tres sentidos mencionados al comienzo, y en otros sentidos más que son inefables. Si he logrado algo interesante en este trabajo es gracias a su orientación y su apoyo. Además, estar en contacto con las ideas filosóficas de Sergio es uno de los regalos más grandes que me ha dado la vida: son un perfume que lo guía a uno hacia un paisaje de flores de cactus. Hay que dejarse maravillar y también saber asirlas para no espinarse, un arte que debe tener un buen filósofo y que he practicado en nuestras interacciones.

A mi formación ha contribuido de manera muy importante Tarja Knuutila, primero en blanco y negro, y luego en persona. Las ideas filosóficas de Tarja han sido muy refrescantes y me aportaron un marco para poder dar sentido a estos diferentes modelos de la señal nerviosa. Además quisiera agradecerle la oportunidad de hacer dos estancias académicas, una a Columbia, South Carolina y otra a Helsinki, para visitarla y discutir con ella sobre estos temas. Quisiera agradecer también a algunos otros investigadores que han tenido la paciencia de sentarse a hablar conmigo sobre estos temas, en particular a Catherine Elgin, Edgar Villagrán, Susan Sterrett y Paul Teller. Los cuatro han contribuido de un modo otro a (las cosas buenas de) esta tesis. Además quiero agradecer de manera especial a Mónica Livier, porque además de ser una gran amiga, hemos tenido varias reuniones en las que hemos discutido este trabajo y sus comentarios han sido muy importantes para que esta tesis llegara a tomar forma.

Pasando a un área más personal tengo que comenzar agradeciendo a mi familia, empezando por Pau Luque, que me ha tenido una paciencia infinita y me ha ayudado a avanzar en momentos que se sentían aplastantes. Mi padre, gran motivador de estas empresas cuasi-imposibles, y mi madre y mis hermanas (entre las cuales cuento a Ximena Escalera-Fanjul) por ser siempre un recordatorio de que la vida es mucho, mucho más que la academia. Y no puedo dejar de mencionar a algunos de los compañeros de viaje: A Adrián Espinoza, por advertirme que no lo hiciera, que no me metiera al doctorado, que iba a morir (¡o algo peor!), a Eloísa Zepeda, Begoña Sieiro, Fabian Jendle, Rafael Maafs, Isabel Guitián, Denisse Guerra, mi querido Chac, Nicolás Gaudenzi y a Fernando Barnetche.

# Índice

<b>Agradecimientos .....</b>	<b>3</b>
<b>Índice .....</b>	<b>6</b>
<b>Lista de figuras .....</b>	<b>8</b>
<b>Introducción.....</b>	<b>11</b>
<b>1 La aproximación representacionalista a la modelación científica y sus limitaciones .....</b>	<b>25</b>
1.1 La tensión entre compromisos ontológicos y epistemológicos de la visión representacionalista .....	30
1.2 La configuración del sistema diana y el problema de la relevancia.....	35
1.3 Análisis no representacionalistas de la modelación científica .....	41
1.4 Recapitulación .....	50
<b>2 Modelación de la señal nerviosa con base en analogías con células galvánicas y circuitos electrónicos .....</b>	<b>54</b>
2.1 La explicación ortodoxa de la señal nerviosa.....	54
2.2 El papel epistémico del modelo de la célula galvánica .....	57
2.3 El perfeccionamiento de los criterios de relevancia y la incorporación del circuito de Hodgkin y Huxley .....	65
<b>3 La dimensión constructiva de la abstracción .....</b>	<b>74</b>
3.1 Abstracción no es mera omisión .....	75
3.2 Abstracciones constructivas .....	78
3.3 Modelos analógicos como artefactos epistémicos .....	84
3.4 Abstracción e integración de representaciones heterogéneas .....	88

<b>4 Propuestas alternativas de modelación de la señal nerviosa con base en analogías con sistemas termodinámicos que sufren transiciones de fase .....</b>	<b>98</b>
4.1 El desarrollo del modelo macromolecular de la señal nerviosa .....	98
4.2 Modelación de la señal nerviosa como una onda solitónica en un medio elástico .....	110
<b>5 Procesos de modelación y trayectorias de abstracción .....</b>	<b>121</b>
5.1 La noción de dependencia de trayectoria .....	123
5.2 Dependencia de trayectoria en la modelación científica .....	127
5.3 Artefactos epistémicos críticos y trayectorias de abstracción .....	133
<b>6 Hacia una valoración no correspondentista de la modelación de la señal nerviosa .....</b>	<b>143</b>
6.1 El poder epistémico de redes de artefactos .....	144
6.2 Representaciones artefactuales .....	155
6.3 La evaluación de representaciones artefactuales .....	161
<b>Conclusiones.....</b>	<b>170</b>
<b>Bibliografía.....</b>	<b>175</b>

## Lista de figuras

Figura 2-1: La explicación contemporánea de la variación de voltaje asociada a la transmisión de la señal nerviosa .....	55
Figura 2-2: La propagación de la señal nerviosa.....	56
Figura 2-3 Células galvánicas. A la izquierda se representan las condiciones iniciales en un experimento en el que se ha colocado más concentración de KCl en el compartimento de la izquierda que en el de la derecha. En la imagen derecha se representa el estado de equilibrio electroquímico, en el que el voltímetro registra la diferencia de potencial eléctrico de equilibrio para potasio, que es el ion al que la membrana es permeable (imagen modificada de Hille, 12).....	58
Figura 2-4 la membrana de precipitación de Ostwald. ....	60
Figura 2-5 El circuito análogo a la membrana a partir del cual se obtienen las ecuaciones de Hodgkin y Huxley. Nótese que en la leyenda de la figura se menciona que se considera que la capacitancia es constante (imagen de Hodgkin 1958, 12).....	67
Figura 2-6 Esquema del circuito cuyas ecuaciones modelan la transmisión pasiva de corrientes a lo largo de la célula nerviosa. ....	68
Figura 2-7 Posibles mecanismos de cambio de permeabilidad de la membrana neuronal. De Hille 1992.....	70
Figura 2-8 En esta imagen se muestra la manera en la que se concibe la membrana neuronal de acuerdo con la explicación compatible con el modelo HH. Esta noción de la membrana obedece a los criterios de relevancia que se articularon a partir de la integración de las analogías de la membrana celular con una membrana semipermeable, del lado derecho, y el circuito eléctrico, del lado izquierdo (imagen de Hille, 16). ....	72

Figura 4-1 microscopía electrónica de una sección transversal de una fibra de axón gigante de calamar (imagen de Tasaki 1982, 156). .....	100
Figura 4-2 microscopía electrónica del ectoplasma del axón gigante de calamar (imagen de Tasaki 1982, 162). .....	100
Figura 4-3 El Oscilador de Membrana (imagen de Meares, 335) .....	102
Figura 4-4 Con esta imagen Lillie ilustra los dominios de activación observados en el modelos del cable de hierro (de Lillie 1932). .....	106
Figura 4-5 A bajas temperaturas la membrana se encuentra en estado sólido, lo cual implica que los lípidos están ordenados (lado izquierdo de paneles a y b). En la fase líquida, la membrana es más comprimible (paneles derechos) [Imagen cortesía de Heimburg]. .....	112
Figura 4-6 Estructura molecular de diferentes anestésicos generales.....	116
Figura 4-7 La relación Meyer-Overton entre liposolubilidad y efecto anestésico .....	116
Figura 4-8 Comparación del modelo HJ (arriba) y el modelo HH (abajo).....	119
Figura 5-1 .....	124
Figura 5-2 Maxwell quería llegar a una expresión matemática para las líneas de flujo en un campo electromagnético. ....	129
Figura 5-3 Primero concibió las líneas de flujo como vórtices en el éter.....	130
Figura 5-4 Sección transversal del modelo de las líneas de flujo como vórtices en el éter. Note la fricción que se generaría entre vórtices debido a que todos circulan en la misma dirección.....	131
Figura 5-5 Solución al problema de la interacción entre vórtices a través de la analogía con un sistema mecánico con roldanas.....	131
Figura 6-1 Desplazamientos verticales registrados con un microscopio de fuerza atómica en un axón gigante de langosta A) señal integrada C) señal proveniente del AFM, promediada (Imagen modificada de Gonzalez-Perez et al 2016, 55). .....	155



## Introducción

En la literatura en filosofía de la ciencia ha habido un creciente interés por comprender la representación científica y el papel epistémico que juega. Esto se ha traducido en una discusión intensa respecto de qué son los modelos científicos y cómo representan, pues se cree que estos son el ejemplo paradigmático de representación en ciencia. Como siempre ocurre en filosofía, la discusión sobre el papel epistémico de la modelación científica parte de ciertos supuestos que enmarcan la discusión de manera que se pueda dar un avance, aunque siempre a cierto costo. En esta tesis voy a cuestionar algunos de estos supuestos, y defenderé que, para algunos casos, es más productivo hacer un análisis diferente. El análisis que propongo permite complejizar nuestra visión sobre la modelación, algo necesario si hemos de comprender algunos de los papeles epistémicos de la modelación que quedan fuera si seguimos adelante con el análisis tradicional de esta práctica científica. Es necesario aclarar que más que rebatir el enfoque tradicional, pretendo ofrecer una alternativa para situaciones en las que dicho enfoque no es muy fructífero.

El enfoque para el análisis del papel epistémico de la modelación que he desarrollado ha emergido de observar y analizar una situación atípica y fascinante en neurociencia. Una manera común de describir esta situación sería decir que existen, a día de hoy, tres modelos de un fenómeno biológico que son incompatibles entre sí y cada uno de los cuales está respaldado por evidencia empírica. Estos modelos pretenden aportar a la comprensión de uno de los más enigmáticos fenómenos biológicos: la señal nerviosa. La señal nerviosa es la señal que un tipo especial de células en el sistema nervioso, llamadas neuronas, transmiten a lo largo de su membrana, la cual suele extenderse como una rama

para llevar las señales a puntos distales. Los procesos de modelación que voy a presentar asumen que existe un solo tipo de señal,<sup>1</sup> sin embargo, cada uno de los modelos comprende y explica a *la* señal nerviosa de manera diferente. Esto va a querer decir, entre otras cosas, que cada uno de los modelos postula como unidades explicativamente relevantes a diferentes partes de la célula involucrando diferentes actividades posibles de la membrana como respaldo de la transmisión nerviosa. La situación vista desde la práctica neurocientífica tiene consecuencias muy importantes: mientras que en los libros de texto se enseña que tenemos una comprensión cabal de este fenómeno, esto no parece ser el caso. En ese sentido, además del interés filosófico que pueda tener este trabajo, los estudios de caso tienen una importancia real en la ciencia contemporánea. Por ello, los estudios de caso que presento en el trabajo también podrían ser de interés para científicos, médicos o fisiólogos que trabajen asuntos relacionados con la excitabilidad nerviosa.

Estos modelos presentan una oportunidad muy especial para hacerse preguntas filosóficas acerca de la representación científica, en parte porque cada uno de los modelos parece estar representando este fenómeno de manera diferente. El papel que creo que juegan estos estudios de caso para la filosofía de la ciencia se puede comparar al papel que jugaron para la neurociencia algunos heridos de soldados que lucharon en la segunda guerra mundial, pues sus lesiones en partes puntuales del cerebro representaron oportunidades únicas para hacer estudios sobre relaciones estructura-función en el cerebro. De una manera análoga, como pretendo mostrar a lo largo de la tesis, tener tres modelos de un fenómeno biológico que representan de manera diferente el fenómeno nos permite identificar preguntas que es importante considerar para comprender qué papel

---

<sup>1</sup> Yo no voy a considerar la posibilidad de que exista más de una señal, ni es de mi conocimiento que esta opción esté siendo estudiada científicamente, pero creo que es algo que no podemos dar por resuelto.

epistémico está jugando la modelación si es que permite que se den este tipo de situaciones.

Partir de estudios de caso para la reflexión filosófica es una práctica común en la literatura actual en filosofía de la ciencia, pues se valoran los análisis filosóficos que tomen en cuenta la actividad científica, es decir, que no sean sólo proyectos normativos sino que también sean descriptivamente adecuados. Dicho esto, vale la pena mencionar que en este trabajo he hecho un tratamiento no tradicional de los estudios de caso, motivado por los casos mismos, que me ha llevado a apreciar el valor de: i) estudios diacrónicos de los procesos de modelación, en lugar de la más tradicional presentación de los modelos como productos terminados, ii) atender a la evolución de las abstracciones a lo largo de esos procesos. A la evolución de las abstracciones a lo largo de estos procesos de modelación le he llamado *trayectorias de abstracción*.

Además de la importancia de rastrear los procesos de modelación en el tiempo y cómo evolucionan las abstracciones a lo largo de ellos, creo que lo que hemos podido aprender sobre la modelación en este trabajo ha sido en gran parte debido a que hemos podido contrastar las diferentes trayectorias de abstracción involucradas en el desarrollo de cada uno de los modelos que me han servido de estudio de caso. Si no se tiene el contraste de estas diferentes trayectorias de abstracción, es mucho más accesible hacer un análisis bajo los supuestos tradicionales. Sin embargo, es el contraste de estas trayectorias de abstracción lo que muestran el costo que pagamos al comprometernos con esos supuestos. Es por eso que estos estudios de caso son valiosos y especiales, pues no es tan común que existan programas de investigación que se enfocan en un mismo fenómeno que es de interés para la ciencia y que tengan apreciaciones tan diferentes de cómo es que hay que modelarlo. Como me comentó Hans-Jörg Rheinberger en su visita a la UNAM, en este sentido los estudios de caso se pueden entender como

“preparaciones científicas” que hacen visibles algunos rasgos del fenómeno a estudiar – en este caso la representación científica – de manera que es susceptible de escrutinio humano.

El primero de los estudios de caso es un modelo de los cincuentas, comúnmente referido como el “modelo de Hodgkin y Huxley.” Fueron precisamente Alan Lloyd Hodgkin y Andrew Fielding Huxley quienes crean un modelo matemático de la señal nerviosa basado en su importantísima obra experimental, trabajo que fue galardonado con el premio Nobel de fisiología o medicina en 1963. El trabajo de Hodgkin y Huxley está asociado a todo un programa en neurociencia que ha avanzado después de las contribuciones de estos investigadores en los cincuentas. La explicación actual de la señal nerviosa desde esta tradición nos dice que la señal es el resultado de corrientes de iones que atraviesan la membrana de la célula nerviosa. El trabajo de Hodgkin y Huxley consistió en realizar una serie de experimentos que les sirven como base para el desarrollo de un modelo matemático que logra simular los experimentos que registran las corrientes de iones a través de la membrana de una sola neurona. Como los iones tienen carga, estas corrientes de iones se interpretan como corrientes eléctricas, lo cual permite su modelación matemática y su análisis a partir de reconstruir las corrientes medidas experimentalmente como corrientes eléctricas en un circuito. El éxito del modelo matemático está en que logra simular las corrientes.

La tradición de investigación en la que se inserta el trabajo de Hodgkin y Huxley se suele clasificar como “electrofisiología” por el énfasis que pone en las manifestaciones eléctricas de la señal nerviosa. El abordaje a la señal nerviosa como una señal eléctrica se remonta a las investigaciones de la “electricidad animal” de Galvani a finales del siglo XVIII. Como veremos, esta agenda de investigación domina la investigación sobre este fenómeno a día de hoy. Además,

dicha aproximación a la señal nerviosa es la que se enseña en los libros de texto de neurociencia, biología, medicina y biología matemática.

El segundo estudio de caso es un modelo que ha recibido muy poca atención pero que está cobrando importancia en la última década a raíz del desarrollo de nuevas perspectivas sobre el impulso nervioso. Este modelo fue desarrollado por Ichiji Tasaki, quien también respalda su teoría en un capital experimental, mismo que pone en entredicho algunos de los supuestos en los que se basa el modelo eléctrico tradicional. Históricamente, el trabajo de Tasaki se desarrolla a partir de los años sesenta, que es justo cuando el modelo eléctrico de la señal nerviosa se extiende y se comienza a atrincherar. La idea de Tasaki es que el enfoque en los rasgos eléctricos de la señal nerviosa deja fuera dimensiones termodinámicas que son cruciales para adquirir una comprensión adecuada de este fenómeno. En particular, entre el prominente trabajo experimental de Tasaki encontramos evidencia de que el nervio cambia su tamaño mientras transmite la señal, algo que resulta difícil explicar desde una perspectiva puramente eléctrica. Tasaki entonces recupera una serie de rasgos anatómicos y funcionales de la señal nerviosa, ausentes en el modelo electrofisiológico, que le conducen a un modelo termodinámico de este fenómeno.

El tercer estudio de caso consiste en el “modelo del solitón” desarrollado por Thomas Heimburg y Andrew Jackson en el Instituto Niels Bohr en Copenhague, publicado por primera vez en 2005. El trabajo de estos investigadores pretende superar a los dos modelos anteriores, al aportar un abordaje más completo y correcto de la señal nerviosa. Este modelo también hace una apreciación termodinámica del fenómeno, pero contradice el núcleo explicativo que desarrolla Tasaki. Mientras que el modelo de Tasaki es un modelo cualitativo, el modelo del solitón sí es un modelo matemático que puede ser comparado con las ecuaciones de Hodgkin y Huxley. Desde su publicación, el modelo del solitón ha causado

discusión, si bien no suficiente, en la literatura en neurociencia, y entre otras cosas, ha devuelto importancia a otros abordajes termodinámicos como el de Tasaki.

Lo que es particularmente interesante de estos modelos es que son ontológicamente heterogéneos y estrictamente hablando son incompatibles.<sup>2</sup> Es decir, cada uno de los modelos considera distintas entidades como las entidades relevantes para explicar este fenómeno básico en neurociencia. Por otro lado, los modelos desarrollados por cada una de estas tres comunidades, trabajando en cada una de estas tradiciones de modelación, están respaldadas en evidencia empírica seria y contundente. Por tanto, no es el caso que se puedan de manera sencilla descartar estas alternativas alegando que no tienen respaldo empírico. Puede ser que se necesite más evidencia empírica para aclarar algunas cuestiones, y sin duda este es el caso para el más nuevo de los modelos, pero cada uno de ellos apunta hacia cuestiones interesantes e importantes asociadas a la actividad nerviosa.

La yuxtaposición de estos estudios de caso plantea una serie de cuestiones filosóficas: ¿Será apropiado preguntarse cuál modelo es el verdadero, o sería más adecuado apreciar las aportaciones de cada uno de estos modelos mas allá de los desacuerdos entre ellos? ¿Cómo puede ser que cada uno de estos modelos haga aportaciones epistémicas si un análisis correspondentista de ellos sugiere que no pueden ser correctos los tres a la vez? Estas preguntas filosóficas nos llevan al corazón de la discusión filosófica contemporánea sobre cuál es el papel epistémico de la modelación científica.

---

<sup>2</sup> Esto implica que desde una perspectiva realista, si uno es verdadero los otros son falsos. Agradezco a Carlos López la sugerencia de esta formulación.

Una respuesta común a estas preguntas en la discusión filosófica contemporánea es que los modelos son representaciones del mundo, o de partes de él, y lo que les permite jugar un papel epistémico es que son isomorfos o similares a esos pedazos de mundo que representan. En la discusión se ha llamado a esta aproximación “representacionalismo,” a pesar de que hay posturas que compiten con ésta que también hablan de representación, si bien en un sentido diferente. Desde el representacionalismo, la pregunta sobre el valor epistémico se ha capturado en dos sub-preguntas: 1) Cuál es la manera más adecuada de responder a la pregunta ¿qué son los modelos? y 2) ¿Qué trabajo epistémico realizan estos modelos?

Hay dos supuestos detrás de la estrategia representacionalista que yo voy a cuestionar. El primero es la idea de que la unidad de análisis filosófico de la modelación científica es el modelo científico. Si bien la literatura se basa en estudios de caso, estos estudios de caso atienden a relaciones entre un modelo individual, a menudo en contraste con el sistema que supuestamente ayuda a explicar o predecir. Como ya mencioné, yo voy a presentar los resultados de un estudio diacrónico de diferentes elementos que juegan un papel en cada uno de los tres procesos de modelación de la señal nerviosa que mencioné anteriormente. Esto me va a llevar a defender que el análisis filosófico de la modelación para este tipo de casos requiere complejizarse, y en particular hay que tomar en cuenta también las relaciones históricamente articuladas entre diferentes modelos, y entre modelos, preparaciones y aparatos de medición. Por ello, considero que la primera pregunta pertinente para el análisis filosófico de la modelación debería ser ¿qué es la modelación científica? Y no ¿qué son los modelos?

El segundo supuesto que yo voy a cuestionar, si bien de manera implícita, tiene que ver con la pregunta de qué quiere decir “epistémico” cuando hablamos de “el papel epistémico de los modelos.” La epistemología tradicional se ha centrado en

la verdad como el fin epistémico primordial. Esto se relaciona con la idea, implícita en la discusión sobre modelación científica en filosofía de la ciencia, de que el papel epistémico de la modelación debe ser un papel en la generación de inferencias que conducen a conocimiento en el sentido de creencia verdadera justificada. Como desarrollo a continuación, esto tiene una estrecha relación con la idea de que lo relevante para dar cuenta del papel epistémico de la modelación son las relaciones (de correspondencia) modelo-mundo. Sin embargo, han habido varios autores que han cuestionado la idea de que sea la verdad, y no la comprensión, el fin epistémico primordial (o en una versión más débil, que la comprensión es tan valiosa como el conocimiento). A su vez, un sector de los defensores de la importancia epistemológica de la comprensión defienden que la comprensión no se subsume al conocimiento, pues no es un valor epistémico que se pueda rastrear completamente hasta cuestiones fácticas. Lo que me interesa de esta discusión es la subyacente defensa por parte de algunos autores de que existe un valor epistémico muy importante que no se reduce a conocimiento del mundo. Esto es relevante porque los estudios de caso revelan que hay una serie de aportaciones de los modelos que no se reducen a su papel para la adquisición de conocimiento, sino que son aportaciones más indirectas relacionadas con la administración de recursos para la investigación. Esto lo relaciono con su capacidad para articular perspectivas que permiten el avance en la comprensión en el sentido antes mencionado.

El énfasis en modelos aislados se puede relacionar con el programa epistemológico correspondentista implícito en el representacionalismo, según el cual la contribución epistémica de los modelos debe estar justificada a través de una correspondencia entre el modelo y el mundo. Esto sugiere que lo que hay que revisar para encontrar la justificación epistémica de la modelación científica son las relaciones entre cada modelo y el sistema en el mundo del cual aportan conocimiento. En la “filosofía de la ciencia centrada en prácticas” esto se ha

traducido en diferentes versiones de la idea de que los modelos son representaciones de “sistemas diana” en el mundo. Algunas contribuciones en este sentido proponen que el que los modelos representen quiere decir precisamente que estén en relación de correspondencia, otros se restringen a decir que la representación es una relación intencional y la correspondencia es el término de éxito de esa relación. Pero independientemente de estos matices, la idea es que en última instancia la calidad de la relación modelo-mundo justifica el uso de ese modelo en un contexto epistémico.

Si trasladamos a nuestros estudios de caso la idea de que los modelos son representaciones cuyo papel epistémico depende de relaciones de correspondencia modelo-mundo, somos empujados en la dirección de pensar que hay sólo dos opciones: o uno de los modelos es el correcto, o los tres son incorrectos. Esta manera de entender a los modelos se contrapone con la idea de que los modelos son *artefactos epistémicos*<sup>3</sup> que nos permiten hacer indagaciones acerca de nuestro entorno. Como artefactos, los modelos no tienen que ser correctos ni incorrectos sino *útiles*. Esta manera de comprender a los modelos cambia el énfasis con respecto de la pregunta del papel epistémico de la modelación. Desde una perspectiva representacionista, el énfasis está en relaciones de correspondencia modelo-mundo. Mientras tanto, el énfasis en el papel epistémico de los modelos comprendidos como artefactos está en el contexto de la práctica en que se usan. A lo largo de la tesis defenderé que un abordaje artefactual a la modelación (y en particular a los estudios de caso) resultará ser muy positivo para el análisis de la yuxtaposición de estos tres estudios de caso y las preguntas filosóficas que plantean.

---

<sup>3</sup> El sentido de artefacto no es el de una señal espuria en un dispositivo, sino en el sentido de un objeto que es utilizado intencionalmente para cierto fin.

Además de que el enfoque artefactual resulta adecuado para los estudios de caso que nos competen, orientar la discusión filosófica sobre la diversidad de modelos de la señal nerviosa hacia una concepción artefactual de la modelación nos permite sobrepasar una serie de dificultades que tiene la concepción representacionalista. Las dificultades más serias que enfrenta el abordaje representacionalista a la modelación son tensiones entre la manera en la que según el representacionalismo procederían los científicos, y la manera en la que de hecho proceden. Estudios de la ciencia centrados en prácticas han mostrado que los modelos parecen resistirse a una descripción en términos correspondentistas, ya que esos modelos suelen ser caricaturescos, burdos y, muchas veces, sabidamente falsos. Esto genera una tensión, pues el representacionalismo utiliza criterios de correspondencia para explicar el papel epistémico de los modelos, pero comúnmente los científicos, de manera intencional, no se enfocan en desarrollar representaciones fieles del mundo. Conforme la discusión en filosofía de la ciencia ha valorizado teorías que atienden a cómo procede el quehacer científico y no sólo a cómo debería proceder, el programa representacionalista se ha dado a la tarea de intentar compaginar estas observaciones sobre la práctica de modelación en ciencia con las exigencias correspondentistas que caracterizan a dicho programa.

Una manera de administrar estas tensiones desde el representacionalismo ha sido tratar de distinguir las componentes de los modelos que no se corresponden con el mundo de aquellas que sí lo hacen, con la intención de hacer compatible la exigencia representacionalista de correspondencia modelo-mundo con estudios de las prácticas científicas que muestran que los modelos suelen hacer aseveraciones falsas cuando se interpretan como describiendo el mundo. Esto ha motivado el uso de dos conceptos para describir las relaciones entre rasgos del modelo y rasgos del mundo. Uno de ellos es la omisión de rasgos, referida como “abstracción” y el otro es la falsa representación o “idealización.” Las omisiones

son consideradas inocuas, pues no distorsionan la representación, por lo que la atención está puesta en la idealización. Con base en estos conceptos, la agenda representacionista se ha enfocado en el desarrollo de maneras de entender los modelos que, por un lado, reconozcan que los modelos contienen idealizaciones y, por otro lado, puedan dar cuenta de su papel epistémico en términos de que algunos componentes de las representaciones capturan el mundo.

En cambio, yo voy a sugerir que recuperemos un concepto de abstracción según el cual la abstracción no sólo tiene una dimensión sustractiva sino también una dimensión constructiva. Esta dimensión constructiva involucra el planteamiento de maneras de concebir el objeto de estudio, en este caso la señal nerviosa, de forma que es susceptible de escrutinio con una red de artefactos epistémicos que están al alcance de una comunidad científica. Como la manera de comprender el objeto de investigación está ligada a las abstracciones que surgen de la relación entre este objeto y los artefactos epistémicos, propondré que la unidad adecuada de análisis filosófico en estos casos es la red de artefactos y no los modelos aislados.

Finalmente, haré una serie de reflexiones relacionadas con el hecho de que la configuración de estas redes de artefactos epistémicos es un proceso histórico que involucra abstracciones constructivas. Defenderé que estos procesos de abstracción son procesos dependientes de trayectoria, en el sentido que son procesos en los que juegan un papel decisivo ciertos eventos contingentes relacionados con los contextos artefactuales, de manera que el orden de los eventos importa para entender el resultado. Este es precisamente el proceso que respalda las diferentes maneras de modelar el impulso nervioso que me sirven de estudio de caso. Por eso, sugeriré que más que como representaciones, estos modelos de la señal nerviosa se deben abordar como sistemas de modelación articulados históricamente a partir de procesos constructivos de abstracción.

Esto me lleva a una comprensión no excluyente del valor epistémico de los tres modelos de la señal nerviosa. Sin pretender que esto signifique que no hay cuestiones que resolver asociadas a las tensiones entre las incompatibilidades entre estos tres sistemas de modelación de la señal nerviosa, sugiero que los comprendamos como abordajes que se basan en diferentes trayectorias de abstracción. Esto significa que no los debemos de comparar como representaciones de un mismo fenómeno, sino como maneras alternativas de gestionar recursos epistémicos para el escrutinio de objetos de investigación articulados en esos contextos artefactuales. Sugiero que las implicaciones ontológicas de estas redes de artefactos alternativas deben ser cuidadosamente examinadas a la luz de la historia de las abstracciones constructivas que llevan a ellas. Esta sugerencia busca identificar las contingencias en los procesos de abstracción para gestionar los compromisos ontológicos asociados a los diferentes sistemas de modelación.

El desarrollo de la tesis capítulo por capítulo seguirá el siguiente curso. En el primer capítulo presento la manera en la que el representacionalismo enmarca la discusión sobre el papel epistémico de los modelos, y cómo esto ha resultado en una serie de compromisos que están en tensión entre sí. Posteriormente presento la postura de Weisberg (2013) respecto del respaldo epistémico de la modelación como una propuesta que enfrenta problemas importantes que están asociados al representacionalismo. Hacia el final del capítulo introduzco trabajos recientes sobre usos exploratorios de la modelación, que entiendo como estudios de la modelación que muestran las limitaciones que enfrenta el programa representacionalista. Finalmente, presento la propuesta artefactual de Knuuttila como una alternativa al representacionalismo que establece un precedente importante en los intentos de superación de las limitaciones de dicho programa.

En el segundo capítulo examino el proceso histórico de abstracción que conduce al modelo de Hodgkin y Huxley. El proceso de modelación me lleva a apreciar el papel que juega un tipo de modelo que llamaré modelo analógico. Los modelos analógicos permiten contestar algunas de las preguntas que la propuesta de Weisberg deja inconclusas, sin embargo, esta solución implica dejar de lado algunas intuiciones representacionistas del programa de Weisberg, pues implica reconocer que el papel epistémico de los modelos analógicos no necesariamente es parasítico en una relación de correspondencia modelo-mundo.

En el tercer capítulo, introduzco la discusión acerca de si es o no válido reducir los procesos de abstracción involucrados en la modelación científica a omisión y falsa representación. A través de los ejemplos y con apoyo en el trabajo de Nersessian (2002), Radder (1996) y Martínez y Huang (2011), defenderé que en la modelación científica juega un papel importante un tipo de abstracción que no se reduce a esos conceptos y que es crucial para entender algunos procesos de aprendizaje que son apoyados por la modelación.

En el cuarto capítulo, presentaré los dos modelos termodinámicos que ofrecen alternativas al abordaje eléctrico de la señal nerviosa que subyace al programa de investigación tradicional en neurociencia. Comienzo por presentar el enfoque macromolecular a la señal nerviosa de Tasaki. Este proceso de modelación va a ser interesante pues muestra similitudes con el proceso de modelación de Hodgkin y Huxley, en el sentido de que ambos se basan en el uso de analogías, aunque los modelos analógicos en los que se basa Tasaki no son los mismos que los que sirven de base para el modelo eléctrico. Este contraste será ilustrativo respecto de las dimensiones constructivas de la abstracción y el papel de la analogía en ellas (cuestión que retomaré en el capítulo 6). Posteriormente presento el modelo del solitón desarrollado por Heimburg y Jackson. Este modelo presenta ventajas muy

interesantes respecto de los dos anteriores por ser capaz de explicar una serie de efectos asociados a la anestesia general.

En el quinto capítulo retomo la noción de abstracción constructiva a la luz de los diferentes procesos de abstracción examinados como parte de los estudios de caso. Defiendo que los procesos de abstracción descritos son procesos dependientes de trayectoria, lo cual es importante para comprender las diferencias entre los abordajes a la modelación presentados anteriormente. Tomando en cuenta los estudios de caso planteados, a partir de la noción de dependencia de trayectoria, el concepto de *trayectoria de abstracción*. Este concepto me permite reconstruir los procesos históricos de modelación de una manera en la que es posible reconocer el papel específico de ciertos artefactos epistémicos en marcar la pauta de la investigación.

Finalmente, en el sexto capítulo sintetizaré las lecciones de los capítulos anteriores en una concepción no representacionalista de la modelación según la cual la modelación consiste en la gestión de recursos epistémicos para lograr integrar redes de artefactos que tienen capacidad representacional. Estas redes artefactuales se configuran gracias a trayectorias de abstracción que permiten integrar recursos epistémicos a través de la integración de representaciones heterogéneas asociadas a diferentes artefactos epistémicos. La concepción de la modelación como la articulación de redes artefactuales va a desplazar la centralidad de la verdad como base epistémica de la práctica de modelación en el representacionalismo. A cambio, voy a sugerir que las trayectorias de abstracción apoyan el avance en la comprensión y esto es lo que respalda la dinámica de las redes de artefactos que están asociadas con lo que entendemos como diferentes modelos de la señal nerviosa.

# **1 La aproximación representacionalista a la modelación científica y sus limitaciones**

Una de las preguntas centrales en la discusión contemporánea en filosofía de la ciencia es cuál es el papel epistémico de la modelación. Usualmente, este problema se ha abordado de una manera que prescinde de estudiar el desarrollo de los modelos diacrónicamente, es decir, se han hecho a un lado los estudios históricos de las prácticas de modelación. Como mencioné en la introducción, la postura estándar en filosofía de la ciencia para el análisis de la contribución epistémica de la modelación científica concibe a los modelos como representaciones de sistemas en el mundo que son de interés científico. Siguiendo la nomenclatura de esta literatura en filosofía de la ciencia, denominaré “representacionalismo” a esta aproximación filosófica a la modelación científica. Este enfoque pone el énfasis en modelos individuales y la relación que guardan con sistemas en el mundo, denominados “sistemas diana,” que han sido individualizados de algún modo. Por ejemplo, si estamos tratando de comprender la relación entre la velocidad y el ángulo en el péndulo de un reloj de cuerda específico (digamos, el del reloj de mi abuela), entonces el sistema diana sería el reloj de mi abuela y las ecuaciones matemáticas que describen la velocidad con relación al ángulo conformarían un modelo (matemático, en este caso) del péndulo.

Esta aproximación filosófica a la modelación científica ha resultado en una discusión acerca de cómo caracterizar la relación representacional modelo-mundo de manera que sea posible respaldar que algunas inferencias a las que se llega a partir del modelo se consideren verdaderas también para el sistema diana. Caracterizaciones de la relación representacional en términos de isomorfismo o de nociones de similaridad modelo-mundo han sido exploradas como maneras de

contestar a esta pregunta. La idea es que el modelo es isomorfo al objeto de representación, de manera que lo que es verdadero del modelo también – siempre y cuando aplique sólo a los rasgos isomorfos – será verdadero acerca del objeto de la representación.

A pesar de que no hay un consenso respecto de cuál es el sentido de representación que es relevante, en estudios filosóficos que entienden a los modelos como representaciones hay, de manera implícita o explícita, una noción de representación que se entiende como una relación direccional que va del modelo hacia una sección del mundo denominado sistema diana, que el modelo describe con cierta fidelidad (Godfrey-Smith 2009, Weisberg 2013, Giere 2004, Frigg y Hartmann 2018). Esta es una noción de representación descriptivista, en el sentido que la representación recoge o recupera el sistema diana. La idea es que los modelos sirven como sistemas sustituto<sup>4</sup> en el sentido que el científico estudia la representación para familiarizarse con y aprender sobre el sistema diana.

La representación en el sentido de “sustituto de,” a la que también me referiré como ‘representación vicaria,’ que cobra importancia en el representacionalismo, es solo una de entre varias nociones de representación, por lo que la riqueza del término ‘representación’ se ha perdido en esta discusión en filosofía de la ciencia (Knuuttila 2011, 263).<sup>5</sup> Además, la noción de representación como “sustituto de” se relaciona con la idea de que aquello que se representa es un mundo externo compuesto por objetos independientes de los agentes que les investigan, así como de las representaciones que puedan construir de ellos. Esa realidad es concebida como una “totalidad fija” que se explora a través de las representaciones internas

---

<sup>4</sup> Surrogate system.

<sup>5</sup> Otras nociones de representación son la de re-presentar, que significa hacer algo presente o traer a la presencia de alguien, así como hacer presente una idea abstracta en un objeto (*ibidem*).

que los agentes desarrollan de ese mundo externo. Las metáforas asociadas a esta noción de representación son la de espejo, mapa y retrato (Knuuttila 2005, 31).<sup>6</sup>

De acuerdo con el programa representacionista para el análisis filosófico de la modelación científica, los modelos ofrecen versiones simplificadas de estos pedazos de mundo, capturadas en representaciones que rescatan sus factores relevantes, de manera que el modelo retiene algún tipo de información de su objeto (Weisberg 2006, 2010, Godfrey-Smith, 2009, Hartmann y Frigg 2018, Chakravartty 2010)<sup>7</sup>. Estos modelos pueden ser modelos concretos (como modelos a escala), modelos matemáticos o modelos computacionales (Weisberg 2013). De acuerdo con este enfoque los modelos presentan al científico un objeto de estudio más accesible y más simple si se lo compara con la alternativa de

---

<sup>6</sup> Esto deja a un lado otros sentidos de “representación” como el de re-presentar, que comparece en la noción de que una idea abstracta queda capturada en la representación, como cuando una virtud está re-presentada en un rostro o una acción. Mientras que en la representación como “sustituto-de” no hay que confundir el objeto con la representación, en la noción de re-presentación la representación y lo representado comparecen en el mismo objeto o gesto. Por tanto, hay diferencias importantes respecto de cómo se va a entender el papel epistémico de los modelos si se entienden como representaciones en un sentido u en otro. Debido a la influencia del representacionismo, estos otros sentidos de representación han sido apartados de la discusión sobre modelación científica, lo cual ha reducido la capacidad de describir los procesos epistémicos involucrados en la modelación. Como veremos más adelante, hay dimensiones de la modelación que se pueden analizar filosóficamente con base en nociones de representación diferentes de la noción de representación como “sustituto de” que resulta fundamental en el representacionismo. En este trabajo sugeriré que una aproximación no representacionista a la representación en la modelación científica es muy importante para poder valorar modelos incompatibles de la señal nerviosa, como el modelo HH y el modelo del solitón. Esto es importante porque, como definiendo a lo largo de la tesis, aunque los dos modelos no se pueden integrar en una imagen especular del mundo, están aportando elementos para una mejor comprensión de fenómenos asociados a la transmisión nerviosa.

<sup>7</sup> Debido al problema filosófico detrás de la noción de representación, también hay otros autores que han articulado propuestas alrededor de nociones deflacionarias de representación (Suárez 2004, Knuuttila 2005).

estudiar el fenómeno en el mundo en toda su complejidad, y en ese sentido funcionan como *sustituto* del objeto de la modelación.

En el representacionalismo, la pregunta sobre el papel epistémico de la modelación se ha contestado en relación con la pregunta ontológica, es decir, la pregunta de qué son modelos (Gelfert 2016, Sanches de Oliveira 2018). El compromiso epistémico es que son relaciones de correspondencia modelo-mundo las que respaldan epistémicamente la modelación, y la manera de mostrar que esto es el caso establece el compromiso ontológico de que los modelos son representaciones del mundo con ciertos rasgos que les confieren un estatus como representación en el sentido de “sustituto de.”

Se pueden catalogar las posturas representacionistas en dos clases. Una primera aproximación que concibió a la representación como una relación de isomorfismo o similaridad modelo-mundo, y una segunda escuela que concibe a la representación isomórfica o similar como un logro epistémico de la representación. Mientras que para la primera la representación errónea no sería representación, en la segunda es posible decir que los modelos representan a pesar de que sean falsos (algo que se volvió importante decir dada la evidencia proveniente de estudios de modelación centrados en prácticas). En ambos casos, la explicación de cómo es que los modelos permiten a los científicos acceder a conocimiento es la misma: la similaridad (u isomorfismo) modelo-mundo respalda epistémicamente que se use el modelo como sustituto del sistema de interés, y de que, teniendo ciertos cuidados, se transfiera el conocimiento obtenido para el modelo al sistema diana.

El representacionalismo ha tenido que lidiar con el ya aceptado hecho que los modelos suelen ser falsos, incluso intencionalmente falsos. Esto ha motivado a algunos proponentes de posturas representacionistas a dar una explicación de

por qué los científicos representan falsamente si el papel epistémico de la representación depende de relaciones de correspondencia. En la literatura este problema ha sido referido como el *dilema de las idealizaciones*, y ha sido discutido ampliamente en las últimas décadas (Batterman 2009, Grüne-Yanoff 2013, Morrison 2015, Weisberg 2013, Isaac 2013, entre otros). En el proceso de darle sentido – desde el representacionalismo – al hecho de que los modelos son idealizados, se ha desarrollado una terminología específica para identificar diferentes maneras en la que los modelos no son descripciones fidedignas de los sistemas en el mundo que se pretende representar. Una de ellas es la distorsión deliberada de rasgos del sistema, llamada idealización, y otra es la omisión de detalles del sistema diana, llamada abstracción. Como resultado de la abstracción, la representación pierde detalle; como resultado de la idealización, la representación pierde contacto con el mundo.

Por ejemplo, Godfrey-Smith, asevera que “[a]l hacer una descripción, uno puede encontrarse a sí mismo haciendo una o las dos siguientes cosas: 1. Dejar cosas fuera, mientras se sigue dando una descripción literal. 2. Tratar aquello que se describe como teniendo características que claramente no tiene. Lo primero es una cuestión de ignorar detalle, mientras que lo último involucra un acto de imaginación: imaginamos que algo es diferente de cómo de hecho es.” (Godfrey-Smith 2009, 47).<sup>8</sup> Aún en trabajos recientes, las nociones de falsa representación y omisión juegan un papel en las concepciones de representación científica de varios filósofos de la ciencia; por ejemplo, Levy asocia la abstracción con descripciones incompletas, “[l]a ‘abstracción como incompletitud’ [...] es una relación binaria entre una descripción y aquello de lo que trata” (Levy 2018, 5) y a la idealización como “[u]na descripción es idealizada en la medida que lo que dice se sabe que es falso acerca de el objetivo” (7). Esta distinción sugiere que el problema epistemológico se localiza en la idealización y no en la abstracción, ya

---

<sup>8</sup> Todas las traducciones al español de citas en inglés son mías.

que la abstracción es “realista” en el sentido que hace a la representación incompleta, pero no falsa.

Hablar de abstracción como “mera omisión” deja a un lado un sentido de abstracción que ha sido discutido en la filosofía, de acuerdo con el cual la abstracción es un proceso cognitivo.<sup>9</sup> Como mencioné en la introducción, desde el programa del positivismo lógico se consideró que introducir ese concepto “psicologista” de abstracción que participaba en discusiones filosóficas clásicas desvirtuaba el proyecto normativo, pues la filosofía de la ciencia debería usar la lógica para justificar el conocimiento científico, no para desentrañar cómo los científicos llegaron a él (Coniglione, 2004). Una manera muy elegante de evitar esa intromisión de la psicología en la generación de conceptos científicos es la idea de que la abstracción es mera omisión, es decir, que lo que se necesita de la abstracción para entender la actividad científica es la omisión y nada más. Dicho de otro modo, los filósofos de la ciencia tienden a suponer que pueden omitir la parte cognitiva de la omisión, pues no es relevante para las discusiones filosóficas. De este modo se llegó a la idea de que la modelación no es un proceso que involucre psicología ni – en particular – procesos psicológicos de abstracción.

### **1.1 La tensión entre compromisos ontológicos y epistemológicos de la visión representacionalista**

El representacionalismo parte de dos compromisos: la idea de que los modelos, ontológicamente, se pueden comprender como representaciones vicarias del mundo, y la idea de que son las correspondencias modelo-mundo las que

---

<sup>9</sup> Pensar acerca de la abstracción como un proceso cognitivo involucra considerar a la abstracción como el resultado de un proceso de aprendizaje en el que hay una experiencia interactiva con el entorno (cf. Nersessian 2002, Radder 2006, Martínez y Huang 2011, de Rijcke 2008). En particular, a mí me van a interesar dimensiones constructivas de la abstracción que son el resultado de procesos cognitivos (ver capítulo 3).

justifican la transferencia de inferencias del modelo al mundo. En la literatura se le ha llamado al primer rasgo “el compromiso ontológico” del representacionalismo, y al segundo “el compromiso epistémico” del representacionalismo (ver Gelfert 2016, Sanches de Oliveira 2018). Los dos compromisos son los que al mismo tiempo plantean el programa representacionista y también los que, de acuerdo con algunos autores, lo condenan al fracaso. La razón es que estos compromisos están una tensión ineliminable (Sanches de Oliveira 2018). Para poder apreciar este problema es necesario distinguir entre dos maneras de entender la representación que se han asociado a proyectos representacionistas, una que propone que la representación es una relación diádica entre modelo y mundo, y otra que defiende que la representación es una relación triádica entre modelo, mundo y agentes.

Para la versión diádica de la representación, la representación consiste en la relación de isomorfismo (cf. Van Fraassen 1980) o de similaridad (cf. Giere 2004). En esta versión, la representación permite conectar el compromiso ontológico de que los modelos son representaciones con el compromiso epistemológico de que los modelos son epistémicamente fructíferos gracias a que son representaciones, pues la representación es una relación objetiva (independiente de la mente) entre modelo y mundo. Sin embargo, esta noción de representación resultó tener problemas para explicar algunos rasgos de la representación científica, como es la direccionalidad: queremos decir que el modelo representa al sistema diana, pero no al revés.

El problema de la asimetría de la representación fue posteriormente solucionado con la direccionalidad que los agentes adscriben a la representación en la versión triádica: los agentes son los que usan los modelos para representar el mundo. En esta versión, la relación de similaridad e isomorfismo no implican representación, sino que es nuestra manera de usar esas correspondencias las que constituyen la

representación. Sin embargo, esta manera de dar cuenta de la representación pierde la capacidad de dar cuenta del compromiso epistemológico en términos de este tipo de representación, pues no hay nada en la estipulación de que un modelo representa a un sistema diana que permita respaldar las inferencias del modelo hacia el mundo. Esta dificultad se ha gestionado complementando la visión triádica de la representación con un requisito diádico de fidelidad en la representación estipulada por los agentes (Suárez 2004, Contessa 2007, Weisberg 2013, Giere 2010, Hughes 1997).

El éxito de la representación en la visión triádica se ha separado de la representación *simpliciter*, por lo que ser una representación ya no tiene implicaciones respecto de calidad o fidelidad, solo acerca de su uso (Sanches de Oliveira 2018, 17-18). Por esta razón, a pesar de que las versiones triádicas consideran el papel de los agentes, son en última instancia las relaciones de correspondencia modelo-mundo las que respaldan epistémicamente la práctica. Las dificultades para compaginar los dos compromisos del representacionalismo, tanto en versiones diádicas como triádicas, han sido interpretadas como el resultado de una “tensión ineliminable” entre el compromiso epistémico y el epistemológico (Sanches de Oliveira 2018).

A estos dos compromisos de la visión representacionalista hay que agregar un supuesto poco discutido, que es la asunción de que el sistema diana existe y tenemos acceso a él.<sup>10</sup> Esta es la idea detrás del concepto de *sistema diana*: un sistema en el mundo que los científicos estudian y contra el cual van a contrastar sus hipótesis. Como veremos más adelante, la individuación de un sistema para su

---

<sup>10</sup> Como veremos más adelante cuando hablemos del concepto de falsa representación y omisión, en algunas posturas este acceso implica, por ejemplo, poder distinguir entre propiedades del sistema que están representadas correctamente en el modelo y propiedades que han sido falseadas u omitidas.

estudio científico (y su modelación, en particular), es un proceso epistemológico que merece más atención en la discusión sobre modelación. Como han hecho ver algunos filósofos de la biología, hay diferentes maneras de particionar el entorno asociados a diferentes abstracciones (Winther 2006, 2011).

En resumen, aunque las visiones representacionistas son diversas, a mí me va a interesar criticar estos aspectos de un abordaje representacionista tradicional:

- 1) Existe un sistema diana al que tenemos acceso.
- 2) Los modelos son principalmente representaciones de estos sistemas, en el sentido que pueden jugar el papel de “sustitutos” de los sistemas diana.
- 3) El papel epistémico de los modelos es producto de relaciones de correspondencia modelo-mundo.

El primer compromiso prácticamente no se ha discutido en la literatura de modelación, pero no está exento de problemas, mismos que discutiré al final de esta sección y en la siguiente. El segundo y tercer compromiso, como ya comenté, generan tensiones importantes en el programa representacionista. En armonía con estos tres compromisos, podemos observar que desde la visión representacionista se suele pensar que para estudiar el papel epistémico de la modelación es suficiente estudiar modelos aislados y la relación representacional que guardan con sus sistemas diana. Para este fin, las nociones de falsa representación y de omisión se consideran una guía suficiente.

Ahora pasaré a subrayar problemas de la visión representacionista relacionados con el primer supuesto según el cual es posible suponer que los modelos son representaciones de sistemas diana en el mundo. Para ello, tomaré como ejemplo el ‘modelo de la modelación’ de Weisberg, ya que este autor desarrolla un modelo

triádico de la modelación y también se ha preocupado por qué quiere decir que los modelos sean representaciones del mundo, a través de una caracterización del sistema diana.

Los criterios de normatividad que Weisberg propone para evaluar los modelos son criterios semi-formales de similaridad modelo-mundo (2013, capítulo 8). Según Weisberg, esta noción de similaridad es suficientemente amplia para abarcar la relación modelo-mundo en todos los casos de modelación,<sup>11</sup>

He mostrado que los modelos se construyen por muchas razones. Por ello, los modelos se evalúan con respecto a muchos estándares diferentes. En este capítulo presentaré una manera de entender la relación modelo-mundo que tiene la flexibilidad para acomodar las complejidades de esta práctica (135).

A continuación examinaré la manera en la que Weisberg reconstruye el proceso de obtención del sistema diana. El caso más simple es el de modelos de sistemas diana específicos, en el que el modelador está construyendo una representación de un sistema particular, digamos, de las poblaciones de dos especies de peces en el Mar Adriático. Es importante mencionar que Weisberg considera tres tipos de modelos que *no* son modelos de sistemas diana: modelos con sistemas diana generales, modelos con sistemas diana hipotéticos, y modelos sin sistema diana. Lo que hace de la postura de Weisberg una postura representacionista, a pesar de estos matices, es que en última instancia considera que son las relaciones de correspondencia modelo-mundo las que explican el papel epistémico de la modelación.

---

<sup>11</sup> Este tipo de proyecto es sumamente ambicioso pues pretende dar cuenta de *todos* los casos de modelación científica con una noción de representación limitada a la de “sustituto de”.

En el caso de modelos con sistema diana generalizados, Weisberg escribe que “la diferencia principal entre la modelación de sistemas diana específicos y la modelación de sistemas diana generalizados está en el grado de abstracción del sistema diana, no de la relación modelo-sistema diana” (118), por ello, considera que la relación de similaridad semi-formal que desarrolla en el capítulo 8 de su libro es adecuada también para describir el trabajo epistémico de este tipo de modelación. Por otro lado, la modelación hipotética, nos dice Weisberg, provee dos tipos de avance epistémico, correspondientes a dos tipos de no-existencia, “no-existencia contingente y no-existencia necesaria. En el primero, los teóricos construyen un modelo de un sistema diana el cual, como resultado de una hecho contingente, no existe. Para el segundo tipo, la existencia del sistema diana es físicamente imposible” (122). Sin embargo, la función epistémica que estos modelos cumplen es en cuanto a decirnos cosas acerca del mundo, pues los “teóricos estudian modelos de sistemas diana imposibles para explicar y aprender acerca de sistemas diana existentes, no sólo acerca de sistemas diana imposibles” (126). La reconstrucción de Weisberg de la modelación en última instancia regresa a la idea de que son las similaridades modelo-mundo las que explican el papel epistémico de la modelación (cf. capítulo 8, Weisberg 2013). Sin embargo, la modelación tiene otras funciones epistémicas que, sugiero, no se reconstruyen adecuadamente como fundamentadas en términos de similaridades del tipo que Weisberg considera (ver capítulo 3 de este trabajo).

## **1.2 La configuración del sistema diana y el problema de la relevancia**

Recordemos que la discusión contemporánea sobre modelación científica se ha centrado en los conceptos de idealización como falsa representación y de abstracción como omisión para el análisis filosófico de la modelación. Estos conceptos están alineados con el proyecto representacionista de buscar el papel

epistémico de la modelación en la capacidad inferencial que ofrecen los modelos como representaciones que se corresponden con el mundo. Las nociones de falsa representación y omisión de rasgos existentes en el sistema diana suponen que hay una cierta accesibilidad al sistema diana, ya que hacen referencia a un estado de cosas respecto del sistema diana que los científicos tienen que conocer si es que van a poder discernir rasgos idealizados y abstractos en el modelo en cuestión. Es decir, la noción de modelos como representaciones de sistemas-diana en el mundo suele suponer tácitamente que existe ese sistema diana, y se le conoce lo suficiente como para construir una representación de éste en la cual podamos discernir aquello que ha sido capturado correctamente de lo que no.

Estos conceptos de omisión y falsa representación también sugieren que el sistema diana ha sido individuado de una manera incontrovertida. En algunas ocasiones pueden haber – y de hecho hay, como veremos cuando presente los casos de estudio – discusiones entre diferentes comunidades respecto de cuál es la caracterización adecuada del objeto de estudio. El supuesto de que es claro cuál es el sistema diana del cual se ha de construir una representación que funcione como “sustituto de,” puede ser descriptivamente adecuado en contextos en los que hay acuerdos en la comunidad científica respecto de cuáles son los rasgos explicativamente relevantes del fenómeno que se quiere estudiar. Pero esto no siempre es el caso. También puede ser el caso que haya discusiones sobre distintas maneras de abordar un fenómeno.<sup>12</sup>

Como la visión representacionista tiende a separar los procesos de identificación del sistema diana y la construcción de una representación del mismo (muchas

---

<sup>12</sup> Como veremos a lo largo de este trabajo, incluso en esas situaciones, prácticas que los científicos describen en términos de modelación apoyan la identificación de unidades simples que puedan explicar el fenómeno, y pueden jugar un papel en las discusiones sobre cuál es el sistema diana (ver también Gelfert 2016).

veces simplemente ignorando el primer proceso y asumiendo que ya hay acuerdos respecto de que es lo que se tiene que representar), esta manera de analizar la modelación no parece ser la más adecuada para estudiar procesos de modelación que apoyan la configuración de sistemas diana. Como veremos mas adelante, los científicos se pueden apoyar en la modelación para encontrar, precisamente, cómo pueden caracterizar el objeto de estudio para promover el avance epistémico.

No se ha discutido mucho acerca de cómo la modelación influye la caracterización del objeto de investigación (algunas excepciones son Peschard 2010, Feest 2011; Weisberg 2013 y Batterman 2009 mencionan brevemente este asunto).<sup>13</sup> Weisberg, por ejemplo, reconoce que *algunas veces* hay una ‘co-construcción’ entre modelo y sistema diana, lo cual lo lleva a tomar en cuenta el proceso de “delimitación del sistema diana” como parte de la modelación. Para dar cuenta del proceso de obtención del sistema diana, Weisberg introduce la distinción entre sistema diana y el fenómeno-en-el-mundo. El fenómeno es una región espaciotemporal de interés científico (por ejemplo el Mar Adriático), y el sistema diana es un subconjunto del total de propiedades del fenómeno (las poblaciones de dos especies de peces del Mar Adriático). Aunque Weisberg no considera que hay una seriación clara en las distintas etapas de la modelación, sugiere que una de las etapas de la modelación es la delimitación de su objeto: “establecer el ajuste [*fit*] del modelo con el fenómeno en el mundo sucede en dos estadios. Primero, el teórico debe someter el fenómeno a un proceso de abstracción, decidiendo cuáles aspectos del fenómeno desea estudiar. Esto arroja [*yields*] el sistema diana. Con dicho sistema en mano, el teórico puede proceder a

---

<sup>13</sup> En una discusión un poco más alejada Bogen y Woodward 1988, Hacking 1983 y McAllister 1997 también han discutido este tema pero centrado en la idea de fenómeno en ciencia. Asimismo, discusiones en filosofía de la biología sobre particiones parte-todo sugieren fuertemente que la individuación del objeto de investigación es un tema importante (Winther 2006, 2011).

tratar de ajustar un modelo calibrado o no-calibrado al sistema diana con el deseado nivel de fidelidad” (2013, 95).

En resumen, de acuerdo con Weisberg la modelación es la construcción de una representación indirecta, en el sentido que funge como substituta del sistema diana. Además, para este autor la obtención de un sistema diana es el resultado de una abstracción entendida como omisión: “Los sistemas diana son simplemente abstracciones sobre un fenómeno [una región espaciotemporal del mundo]; son subconjuntos del total de estados de sistemas” (Weisberg 2013, 95). No está de más mencionar que desde la visión tradicional la idealización no podría dar cuenta de la manera que se obtiene el sistema diana, pues la relación entre modelo y sistema diana no sería una relación modelo-mundo si el sistema diana es idealizado.

Decir que el sistema diana se obtiene por un proceso de abstracción como omisión es una descripción superficial de un proceso que involucra criterios de relevancia, ya que omitir requiere de juicios respecto de qué debe tomarse en cuenta. Llegados a este punto, esta manera de describir la obtención de sistemas diana tiene que ser complementada con información acerca de los criterios que están detrás de la elección de propiedades para la conformación de un sistema diana. A estos criterios los denominaré *criterios de relevancia*. Weisberg sugiere que hay una diversidad de maneras en que la práctica de la modelación le “enseña a los científicos cómo generar sistemas diana a partir de fenómenos”, y menciona los siguientes principios generales que guían la inclusión de rasgos en un sistema diana (92):

- a) incluir las propiedades de interés primario y, también, cada factor que esté causalmente relacionado con ellas; y
- b) especificar un límite de influencia.

De ser así, el problema de la configuración del sistema diana sería el problema técnico-experimental de detectar las causas relacionadas con un efecto dado. Nótese que esta estrategia se alinea con el proyecto de dar cuenta de la normatividad en la modelación sin apelar a la constitución histórica de normas, ya que propone resolver el problema de cómo se producen las omisiones introduciendo criterios generales y objetivos de relevancia causal. Esto también es consistente con el proyecto más general de dar cuenta del papel epistémico de los modelos en términos de similitudes modelo-mundo, pues estas similitudes se darían entre el modelo y aquellas propiedades de una región del mundo que se han mostrado causalmente relevantes.

Esta manera de entender la configuración de sistemas diana como el problema de identificar “un efecto individuado por todas sus causas” ha sido criticada por algunos autores, pues consideran que no sólo criterios causales delimitan los objetos de investigación. En particular, Peschard identifica un problema filosófico importante detrás de esta manera de describir la caracterización del sistema diana (Peschard 2010, 276-277):

Pareciera que esta concepción de un fenómeno individuado por todas sus causas, del cual los modelos sólo proveen una idealización, mantuviera la realidad del fenómeno a salvo e independiente del voluntarismo epistémico que permea a la práctica de modelación. Eso podría parecer como una virtud atractiva de esta concepción. [...] sin embargo, el problema es que la modelación no es sólo una cuestión de encontrar las causas de un efecto dado, ya que generalmente no se comienza con un efecto bien definido e incontrovertido.

Peschard sostiene que la manera de entender la relación entre el fenómeno en el mundo y el sistema diana no se limita a la selección de factores causalmente activos, ya que “hay más involucrado en determinar un factor como relevante, y la subsecuente necesidad de re-concebir el fenómeno, que las dificultades técnicas de establecer ese factor como [causalmente] activo” (280). Según Peschard, mientras que “hay casos claros en los cuales hay algunas premisas teóricas o intereses particulares que determinan lo que es relevante y lo que no lo es”, “también hay casos en los que esto no es tan claro y puede haber controversias sobre juicios de relevancia. Lo que está en juego en estas controversias es tanto cuáles rasgos deben figurar en la representación del fenómeno como de qué efecto debemos de dar cuenta. [...] Para poder dar cuenta de qué motiva y apoya los juicios de relevancia, debemos dar un paso atrás y ampliar la perspectiva sobre el fenómeno” (278). Por ejemplo, continúa Peschard, hay muchos factores causalmente activos que se neutralizan antes de hacer mediciones.<sup>14</sup> Por ello, no todo lo que es causalmente activo será relevante y por ende, los criterios de relevancia no se reducen a criterios causales intervencionistas. Tendremos de decir algo más sobre la manera de “omitir” o “elegir factores” como parte del fenómeno a explicar, si hemos de resolver el problema de la relevancia.

En resumen, el argumento de Peschard parte de notar que mientras que hay un sinnúmero de factores causalmente activos, en el sentido de que son factores que se muestran causalmente relacionados con el efecto de interés, no todos esos factores causalmente activos se consideran relevantes. Según Peschard, los factores activos son los factores que hacen una diferencia en la variable que se investiga, y

---

<sup>14</sup> Peschard ejemplifica esta idea con la neutralización de la edad en la búsqueda de factores que afectan el desarrollo de una enfermedad. Dependiendo de qué se quiera investigar, puede ser que la manera en la que la edad afecta no se considere relevante para la comprensión del tipo de mecanismo que se quiere descubrir, de manera que se hacen estudios en personas de la misma edad, para dejar ese factor causalmente activo fuera de los resultados.

los factores relevantes tienen una influencia relevante *para la representación del fenómeno que se está estudiando*.<sup>15</sup> El problema de la relevancia requiere tener en cuenta el tipo de normatividad que guía a los científicos a distinguir los factores relevantes de los meramente activos, es decir: implica aceptar que existen juicios de relevancia en la elección de patrones de datos, y esto no se puede reducir a factores que hacen una diferencia causal. Por lo tanto, Peschard afirma que “hay más involucrado en establecer la relevancia de un factor y la subsecuente necesidad de volver a concebir el fenómeno, que las dificultades técnicas para establecer este factor como activo” (2010, 280).

### **1.3 Análisis no representacionalistas de la modelación científica**

En la medida en la que la filosofía de la ciencia ha acumulado estudios sobre la modelación que atienden a la manera en la que esta práctica se desarrolla en situaciones concretas, se han generado observaciones que están en tensión con las intuiciones correspondentistas que subyacen a la discusión. Algunos de estos esfuerzos confrontan el representacionalismo de manera frontal, y otros lo hacen de manera indirecta, al subrayar algunos papeles epistémicos de la modelación que no se pueden recuperar en términos correspondentistas.

Algunos estudios que se enfocan en el razonamiento basado en modelos han hecho ver que hay casos de modelación en los que los científicos no parecen guiarse por criterios de correspondencia en el proceso de construcción, ni tampoco en el de valoración del modelo. Por ejemplo, Sanches de Oliveira analiza un caso en el que los científicos aprenden de los modelos sin llegar nunca a saber – ni estar particularmente preocupados por – si los rasgos del modelo son fieles a

---

<sup>15</sup> Esto sugiere que la caracterización del sistema diana afecta la evaluación de la representación.

los rasgos del sistema diana.<sup>16</sup> Esto le conduce a concluir que “[m]ás que una empresa representacional, el razonamiento basado en modelos parece depender de manera fundamental de la comparación y analogía entre entidades independientes, sin suponer que existe una relación intencional” (Sanches de Oliveira 2016, 97).<sup>17</sup> La relación intencional a la que refiere el autor es precisamente la idea de que el sentido de representación importante para la modelación científica es aquel en el que los modelos son *acerca de* sistemas diana en el mundo.

Una aportación importante en esta dirección es la propuesta de entender a los modelos como artefactos epistémicos de Tarja Knuuttila (2005, 2011 y 2018). Knuuttila considera que la evidencia de cómo se desarrollan las prácticas de modelación sugiere que es poco probable que esa noción de representación como “sustituto de” nos pueda develar la riqueza existente en dichas prácticas (Knuuttila 2005, 27):

A un nivel práctico, dada la diversidad de representaciones que usamos y la complejidad de nuestras prácticas de representación, parece claro que el concepto general de representación como “sustituto de” no nos ayuda mucho a explicar qué tipo de cosas son las representaciones y cómo se supone que representan.

La propuesta artefactual de Knuuttila se basa en críticas a la visión representacionalista de que son las relaciones modelo-mundo las que le dan soporte epistémico a la modelación, así como críticas a que el único sentido o el

---

<sup>16</sup> Otros argumentos en la dirección de que el papel epistémico de los modelos se pueden apreciar de manera no representacionalista son la de Isaac 2012 y Grüne-Yanoff 2013. Sin embargo, estos autores sugieren que un abordaje no representacionalista sólo es necesario para un subconjunto de casos.

<sup>17</sup> Para otras visiones sobre el papel de la analogía en la modelación científica ver Hesse 1966, Bartha 2010 y Winther 2020.

principal sentido de ‘representación’ que es importante en la modelación es ese de representación como sustituto-de. De manera alternativa, Knuuttila propone una filosofía de la modelación que los entiende como artefactos epistémicos, lo cual permitiría superar los requisitos correspondentistas modelo-mundo. Knuuttila ha hecho énfasis en los múltiples usos de los modelos mas allá de la representación vicaria (2005, 2011). La autora sugiere que debemos de entender a los modelos como artefactos epistémicos, es decir, objetos concretos que nos permiten realizar tareas epistémicas en virtud de su materialidad.

Otro avance que presenta un reto para el representacionalismo es la reciente discusión sobre papeles exploratorios de modelos. La idea de que la exploración es una forma diferenciable de actividad epistémica ha surgido en el contexto de estudios históricos del papel de la experimentación en prácticas científicas. A través de estos estudios, varios autores han hecho ver que la experimentación no siempre tiene el papel restringido que se le ha atribuido, de confirmación o rechazo de hipótesis teóricas, sino que la experimentación juega un papel muy importante en la conceptualización que resulta fundamental para el desarrollo de teorías y modelos (Rheinberger 1997, Steinle 1996, Burian 2007, Steinle y Burian 2002, para un análisis del concepto en diferentes autores ver Schikore 2011).

A pesar de que la discusión sobre usos exploratorios de modelos no está planteada como una confrontación con intuiciones representacionalistas (Gelfert 2016), no es difícil ver que tiene implicaciones en este sentido. De manera natural, en la medida en la que la modelación también pueda jugar un papel exploratorio, los papeles epistémicos de los modelos asociados a esa exploración no serían parasíticos en las relaciones modelo-mundo, pues éstas no se pueden establecer de antemano.

A continuación presento con un poco más de detalle estas dos maneras de concebir el papel de los modelos, como artefactos epistémicos y como objetos que sirven para hacer indagaciones exploratorias, pues representan antecedentes importantes para concepciones no representacionistas de la modelación científica.

### **1.3.1 Usos exploratorios de modelos**

Según Steinle, la experimentación exploratoria es una manera de hacer experimentación que juega un papel importante en la articulación de “conceptos y clasificaciones—el lenguaje mismo que se usa para maniobrar dentro de cierto campo” (Steinle 1997, S72) y que “se practica típicamente en periodos en los que no hay teoría—o incluso de manera más fundamental—cuando no hay un marco conceptual a la mano” (S65). El autor contrapone este tipo de experimentación con la “visión estándar” según la cual la experimentación se realiza para comprobar o rechazar hipótesis, lo cual supone que se tiene suficiente teoría como para interpretar un resultado como apoyando o rechazando hipótesis formuladas de manera más o menos elaborada. Steinle advierte que su tesis debe ser interpretada de manera débil, no sugiere que la experimentación en el sentido tradicional y la experimentación exploratoria que él caracteriza sean *los dos* tipos de actividades experimentales en la ciencia, pues pueden haber otros tipos de experimentación. Ni siquiera está sugiriendo que la experimentación exploratoria es un tipo de actividad opuesta a la experimentación como se entiende tradicionalmente. Simplemente subraya que la experimentación juega papeles epistémicos diversos, y retoma los papeles exploratorios que han sido hechos a un lado como resultado de una concentración en el papel de la experimentación para aceptar o rechazar hipótesis.

La idea de que la experimentación puede ser pre-teórica y por ende jugar un papel en la conformación de los conceptos de la teoría (a través de la experimentación exploratoria), ha sido recientemente extendida a la modelación, con la propuesta de (Gelfert 2016, 75):

De la misma manera en que un experimento no siempre sirve la función de testar una teoría, los modelos no siempre tienen que subsumir la descripción empírica de un fenómeno bajo una teoría preexistente. Mientras que los análisis tradicionales de la modelación nos pueden dar una idea de varias de las funciones de los modelos en situaciones donde la teoría subyacente no se puede aplicar directamente, un análisis de sus usos exploratorios se requiere para dar cuenta de situaciones en las que no hay una teoría subyacente.<sup>18</sup>

---

<sup>18</sup> Por la manera en la que Gelfert sigue la analogía con la experimentación exploratoria, parece estar sugiriendo que la modelación exploratoria mantiene un paralelo con la experimentación exploratoria en el sentido que ambas se dan en contextos en los que no se ha articulado una teoría, sin embargo parece estar pensando que la modelación exploratoria puede estudiarse de manera independiente de la experimentación exploratoria. Gelfert sugiere algo como de este estilo cuando habla en términos de las dificultades de “extender” la noción de exploración a la modelación científica: “Once it is acknowledged that exploratory strategies are not limited to experimentation, but are a feature of scientific practice more generally, one can try to apply the idea of exploration to the case of scientific models. It is worth emphasizing, however, that extending the above discussion to scientific models is not as simple and straightforward as one might think.” (Gelfert 2016, 79) Esto le conduce a observar que las ideas de Steinle no pueden ser simplemente traducidas al terreno de la modelación pues, por ejemplo, mientras que en la experimentación, como bien observa Steinle, resulta interesante variar los parámetros para explorar sus efectos, esto no es necesariamente interesante en un modelo. Gelfert parece estar sugiriendo que la modelación exploratoria tiene una naturaleza propia que se distingue de la experimentación exploratoria. Yo no estoy de acuerdo con esta aseveración pues los casos de estudio aquí presentados, y en general en la historia de la ciencia no parece haber una demarcación tan clara entre dimensiones teóricas y exploratorias de la modelación (capítulos 3 y 4 de este trabajo y también Lenoir 1986).

Entre otras funciones, como servir de puntos de partida para la investigación científica, jugar un papel como demostraciones de prueba de principio y generar potenciales explicaciones de fenómenos observables, Gelfert considera que el usos exploratorio de modelos también puede apoyar la examinación de qué tan adecuado es el sistema diana.<sup>19</sup> Como vimos, en la visión tradicional de modelos como productos terminados se sostiene que estos mantienen una relación de representación que conserva alguna correspondencia (similaridad) con el sistema diana del que supuestamente tratan. En los usos exploratorios de la modelación esto ya no es necesario. Un modelo puede ser interesante para explorar alguna cuestión aunque no sea aproximadamente verdadero. Todo depende del papel que vaya a jugar en la práctica. Como observa Gelfert, los modelos exploratorios pueden tener alguno o varios de los siguientes roles (2016, 83):

- funcionar como punto de partida para investigación futura
- jugar un papel como pruebas de principio (proof of principle)
- generar explicaciones potenciales de tipos de fenómeno observables
- nos permiten evaluar la adecuación del sistema diana

Mientras que en la noción tradicional el sistema diana *dicta* la comparación entre modelo-mundo, en los usos exploratorios de la modelación, los modelos pueden corregir la caracterización del sistema diana con la que se está operando. Lo que parece estar sugiriendo Gelfert es que la modelación exploratoria puede estar

---

<sup>19</sup> Sin embargo, hay dos diferencias importantes entre la manera en la que Gelfert discute el uso de modelos para desarrollar sistemas diana y el que yo estoy voy a subrayar. Primero, Gelfert no está considerando el papel que juegan los usos exploratorios de los modelos en *generar* sistemas diana, sino solamente en evaluar la viabilidad de sistemas diana previamente establecidos. Segundo, el énfasis de Gelfert es en modelos exploratorios que permiten el desarrollo de ecuaciones, y no todos los modelos que generan criterios de relevancia conducen a ecuaciones matemáticas, como son el modelo de las células galvánicas para HH y los modelos del oscilador de membrana y del alambre de hierro para Tasaki.

jugando un papel en los juicios de relevancia en la configuración de sistemas-objetivo que Peschard denuncia como parte de los elementos importantes a tomar en cuenta en la modelación. Sin embargo, esta no es una discusión explícita en Gelfert.

### **1.3.2 Modelos como artefactos epistémicos**

Knuuttila ha propuesto una alternativa interesante a la visión representacionalista según la cual los modelos deben ser comprendidos como artefactos epistémicos (2005, 2011). De acuerdo con la autora, sustituir la noción de modelos como representaciones en el sentido de “sustituto de” (y la relacionada apreciación correspondentista de su valor epistémico) permite disolver algunos dilemas que se generan desde la visión representacionalista, y que no tienen una salida fácil. Por ejemplo, dice Knuuttila, el problema de la falsa representación en la modelación se tiene que entender en el contexto de lo que los modelos falsos nos permiten *hacer*, no de lo que los modelos falsos nos permiten *representar*, por lo que debemos de (2011, p. 270)

dejar de intentar de dar cuenta de su valor epistémico [de los modelos] en términos representacionales. En lugar de aceptar la aparente falsa representación como un defecto – que resulta de tomar a la representación correcta como el criterio de conocimiento – uno podría considerar las motivaciones y las posibles ventajas cognitivas de la introducción de elementos falsos que es característico de la modelación científica.

Un antecedente de la visión artefactual es la discusión de modelos como mediadores que se presenta, programáticamente, en la colección de trabajos *Models as Mediators* (Morrison y Morgan 1999). Este volumen editado recolecta

una serie de trabajos que sugieren que los modelos deben comprenderse en términos de su papel como mediadores entre teoría y evidencia, lo que les adjudica una autonomía respecto de ambos. En la introducción del volumen, Morrison y Morgan sugieren que los científicos no sólo aprenden de la utilización de un modelo como representación de un fenómeno de interés, sino también de la construcción del mismo. También, el enfoque en la mediación apunta hacia la importancia de la manipulabilidad de los modelos, que Knuuttila recuperará en su visión de artefactual de la modelación en el énfasis en la dimensión concreta de los modelos científicos (2009, 206):<sup>20</sup>

Sugiero que los modelos no se deben de tratar desde un inicio como representaciones de sistemas diana determinados. En lugar de ello, podrían ser concebidos como objetos independientes intencionalmente contruidos, objetos epistémicos, cuyo valor cognitivo se debe a su productividad epistémica.

La idea de modelos como mediadores, junto con la importancia epistémica de la construcción de los modelos y la atención a la importancia de la manipulabilidad de los modelos redireccionan la atención hacia aspectos pragmáticos de la modelación que suelen quedar fuera del programa representacionalista. Además, la manera en la que se concibe la representación en este tipo de programa se amplía un poco más allá de la noción representacionalista de representación. En el libro que editaron en 1999, Morrison y Morgan hacen un gesto en esta dirección (1999, 27):

[L]a idea de representación que utilizamos aquí no es la idea tradicional comúnmente utilizada en filosofía de la ciencia; en

---

<sup>20</sup> Esto lleva a Knuuttila a considerar que las afordancias (affordances) de los modelos son relevantes para comprender su papel artefactual en las prácticas científicas.

otras palabras, no hemos utilizado la noción de ‘representando’ como aplicando solo a los casos en los que existe el modelo es una especie de reflejo de un fenómeno, sistema o teoría. En cambio, vemos la representación como una especie de interpretación<sup>21</sup> – una representación parcial que ya que abstrae o traduce en otra forma la naturaleza real de un sistema o una teoría, o una representación parcial que es capaz de corporizar solo una porción de un sistema.

La propuesta de Knuuttila es más radical que la de Morrison y Morgan pues considera que para ser una alternativa a la visión representacionista, la propuesta artefactual tiene que dejar de lado la intuición de que es la relación modelo-mundo la que en última instancia explica por qué la modelación juega un papel epistémico. Knuuttila es muy crítica de la noción de representación vicaria como la manera principal de entender la representación científica. Sugiere dejar de lado la idea de que la contribución de los modelos depende necesariamente de relaciones de correspondencia modelo mundo, y en cambio examinar la práctica científica de cerca y observar cómo es que los modelos resultan ser productivos, ya que de hecho los modelos “a menudo se valoran por lo que producen más que por ser representaciones verdaderas de sus supuestos sistemas diana” (Knuuttila 2005, 1268). De acuerdo con esta autora una aproximación pragmática a la modelación resulta en una apreciación de rasgos de la modelación que no son tomados en cuenta en la visión representacionista. En particular, la noción artefactual retoma la relevancia epistémica de los siguientes aspectos de los modelos:

- 1) los constreñimientos en su diseño

---

<sup>21</sup> “a kind of rendering”

- 2) la opacidad (no-transparencia) de los medios representacionales a partir de los cuales se construyen
- 3) su orientación hacia resultados
- 4) la manera en la que la justificación epistémica de los modelos se encuentra distribuida a lo largo de la construcción y uso de los modelos

Knuuttila defiende que para hacer un análisis filosófico de la práctica del modelado y lo que justifica las afirmaciones de conocimiento obtenidas a través de la modelación, tenemos que considerar no sólo la estructura de los modelos y su relación con el objeto de representación sino también hay que prestar atención al proceso de construcción de modelos. El proceso de construcción, a su vez, no debe entenderse como la construcción de representaciones, sino como la construcción de artefactos epistémicos para la realización de tareas epistémicas. En resumidas cuentas, lo que sugiere Knuuttila es que tenemos que recuperar una noción amplia de representación y no sucumbir ante la invitación del representacionalismo de entender la representación en el sentido de “sustituto de.” Esta propuesta es interesante porque ofrece una manera de dar cuenta de la modelación que no hace circular alrededor del eje modelo-mundo el papel epistémica de la práctica de modelación.

#### **1.4 Recapitulación**

En esta sección examinamos la aproximación estándar a la modelación científica denominada “representacionalismo.” Esta noción parte de la idea de que los modelos son representaciones de sistemas-diana en el sentido de fungir como ‘sustitutos de.’ Vimos que posturas representacionistas a menudo suponen tácitamente que existe ese sistema diana, y se le conoce lo suficiente como para construir una representación de él en la cual podamos identificar componentes que representan erróneamente al sistema diana, así como detalles que son

verdaderos y han sido omitidos. Hemos visto que ante la pregunta de cómo se consigue la caracterización del sistema diana, Weisberg separó analíticamente los procesos de obtención del sistema diana de procesos de modelación (comprendida como representación indirecta), de manera que la conformación del sistema diana es un proceso que involucra criterios de relevancia causal-intervencionistas.

Posteriormente examinamos algunos de los problemas con esta manera de comprender la modelación. Por un lado, la manera de lidiar con la configuración del sistema diana genera el problema de que se vuelve necesario especificar cuáles son los criterios mediante los cuales los científicos determinan los rasgos relevantes, que denominamos *el problema de la relevancia*. Vimos que la propuesta de Weisberg para solucionar este problema no funciona. En concreto, Peschard muestra que, de hecho, no todos los rasgos que tienen un impacto causal en el efecto de interés se consideran parte de los rasgos del sistema diana del cual se va a dar cuenta (Peschard 2010). Por lo tanto, no todos los criterios de relevancia son criterios de relevancia causal. Peschard no nos dice de dónde surgen estos criterios de relevancia no causales, pero deja claro que hay un problema más allá del problema técnico experimental en cuanto a la fuente de criterios de relevancia.

Vimos también que el supuesto de que existe un sistema en el mundo al que la comunidad científica tiene acceso como para construir una representación de él resulta intuitivo en algunos contextos pero dificulta el análisis en cierto tipo de contextos epistémicos en los que lo que queremos conocer es el proceso mediante el cual se llega a estabilizar el objeto de investigación. En particular, esta aproximación pierde de vista dimensiones de la modelación que van más allá de

la construcción de una representación, como casos en los que la modelación está jugando un papel en la configuración del objeto de investigación.<sup>22</sup>

La discusión sobre la importancia epistémica de los papeles exploratorios de la modelación y las críticas de Peschard a la propuesta de Weisberg apuntan hacia limitaciones importantes del programa representacional que necesitan ser solventadas. Una de estas limitaciones es que no puede aportar un análisis filosófico de situaciones en la modelación en las “[l]o que está en discusión [...] es, simultáneamente, cuáles rasgos deben figurar en la representación del fenómeno, y cuál es el efecto del que debemos dar cuenta” (Peschard, 277-278). Esto no tiene por qué ser un argumento devastador para el análisis de modelos como representaciones de sistemas diana, pero sí es una motivación para desarrollar otras maneras de capturar la modelación que no dependan de la asunción de que existe, se ha delimitado, y se tiene acceso epistémico a un sistema diana antes de que proceda la modelación. En el siguiente capítulo presento una reconstrucción de los procesos históricos a través de los cuales la señal nerviosa se ha caracterizado como un objeto de investigación científica. Estos son los procesos de generación de criterios de relevancia, que recupero como procesos en los que se integran un tipo de modelos – que llamaré modelos analógicos – cuyo papel principal es que fomentar el razonamiento analógico, de donde emergen potenciales criterios de relevancia. Estas analogías se pueden y de hecho han sido descritas como modelos (Lenoir 1986, Piccolino y Bresadola

---

<sup>22</sup> Este aspecto de la modelación ha sido rescatado parcialmente por autores que enfatizan el carácter exploratorio de algunas prácticas de modelación, por ejemplo, al reconocer que los modelos exploratorios pueden jugar un papel en la evaluación del sistema diana (Gelfert 2016, 93). Sin embargo, Gelfert no está realmente considerando cómo la modelación apoya la configuración del objeto de investigación, sino solamente cómo la modelación permite evaluar el sistema diana.

2013)<sup>23</sup>, pero como quedará claro en el desglose de los estudios de caso, su aportación epistémica principal en estos casos no es parasítica en las relaciones modelo-mundo, sino que juega un papel muy importante de reclutar herramientas de investigación desarrolladas en el marco de otras prácticas.

---

<sup>23</sup> En historia de la neurofisiología es común encontrar que los historiadores describan este tipo de analogías como modelos. Por ejemplo, Piccolino y Bresaola describen una parte de la teorización de Galvani sobre la electricidad animal como “el modelo del músculo como una botella de Leyden” (132). En su libro de 1980, Hesse asocia este papel de la analogía con la visión interaccional de la metáfora de Black (Black 1962, Hesse 1980, 113).

## **2 Modelación de la señal nerviosa con base en analogías con células galvánicas y circuitos electrónicos**

### **2.1 La explicación ortodoxa de la señal nerviosa**

La señal nerviosa es el proceso mediante el cual las células nerviosas transmiten señales desde el punto de estimulación hacia el resto de la célula misma.<sup>24</sup> Estas células tienen la capacidad de recibir y procesar señales que vienen de otras células, y si la estimulación es suficiente, generan una señal que viaja a lo largo del cuerpo celular por una sección alargada de la célula, llamada axón, que puede extenderse varios centímetros hasta las terminales axónicas, donde pueden transmitir señales a otras neuronas.

Hoy en día, la señal nerviosa se entiende en términos de cambios en la permeabilidad de la neurona a iones que están disueltos en el interior o exterior de la membrana neuronal, lo cual provoca corrientes de iones a través de la misma. Los cambios en la permeabilidad, según la explicación ortodoxa, son debidos a que se abren unos poros en el centro de proteínas transmembranales, que se abren cuando el voltaje a través de la membrana supera cierto umbral. Estas proteínas están incrustadas en la capa bilipídica que forma una barrera entre el interior y el exterior de la célula nerviosa.

La señal se caracteriza por una variación de voltaje con una forma típica que corresponde a una medición en un punto de la membrana neuronal en el momento en el que se ha excitado una neurona. Esta curva se ha convertido en la “huella

---

<sup>24</sup> Los mecanismos de transmisión de señales entre neuronas, llamada sinapsis, es otro tipo de proceso que no será discutido aquí.

digital” de este fenómeno (ver Figura 2-1). La explicación de las mediciones eléctricas que caracterizan a la señal nerviosa (variaciones del voltaje entre el interior y el exterior en un punto de la membrana durante la transmisión de la señal) es que cuando el voltaje a través de la membrana aumenta más allá de cierto umbral, la compuerta en las proteínas se abre y entra un torrente de iones de sodio, ya que hay más sodio fuera que dentro de la membrana. Unos microsegundos después, se abren poros en otro tipo de proteínas que son específicas para potasio, dejando salir este último, del que hay más cantidad dentro de la célula. Esta entrada y salida de iones de sodio y potasio, que tienen un ligero excedente de carga positiva, se refleja en una redistribución de la carga eléctrica entre el interior y el exterior de la membrana celular que se mide con aparatos electrónicos.

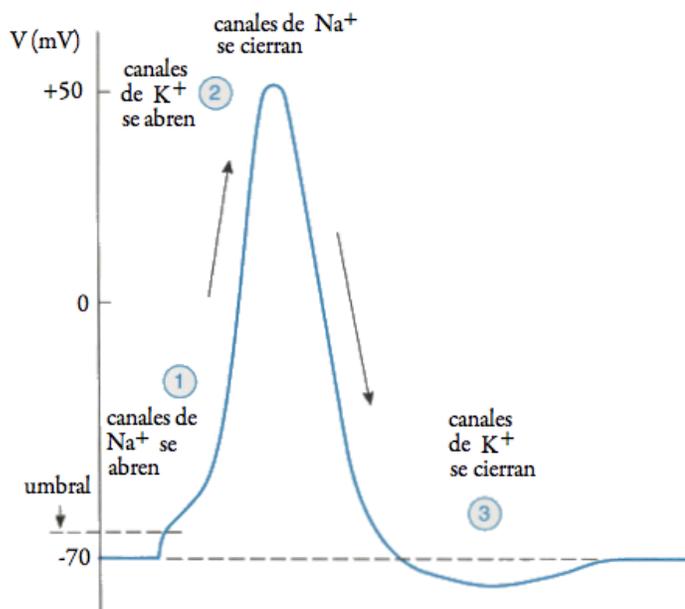


Figura 2-1: La explicación contemporánea de la variación de voltaje asociada a la transmisión de la señal nerviosa

La fenomenología descrita anteriormente describe lo que ocurre en un punto de la membrana, no nos dice nada de cómo se propaga la señal. Lo que explica la transmisión de la onda de excitación es el que cuando el potencial en un punto de la membrana alcanza un valor supra-umbral y se desata en esa zona un “potencial de acción,”<sup>25</sup> hay una pequeña corriente pasiva a lo largo del axón que provoca que el potencial en el área aledaña a la zona excitada también se desplace a un valor supra umbral y se abran los canales sensibles a voltaje. A esta explicación se le conoce como la teoría del circuito local y se esquematiza en la Figura 2-2. Este fenómeno es similar al que se tiene cuando se prende una mecha: si no hubiese transmisión de calor a lo largo de la mecha, la parte aledaña al punto en llamas no se encendería y no se propagaría el fuego.

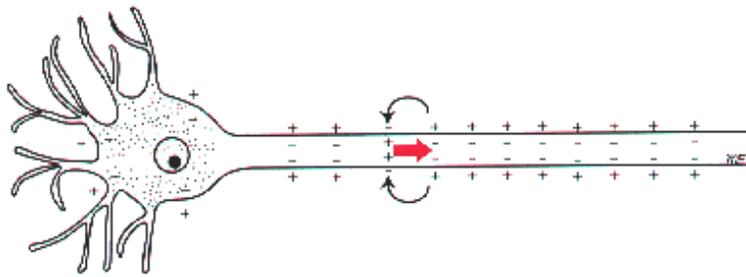


Figura 2-2: La propagación de la señal nerviosa

Esta explicación de la señal nerviosa a menudo se conoce como “el modelo de Hodgkin y Huxley” o “la teoría de Hodgkin y Huxley,” honrando el trabajo experimental y teórico de estos dos investigadores ingleses. Sin embargo, la explicación del impulso nervioso anteriormente mencionada no la construyen sólo

<sup>25</sup> El término “potencial de acción” hace referencia a la variación de voltaje transmembranal (diferencias en el potencial eléctrico entre el interior y el exterior de la membrana). Yo he usado el término “señal nerviosa” porque es más neutral con respecto de diferentes maneras de estudiar la señal nerviosa que veremos más adelante (capítulos 2 y 0), pues no se corresponde con una caracterización de la misma en términos de potencial eléctrico.

estos dos investigadores. Hay una tradición que se puede rastrear hasta finales del siglo XVIII que investiga la contracción muscular y la transmisión nerviosa en términos eléctricos. Por otro lado, la investigación sobre las proteínas que conforman los canales iónicos es posterior al trabajo de Hodgkin y Huxley, por lo que a pesar de que se le denomina “modelo HH” a todo este trabajo teórico-experimental, es importante entender que no sólo es producto de la obra de estos dos investigadores a la que el término refiere. Todo este esfuerzo se ha integrado en una concepción ortodoxa de la señal nerviosa como un fenómeno básicamente eléctrico. Como veremos en el capítulo 4, han habido propuestas alternativas a la ortodoxia. A continuación examinaré la manera en la que desde finales del siglo XX se preparó el terreno para que esta visión ortodoxa se desarrollara en lo que se conoce como el modelo de Hodgkin y Huxley.

## **2.2 El papel epistémico del modelo de la célula galvánica**

A finales del siglo XVIII, las manifestaciones de la transmisión nerviosa eran contracciones musculares a una escala macroscópica, pues no se tenían electroscopios suficientemente sensibles para poder registrar las diferencias de carga que Galvani postuló que existían entre el nervio y el muslo del anca de rana. No se avanzó sustancialmente en la comprensión de cuál es la actividad eléctrica en los nervios hasta un siglo después, cuando que se dieron ciertos avances en la fisicoquímica. Arrhenius en 1883 descubrió que las sales al disolverse en agua se disocian en átomos que están ligeramente cargados, denominados iones. Este avance permitió establecer un puente entre fuerzas químicas y fuerzas eléctricas: en tanto que están cargados, los iones están sujetos a gradientes eléctricos (atracción y repulsión eléctrica), además de estarlo a los gradientes químicos de difusión. Por ende, un desbalance eléctrico puede producir un movimiento de iones, y un movimiento de iones puede producir efectos eléctricos. La relación entre efectos químicos y eléctricos resultó muy prometedora en neurofisiología,

pues como veremos a continuación, permite establecer un puente entre procesos orgánicos y eléctricos.

Para estudiar la interacción entre fuerzas químicas y eléctricas, en el contexto de la fisicoquímica se crearon unas preparaciones llamadas células galvánicas, que se componen de dos compartimentos con agua en los que se disuelve sal. Los compartimentos están separados por una “membrana semipermeable” que deja pasar uno de los iones que compone la sal, aunque no el otro. Se observó en estos experimentos que los gradientes químicos y eléctricos se compensan para producir un equilibrio electroquímico que no es ni el equilibrio de concentraciones ni el equilibrio de cargas, sino una ‘negociación’ entre ambos. Este es un equilibrio dinámico que se caracteriza por el hecho de que se mantiene una diferencia de carga entre los compartimentos y una diferencia en las concentraciones del ion que puede atravesar la membrana entre un compartimento y el otro, sin embargo no hay desplazamiento neto de iones a través de la membrana semipermeable, por lo que se registra un “voltaje de equilibrio.”

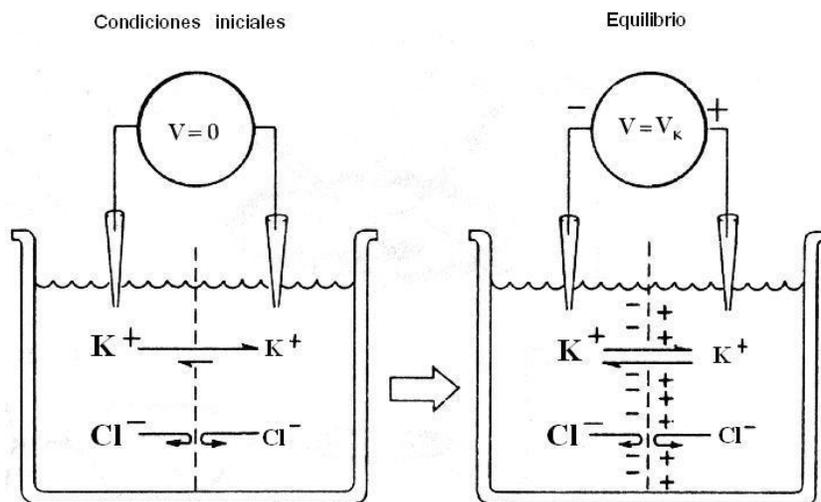


Figura 2-3 Células galvánicas. A la izquierda se representan las condiciones iniciales en un experimento en el que se ha colocado más concentración de  $KCl$  en el compartimento de la izquierda que en el de la

derecha. En la imagen derecha se representa el estado de equilibrio electroquímico, en el que el voltímetro registra la diferencia de potencial eléctrico de equilibrio para potasio, que es el ion al que la membrana es permeable (imagen modificada de Hille, 12).

Explicaré el equilibrio electroquímico con un poco más de detalle pues es importante para entender la influencia que tuvo en la comprensión de la señal nerviosa. En la Figura 2-3 cada tina contiene dos compartimentos separados por una membrana semipermeable, pues la membrana permite el paso de iones de potasio pero no de cloro. En las dos celdas se ha disuelto sal de cloruro de potasio en agua, pero se puso más sal en la celda a la izquierda que en la derecha (representado por el  $K^+$  y  $Cl^-$  de mayor tamaño). El hecho de que hay diferente concentración de potasio en los compartimentos resulta en una tendencia del potasio a desplazarse al compartimento del lado izquierdo, ya que la membrana es permeable a potasio. Si el potasio no tuviera carga ninguna, se desplazaría el número de iones necesarios para que haya un 50% del total de iones de potasio en cada compartimento. Sin embargo, al estar cargado, cada ion de potasio que pasa al compartimento derecho suma una carga positiva a dicho compartimento y deja una carga negativa (un ion de cloro, que no puede atravesar la membrana) sin neutralizar en su antiguo compartimento, ya que el cloro no puede atravesar la membrana. Por ello, después de que varios iones de potasio han atravesado la membrana, se genera un campo eléctrico, que rechaza el movimiento de iones de potasio de la celda izquierda a la derecha, pues la carga positiva que tiene la celda derecha es suficiente para repeler los iones de potasio. Cuando esto ocurre se ha llegado al equilibrio electroquímico, en el cual hay una diferencia de carga entre los dos compartimentos, llamado el voltaje de equilibrio (del ion que puede desplazarse (en este caso potasio), que en el figura corresponde a  $V_k$ .

En la última década del siglo XIX, Ostwald y Nernst propusieron que la corriente eléctrica observada durante la excitación nerviosa podría ser debido a membranas semipermeables en los nervios. Ostwald razonó a partir de una analogía<sup>26</sup> entre los nervios y las propiedades eléctricas de su “membrana de precipitación,” que es como Ostwald llamaba a la membrana semipermeable que él utilizaba. Según Ostwald, la membrana neuronal podría estar funcionando como lo hace la membrana de precipitación en tanto que deja pasar agua pero no solutos. Según él, esta analogía tendría un largo alcance en la neurofisiología: “No solo la corriente en músculos y nervios sino también la enigmática acción de los peces eléctricos puede ser explicada en términos de las propiedades de la membrana semipermeable” (Ostwald 1890, 80, citado en Tasaki 1982, 16).

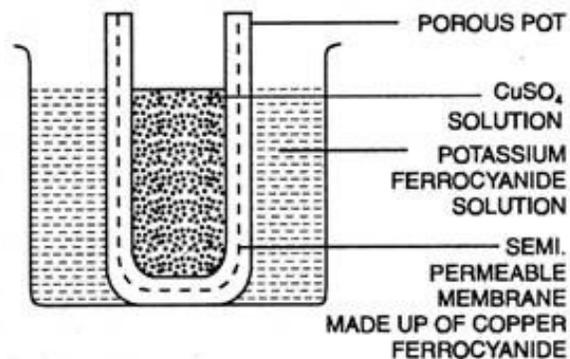


Fig. 3.5. Preparation of a semi-permeable membrane.

Figura 2-4 la membrana de precipitación de Ostwald.

<sup>26</sup> Estoy usando analogía en un sentido general. Hay diferentes maneras de dar contenido a la idea de que el razonamiento analógico está en la base del razonamiento involucrado en la modelación científica. Por un lado, el trabajo de Lakoff y Johnson sugiere que la cognición tiene bases en la capacidad de extender nuestra experiencia a situaciones abstractas a través del uso de metáforas que usan como fuente nuestra experiencia corporizada (Lakoff y Johnson 2003). Por otro lado, Hesse defendió que las analogías permiten adquirir nuevo conocimiento a través de sugerir modelos que permiten formular nuevas hipótesis (Hesse 1966). Estas serían dos maneras diferentes de desarrollar esta idea.

Esta aproximación a la excitación neuronal permitió enfocar la investigación de la señal nerviosa en las diferencias de concentraciones de iones entre el interior y el exterior de células nerviosas, así como la permeabilidad de la membrana celular. En un mismo gesto, la analogía con células galvánicas sugiere rasgos relevantes para comprender la actividad nerviosa y además pone los resultados de la electroquímica a disposición de la neurociencia. Por ejemplo, en 1882 Gibbs y Helmholtz aplicaron teoría termodinámica a células galvánicas en equilibrio y encontraron que se podían describir el voltaje de equilibrio en términos de la energía libre de la reacción. En 1888 Nernst, basado en estos resultados, encontró una relación formal entre las concentraciones de los iones en cada recipiente y el voltaje de equilibrio entre ellos. La ecuación de Nernst es una ecuación matemática entre el voltaje de equilibrio y las concentraciones de sal en ambos compartimentos de las células galvánicas. La ecuación de Nernst para una especie iónica A, de valencia z, con concentraciones  $[A]_1$  y  $[A]_2$  en los compartimentos 1 y 2 que están separados por una membrana permeable al ión A, es como sigue:

$$V_A = \frac{RT}{zq} \ln \left( \frac{[A]_1}{[A]_2} \right)$$

Los corchetes representan la concentración del ión A.  $V_A$  es el potencial de equilibrio del ion A,  $zq$  es la cantidad de carga por partícula y T es la temperatura en grados Kelvin.

Aplicado a las células nerviosas, esta relación nos permite predecir el voltaje de equilibrio a través de la membrana celular si tenemos información acerca de las concentraciones en cada lado de la membrana, siempre y cuando se asuma que la membrana es permeable a un solo ion. Esta relación establece que lo que es relevante para explicar, por ejemplo, las corrientes transmembranales, es la

diferencia de concentraciones de iones y el voltaje a través de la membrana. En este sentido, la analogía representó una guía importante para determinar qué tipo de información es relevante para avanzar en una caracterización cualitativa de la señal nerviosa.

Pero la idea de que la ontología relevante para explicar la transmisión de la señal nerviosa es la membrana celular entendida como una membrana semipermeable no fue inmediatamente asimilada, pues mientras que Cremer, Ostwald y Nernst proponen usar las células galvánicas como una analogía de la célula nerviosa, surgen resultados histológicos que muestran que hay unas estructuras filamentosas en el interior de las células nerviosas. Muchos neurofisiólogos sospechan que estas estructuras juegan un papel en la transmisión nerviosa y con esa base desarrollan lo que llamaron la teoría neurofibrilar (*neurofibril theory*, Tasaki 1982, 38).<sup>27</sup>

Sin embargo, la propuesta de que la señal nerviosa es un proceso electroquímico resultó muy productiva en el sentido que esa línea de investigación pronto aportó representaciones cuantitativas de la señal nerviosa. El primer modelo del mecanismo de generación de señales nerviosas, publicado por Bernstein en 1902, es el resultado de perseguir esta línea de investigación. Bernstein concibió las células y los músculos en términos de cadenas de células galvánicas (“*konzentrationsketten*”, ver Seyfarth y Peichl 2002) y desarrolló una explicación de la señal nerviosa que llamó la “teoría de la membrana.” Su explicación de la señal nerviosa supone que hay mucho potasio dentro de la membrana, pero esta última, cuando está en reposo, no es permeable a potasio. Durante la excitación, la membrana se ‘colapsa’, volviéndose momentáneamente permeable a potasio, de manera que el ion se mueve libremente desde dentro hacia fuera, donde hay

---

<sup>27</sup> Para una discusión en relación a la identificación de ontología y abstracción ver (Winther 2006, 2011).

menos concentración de aquél, lo cual es registrado por los medidores eléctricos como una corriente transitoria.

Ahora bien, retomando la discusión filosófica sobre el papel epistémico de la modelación científica, podemos preguntarnos cuál es el papel epistemológico del modelo de las células galvánicas. Una interpretación representacionista sugiere que las células galvánicas sirven como modelo de la célula nerviosa en virtud de que hay una similaridad entre ambas. Pero los científicos en este momento no pueden decir que *de hecho* hay esa similaridad, sino que *suponen* esa similaridad para poder trasladar los recursos epistémicos que se han articulado alrededor del estudio fisicoquímico de las células galvánicas al estudio de las células nerviosas. Por otro lado, decir que para Bernstein las células galvánicas son *acerca de* las células nerviosas sería inadecuado. Las células galvánicas no se interpretan como representaciones de la célula nerviosa, sino que las células galvánicas y las células nerviosas se interpretan como compartiendo algunos rasgos en común que explicarían esa supuesta similaridad. Es decir, la analogía entre las células galvánicas y la célula nerviosa motiva la identificación de una clase que contenga a estos dos sistemas, lo cual significa que es una manera de abstraer en el sentido de identificar rasgos que les hacen pertenecer a esa clase de mayor generalidad.<sup>28</sup>

Bernstein no sabía si de hecho la membrana celular tiene propiedades compartidas con las membranas semipermeable, pero, como también notaron Ostwald, Cremer y Nernst, la idea de que la membrana neuronal tenga un comportamiento electroquímico análogo al que se presenta en las células galvánicas sugiere una explicación de las manifestaciones eléctricas de la señal nerviosa, y esto es razón

---

<sup>28</sup> Este tipo de abstracción puede entenderse en términos de modelación genérica (generic modelling) como es desarrollada por Nersessian (2002), ver secciones 3.2 y 5.2. Para otras maneras de entender el papel de la analogía ver Black 1962, Hesse 1966, 1980, Winther 2006, 2011, 2020, Bartha 2010).

suficiente para examinar esta posibilidad, y dejarse guiar por los criterios de relevancia que se sugieren a través de este modelo analógico.

Si lo que es relevante para explicar el comportamiento eléctrico en las células galvánicas es la diferencia de concentraciones del ion que puede atravesar la membrana, entonces lo que va a ser relevante para explicar las corrientes eléctricas observadas en los nervios serán también las diferencias de concentraciones de iones entre dos compartimentos. Este es el proceso a partir del cual se identifican criterios que sugieren cuál es la ontología (explicativamente) relevante. Pace Weisberg, es una abstracción que resulta de una analogía, no de la eliminación de factores que se han mostrado causalmente irrelevantes en la experimentación. En este sentido, la abstracción no es mera omisión. Usar la palabra abstracción para describir el papel epistémico de los modelos analógicos implica usar el término en un sentido más general, un sentido que engloba a lo que en la visión tradicional se conoce como “distorsión deliberada” (i.e.: idealización) y omisión de propiedades pero también razonamiento analógico. Lo que estoy tratando de hacer con ello es regresar a una noción de abstracción que recupera la dimensión cognitiva del término.<sup>29</sup>

Llamaré al tipo de modelo que sugiere criterios de relevancia en virtud del establecimiento de una analogía entre dos sistemas *modelo analógico*. Estos modelos no son representaciones en el sentido representacionista mencionado en los primeros dos capítulos, pues su trabajo epistémico no se puede justificar en términos una relación de similaridad modelo-mundo, pues no se sabe si de hecho

---

<sup>29</sup> Otros autores que no pretenden que haya una diferencia cualitativa entre omisión y falsa representación eligen abarcar la falsa representación y la omisión con el término “idealización” (Teller 2008, cf. McMullin 1985). Yo he preferido retener el término abstracción, pues quiero recuperar algunas de sus dimensiones cognitivas. Para una postura que sí considera una distinción cualitativa entre estos dos conceptos ver (Levy 2018).

existe esa similitud, sino que se supone que la hay y con ello se desencadena un proceso de razonamiento. Además, el papel epistemológico primordial de estos modelos no está en su facultad de ser representaciones “indirectas” o “sustitutas” de un sistema en el mundo que se quiere estudiar. Su trabajo epistémico se basa en sugerir abstracciones productivas en el sentido que generen criterios de relevancia e importen herramientas epistémicas para analizar esos elementos relevantes. Las células galvánicas realizan este doble trabajo: por un lado sugieren cuáles son los aspectos explicativamente relevantes de la célula nerviosa, y por otro importan las herramientas analíticas de la fisicoquímica y las ponen al servicio de la neurofisiología.

### **2.3 El perfeccionamiento de los criterios de relevancia y la incorporación del circuito de Hodgkin y Huxley**

La teoría de la membrana de Bernstein se mantuvo vigente hasta los años cuarenta, cuando fue posible hacer mediciones intracelulares en los recién descubiertos axones gigantes de calamar. Estas enormes células nerviosas permiten mediciones que son órdenes de magnitud más precisas que las que se realizaban hasta ese momento por fuera de células nerviosas, mucho más pequeñas, de otros organismos. Varios científicos, entre los que estaban Cole, Curtis, Marmont, Hodgkin, Huxley y Katz; se dedicaron a generar una nueva técnica experimental alrededor de este generoso material, que permitió tener una caracterización más precisa de las corrientes iónicas transmembranales durante la excitación nerviosa. Uno de los primeros hallazgos que tuvieron lugar una vez que se desarrolló instrumentación adecuada, fue que el modelo de Bernstein no es del todo correcto (las mediciones mostraron que no puede ser simplemente un ‘colapso’ de la membrana lo que explica la señal). El trabajo realizado por estos científicos, como ellos mismos lo han reconocido, debe verse como un desarrollo del modelo planteado por Bernstein a principios del siglo pasado (Hodgkin, 1964,

30):

Como el potencial de acción no es simplemente una neutralización del potencial, como Bernstein supuso, sino que involucra una inversión del potencial de membrana, su teoría tuvo que ser modificada en un aspecto importante. Pero el esquema general ha sobrevivido a la prueba del tiempo mejor que la mayoría de las teorías biológicas, y los supuestos acerca del papel de la membrana, que probablemente parecían especulativos a los contemporáneos de Bernstein, ahora se aceptarían sin cuestionamiento por la mayoría de los electrofisiólogos.

Basándose en una caracterización empírica de las corrientes eléctricas en el axón de calamar que realizaron ellos mismos, Hodgkin y Huxley idean un circuito eléctrico cuya respuesta a perturbaciones eléctricas sería equivalente a aquella que observan en las células nerviosas de calamar. Al deducir las ecuaciones del circuito y ajustarlas con base en las mediciones, estos investigadores obtienen un sistema de ecuaciones diferenciales cuya aproximación a las soluciones arroja un comportamiento equivalente a la caracterización empírica que ellos toman como punto de referencia.

Para poder desarrollar el circuito equivalente, Hodgkin y Huxley consideran diferentes rasgos de la membrana como dispositivos electrónicos conectados en paralelo (Hodgkin y Huxley 1952e). La parte lipídica de la membrana, que no deja pasar iones, se considera como un capacitor con capacitancia constante, y el mecanismo de permeabilidad de potasio, desconocido en ese momento, como una resistencia variable. Esta resistencia está conectada en serie con una pila, que tiene un valor de voltaje que corresponde al equilibrio electroquímico de potasio para las concentraciones dentro y fuera de la membrana del axón de calamar tal y

como es calculado por la ecuación de Nernst. Otra resistencia se introduce en el circuito para hacer las veces de corrientes de sodio, y una más para la “corriente de fuga” que engloba otros iones que tienen una contribución muy pequeña al voltaje transmembranal total (ver Figura 2-5).

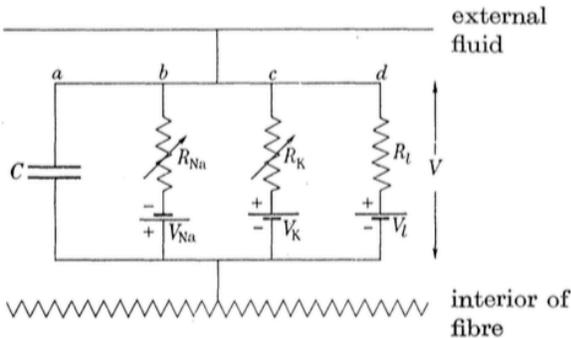


FIGURE 7. Diagram of an element of the excitable membrane of a nerve fibre: *a*, constant capacity; *b*, channel for Na; *c*, channel for K; *d*, channel for other ions (e.g. Cl). After Huxley (1954).

Figura 2-5 El circuito análogo a la membrana a partir del cual se obtienen las ecuaciones de Hodgkin y Huxley. Nótese que en la leyenda de la figura se menciona que se considera que la capacitancia es constante (imagen de Hodgkin 1958, 12).

El circuito análogo hace posible la modelación matemática del pulso nervioso a través de las ecuaciones que se pueden construir para el circuito. Para deducir las ecuaciones del circuito se utilizan las leyes de Kirchhoff, que dictan que la suma de las corrientes tiene que ser cero, además de la ley de ohm y la ley de Faraday. Eso nos da la primera ecuación del sistema de ecuaciones que constituye el modelo matemático de Hodgkin y Huxley. Las otras tres ecuaciones dictan el curso temporal de las variaciones en las variables *n*, *m* y *h*, que describen los cambios en la conductancia (el inverso de la resistencia) para los diferentes iones:

$$C_m \frac{dV}{dt} = -\bar{g}_K n^4 (V - V_K) - \bar{g}_{Na} m^3 h (V - V_{Na}) - \bar{g}_L (V - V_L) + I_{app}$$

$$\tau_n(V) \frac{dn}{dt} = n_\infty(V) - n$$

$$\tau_m(V) \frac{dm}{dt} = m_\infty(V) - m$$

$$\tau_h(V) \frac{dh}{dt} = h_\infty(V) - h$$

Este sistema de ecuaciones diferenciales describe el curso temporal de las corrientes transmembranales *en un punto del axón*. Para modelar la transmisión de esta onda de voltaje, como mencioné anteriormente Hodgkin y Huxley se basaron en *la ecuación del cable*. La ecuación del cable describe cómo decae esta señal basándose en la idea de que el cable se puede modelar como una cadena de circuitos puntuales, como indica la Figura 2-6.

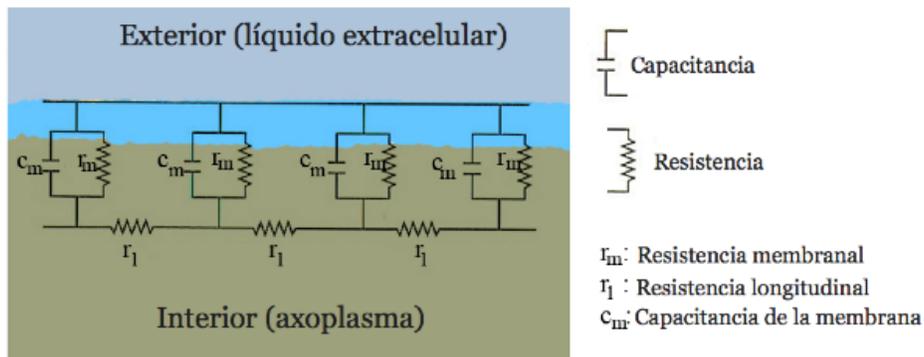
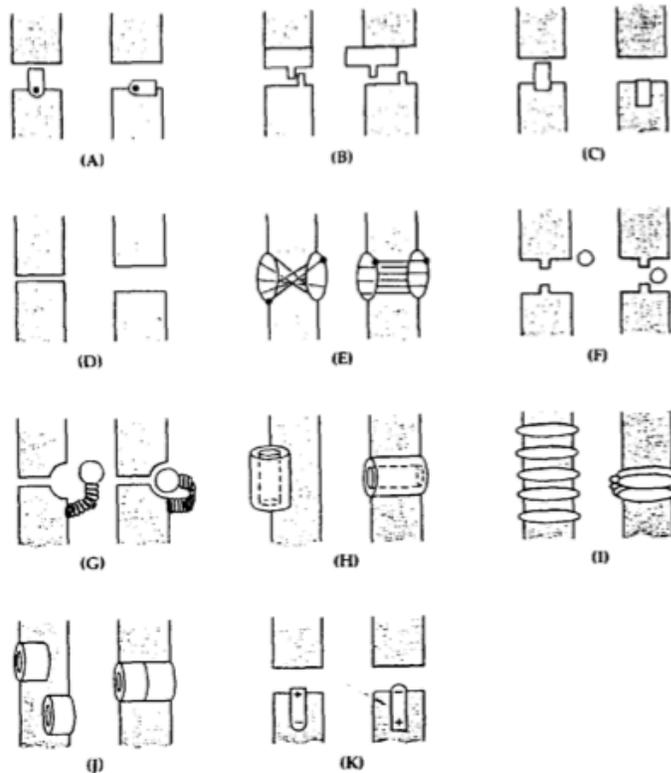


Figura 2-6 Esquema del circuito cuyas ecuaciones modelan la transmisión pasiva de corrientes a lo largo de la célula nerviosa.

La investigación de la señal nerviosa que se construye sobre el trabajo de Hodgkin y Huxley se dirigió a la identificación del mecanismo que aumenta y

disminuye la permeabilidad de la membrana biológica. La membrana ya no se concibe como “colapsándose” y en ese acto volviéndose permeable a todos los iones, sino que hay una manera específica en la que la permeabilidad de la membrana varía y es diferente para cada especie iónica. La permeabilidad de sodio se activa muy rápidamente después de una estimulación supra umbral, pero también se inactiva ella misma después de unas micras de segundo. En cambio, la permeabilidad a potasio tarda en aumentar después de la estimulación supra umbral, y también se vuelve menos permeable de manera paulatina, no de manera repentina como lo hace la de sodio. Una vez que se cuenta con esta caracterización de la señal nerviosa resulta interesante preguntarse cómo es posible que haya esta permeabilidad diferenciada para distintas especies iónicas, por lo que la comunidad se abocó a investigar cuál es el mecanismo de permeabilidad de uno y otro ion. La figura a continuación contiene representaciones de los diferentes mecanismos que eran considerados por la comunidad en las primeras dos décadas desde la publicación del modelo.



**4 POSSIBLE MECHANISMS FOR CHANNEL GATING**

A gate could rotate or slide (A, B, C). The pore might pinch shut or twist (D, E). A free or tethered particle might block it (F, G). The pore might swing out of the membrane (H) or assemble from subunits (I, J). The passage of ions might be stopped by an unfavorable charge in the channel (K).

Figura 2-7 Posibles mecanismos de cambio de permeabilidad de la membrana neuronal. De Hille 1992

Unas décadas después de la publicación del modelo HH, se descubrió que en la membrana lipídica existen proteínas que forman canales a través de los cuales pueden pasar iones (ver Figura 2-8). Esto conduce a una segunda etapa de investigación eléctrica de la señal nerviosa, en la que Hodgkin y Huxley no son los únicos responsables, que se dedica a caracterizar el mecanismo de permeabilidad en la membrana en términos de canales iónicos formados por proteínas transmembranales, que tienen mecanismos sensibles a voltaje que abren y cierran poros en su interior; poros que son específicos a distintas especies de

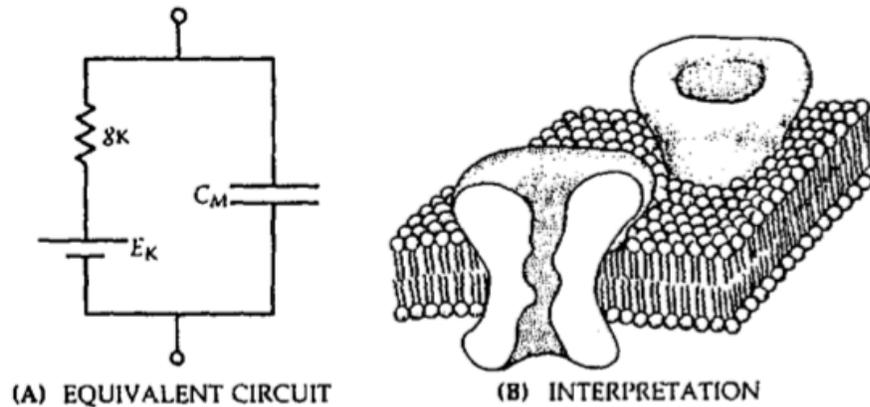
iones.<sup>30</sup> Lo que explica la señal nerviosa de acuerdo con esta manera de modelarla es el comportamiento de estos canales proteicos en un contexto electroquímico producido por las diferencias de concentraciones iónicas a través de la membrana neuronal.

Hoy en día mucha investigación en neurociencia básica investiga las proteínas en la membrana que forman canales iónicos. Por ejemplo, se investiga cómo es que estas proteínas dejan pasar un tipo de ion, aunque no otro; qué mecanismo les permite ser sensibles a potenciales eléctricos y abrirse cuando el potencial a través de la membrana rebasa cierto umbral; cómo se abren y se cierran; cómo responden a la anestesia; etc. Básicamente, entender cómo funcionan los canales es entender cómo las neuronas mandan señales, o a eso es a lo que ha llegado la investigación trazada por la integración análoga de la célula galvánica y el circuito HH.

Las células galvánicas, la equiparación de la membrana con un capacitor y una resistencia y la diferencia de concentraciones a través de la membrana con una pila son todas metáforas que han jugado un papel muy importante en la configuración de la señal nerviosa como el objeto de estudio científico que después es capturado por las ecuaciones de Hodgkin y Huxley.

---

<sup>30</sup> Esta postura se fortalece primero con el desarrollo de la técnica de patch clamp por Neher y Sackmann en 1976 y posteriormente con la cristalografía de rayos X del canal de potasio reportada en Doyle et al., 1998.



### 5 TWO VIEWS OF A $K^+$ -SELECTIVE MEMBRANE

In electrical experiments the membrane acts like an equivalent circuit with two branches. The conductive branch with an EMF of  $E_K$  suggests a  $K^+$ -selective aqueous diffusion path, a pore. The capacitive branch suggests a thin insulator, the lipid bilayer.

Figura 2-8 En esta imagen se muestra la manera en la que se concibe la membrana neuronal de acuerdo con la explicación compatible con el modelo HH. Esta noción de la membrana obedece a los criterios de relevancia que se articularon a partir de la integración de las analogías de la membrana celular con una membrana semipermeable, del lado derecho, y el circuito eléctrico, del lado izquierdo (imagen de Hille, 16).

Las diferentes analogías van encadenándose conforme avanza el proceso de modelación. La relación entre el valor de las pilas en el circuito y la ecuación de Nernst muestra que el circuito equivalente no es una analogía independiente de la analogía con las células galvánicas. En la parte más central del modelo de Hodgkin y Huxley se encuentra la analogía con las células galvánicas, ya que se considera que las mediciones en el voltaje se explican en términos de corrientes de iones a través de la membrana biológica entendida como una membrana semipermeable. Pero el desarrollo a través de un circuito equivalente hace

salientes algunos otros rasgos de la fenomenología. Por ejemplo, además de la necesidad de decidir si la capacitancia de la membrana lipídica es constante o no, resulta importante determinar si las corrientes a través de los canales en la membrana son óhmicas o no lo son (Hodgkin y Huxley 1952c).

La manera en la que las diferentes analogías sugieren criterios de relevancia para la modelación de la señal nerviosa parece obedecer a un proceso que va más allá de la noción de mera omisión e idealización que se comentan en la literatura sobre modelación científica. Por un lado, la manera en la que las analogías sugieren de manera más sistemática tanto omisiones como representaciones de cierto tipo, no está presente en la idea de que al modelar uno omite o falsea propiedades aisladas del sistema diana. A continuación examinaremos con más detalle los conceptos de omisión y falsa representación y su capacidad para describir el tipo de proceso de modelación que he descrito en este capítulo. Esto va a implicar analizar concepciones de abstracción como más que mera omisión.

### 3 La dimensión constructiva de la abstracción

A continuación sugeriré que para comprender los procesos de modelación aquí presentados, y en particular para comprender el papel epistémico de los modelos analógicos, es necesario considerar nociones de abstracción que examinen dimensiones de la abstracción mas allá de la mera omisión. En el sentido que me interesa, decir que la abstracción no es mera omisión implica que la abstracción introduce elementos y no sólo los sustrae, lo que implica que la abstracción tiene una dimensión constructiva<sup>31</sup> Considerar esta dimensión “aditiva” de la abstracción implica que la abstracción en la modelación no se reduce a la eliminación de rasgos objetivamente (en un sentido fuerte) irrelevantes en el modelo. Para distinguirla del sentido representacionista de abstracción como omisión, me referiré a esta noción como la noción “constructiva” de abstracción, y a las abstracciones de este tipo las llamaré “abstracciones constructivas.”

Como veremos a continuación, la abstracción también puede jugar un papel en la determinación de cuáles rasgos serán considerados irrelevantes, y en este sentido la abstracción construye criterios de relevancia. Estos criterios muchas veces son analizados desde la perspectiva de lo que se termina omitiendo, pero eso no quiere decir que esa omisión no tenga un trasfondo cognitivo, que es lo que nos va a interesar aquí. Una vez que se reconoce este papel constructivo de la abstracción, la diferencia sustancial que muchos autores creen que existe entre falsas representaciones y omisiones – porque las primeras falsean mientras que las

---

<sup>31</sup> Esta no es la única manera de entender la dimensión constructiva de la abstracción, para otra noción, ver el concepto de abstracción “aditiva” en (Barceló 2018, capítulo 1).

segundas no – no es tan fácil de sostener. Si se puede o no hacer esa distinción depende de cómo sean esos elementos constructivos.<sup>32</sup>

### **3.1 Abstracción no es mera omisión**

Como vimos en la introducción, el papel epistémico de las idealizaciones en ciencia se ha vuelto un tema de discusión muy importante en la filosofía de la ciencia contemporánea. La idealización ha sido concebida como un rasgo de teorías científicas y modelos que se caracteriza como la introducción de supuestos falsos o la distorsión intencional de rasgos en la representación de un fenómeno o sistema del mundo. Para McMullin, la idealización abarca “distorsión del original” así como “dejar a un lado algunas componentes de un complejo con el fin de enfocarse mejor en las restantes” (McMullin 1985, 248). Recientemente el término “idealización” se ha reservado para la “distorsión del original” y el término abstracción para referirse a “dejar de lado” u “omitir” factores irrelevantes. También vimos en la introducción que para algunos autores la idealización y la abstracción entendidas de este modo corresponden a procesos diferentes e independientes. Incluso hay autores que han concebido a la falsa representación y a la omisión como operaciones que afectan de manera puntual la representación de propiedades; de modo que es posible decir respecto de las propiedades del fenómeno modelado si en el modelo ha sido idealizada, omitida, o se conserva tal como es en el modelo (Jones 2005, p. 183);

---

<sup>32</sup> Esto aún a las dudas que ya existían de si realmente se puede distinguir entre falsa representación y omisión de manera tajante. No es claro, por ejemplo, si eliminar la fricción en un modelo del péndulo sea una cuestión de falsa representación o de omisión. Esto explica por qué algunos autores deciden englobar tanto a la falsa representación como la omisión bajo el término más general de “idealización” (McMullin 1985, Teller 2008).

Si el modelo representa a un sistema como teniendo las propiedades  $\Phi_1, \Phi_2, \dots, \Phi_n, \dots$ , y careciendo las propiedades  $\phi_1, \phi_2, \dots, \phi_n, \dots$ ; entonces un aspecto dado de la imagen del sistema presentado por el modelo es una idealización solo cuando ese aspecto de la práctica representa al sistema como teniendo un  $\Phi_i$  que de hecho no tiene, y/o como careciendo un  $\phi_i$  que de hecho sí tiene.

Vimos también que los autores que siguen el programa representacionista tienden a dar cuenta del papel epistémico de los modelos en términos de la fidelidad de la representación que el modelo hace de un sistema diana. Este planteamiento sugiere que para dar cuenta de la modelación científica es necesario comprender cómo es que los modelos obtenidos, a pesar de involucrar omisiones y falsas representaciones, permiten a los científicos adquirir conocimiento del mundo. La idea de fondo es que los modelos permiten la adquisición de conocimiento en virtud de que hay rasgos que están en relación de isomorfismo o similaridad con el sistema diana.<sup>33</sup>

Esta narrativa es consistente con la idea de que es importante para el proyecto de investigación de filosofía de la ciencia dejar de lado procesos psicológicos concomitantes a la actividad científica. Según esta idea de qué es la filosofía de la ciencia, no se debe de tomar en cuenta la abstracción como proceso psicológico para estudios filosóficos de la ciencia, como se hace en otras disciplinas.<sup>34</sup> En cambio, las nociones de falsa representación y mera omisión que juegan un papel

---

<sup>33</sup> Estos rasgos no podrían ser los rasgos idealizados ni los omitidos.

<sup>34</sup> En la introducción mencioné que la noción de abstracción como omisión hace de lado un sentido de abstracción que abarca procesos de razonamiento y no se enfoca en los productos de dicho proceso, como hacen las nociones de falsa representación y omisión (Coniglione 2004, Martínez y Huang 2011, cf. Winther 2014 y sección 2.1).

importante en las discusiones contemporáneas sobre modelación científica se concentran en la manera en la que los modelos, entendidos como *productos terminados*, difieren de aquello que se supone que representan, o no capturan todos los rasgos que tiene ese objeto (lo que Knuuttila y Boon 2009 llaman la perspectiva de ‘ciencia terminada’).<sup>35</sup>

En cambio, en la narrativa que yo he reconstruido de la modelación de la señal nerviosa, muchas ‘omisiones’ y las ‘falsas representaciones’ son promovidas por un mismo modelo analógico. Por ejemplo, la analogía con células galvánicas simultáneamente omite la importancia de los neurofilamentos en el interior del axón, y concibe a la membrana como una membrana semipermeable. Uno podría describir el proceso de modelación de Hodgkin y Huxley en términos de que las variaciones en la capacitancia se *omitieron*, mientras que la membrana se *representó falsamente* como un capacitor con capacitancia constante. Pero si la modelación se describe de este modo, no se aprecia el hecho de que ambas abstracciones están relacionadas en tanto que se producen debido a que se está concibiendo la membrana celular a la luz de modelos analógicos particulares. Pero ambas cosas están relacionadas, y están subordinadas a la idea de que la membrana nerviosa se puede comparar con un circuito eléctrico. Esta relación estrecha entre los rasgos de la representación que son motivados por analogías no es reconocido por una narrativa representacionista. La idea de que se representa falsamente esta propiedad y se omite esta otra no refleja en lo absoluto la

---

<sup>35</sup> La noción de abstracción como mera omisión deja de lado el papel de la abstracción en los procesos de obtención de criterios de relevancia. En la medida que estos criterios de relevancia no se reducen a criterios de relevancia causal sino que involucran procesos de razonamiento, preguntarse por estos procesos de razonamiento es preguntarse por procesos de ‘abstracción’ en el sentido que se usa en muchos ámbitos fuera de la filosofía de la ciencia. Ahondar en los orígenes de los criterios de relevancia es profundizar en los procesos de razonamiento detrás de la omisión, es decir, es considerar a la abstracción como algo más que ‘mera omisión.’ Ver capítulo 3.

*sistematicidad* que existe entre las supuestas idealizaciones y omisiones que son motivadas por los modelos analógicos.

Asimismo, tampoco es claro que la parte constructiva que proviene de las analogías puede siempre considerarse como falsa representación, pues muchas veces no se sabe si son falsas o no. Si la membrana neuronal es o no es una membrana semipermeable es una pregunta que excede las capacidades científicas al momento de modelar. Este tipo de abstracciones constructivas no se pueden calificar de “distorsiones intencionales,” pues no necesariamente se tiene la intención ni se es consciente de que producen una distorsión, o más realistamente, no se puede saber si son o no acertadas, sino que son maneras de administrar recursos epistémicos que pasan a formar parte de un conjunto de normas implícitas en la representación (en este caso, la norma de que la capacitancia de la membrana debe ser tomada como constante). Esto significa que si uno considera un modelo aislado, no necesariamente serán distinguibles los aspectos idealizados de los que están siendo representadas “correctamente.”

### **3.2 Abstracciones constructivas**

A pesar de que el concepto de abstracción como omisión es bastante extendido en la discusión contemporánea sobre modelación científica, hay algunos autores que sugieren que es necesario recuperar el sentido de abstracción como algo más que mera omisión para poder dar cuenta de la modelación como un proceso de aprendizaje (Cartwright, Nersessian 2002, Radder 2011, Martínez y Huang 2011). Como veremos a continuación, de fondo hay una discusión respecto de qué significa generalizar y si hay diversas maneras de generalizar o no las hay. Radder defiende que la abstracción tiene que ver con la generalización en el sentido de la identificación de rasgos *no-locales* de situaciones específicas. Esto implica que los rasgos no locales son abstractos en el sentido de que son *extensibles* a otros

contextos.<sup>36</sup> Nersessian, por otro lado, sugiere que la abstracción tiene que ver con la generalización en tanto que significa una pérdida de especificidad. Nersessian ha sugerido que se retome el concepto de abstracción como una categoría más general y se considere a la idealización (la falsa representación) y la omisión, como tipos de abstracción en el sentido de pérdida de especificidad que son importantes en la modelación científica.<sup>37</sup>

Tanto Nersessian como Radder discuten contra la idea de que el único sentido de generalización que es importante en el contexto de la práctica científica es el sentido “clásico” según el cual generalizar consiste en identificar rasgos en común a través de un conjunto de instancias. Esta noción de generalización aristotélica está asociada con la noción de mera omisión pues lo que se hace cuando se generaliza de este modo es eliminar los rasgos accidentales y conservar los rasgos esenciales (universales). En cambio, estos autores defienden que la abstracción

---

<sup>36</sup> Además, Radder distingue entre *separar* y *dejar fuera* como dos tipos de omisión que son importantes en la práctica científica, solo uno de los cuales (el dejar fuera) está siendo tomado en cuenta en el representacionalismo. Lo que en el representacionalismo es llamado omisión Radder denomina “dejar fuera,”: “Al estructurar el mundo, nos enfocamos en elementos específicos de un proceso observacional general, y, al hacerlo, necesariamente dejamos fuera otros posibles elementos.” Radder sostiene que hay otra manera de dejar fuera que es importante, como cuando “[nos] enfocamos en el resultado y no en el proceso – dejamos fuera todo excepto el resultado del proceso primero, o si el proceso observacional original y el previsto no son radicalmente diferentes, abstraemos de una parte del proceso original” (Radder 1996, 109-110, en inglés: “[we] focus on the result and not in the process - we leave out the everything but the result of the first process, or if the original and envisioned observational processes are not radically different, we abstract from a part of the original process”).

<sup>37</sup> Sin embargo, mientras que Nersessian parece sugerir que la falsa representación y la omisión son tipos de abstracción, yo creo que esto no es del todo correcto. La falsa representación y la omisión, como se entienden en el representacionalismo, son manifestaciones superficiales de procesos de abstracción. Preguntarse por el proceso de abstracción es preguntarse por el proceso cognitivo que llevó a esas falsas representaciones y omisiones. Por ello, la idealización y la omisión no son tipos de abstracción sino productos o resultados de tipos diversos de – ahora sí – procesos de abstracción.

permite hacer generalizaciones no universales. Para Radder, la generalización tiene que ver con la extensibilidad de rasgos de situaciones específicas a otras situaciones, lo cual es una cuestión de hecho, pues su realización material puede o no ser posible. En otras palabras, para Radder el que un objeto sea extensible (y por tanto abstracto) no es una cuestión universal pues depende de que se puedan realizar las condiciones en las que es posible sustentar esa extensión, y esto depende de capacidades materiales en un momento histórico. Por ejemplo, puede ser que no sea posible extender un objeto debido a que la tecnología del momento no es suficientemente avanzada.

Por otro lado, hay discusiones en la literatura en psicología sobre analogía que tienen problemas similares con las nociones aristotélicas de generalización y abstracción. Ohlsson y Lehtinen articulan una defensa a favor de un tipo de abstracción constructiva en su artículo *Abstraction and the Acquisition of Complex Ideas*. En este trabajo los autores se oponen a lo que denominan como “la doctrina clásica de la abstracción” que relacionan con la visión aristotélica de acuerdo con la cual el conocimiento de orden superior consiste de generalizaciones definidas como una recopilación de rasgos recurrentes de experiencias (38-39). Esta perspectiva considera a las instancias como epistémicamente previas a las generalizaciones. Esto es similar a la visión representacionista de modelación, en el sentido que el sistema diana es epistémicamente anterior a el modelo que construimos de él.<sup>38</sup> *Pace* la doctrina clásica de la abstracción, Ohlsson y Lehtinen argumentan que la “abstracción engendra similaridad y no viceversa” dado que “la gente experimenta particulares como similares en la medida que, y debido a, que esos particulares son reconocidos como instancias de una misma abstracción” (41).

---

<sup>38</sup> De acuerdo con el representacionismo es el resultado de nuestras observaciones del sistema diana que dejamos de lado algunos rasgos y nos concentramos en aquellos que son explicativamente relevantes.

Si interpretamos el caso de estudio de acuerdo con la noción de abstracción de Ohlsson y Lehtinen, podríamos decir que las similitudes entre la membrana bilipídica y un capacitor, o entre la membrana bilipídica y un resistor, solo se vuelven salientes al considerar los iones como “cargas”, y por tanto al movimiento de iones como corriente eléctrica. Al concebir el movimiento de iones y el movimiento de electrones como instancias de una misma abstracción – corriente eléctrica – se genera un marco en el cual es posible establecer similitudes entre elementos de la célula nerviosa y elementos de un circuito.

De acuerdo con investigaciones recientes en psicología, la aparente tensión entre visiones de la analogía y por consiguiente de la abstracción como el resultado de identificación de rasgos comunes, y visiones de la analogía como promotora de similitudes (y por tanto de abstracciones) se ha interpretado erróneamente como una competición entre dos maneras de entender la analogía, cuando en realidad son dos rasgos del razonamiento analógico (Guerin et al 2014, 16; énfasis añadido):

Hay dos procesos importantes en la analogía, primero i) el proceso de determinar cómo interpretar o representar dos situaciones (a menudo referidas como una fuente y un blanco), y en ocasiones esto significa imponer una representación (o un punto de vista) que los hace similares. Segundo, ii) hay un proceso de identificación de similitudes entre dos situaciones, creando un mapeo entre las partes que las componen. El proceso ii) puede darse de forma pura (sin necesidad de los efectos distorsionantes del proceso i), *si asumimos* que las situaciones tienen representaciones fijas e inmutables y que el agente cognitivo navega dicho paisaje de representaciones notando esta y aquella similitud. Pero si

observamos cómo la analogía trabaja típicamente en procesos perceptuales y cognitivos como el reconocimiento, resolución de problemas, formación de conceptos, etc., encontramos que la analogía altera el paisaje al cambiar las representaciones de las situaciones. En lo que se refiere a este aspecto, es mejor pensar a la analogía como un proceso que plantea<sup>39</sup> a las situaciones como similares.

Es precisamente la suposición de que el agente cognitivo navega un paisaje de representaciones notando diferentes similitudes que son independientes de la práctica el que descansa detrás del representacionalismo y la manera en la que da cuenta de la modelación. La pregunta relevante es si es posible dar cuenta del papel epistémico de los modelos, y en particular de modelos analógicos, en términos de un mapeo entre el análogo y el sistema diana, es decir, con una noción de razonamiento analógico que supone lo necesario para no preocuparse por cómo las analogías sugieren similitudes. Considerando que la modelación es un caso de actividad epistémica que involucra la resolución de problemas y de formación de conceptos, (Guerin et. al. 2014) sugerirían que no está justificada la asunción de que los científicos simplemente mapean de un modelo a un sistema diana. Todo esto apunta a la importancia de considerar ambos rasgos del razonamiento analógico para el análisis filosófico de la modelación científica.

Los estudios de caso nos sugieren que será difícil negar que en el caso de modelos analógicos, el papel de la analogía es más rico que simplemente retratar un fenómeno en el mundo en una representación. Como hemos visto, implica sugerir criterios de relevancia, y reclutar artefactos epistémicos de otros dominios para la investigación de esos criterios de relevancia. Como argumento a continuación, esto se puede rescatar, sin necesidad de recurrir a criterios correspondentistas, en

---

<sup>39</sup> “renders.”

términos de su papel en la integración de representaciones heterogéneas (ver sección 3.4).

En un artículo en el que examinan el uso de analogías en biología sintética para usar “resultados teóricos, herramientas, métodos, templados y conceptos de otros campos y disciplinas,” Knuuttila y Loettgers examinan la manera en la que los biólogos involucran razonamiento analógico (Knuuttila y Loettgers, 2014). Sus investigaciones sugieren que la comprensión del papel del razonamiento analógico en términos de mapeo entre modelos y sistemas diana es muy estrecho, pues el objetivo no es encontrar un mapeo sino “algo más sutil”, ya que las analogías son “[u]na herramienta utilizada por científicos para conceptualizar y lidiar con fenómenos novedosos y menos conocidos.” De acuerdo con las autoras, la importancia de las disanalogías y la naturaleza tentativa de muchas de estas analogías apuntan hacia “la inadecuación de la pareja fuente-blanco como la unidad básica del razonamiento analógico.” En lugar de este papel representacional típicamente asociado a la analogía, las autoras encuentran que las analogías son una herramienta para la integración de recursos heterogéneos de investigación: “El razonamiento analógico que tiene lugar en la ciencia integra en un tejido una serie de herramientas, métodos, y conceptos heterogéneos de diferentes disciplinas” (2014, 78).<sup>40</sup>

Todo lo anterior sugiere que el papel epistémico de los modelos analógicos también involucra rasgos *constructivos* del razonamiento analógico, mismos que no se recuperan en términos representacionistas. Por esta razón sugeriré a

---

<sup>40</sup> En la siguiente sección desarrollaré la idea de que el papel epistémico primordial de los modelos analógicos es la integración de representaciones heterogéneas con apoyo en el trabajo de Martínez 2014a.

continuación que es más adecuado concebir a los modelos analógicos como artefactos epistémicos que como modelos en el sentido representacionalista.

### **3.3 Modelos analógicos como artefactos epistémicos**

Como vimos en la sección 1.3.2, Knuuttila ha propuesto que los modelos deben de ser analizados filosóficamente desde la perspectiva de que estos son objetos concretos creados intencionalmente por individuos para la realización o facilitación de tareas epistémicas (Knuuttila 2005, 1269; Knuuttila 2011, 267). Las tareas epistémicas para las cuales se desarrollan los artefactos epistémicos pueden incluir la tarea de fungir como representaciones vicarias, pero no se reducen a ella. Esto permite comprender de manera más adecuada el papel epistémico de los modelos analógicos, ya que estos se pueden entender como artefactos epistémicos cuya aportación epistémica yace en reclutar habilidades y conjuntos de artefactos epistémicos desarrollados para otros contextos. Esto permite apreciar el papel de modelos analógicos en los estudios de caso, como el papel de la célula galvánica, que permite usar la ecuación de Nernst – una ecuación de la fisicoquímica – para calcular el voltaje transmembranal de las células nerviosas. Asimismo, la analogía entre la membrana neuronal y el circuito eléctrico permite usar ecuaciones y leyes del electromagnetismo para modelar matemáticamente la membrana nerviosa.

Como artefactos epistémicos, *los modelos analógicos se pueden entender como un tipo especial de artefacto epistémico que a través del razonamiento analógico permite sugerir criterios de relevancia<sup>41</sup> y transferir estrategias de análisis de*

---

<sup>41</sup> Es importante distinguir el tipo de criterios de relevancia que me interesa a mí del tipo de criterios de relevancia que (Bartha 2010) discute, pues ambos están vinculados a la analogía. Mientras que a mí me interesan los criterios de relevancia que juegan un papel en la individuación del sistema que se va a investigar, Bartha está interesado en criterios de relevancia que juegan un papel en argumentos analógicos. El proyecto de Bartha es

*otras prácticas para el estudio de esos rasgos “relevantes.”* Como veremos a continuación, este papel epistémico se puede relacionar con la capacidad de los modelos analógicos para integrar representaciones heterogéneas. Resumiendo, podemos entender a los modelos analógicos como artefactos epistémicos que permiten formular el problema de manera que permiten reclutar un conjunto de artefactos epistémicos asociados a otros dominios de investigación.

La postura artefactual de Knuuttila desdibuja la importancia de la relación modelo-mundo para la comprensión del papel epistémico de la modelación. Algunos autores han interpretado la propuesta de Knuuttila como una propuesta anti-representacional, pero esto es incorrecto. Lo más adecuado es definirla como una propuesta anti-representacionista en el sentido que pretende ir más allá de la

---

mostrar cómo los argumentos por analogía hacen plausibles hipótesis científicas. Bartha no está interesado en cómo las analogías sugieren criterios de relevancia sino en clasificar diferentes tipos de criterios de relevancia que juegan un papel en la evaluación de argumentos analógicos. En cambio, yo estoy preocupada por cómo criterios de relevancia para la modelación son promovidos por lo que llamo modelos analógicos, que son analogías en el sentido del “papel amplio de analogía” como es descrito por Bartha (2010, 11-12) :

Es importante aquí distinguir entre el papel amplio de analogía, de proveer una metáfora subyacente para un programa de investigación sostenido, y el papel estrecho de jugar un papel como base para un argumento analógico. [...] Las metáforas pueden proveer modelos e imágenes que dan forma a nuestra percepción de fenómenos, y pueden establecer un agarre que es difícil de sacudir. Los argumentos analógicos individuales, en cambio, son menos grandilocuentes.

Bartha explica en esa sección que a él no le interesa la analogía en el sentido amplio, que es lo que a mí me interesa porque apunta a la dimensión constructiva de la abstracción. Este papel amplio de la analogía es el sentido *i*) al que se refieren (Guerin et. al. 2014) en la cita que aparece antes.

noción de representación subyacente al representacionalismo.<sup>42</sup>

Interpretar el papel epistémico de los modelos en términos artefactuales en vez de representacionalistas tiene algunas consecuencias para las discusiones filosóficas sobre la modelación científica. Parte de las razones por las cuales la discusión filosófica sobre la modelación científica ha sido considerada una discusión importante es que se piensa que la modelación es el *súmmum* de la representación científica. Esta intuición está respaldada en la idea de que son las correspondencias modelo-mundo las que son epistémicamente relevantes.<sup>43</sup> De ser verdad, esto implicaría que hay algo especial en la representación científica que le confiere un papel epistémico privilegiado con respecto de la representación en otro tipo de prácticas humanas.

---

<sup>42</sup> De acuerdo con Knuuttila, el problema de la representación no puede simplemente hacerse de lado en una visión artefactual de la modelación, pues es un problema que reaparece en casi todos los ámbitos de la actividad humana. La sugerencia de Knuuttila es no tratar de justificar la modelación científica en una noción de representación, ya que la representación en distintas prácticas puede entenderse de diferente manera, y no parece ser viable dar cuenta de la representación de manera sustantiva. Knuuttila menciona otras nociones de representación además de la representación vicaria como importantes para una visión artefactual. En su consideración de estos otros sentidos de representación, Knuuttila explícitamente expresa su deuda con la manera en la que investigadores provenientes de estudios de la ciencia y la tecnología así como de la historia de la ciencia conceptualizan la representación (2005, 34). En particular, Knuuttila expresa su deuda con Rheinberger 1997 y Knorr Cetina 1999, 2001. Sin embargo, Knuuttila no se va a enfocar en desarrollar una propuesta sustantiva de la representación para la comprensión de la modelación científica, sino que va a hacer de lado el problema de la representación siguiendo la postura deflacionaria de Suárez (2004). Hacia el final del trabajo aportaré a la caracterización de una noción de representación que puede ser útil para entender las diferencias entre maneras de modelar lo que se piensa que es un mismo objeto científico (como la señal nerviosa).

<sup>43</sup> Sin embargo, no todo mundo está de acuerdo con que la representación científica es un tipo de representación diferente de la representación en otras prácticas (ver por ejemplo Callender y Cohen 2006).

Si el papel epistémico de los modelos no se reduce a estas correspondencias, como sugiere la postura artefactual, entonces no es claro que los modelos que representan en un sentido que se pueda rescatar en términos correspondentistas sean epistémicamente privilegiados con respecto de otros artefactos epistémicos que no lo hagan. Al seguir la propuesta de Knuuttila deja de ser claro que los objetos que son candidatos a ser considerados ‘modelos’ en el sentido representacionalista sean artefactos epistémicos privilegiados con respecto de otros artefactos que también permiten adquirir comprensión del objeto de estudio aunque no en virtud de estar en relación de correspondencia con él.

Esto llevó a (Knuuttila y Voutilainen 2003, 1489) a equiparar el papel epistémico de modelos en el sentido representacionalista con programas de computadora analizadores de texto:

Al usar el analizador de texto como ejemplo, hemos intentado mostrar cómo el tratar a los modelos como artefactos epistémicos devela la afinidad del analizador de texto a varias otras cosas que los científicos llaman modelos. Adicionalmente, defendemos que la relación entre la modelación y la representación no es tan directa como se piensa a menudo. La vaguedad representacional, o mejor dicho la apertura representacional de un modelo no le impide jugar diversos roles epistémicos en la empresa científica.

Esto significa que en el gesto de reconocer el papel de modelos como artefactos epistémicos se rescata la importancia epistémica de otros objetos que juegan un

papel epistémico en la práctica científica pero cuyo papel claramente no es parasítico en relaciones modelo-mundo.<sup>44</sup>

### **3.4 Abstracción e integración de representaciones heterogéneas**

En el capítulo 2 examiné un proceso a lo largo de casi un siglo que ha resultado en la modelación de la señal nerviosa como una señal eléctrica, y rescato el papel de cierto tipo de modelos, que llamé *modelos analógicos*, en la articulación de criterios de relevancia para la caracterización del objeto de investigación. Argumentaré que el papel epistémico<sup>45</sup> de las dimensiones no representacionales de los modelos analógicos se relaciona con su capacidad para integrar representaciones heterogéneas en el sentido de (Martínez 2014a). En ese trabajo, Martínez defiende que la integración de representaciones heterogéneas es una forma de comprensión. Haré ver que es este tipo de comprensión el que promueven los modelos analógicos.

La tesis de Martínez es que la comprensión consiste en “rasgos que emergen de nuestro dominio sobre diferentes marcos explicativos (causales) que tiene lugar a través de la adquisición de destrezas asociadas a diferentes prácticas” (138). En particular, a Martínez le interesa en la manera en la que la integración de representaciones que en un principio no contribuyen a una visión homogénea del mundo promueve la comprensión. De acuerdo con el autor, el problema es que diferentes prácticas conducen a diferentes representaciones y estas representaciones no tienen por qué resultar ser agregativas solamente por ser representaciones del mundo. Martínez entiende la tensión entre representaciones

---

<sup>44</sup> Esto ha sido también resaltado por Rhienberger, quien ha considerado a los modelos, preparaciones y simulaciones como tres tipos de “objeto científico” que juega un papel muy importante en la práctica científica (Rhienberger 2015).

<sup>45</sup> Como mencioné en la introducción, estoy tomando a la epistemología en un sentido amplio que incluye a la comprensión.

como parte de la ciencia porque hay diferentes prácticas que requieren diferentes tipos de representaciones.<sup>46</sup> Esto convierte a la integración de representaciones heterogéneas en un tipo de logro epistémico.

A lo largo del proceso histórico de modelación que he examinado, se han utilizado modelos analógicos para constituir maneras de representar que permiten reclutar habilidades relacionadas con diferentes técnicas (electrónica, fisicoquímica, etc.). Para lograr esto, resultó necesario encontrar reglas de aplicación de las representaciones asociadas con las técnicas y artefactos que se quieren adaptar al nuevo escenario. Esto implica, precisamente, integrar representaciones que no son agregativas de origen (que son heterogéneas), pues representaciones asociadas al escenario análogo tienen que integrarse con representaciones en el nuevo escenario. Por ejemplo, las células galvánicas se pueden combinar con el circuito eléctrico, pero para que eso resulte en un modelo matemático cuyas soluciones se pueden aproximar, que sea consistente con los resultados empíricos obtenidos con fijado de voltaje, se tiene que suponer que la capacitancia es constante (en el capítulo 6 explico con cuidado la relación entre estos recursos representacionales y el supuesto de capacitancia constante). El supuesto de capacitancia constante entonces permite integrar representaciones heterogéneas provenientes de la fisicoquímica (la célula galvánica y ecuación de Nernst), la electrónica (diagramas de circuitos y correspondientes ecuaciones), y recursos matemáticos (la estimación de soluciones de sistemas dinámicos).

---

<sup>46</sup> Una manera de pensar acerca de las representaciones científicas que es diametralmente opuesta a la que proponen Martínez y Huang (2011) es la idea de que las representaciones científicas, en tanto que son representaciones (aproximadamente fieles) del mundo, combinado con la intuición de que sólo hay un mundo, tienen que integrarse poco a poco en una “imagen” global del entorno que nos rodea. Esta idea se encuentra en muchos autores, por ejemplo la noción del “unidad mosaico de la ciencia” del neo mecanicismo Craveriano (Craver 2007). Esta idea está respaldada por una noción de representación como “capturando” la realidad.

Para comprender la propuesta de Martínez es importante retomar brevemente la discusión en epistemología en la que algunos autores defienden que la comprensión es una virtud epistémica que no está subsumida a la verdad, que es el valor epistémico tradicionalmente considerado como primordial. Según los proponentes, es la comprensión y no el conocimiento, el fin epistémico primordial. En paralelo, hay una discusión de si la comprensión es fáctica o no lo es (cf. Elgin 2007). Los autores que defienden la primacía de la comprensión por sobre el conocimiento suelen pensar que la comprensión no se reduce a cuestiones fácticas, pues de serlo podría subsumirse bajo la verdad y por tanto al conocimiento. En particular, Martínez rechaza una propuesta fáctica por las razones mencionadas anteriormente, es decir, porque un proyecto fáctico cancela la posibilidad de llevar a buen término la búsqueda de la manera en la que los cuerpos de creencias en ciencia expresan normas y constreñimientos que emergen de las prácticas. Esto es porque las propuestas fácticas precisamente buscan normas empíricas (causales, estadísticas, etc.) y al hacerlo hacen de lado normas constituidas en prácticas. Martínez está en desacuerdo con la formulación fáctica que subsume estos dos rasgos en un logro epistémico, que es la noción de que comprender implica poseer conocimiento de la conjunción de proposiciones verdaderas que constituyen el cuerpo de creencias con respecto del cual se entiende determinada proposición.

El problema principal, muestra Martínez, es que esta propuesta tiene dificultades para dar cuenta de sentidos de “comprensión” relevantes en ciencia. Por un lado, descarta que la dimensión no proposicional de la práctica científica pueda contribuir a la comprensión (por ejemplo, el uso de diagramas, si es que se considera que la contribución epistémica de los diagramas no se reducen a proposiciones, como hace el autor). Por otro lado, no nos permite explicar por qué modelos falsos nos permiten comprender, ya que el cuerpo de creencias tiene que

ser verdadero (o centralmente verdadero, Kvanvig 2003) para explicar el progreso epistémico.

Hay dos dimensiones de la comprensión que se suelen tomar como rasgos de este tipo de logro epistémico (no fáctico). El primero es que la comprensión involucra de un modo u otro la articulación de un punto de referencia, de manera que comprender implica *situar* con respecto de ese cuerpo organizado que constituye una unidad, un todo. El segundo rasgo es que la comprensión se asocia con una reducción de los hechos o fenómenos que se toman como independientes entre sí. Es decir, la comprensión involucra el establecimiento de relaciones entre fenómenos o hechos.

La propuesta de Martínez es que “las diferentes prácticas llevan a diferentes tipos de representaciones. Esas representaciones a menudo son heterogéneas, y la integración de esas representaciones constituye comprensión” (138). A continuación explicaré con más detalle esta idea, pero primero la voy a ilustrar, ya que tenemos el ejemplo de la señal nerviosa a la mano. La primera parte, “las diferentes prácticas llevan a diferentes *tipos* de representaciones”, se puede ejemplificar con las diferentes representaciones que se generan desde la fisicoquímica, asociadas a las membranas semipermeables, y las representaciones generadas desde la electrónica, como las representaciones de circuitos eléctricos. En el primer caso, tenemos representaciones de las membranas semipermeables como paredes rígidas y porosas. Se tiene también cierto tipo de ecuaciones, como las ecuaciones de Nernst, o de Nernst-Plank, para representar las relaciones entre las concentraciones iónicas y el voltaje transmembranal en células galvánicas. En el segundo caso, tenemos representaciones de la electrónica, como son los diagramas de los circuitos, las ecuaciones que relacionan el voltaje, corriente, resistencia y las leyes de Kirchhoff, Ohm y Faraday, que norman esas relaciones.

Las células galvánicas y los circuitos eléctricos son parte de diferentes prácticas, e implican diferentes tipos de representaciones.

Para entender el punto de Martínez es importante primero definir qué son representaciones heterogéneas y homogéneas. Las representaciones homogéneas son no agregativas en el sentido que no se pueden ver como representaciones de partes que pueden sumarse en la representación completa de un todo (144). Por ejemplo, si yo describo a la luna como un satélite de la tierra, esa representación es homogénea con respecto de una representación de la luna como un objeto con masa que está en órbita. Ambas representaciones se pueden integrar en una misma descripción de la luna: la luna es una satélite de la tierra en tanto que es un objeto masivo que orbita alrededor de la tierra. Las representaciones heterogéneas son aquellas que no pueden integrarse en una misma descripción. Por ejemplo, la representación de la luna como un satélite de la tierra y como el regalo que se hacen los amantes son representaciones heterogéneas, pues no se suman a una misma descripción.

Martínez quiere combatir la tendencia a pensar que la heterogeneidad de las representaciones es una fase transitoria de nuestro conocimiento, que se “autocorriga” conforme la ciencia avanza. Según Martínez, una vez que se toma en serio la manera en la que el conocimiento se organiza en prácticas esta aseveración resulta muy cuestionable. Más bien, propone Martínez, las diferentes prácticas producen diferentes tipos de representaciones, e integrar estas representaciones heterogéneas es un tipo de avance epistémico. Martínez menciona dos formas en las que se da esta integración. Una es a través de abstracciones que permiten articular una perspectiva desde la cual las representaciones que antes eran heterogéneas se pueden ver como relacionadas (ver el ejemplo de la célula como computador a continuación). Otra forma en la que se integran es a través de regular el uso de las representaciones para que no

generen tensiones. Por ejemplo, cuando se utiliza la ecuación de onda para simular ciertos fenómenos de la luz y un análisis como partícula para simular otra serie de efectos lumínicos.

En el primer caso, que es en el que me voy a enfocar a continuación, para poder integrar representaciones heterogéneas es necesaria la identificación de una perspectiva que permita homogeneizar representaciones heterogéneas lo cual, por usar una metáfora, implica incluir en una sola perspectiva a ambos tipos de representaciones. Este tipo de avance epistémico es una forma de comprensión, en el sentido que implica la identificación de un todo organizado relativo al cual es posible orquestar aseveraciones epistémicamente válidas. Una de las maneras de homogeneizar representaciones, explica Martínez, es a través de la identificación de unidades simples que permiten articular una perspectiva desde la cual es posible validar explicaciones. El ejemplo que pone el autor es el concepto “la molécula como computadora” que proponen Regev y Shapiro como concepto “integrador” en biología (2002). Según estos científicos, conceptualizar a las moléculas como computadoras es una manera de integrar investigaciones que se está haciendo en diferentes ramas de la biología genética, que están en general bastante desconectadas. Martínez reinterpreta la contribución epistémica de estos investigadores como proponiendo que el concepto de molécula como computador es el tipo de unidad simple que permite una reducción de fenómenos independientes y así permite relacionar la investigación en diferentes prácticas en biología que estudian sistemas biomoleculares. Los científicos escriben en su artículo: “La ciencia de la computación podría proveer la abstracción que se necesita para consolidar el conocimiento de sistemas biomoleculares” (Regev y Shapiro 2002, 343), es decir, como bien apunta Martínez, están proponiendo el tipo de reducción que se da cuando se identifican unidades simples que promueven inteligibilidad a raíz de que funcionan como unidades explicativas simples para una serie de fenómenos que, si no se conciben en términos de esas

unidades, están epistémicamente desconectados. Por eso, la búsqueda de unidades simples no es la búsqueda de los fundamentos de una teoría sino “la búsqueda de una perspectiva que promueva la comprensión” (141). En este sentido, la comprensión involucrará la articulación de una perspectiva (standpoint), y por tanto no es fáctica.

En estos casos de integración de representaciones heterogéneas, encontrar la perspectiva adecuada, para Martínez, implica encontrar las *abstracciones adecuadas*. El papel epistémico de estas unidades simples es el de proveer relaciones entre diferentes perspectivas de manera tal que se pueden justificar una serie de inferencias (142). Aterrizando estas ideas en el caso presentado en este capítulo, podemos decir que no es lo mismo resistencia que porosidad, pero Hodgkin y Huxley y otros investigadores<sup>47</sup> encontraron una manera de homogeneizarlas a través de la modelación de la señal nerviosa. Este avance implicó relacionar el aumento en la porosidad de la membrana con una disminución en la resistividad de un conductor en un circuito como procesos análogos, lo cual sienta las bases para el avance en comprensión. Las unidades simples a partir de las cuales se organizarán las representaciones deben ser suficientemente abstractas para servir como trasfondo común (common ground) para una variedad de explicaciones que a la luz de la abstracción serán vistas como relacionadas entre sí. El papel de estas abstracciones, sin embargo, no recae en que sean verdaderas, por lo que la expresión “abstracción adecuada” no es una manera de referirse al grado de verdad, sino es un término que denota éxito en el ejercicio de integración de representaciones heterogéneas.

Asimismo, las unidades en común entre las representaciones de tipo fisicoquímico y de tipo electrodinámico se pudieron unir en el modelo de Hodgkin y Huxley a

---

<sup>47</sup> El primer diagrama de circuito representando la membrana nerviosa del que tengo conocimiento aparece en (Cole y Baker 1941, 779).

través de la noción de “carga.” El movimiento de electrones es, estrictamente hablando, movimiento de cargas negativas que conforma la corriente eléctrica que las leyes de Kirchhoff, Faraday y Ohm relacionan con otras variables y parámetros de la electrónica. La difusión de iones no es corriente en este sentido, *a menos que consideremos que la corriente es movimiento de “carga.”* Este concepto abstracto de “carga” es una unidad suficientemente simple y abstracta como para lograr integrar los principios involucrados en la fisicoquímica con los principios de la electrónica, de una manera en la que se justifican inferencias a partir de las leyes de la electrodinámica a la señal nerviosa. El movimiento de carga es una descripción que engloba al movimiento de iones tanto como el movimiento de electrones, y de esta manera se pueden homogeneizar las representaciones del terreno de la fisicoquímica con los de la electrónica y ponerlo a disposición de la neurofisiología para la generación de explicaciones de la excitabilidad neuronal.

De esta abstracción (constructiva) se deriva un mapa de similaridades entre dos campos (la fisicoquímica y la electrónica). Por ejemplo, la membrana se puede entender como un capacitor, la permeabilidad de la membrana se puede entender como una resistencia, y si la permeabilidad varía, como una resistencia variable. La diferencia de concentraciones se puede entender como una pila y gracias a ello, se ha encontrado una manera de integrar estos dos “sistemas de representación”: las corrientes de iones que pasan a través de la membrana se pueden representar también como corriente eléctrica a través de una resistencia, de manera que la fuerza electromotriz de las cargas es equivalente al valor del equilibrio fisicoquímico que establece la ecuación de Nernst.

Esto significa que estos modelos analógicos han sido epistémicamente productivos en el sentido de promover la identificación de abstracciones adecuadas que permiten desarrollar una perspectiva que justifica inferencias. En

el caso del modelo HH, el tipo de comprensión que se ha logrado es el que permite integrar representaciones de la fisicoquímica con representaciones de la electrónica para la examinación de la actividad nerviosa, por ejemplo, saber que la carga de la pila que determina la fuerza electromotriz que sienten los iones de sodio tiene que ser calculada por la ecuación de Nernst proveniente de la fisicoquímica. Así, las representaciones provenientes de estas diferentes prácticas científicas se han integrado para generar una perspectiva de análisis de la señal nerviosa.

En este capítulo traté las nociones tradicionales de idealización como falsa representación y abstracción como omisión. Defendí que la abstracción en la modelación científica no debe entenderse como mera omisión sino que debería entenderse como un proceso constructivo de abstracción. Nersessian, Radder, y Martínez y Huang han propuesto distintas versiones de ese tipo de abstracción. En la medida en que estas abstracciones constructivas juegan un papel importante en la modelación científica, debemos de considerar a la abstracción como un proceso cognitivo que no se reduce a la omisión de propiedades del mundo en la representación del mismo que se captura en un modelo. De acuerdo con nociones constructivas de abstracción, la falsa representación es una actividad que debe verse como un caso particular de la abstracción en lugar de concebirse como una actividad independiente y cualitativamente diferente a la abstracción. Posteriormente defendí que el papel epistémico de los modelos analógicos está relacionado con abstracciones constructivas apoyadas por razonamiento analógico que se va estabilizando en la práctica científica a través del uso de diferentes prácticas (que cultivan esas diferentes analogías).

A continuación examinaremos un par de procesos de modelación que tomaron rutas de abstracción alternativas a la que se tomó para desarrollar la visión eléctrica de la señal nerviosa que subyace al modelo de Hodgkin y Huxley. Las

abstracciones constructivas que se implican en estos diferentes procesos de modelación, muchas de ellas a partir de modelos analógicos, van a jugar un papel importante para comprender por qué los modelos en los que resultan son tan diferentes.

## **4 Propuestas alternativas de modelación de la señal nerviosa con base en analogías con sistemas termodinámicos que sufren transiciones de fase**

### **4.1 El desarrollo del modelo macromolecular de la señal nerviosa**

Alrededor de una década después de la publicación de las ecuaciones de Hodgkin y Huxley, Ichiji Tasaki realizó una serie de experimentos que apuntan a limitaciones importantes del modelo de Hodgkin y Huxley. *El desacuerdo que tiene Tasaki con el modelo de Hodgkin y Huxley no sólo es un desacuerdo respecto de cuál es la ecuación que debe describir la señal nerviosa, sino acerca de qué es la señal nerviosa.* Según Tasaki, la señal nerviosa no consiste únicamente ni primordialmente en corrientes iónicas transmembranales. A lo largo de su carrera como experimentador, Tasaki genera evidencia que pone en duda la supuesta selectividad de la membrana, que está en la base del modelo HH y, por supuesto, esta implícito en la conceptualización de la membrana celular como una membrana semipermeable (Tasaki 1982, 199-200). Además, Tasaki considera que la barrera relevante entre el interior y el exterior de la membrana neuronal no es la membrana lipídica, como es considerado en el modelo HH, sino que la membrana relevante es la capa lipídica en conjunción con una estructura interior de proteínas que recorre el axón.

Como veremos a continuación, las diferencias entre los procesos de modelación que llevan al modelo HH, por un lado, y el trabajo de Tasaki, por el otro, se pueden capturar como procesos divergentes de modelación, que a su vez se pueden rastrear al uso de diferentes modelos analógicos como andamios para el desarrollo de criterios de relevancia. Como vimos en la sección anterior, en la generación de las ecuaciones de Hodgkin y Huxley juegan un papel muy

importante las células galvánicas y algunos dispositivos electrónicos, en particular el circuito equivalente que propusieron Hodgkin y Huxley. Tasaki, en cambio, no se apoya en las células galvánicas sino en otra preparación llamada el Oscilador de Membrana. La analogía con el Oscilador de Membrana le permite apreciar el valor de un viejo modelo de las neuronas llamado el modelo del cable de hierro o modelo Ostwald-Lillie. Este modelo no figura en el razonamiento detrás del modelo de Hodgkin y Huxley sino que es retomado por Tasaki por su relación con el Oscilador de Membrana.

Tanto en el Oscilador de Membrana como el modelo del cable de hierro hay una relación entre el comportamiento excitable que manifiestan estas preparaciones y transiciones de fase en su membrana, lo cual interesó profundamente a Tasaki (1982, 265-266, citas omitidas):

Hay unos pocos sistemas electroquímicos inanimados que son capaces de producir las transiciones abruptas entre dos niveles de potencial y conductancia. En el caso del modelo de Ostwald-Lillie, los estados oxidados y reducidos de la superficie del cable de hierro (inmerso en ácido cítrico) corresponden a los dos estados discretos; una transición puede ser inducida al variar la concentración de ácido nítrico así como por corrientes eléctricas. En el modelo hidráulico de Teorell (1959), la existencia de perfiles de concentración estables en los poros de vidrio fritado o de un capilar de vidrio provee la base de las transiciones observadas.

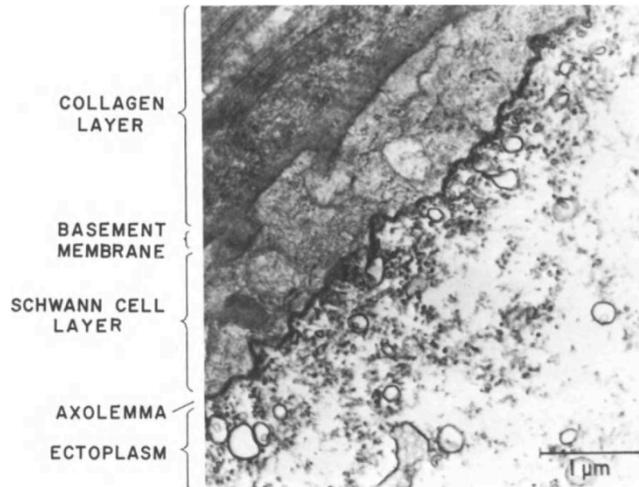


Figura 4-1 microscopía electrónica de una sección transversal de una fibra de axón gigante de calamar (imagen de Tasaki 1982, 156).

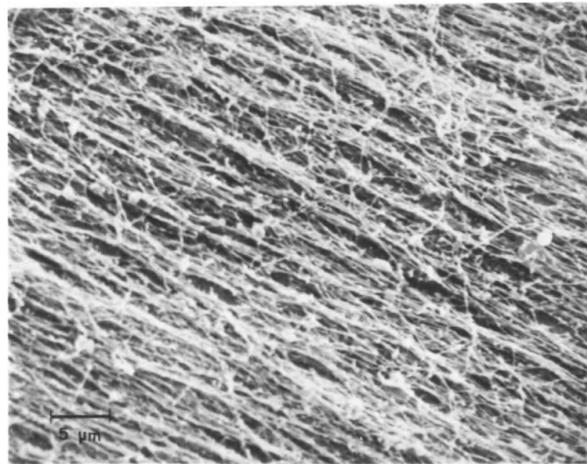


Figura 4-2 microscopía electrónica del ectoplasma del axón gigante de calamar (imagen de Tasaki 1982, 162).

Usando estos sistemas como modelos analógicos de la señal nerviosa, Tasaki eventualmente propone que la señal nerviosa es una transición de fase en el complejo macromolecular de la neurona que involucra un cambio de un estado de baja conductancia a un estado de alta conductancia. Como mencioné antes, el

complejo macromolecular es una parte del axón que se conforma de filamentos proteínicos que recorren el mismo de manera longitudinal. Este tipo de estructura se observó muy claramente una vez que se generaron imágenes de microscopía electrónica del interior del axón a finales de los sesentas (Metuzals e Izzard 1969 y Metuzals 1969, figuras 4-1 y 4-2).

El Oscilador de Membrana guarda algunas similitudes con las células galvánicas, pero tiene un tipo de membrana semipermeable diferente, con una dinámica más compleja (ver figura 4-3). Mientras las células galvánicas toman en consideración dos fuerzas (eléctricas y químicas), el Oscilador de Membrana toma en cuenta tres (incluye también fuerzas osmóticas). Teorell fue quien resaltó la importancia de esta preparación para la investigación de la señal nerviosa en los años sesenta, unos años después de la publicación del influyente trabajo de Hodgkin y Huxley. Teorell hizo la siguiente reflexión con base en su interacción con el Oscilador de Membrana: “[e]s poco probable que las membranas biológicas sean rígidas; puede ser que sean elásticas y se distiendan [...] Diferentes capas en la membrana compuesta pueden tener grados variables de densidad y de permeabilidad hidráulica [...] Quizás sea posible que esta estructura (membranal) esté sujeta a ensanchamiento o encogimiento” (Teorell, 306). Tasaki siguió a Teorell y buscó maneras de hacer mediciones que pudieran detectar un posible engrosamiento del axón cuando se transmite la señal nerviosa, y mostró que hay un engrosamiento de la pared del axón, así como un encogimiento longitudinal. Además, mostró que hay cambios en la presión en fase con la transmisión de la señal (Tasaki e Iwasa 1980; Tasaki e Iwasa 1982; Iwasa y Tasaki 1980; Iwasa, Tasaki y Gibbons 1980).

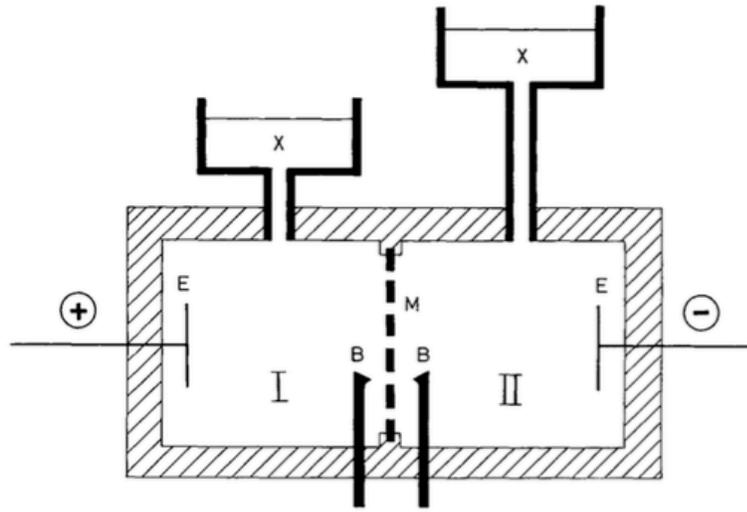


Figure 1. Membrane oscillator (diagrammatic) M membrane, E current electrodes, B probe electrodes, X solution reservoirs, I dilute compartment, II concentrated compartment. (Reproduced with permission from Meares and Page, *Ion Transport in Plants*, W. P. Anderson ed., Copyright Academic Press, London, 1973).

Figura 4-3 El Oscilador de Membrana (imagen de Meares, 335)

La propuesta de que la señal nerviosa trae consigo cambios en volumen además de cambios en la permeabilidad se contrapone con el uso de la analogía de la membrana lipídica con un capacitor con capacitancia constante que exploran Hodgkin y Huxley en su modelo electrónico, pues si la membrana se engrosa, su capacitancia debería variar. Pero la discusión no es sólo acerca de si hay o no un engrosamiento de la membrana relacionado con la transmisión nerviosa. El trabajo empírico de Tasaki revisa varios de los supuestos detrás del modelo de Hodgkin y Huxley, para lo cual desarrolló técnicas experimentales completamente nuevas.<sup>48</sup> Entre otras cosas, Tasaki pone en duda que los mecanismos de permeabilidad iónica sensible a voltaje realmente son específicos a especies

---

<sup>48</sup> Por ejemplo, Tasaki y colaboradores desarrollaron una variante de la técnica de perfusión interna (Okinawa et al 1961). En esta sección mencionaré los resultados más destacados para mis propósitos, pero el lector interesado debe revisar el extenso reporte del trabajo experimental en esta línea, que además es muy claro, presentado en los libros y artículos de Tasaki y colaboradores (ver bibliografía).

iónicas particulares como el programa ortodoxo sugiere (Tasaki 1982, 199-200).

Tasaki no desarrolló ecuaciones que suplieran al sistema dinámico que Hodgkin y Huxley obtuvieron en los cincuenta. A cambio de la explicación de la señal nerviosa que se desarrolló con ayuda de las analogías de las células galvánicas y el circuito HH, Tasaki presenta un modelo cualitativo que llama “el modelo macromolecular,” con el cual ofrece una explicación alternativa de la señal nerviosa. El modelo macromolecular lleva ese nombre pues involucra transiciones de fase en el citoesqueleto de la neurona. Como mencioné antes, Tasaki consideró que estos neurofilamentos al interior del axón juegan un papel en la excitabilidad. Como parte de sus experimentos, Tasaki eliminó esta capa de proteínas y observó que sin ellas no le era posible excitar a la célula, por lo que conjeturó que esta parte de la anatomía neuronal está involucrada en su capacidad excitatoria. Concretamente, propuso que los neurofilamentos sufren una transición de fase que se transmite a lo largo del axón, y esto es lo que produce la excitabilidad nerviosa.

Como mencioné al comienzo del capítulo, las analogías que Tasaki explora implican sistemas que muestran una relación entre transiciones de fase y excitabilidad. Posiblemente fue su interés por el Oscilador de Membrana lo que condujo a Tasaki a retomar el viejo modelo cable de hierro de Ostwald-Lillie. Para Tasaki y otros investigadores antes de él (Lillie 1936), el modelo del cable de hierro de Ostwald-Lillie sugiere, como también lo hace el Oscilador de Membrana, que la excitabilidad puede ser debido a una transición de fase. Por otro lado, las analogías que exploraron en su momento Hodgkin, Huxley – y el resto de la comunidad que avanza el programa de una interpretación eléctrica de la señal nerviosa – son sistemas que se enfocan en cambios en la permeabilidad selectiva de una membrana.

El modelo del cable de hierro es un sistema en el que se sumerge un alambre de hierro en una solución con una alta concentración de ácido. A continuación Lillie describe el comportamiento de esta preparación y la relevancia que tiene para la investigación del comportamiento excitable (Lillie 1936 p. 187):

El fenómeno esencial [del cable de hierro] se pueden demostrar fácilmente; si un cable de hierro estirado (p.e.: un cable de piano) se sumerge en un contenedor con HNO de, por ejemplo, 60-70 por ciento de concentración, inmediatamente sigue una breve efervescencia y el oscurecimiento de la superficie metálica, que dura 1 a 2 seg., después de la cual no se observa ninguna reacción. El hierro se encuentra en ese momento en el llamado “estado pasivo,” pero si, después de un intervalo, es tocado localmente con zinc o con hierro común, o si es rascado con vidrio, un efecto asombroso se observa; instantáneamente se desata una reacción como la recién descrita, asociada con efervescencia y oscurecimiento, que viaja desde un extremo del cable al otro. En ácido de esta concentración la reacción es momentánea, y el cable revierte automáticamente a su estado pasivo. Este estado es uno de equilibrio estable – como el estado de reposo del nervio – desde el cual el sistema es excitado hacia la actividad sólo por un cambio externo análogo a un estímulo. Esta actividad que instiga o activa un cambio puede ser eléctrica, mecánica, química (p. e.: contacto con una sustancia reductora) o térmica.

El sistema muestra una transición en la interface hierro-ácido entre un estado pasivo de alta resistencia a un estado activo de baja resistencia, que puede ser inducido por un pulso de corriente o al raspar el alambre. Además, sugiere la relevancia de efectos mecánicos y térmicos para la excitabilidad. Este modelo

muestra un número de similitudes interesantes<sup>49</sup> con los tejidos excitables, entre las cuales sobresalen las siguientes (Lillie 1936, 188-189):

- 1) Un umbral
- 2) La importancia de la densidad de corriente (equivalente a la densidad de corriente transmembranal) para que se genere una respuesta excitable
- 3) Activación por cambios abruptos pero no por corriente que cambian paulatinamente
- 4) Periodo refractario

La manera en la que la señal viaja en el cable de hierro sugiere maneras en las que es posible que se genere la señal, que no son accesibles a partir de la analogía con un circuito eléctrico. Por ejemplo, cuando la estimulación es subumbral, en la interface entre el hierro y el ácido se observan pequeños parches en estado excitado, denominados “dominios de activación,” mientras que el resto del cable está en reposo. Conforme aumenta el estímulo, aumenta el número de dominios de activación hasta que se genera una respuesta de excitación global que viaja a lo largo del cable. Los dominios de activación observados sugieren la coexistencia de estados excitados y pasivos en el cable de hierro. Esta caracterización del fenómeno está ausente en el modelo de Hodgkin y Huxley, probablemente debido a que las mediciones con la técnica de fiado de voltaje requieren la homogeneización longitudinal del potencial del axón, lo cual elimina efectos de este tipo. Debido a que la instrumentación elimina estos efectos, muchos

---

<sup>49</sup> Sin embargo, no se sabe de cierto que estas similitudes signifiquen una similitud entre los mecanismos que subyacen a la transición de fase. Por ello, los criterios de relevancia que se importan del modelo del cable de hierro al modelo macromolecular no son necesariamente similitudes modelo-mundo en un sentido de similitudes causales, sino simplemente son similitudes superficiales que no implican una similitud causal o estructural más profunda.

fisiólogos suponen que el potencial de la membrana del axón es espacialmente uniforme (Tasaki 1982, 278). Investigaciones eléctricas del axón, por tanto, llevan a pensar que la señal es una respuesta “todo o nada” que está espacialmente limitada. El modelo del cable de hierro sugiere otra posibilidad: un cambio de fase que es más o menos estable dependiendo de las variables termodinámicas.

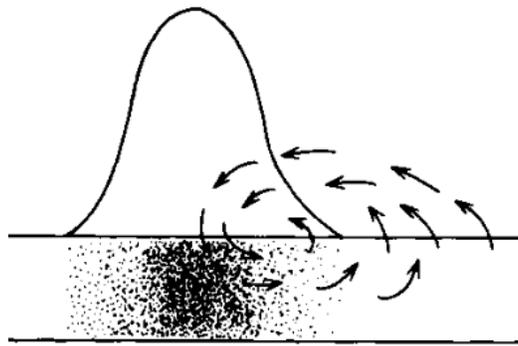


Figura 4-4 Con esta imagen Lillie ilustra los dominios de activación observados en el modelos del cable de hierro (de Lillie 1932)

Como se muestra en la imagen, el modelo del cable de hierro le sugiere a Tasaki que la excitación puede ser un estado que coexiste con la no-excitación. En cambio, el modelo eléctrico suele concebir la señal nerviosa como un efecto “todo o nada.” Además, hay algunos rasgos de las técnicas de intervención que tienen un efecto en la manera en la que se conceptualiza el impulso nervioso como un fenómeno. En particular, Tasaki sugiere que el hecho de que la técnica de fijado de voltaje, que es una de las más utilizadas en la época, requiere que se el axón en el que se experimenta sea longitudinalmente equipotencial ha tenido como resultado que los electrofisiólogos conciban la equipotencialidad como uno de los rasgos del axón. De este modo, *las analogías que explora Tasaki trazan un mapa de relevancia diferente del articulado desde el modelo HH, en el que se vuelven*

*salientes resultados que muestrean relaciones entre transiciones de fase y excitabilidad.* Destacan resultados que muestran que las dimensiones de la membrana varían durante la transmisión nerviosa.

Por otro lado, en los años sesentas se hicieron mediciones de disipación de calor durante la transmisión de la señal nerviosa, cuyos resultados apuntan a procesos adiabáticos y no a procesos disipativos como corrientes del tipo HH (Abbott et al., ver comentario en Hodgkin 1964, p.70). Estas piezas de evidencia empírica adquieren una cierta coherencia a la luz de las analogías consideradas por Tasaki, pues las transiciones de fase son procesos adiabáticos y los cambios en volumen se pueden asociar con la transición. En cambio, estas piezas de evidencia no son consistentes con el modelo HH.

La analogía con las células galvánicas ignora cambios dimensionales en la membrana al mismo tiempo que idealiza la membrana como una membrana semipermeable. Por otro lado, la analogía con el oscilador de membrana y el cable de hierro ignora el papel de los canales iónicos formados por proteínas transmembranales al concentrarse en el papel de las transiciones de fase en la excitabilidad nerviosa. No es muy claro en estos casos, sin embargo, *dónde terminan las omisiones y empiezan las “falsas” representaciones.* Desde el interés de la modelación como proceso histórico, la distinción entre falsa representación y omisión resulta inapropiada, siendo ésta artificio de la necesidad de dar cuenta del papel epistemológico de la modelación en términos de una justificación que proviene de la correspondencia modelo-mundo. Sin embargo, eso no quiere decir que no podamos examinar cómo se han articulado criterios de relevancia a lo largo de los procesos históricos de modelación. Como he hecho ver, trazar el desarrollo de criterios de relevancia como parte del proceso histórico de integración de modelos analógicos presenta una manera de dar sentido a lo que

desde la visión representacional se describe como falsas representaciones y omisiones.

Al seguir modelos analógicos diferentes, la investigación de Tasaki toma una ruta de abstracción diferente de la que tomaron Hodgkin y Huxley. Las mediciones que Tasaki obtiene de cambios dimensionales de la membrana concomitantes a la señal nerviosa ponen en duda que sea adecuado suponer que la capacitancia de la membrana es constante durante la excitación nerviosa. Tomarse en serio la manera en la que la membrana se engrosa cuando transmite un pulso nervioso implica considerar la posibilidad de que la capacitancia de la membrana varíe, lo cual resultaría en corrientes capacitivas ya que los iones en la vecindad de la membrana se desplazan como resultado del engrosamiento de la membrana. Si esto está ocurriendo, el modelo de Hodgkin y Huxley no lo puede describir, pues supone que la capacitancia de la membrana es constante. Poner en duda este supuesto a su vez implica comenzar una nueva ruta de abstracción, pues el modelo de Hodgkin y Huxley recae en este supuesto.

Tasaki no ha sido el único que se ha tomado en serio la idea de que la membrana sufra cambios mas allá de la permeabilidad. Trabajos de investigación recientes retoman el proyecto de comprender las dimensiones de la señal nerviosa que no pueden recuperarse siguiendo al modelo de Hodgkin y Huxley. Esto muestra que la propuesta de Tasaki, a pesar de no haber sido popular en su época, es consistente con algunas investigaciones recientes. En la introducción y capítulo 1 mencioné que hay un modelo alternativo al modelo HH que se está discutiendo en la literatura contemporánea. Como mencioné en la sección 3.2, el supuesto de capacitancia constante en el contexto de la modelación de la señal nerviosa ha sido recientemente debatida por estos autores, quienes han desarrollado un modelo matemático cuyos autores presentan como una alternativa al modelo HH.

De acuerdo con estos investigadores, el supuesto de capacitancia constante no siempre es válido (Mosgaard, Zecchi et al. 2015, 495):

La mayoría de los datos electrofisiológicos en membranas celulares se dirigen al papel funcional de los canales de proteínas mientras asumen que la matriz lipídica es un aislante con capacitancia constante. Sin embargo, cerca de la transición de fase las capas bilipídicas no son aislantes inertes. Su conductividad y su capacitancia en esas condiciones son funciones no lineales tanto de voltaje como de área y densidad de volumen. Esto tiene que ser considerado cuando se interpretan los datos eléctricos. Aquí mostramos cómo los datos eléctricos comúnmente interpretados como corrientes a través de canales proteicos e inductancia pueden ser explicados por la dinámica no lineal de la matriz lipídica en sí misma.

La propuesta del grupo de Biofísica de Membranas del NBI, donde se desarrolló el modelo de solitón, es que la señal nerviosa no es una onda electroquímica – como se ha propuesto desde la época de Bernstein – sino que es un proceso termodinámico que tiene efectos eléctricos, pero no se reduce a ellos. Este programa de investigación estudia transiciones de fase de gel a líquido en membranas sintéticas y biológicas, aplicando teoría de termodinámica fuera de equilibrio. A continuación examino el proceso de modelación que llevó a estos investigadores a este nuevo modelo de la señal nerviosa.

## 4.2 Modelación de la señal nerviosa como una onda solitónica en un medio elástico

En 2005 se publicó un artículo que pone en entredicho la explicación aceptada de transmisión nerviosa, y propone un modelo alternativo. El modelo de Heimburg-Jackson de la señal nerviosa (que llamaré modelo del *solitón*, para distinguirlo del modelo HH)<sup>50</sup> se puede relacionar con intentos históricos de generar modelos del impulso nervioso que puedan dar cuenta de algunos rasgos observados empíricamente que son difíciles de rescatar desde la visión eléctrica en la que se inserta el trabajo de Hodgkin y Huxley.<sup>51</sup> Por ejemplo, hay mediciones de temperatura que muestran que hay una emisión y reabsorción de calor en el axón durante la transmisión de la señal nerviosa (Abbott et al 1958, para una discusión teórica ver Heimburg 2007, sección 18.2.1). Este resultado empírico es cacofónico con la predicción del modelo HH de una continua dispersión de calor asociada al tránsito de los iones a través de las “resistencias” (que después se entienden como canales de iones formados por proteínas transmembranales). El mismo Hodgkin consideró que el modelo matemático creado por él y su colega presentaba limitaciones importantes (Hodgkin 1964, 70):

Al pensar acerca de la base física del potencial de acción quizás lo más importante en el presente momento es considerar si hay observaciones inexplicadas que han sido ignoradas como parte del intento de hacer que los experimentos encajen en un patrón ordenado [...] quizás la observación más desconcertante es la que hicieron A. V. Hill y sus colaboradores Abbott y Howarth (1958) [...] Al investigar la liberación inicial de calor en nervio de cangrejo con mejor resolución temporal,

---

<sup>50</sup> Este es el nombre que dan al modelo sus autores.

<sup>51</sup> Véase Tasaki (1968, 1982, analizados en el capítulo 4 del presente manuscrito), Paul y Otowinowski (1986) y para trabajos mas recientes que no son del laboratorio de biofísica de membranas del NBI ver El Hady y Machta (2015) y Wnek (2016).

encontraron que era difásico y que la fase inicial de liberación de calor seguía una de absorción [...] un enfriamiento neto en un circuito abierto fue totalmente inesperado y hasta ahora no ha recibido explicación satisfactoria.

Actualmente, el impulso nervioso se entiende en términos de variables eléctricas, y su explicación hace ver que la variación de voltaje que se toma como evidencia de la transmisión del pulso nervioso es el resultado de corrientes de iones que atraviesan la membrana neuronal. Según los autores del artículo, este modelo ha desatinado por completo la explicación del fenómeno de la excitabilidad neuronal. No son procesos eléctricos los que están a la base de la fenomenología, nos dicen, sino procesos termodinámicos. Su manifestación eléctrica, según este grupo de científicos, es una de varias consecuencias de una transición de fase que sufre la membrana neuronal al transmitir un pulso, que afecta también la presión, temperatura, capacidad calorífica, densidad, volumen, y otras variables termodinámicas. Si están en lo correcto, los cambios en el voltaje son el resultado de efectos piezoeléctricos asociados a los cambios en el volumen de la membrana (Heimburg y Jackson 2005).

El modelo de solitón se basa en la observación de que las membranas lipídicas sufren una transición de estado de líquido a gel debido a las variaciones de temperatura, pH, presión o voltaje en condiciones cercanas a las fisiológicas. En las biomembranas, las transiciones de fase implican un cambio de densidad y volumen debido a la reorganización de las cadenas lipídicas en los fosfolípidos de la membrana que resultan en cambios de volumen (Figura 4-5). En la región de transición, las membranas se vuelven más comprimibles y fáciles de doblar, “parecido a un resorte que se vuelve más suave cuando se comprime.”<sup>52</sup> La

---

<sup>52</sup> Esto es equivalente a la resistencia negativa en el circuito HH, y corresponde a la respuesta no-lineal del sistema.

hipótesis es que estas transiciones de fase son el respaldo fisiológico para las mediciones de cambios en volumen, temperatura y voltaje asociadas a la transmisión de la señal nerviosa.

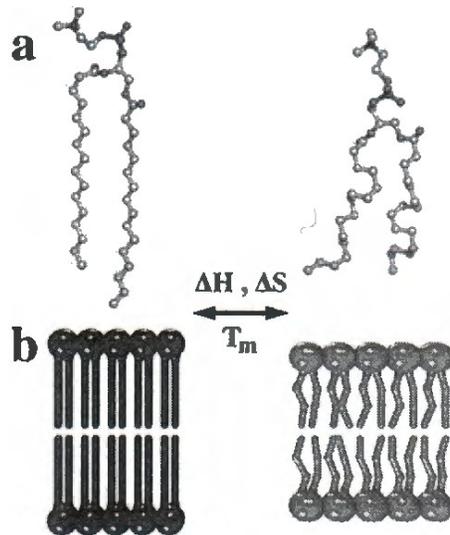


Figura 4-5 A bajas temperaturas la membrana se encuentra en estado sólido, lo cual implica que los lípidos están ordenados (lado izquierdo de paneles a y b). En la fase líquida, la membrana es más comprimible (paneles derechos) [Imagen cortesía de Heimburg].

De acuerdo con este programa de investigación, la señal nerviosa es un fenómeno piezoeléctrico en lugar de ser puramente eléctrico. La piezoelectricidad se refiere a una capacidad de ciertos materiales de manifestar efectos eléctricos que resultan de cambios en la presión aplicada al material. Debido a las características electrostáticas de las biomembranas, el pulso genera una variación de voltaje. Entonces, las propiedades eléctricas pueden inferirse de las características termodinámicas del fenómeno: “En el modelo HH, el potencial de propagación es la señal, mientras que en el modelo de solitón, es solo un aspecto inseparable de un pulso adiabático más genérico que implica cambios en todas las variables” (Appali, Van Riennen, Heimburg 2012, 2190).

Estos investigadores usan ecuaciones que describen sistemas hidrodinámicos y con base en ellas obtienen ecuaciones que describen la transmisión de los pulsos electromecánicos. Es decir, se basan, de nuevo, en una analogía, esta vez entre ondas en medios elásticos y la señal nerviosa. Recordemos que el modelo de Hodgkin y Huxley tiene dos versiones, un sistema de cuatro ecuaciones diferenciales para modelar las corrientes iónicas a través de un punto de la membrana, y una ecuación diferencial parcial que describe la transmisión de variaciones de voltaje, el cual se obtiene por vía de la ecuación del cable originalmente utilizada para modelar señales de telégrafo en cables transatlánticos. Por otro lado, la ecuación de Heimburg y Jackson para la transmisión del pulso se obtiene de una adaptación de la ecuación de onda (parecida a la ecuación de Bussinesq) con un término dispersivo que le permite tener soluciones solitónicas localizadas. El modelo estima la velocidad de la transmisión de la señal, así como cambios en calor, densidad y grosor de la membrana durante el pulso.

La ecuación para la transmisión nerviosa de acuerdo con el modelo del solitón es como sigue:

$$\frac{\partial^2}{\partial \tau^2} \Delta \rho^A = \frac{\partial}{\partial z} \left[ (c_0^2 + p \Delta \rho^A + q (\Delta \rho^A)^2 + \dots) \frac{\partial}{\partial z} \Delta \rho^A \right] - h \frac{\partial^4}{\partial z^4} \Delta \rho^A$$

Donde  $\Delta \rho^A$  es el cambio en la densidad lateral de la membrana,  $\rho^A$  es la densidad lateral de la membrana,  $\rho_0^A$  es la densidad lateral de la membrana en la fase líquida,  $c_0$  es la velocidad de un sonido de baja amplitud,  $p$  y  $q$  son los parámetros determinados por la dependencia de la velocidad del sonido en la

densidad. Finalmente,  $h$  es un parámetro que describe la dependencia de la velocidad del sonido en la frecuencia (el coeficiente de dispersión).

Para que estas transiciones de fase transmitan información, es necesario que exista algún tipo de señal discreta que viaje a lo largo del axón. Tal requerimiento llevó a la hipótesis de que las transiciones de fase en biomembranas podrían viajar al formar ondas solitónicas localizadas. Los solitones son ondas conservativas que mantienen su forma y velocidad, y no se aniquilan ni cambian de forma cuando chocan con otras ondas, lo cual les convierte en buenos transmisores de información. Heimburg y Jackson calcularon la posibilidad de propagación de solitones en condiciones fisiológicas y encontraron que es posible que en estas condiciones haya soluciones solitónicas a la ecuación de onda con la que modelan el pulso nervioso. La ecuación de onda complementada con los efectos no lineales y dispersivos tiene soluciones solitónicas para las condiciones fisiológicas. Además, la velocidad de propagación mínima calculada para tales ondas corresponde a la velocidad empírica observada del pulso del nervio (alrededor de 100 m/s).

Este programa de investigación se basa en la idea de que la señal nerviosa es un proceso macroscópico que no se puede simplemente considerar como la agregación de sucesos a un nivel micromolecular, que es como tradicionalmente se ha pensado acerca de la señal nerviosa:<sup>53</sup> “El derretimiento de membranas es un proceso que no puede ser comprendido el nivel de moléculas aisladas. Los rasgos de estas transiciones sólo se vuelven aparentes en una escala mesoscópica o macroscópica” (Heimburg 2014, 262).

---

<sup>53</sup> Ver Levy 2013 para una reconstrucción del papel epistémico del modelo HH en estos términos.

Además de sugerir explicaciones de los rasgos de la señal nerviosa que no parecen tener sentido desde una perspectiva que se centra en el comportamiento electroquímico del nervio, como son las mediciones de temperatura y cambios de tamaño de la membrana; el modelo del solitón explica de manera muy elegante la anestesia general. La anestesia general tiene comportamientos bien estudiados que no han sido fáciles de entender desde la visión eléctrica de la señal nerviosa, la cual sugiere que los anestésicos funcionan porque bloquen o afectan de algún otro modo los canales proteicos sensibles a voltaje que se piensa que son responsables de la transmisión nerviosa.<sup>54</sup> Los anestésicos generales son de diversos tamaños y composiciones químicas variadas, desde gases como el Xenón hasta moléculas complejas, por lo que no es para nada obvio que pueda identificarse una relación estructura-función que respalde las relaciones que estas variadas moléculas guardan con los sitios activos de los canales de iones que, supuestamente, gobiernan la excitabilidad nerviosa. Además, hay regularidades empíricas que sugieren que existe una interacción entre los anestésicos y los lípidos de la membrana. En particular, la ley Meyer-Overton establece que un anestésico general será más potente mientras más liposoluble es.

---

<sup>54</sup> A día de hoy hay dos hipótesis respecto del funcionamiento de los anestésicos generales: la *hipótesis de la proteína membranal* y la *hipótesis lipídica*. La primera propone que los sitios activos de las proteínas están en regiones lipofílicas de las proteínas, por lo que es crucial que los anestésicos sean liposolubles para poder acceder a los sitios activos y bloquear los canales iónicos. La segunda propone que los canales de proteínas son de alguna manera sensibles a presiones laterales, por lo que cuando los anestésicos se disuelven en los lípidos afectan el funcionamiento de los canales al producir un aumento de volumen en la membrana.

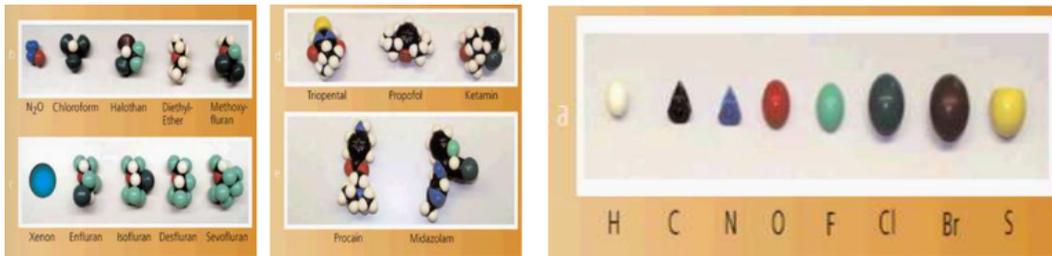


Figura 4-6 Estructura molecular de diferentes anestésicos generales

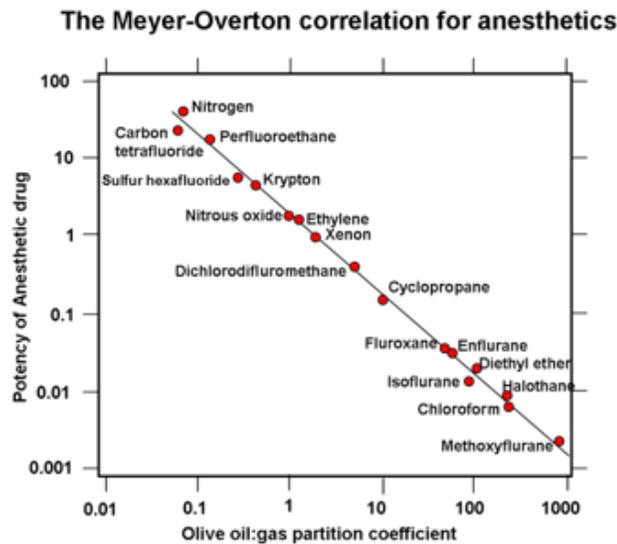


Figura 4-7 La relación Meyer-Overton entre liposolubilidad y efecto anestésico

Para agregar al desconcierto que circunda el fenómeno de la anestesia general, hay un resultado empírico asociado a la anestesia que no recibe explicación satisfactoria desde el programa ortodoxo. El *efecto de inversión de presión*<sup>55</sup> se observa cuando se inmoviliza a algún organismo (bacterias o renacuajos) y una vez que han sido inmovilizados todos, es decir, cuando ha hecho efecto el anestésico, se aumenta la presión. Los experimentos muestran que hay un grado

<sup>55</sup> En inglés “pressure reversal effect.”

de presión tal que si se aumenta la presión por encima de ese valor, los organismos recuperan su movilidad, es decir, el efecto anestésico se cancela (pressure reversal effect, Halsey et al 1986; ver también Heimbürg 2007, 332; Johnson y Flagler 1950, y Overton 1901).

Tanto la regularidad Meyer-Overton como el efecto de inversión del efecto anestésico son muy difíciles de explicar desde la tradición electrofisiológica. Algunas explicaciones incluyen la propuesta de 1973 de que los anestésicos expanden el volumen de la membrana cuando se disuelven en los lípidos de la membrana, lo cual se pensó que afectaba de alguna manera el funcionamiento adecuado de los canales. Esta explicación tenía la ventaja de ser compatible con el efecto de inversión, pero se considera inadecuada la actualidad. A día de hoy hay dos hipótesis, una propone que los sitios de unión de proteínas se encuentran en lugares de los canales proteicos que están en la interfaz proteína-lípido; por lo tanto, la solubilidad en lípidos es crucial para los anestésicos para tener un efecto. El segundo propone que los canales de proteínas son de alguna manera sensibles a las presiones laterales. Sin embargo, ninguna de las hipótesis propuestas ofrece una explicación detallada.

Como acabo de mencionar, una de las virtudes de la perspectiva macroscópica de la señal nerviosa es que presenta la oportunidad de dar una explicación simple para el efecto de anestésicos generales que no depende de las particularidades de la constitución molecular de las moléculas que los componen. De acuerdo con esta explicación, al disolverse en la membrana lipídica los anestésicos reducen el punto de congelación de la membrana, lo cual implica que se requiere más energía para generar un cambio de fase en la membrana y por tanto una señal nerviosa. Si esa energía no está disponible, no será posible suscitar una señal. Eso significaría que los anestésicos generales funcionan como agentes anticongelantes. Dicha explicación da cuenta de la regularidad Meyer Overton así como del efecto de

reversibilidad de efectos anestésicos por aumento en la presión, que desde el enfoque eléctrico de Hodgkin y Huxley parece imposible explicar.

Hemos visto que el modelo HH ejemplifica aspectos puramente eléctricos en un sistema de ecuaciones que describe en detalle lo que sucede en un punto de la membrana cuando se excita. También permite la descripción de la transmisión del pulso nervioso como una señal de voltaje en un cable. No da cuenta de los cambios mecánicos durante el pulso nervioso, o la emisión y receptación de calor que ha sido registrada (Abbott et al 1958). No da una explicación adecuada de la anestesia y, en particular, no puede explicar adecuadamente la regularidad Meyer-Overton o el efecto de reversión de efecto anestésico por aumento de presión.

Por otro lado, el modelo de Solitón ejemplifica las características termodinámicas y describe la propagación del pulso como una onda de densidad lateral que satisface la definición de un solitón. No tiene en cuenta el papel de los iones en el pulso, ni toma en cuenta la evidencia en la que se basa el modelo HH (los experimentos realizados por Hodgkin y Huxley en 1949, por ejemplo). No obstante, explica de manera sucinta el efecto de los anestésicos generales en un pulso nervioso entendido como una onda solitónica.

Las unidades explicativas son diferentes en cada una de estas tres diferentes maneras de modelar la señal nerviosa. Para el modelo HH lo que explica la señal nerviosa son las corrientes iónicas, para Tasaki son las transiciones de fase del complejo macromolecular y para Heimburg y Jackson son las transiciones de fase en la membrana bilipídica.

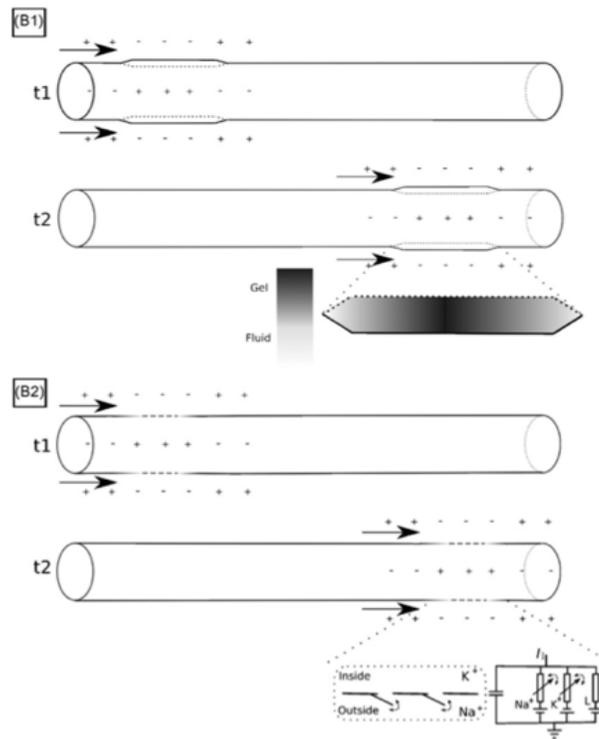


Figura 4-8 Comparación del modelo HJ (arriba) y el modelo HH (abajo).

Imagen de (Andersen, Heimburg y Jackson 2009, 109).

Mientras que en el modelo HH la explicación recae en canales en el centro de proteínas, la modelación termodinámica que respalda el modelo del solitón sugiere que los cambios de permeabilidad resultan en la formación de canales *lipídicos* (es decir, poros en la membrana bilipídica, no en el centro de proteínas transmembranales). Los canales lipídicos se forman cuando la membrana sufre una transición de fase. Por ello, no es necesario apelar a las proteínas transmembranales para explicar las corrientes iónicas a través de la membrana. Esta concepción no niega que existan los canales de proteínas que postula la explicación tradicional, pero no les adjudica el papel explicativo que se le da en dicha explicación. En todo caso, se sugiere, los canales de proteínas cambian los parámetros de manera que afectan el punto de congelación de la membrana, lo cual afecta la posibilidad de transmitir señales. Las señales nerviosas son, de

acuerdo con esta concepción, transiciones de fase localizadas que se pueden modelar como ondas solitónicas en un medio elástico cilíndrico, que se transmiten a lo largo del eje del cilindro.

El proceso de modelación que conduce a esta caracterización de la señal nerviosa depende del uso de modelos analógicos como andamios para la configuración del objeto de investigación y la obtención de ecuaciones matemáticas para modelarlo. Podemos entender las diferencias entre el proceso de modelación de Heimburg y Jackson y el proceso de modelación que conduce al modelo HH o al modelo macromolecular de Tasaki en términos *del uso de diferentes analogías* para obtener potenciales criterios de relevancia y recursos de análisis de la señal nerviosa. Es importante notar que para poder darnos cuenta de esto hemos tenido que examinar el proceso de modelación de manera diacrónica. No es suficiente analizar la relación entre cada uno de estos modelos y la señal nerviosa. Además, cada uno de estas estrategias de modelación caracteriza de diferente manera la señal nerviosa, por lo que compararlas como descripciones de un mismo objeto en el mundo implica no prestar atención a cómo configuran el objeto de estudio de diferente manera. En el siguiente capítulo me centraré en analizar estos procesos de abstracción de una manera más abstracta, detectando algunos rasgos que nos permiten entender las abstracciones constructivas que están jugando un papel en estos procesos de modelación. He llamado a estos procesos constructivos de abstracción que se extienden a lo largo del tiempo *trayectorias de abstracción*. En el siguiente capítulo observo que estos procesos se pueden entender como procesos dependientes de trayectoria, algo que va a ser importante para entender las diferencias entre los procesos de modelación de la señal nerviosa que he presentado antes.

## 5 Procesos de modelación y trayectorias de abstracción

El proceso de modelación detrás del modelo HH se puede concebir como un proceso de abstracción en varias etapas, cada una de las cuales integra un nuevo modelo analógico. En una primera etapa se utilizan las células galvánicas como analogía de la membrana nerviosa, lo cual deriva en investigaciones de las capacidades fisicoquímicas de la célula nerviosa. Posteriormente, estos avances se sofistican aún más concibiendo las corrientes iónicas a través de la membrana como corrientes eléctricas. Esto permite incorporar a la investigación el aparato teórico de la electrónica. Para que esto sea posible, la señal nerviosa se entiende como una variación de voltaje transmembranal que es el resultado de corrientes iónicas a través de esa membrana. Lo anterior sugiere que los modelos analógicos y las abstracciones que se articulan a través de ellos se construyen unas sobre otras.

Tasaki explica en sus libros la importancia de ciertas analogías explícitamente, con lo cual sabemos que considera como modelo analógico al Oscilador de Membrana en lugar de una célula galvánica tradicional.<sup>56</sup> Esto le conduce a prestar atención a transiciones de fase que cambian las dimensiones de la membrana. Como resultado, investiga estos cambios dimensionales y se encuentra con que la célula nerviosa presenta transformaciones en las dimensiones que están en fase con la transmisión nerviosa. El interés que le genera la transición de fase en el oscilador de membrana probablemente explica el interés en Tasaki por el

---

<sup>56</sup> Hay un tejido de relaciones que no han sido rastreadas todavía y que rastrearlas significaría un lindo trabajo de investigación. Estas son las relaciones que tenía Tasaki con otros investigadores y grupos de investigación, así como su formación en Japón y después su consolidación como investigador en Estados Unidos. Todo esto aportaría elementos importantes a la investigación de la trayectoria de abstracción en la que se basa su modelo.

modelo del cable de hierro que se estudió a principios del siglo pasado. Estos dos sistemas sufren transiciones de fase que cambian sus propiedades fisicoquímicas, de donde Tasaki obtiene la idea de que algo similar está pasando en la célula nerviosa.

Finalmente, la ruta que lleva a Heimburg y Jackson a la noción de que la membrana bilipídica es la que sufre una transición de fase (y no la estructura macromolecular en el interior del axón, como pensó Tasaki), tiene que ver con estudios en membranas sintéticas. Es a través de concebir que las transiciones de fase en la membrana lipídica se pueden transportar como ondas en un medio elástico que Heimburg y Jackson llegan a la idea de que el impulso nervioso se explica como una onda solitónica de transición de fase.

En resumen, las diferencias en los modelos se pueden relacionar con el uso de diferentes analogías y las abstracciones que se derivan de ellas. Pero para poder reconocer la manera en la que los modelos analógicos guían y respaldan abstracciones es importante reconstruir no sólo que modelos analógicos han jugado un papel en la modelación sino qué papel han jugado y cómo se han integrado las contribuciones de diferentes modelos analógicos. Esto es porque las abstracciones constructivas se tejen unas con otras en el proceso de modelación, y es importante reconstruir la manera en la que esto sucedió históricamente para poder dar cuenta de las diferencias en los modelos. Esto significa que hay que rastrear las abstracciones a lo largo de la trayectoria de modelación.

En este capítulo usaré la noción de dependencia de trayectoria para describir los procesos de abstracción como trayectorias que pueden ser descritas en términos de artefactos epistémicos críticos que guían las abstracciones constructivas. Aunque me he enfocado más en el papel que juegan los modelos analógicos, hacia el final del capítulo examino otros tipos de artefacto epistémico que juegan un

papel importante en las trayectorias de abstracción involucradas en la modelación de la señal nerviosa.

## **5.1 La noción de dependencia de trayectoria**

La noción de dependencia de trayectoria proviene de la física y se ha usado de diferentes maneras para defender la idea de que la historia de ciertos procesos es relevante para la comprensión de los resultados de esos procesos (Martínez 2007, David 1985). Para ilustrar el concepto comenzaré por la distinción entre procesos dependientes de condiciones iniciales y procesos dependientes de trayectoria de (Desjardins 2011, 727). Esta distinción permite apreciar la diferencia entre resultados de procesos cuya explicación requiere recuperar elementos de la historia de los procesos que condujeron a ese resultado, y resultados de procesos cuya explicación no requiere retomar la historia de cómo se llegó al resultado.

La dependencia en condiciones iniciales y la dependencia de trayectoria son dos formas en las que la historia de un sistema puede ser relevante para la comprensión de un estado en el que se encuentra el sistema. Se han descrito en la literatura con referencia a una situación experimental en la que tiene una superficie con una cuenca (superficie A) y una superficie con dos cuencas (superficie B). Si se encuentra una canica en el fondo de la cuenca en la superficie A, no es posible inferir nada acerca de estados anteriores (la historia del proceso), pues cualesquiera condiciones iniciales y cualesquiera trayectorias que pudo haber seguido la canica hubieran terminado en esa posición (el equilibrio estable del sistema).

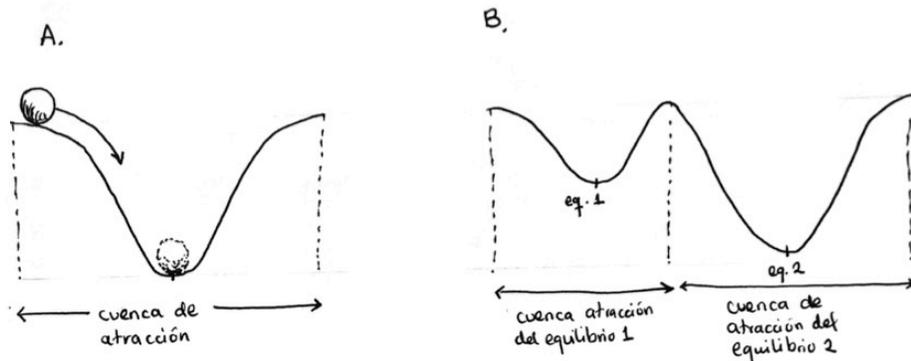


Figura 5-1

La situación no es igual en la superficie B. Si observamos que la canica se encuentra en el equilibrio 1, podemos inferir algo acerca de la historia del proceso, pues sabemos que las condiciones iniciales tienen que haber estado en la cuenca de atracción del equilibrio 1. Esto ilustra la distinción entre procesos que preservan información y procesos que no la preservan. Para procesos en que preservan información, la historia es relevante para entender el resultado. El sistema A no preserva información, mientras que al sistema B preserva (alguna) información, pues es posible saber algo acerca de su historia (aunque sea solo sobre sus condiciones iniciales). El sistema B es un ejemplo de un sistema dependiente de condiciones iniciales.

Ahora bien, también pueden haber sistemas que preserven aún más información del pasado que el sistema B. Estos sistemas son sistemas en los que no sólo importan las condiciones iniciales para poder explicar el resultado, sino que importan una serie de sucesos posteriores a las condiciones iniciales, es decir, sucesos *en la trayectoria o evolución del sistema*.

David (1985) usó el concepto de dependencia de trayectoria para explicar el devenir de un proceso económico que tiene como resultado que el teclado

estándar sea el teclado QWERTY. Para poder entender por qué utilizamos este teclado, explica David, es necesario no sólo entender las condiciones iniciales – como la invención de ese teclado en 1867 –, sino que también hay que entender sucesos específicos a lo largo de la evolución de esa tecnología. El teclado que motiva el orden específico del teclado QWERTY tenía una tecnología de teclas con varilla que se trababa cuando dos teclas cuyas varillas eran contiguas se apretaban consecutivamente. Para evitar este problema, se inventó el teclado QWERTY, cuya distribución de las teclas reduce la probabilidad de que se trabara esa máquina, aunque con la desventaja de que ese diseño está lejos de ser una manera ergonómica de distribuir las teclas.

La necesidad de que las teclas no se trabaran se eliminó tempranamente con la invención de la máquina de escribir que sustituye la tecnología de varillas por una esfera, de manera que ya no se pueden trabar las teclas. Sin embargo, esto no implicó que se adoptara un teclado con una distribución diferente de las letras, a pesar de que hay maneras de organizar las letras que facilitan mucho más la escritura (en un 30 o 40 por ciento), por ejemplo el teclado DSK (Dvorak Simplified Keyboard), que fue patentado en 1932. Más tarde, se diseñó el “teclado ideal” que empezaba por las letras DHAIATENSOR, con las que se pueden componer el 70 por ciento de las palabras en inglés. En 1978, la empresa que hizo la máquina con teclado QWERTY estaba prácticamente en bancarrota, y para 1880 había varios modelos compitiendo con éste en el mercado. Sin embargo, entre 1895 y 1905 los productores de máquinas de escribir, independientemente de que tuvieran un diseño en el que las letras se traban o no, comenzaron a ofrecer el “teclado universal” como se comenzó a llamar al teclado QWERTY. Para 1905, el teclado universal era el principal teclado vendido.

Para explicar lo que ocurre en esa década decisiva, David recurre a la identificación de elementos “críticos” que explican el atrincheramiento del

teclado QWERTY. Uno de estos elementos críticos es que la técnica de mecanografía estuvo desde el inicio adaptada al teclado QWERTY, por lo inicialmente los mecanógrafos empiezan a aprender con ese teclado. Este hecho contingente (pues la técnica podría haber sido desarrollada para otro teclado) cambia la dinámica de adquisición de máquinas pues previamente los empresarios no tenían razón para preferir un teclado u otro, sin embargo, a partir de que hubo más población con habilidades en mecanografía, comprar máquinas con teclado QWERTY significó poder contratar a gente que teclee más rápido (334). Por tanto, explica David, cada persona que aprendió QWERTY y cada empleador que decidió comprar teclados QWERTY favorecieron el atrincheramiento de este teclado como el estándar.

A pesar de que la narrativa de David incluye otros elementos, estos detalles son suficientes para explicar por qué el atrincheramiento del teclado QWERTY es un proceso dependiente de trayectoria. El hecho importante es que el resultado final depende de manera crucial en una serie de sucesos contingentes a lo largo del proceso que conduce al resultado. En este caso, es necesario buscar elementos críticos en el desarrollo, distribución y consumo de la tecnología entre 1895 y 1905 en el contexto sociopolítico y económico de EUA para dar una explicación del resultado (el atrincheramiento del teclado QWERTY).

En los fenómenos dependientes de trayectoria, a diferencia de los fenómenos dependientes de condiciones iniciales, no sólo importan los sucesos a lo largo de la trayectoria, sino también el orden de estos sucesos. Para poder comprender el resultado de procesos dependientes de trayectoria es necesario *recuperar su trayectoria*, pues son los sucesos a lo largo de esa trayectoria los que permiten explicar por qué sucedió cierto resultado y no otro. Esto implica que el pasado de ese tipo de proceso es importante para explicar su presente. Si se hubiera inventado el teclado DSK primero, o si ninguna de las primeras máquinas de

escribir hubieran tenido el diseño de varilla por letra, cuyo atascamiento motivó la invención del teclado QWERTY, posiblemente yo no estaría tecleando ahora mismo en un teclado con ese diseño. Todos estos sucesos contingentes (es decir, no eran lógicamente necesarios) influyen la trayectoria y por tanto son necesarios para dar cuenta de que hoy en día esté estandarizado el teclado QWERTY.

## **5.2 Dependencia de trayectoria en la modelación científica**

He presentado tres diferentes procesos de modelación que dirigen a los investigadores hacia diferentes abstracciones constructivas que sirven de respaldo para el desarrollo de modelos. En el capítulo 3 defendí que la abstracción en la modelación científica no es sólo una cuestión sustractiva sino que tiene una dimensión constructiva. Si uno está dispuesto a reconocer esta dimensión constructiva de la abstracción entonces es concebible que distintos procesos de modelación, en tanto que se apoyan en diferentes procesos de abstracción, conduzcan a diferentes caracterizaciones del objeto de estudio y diferentes maneras de aproximar su investigación. En esta sección reconstruiré los estudios de caso como procesos de modelación apoyados en diferentes trayectorias de abstracción.

En los capítulos 2 y 4 describí cada uno de estos tres procesos de modelación como la articulación de recursos epistémicos a través de la integración de representaciones heterogéneas involucradas en el uso de estos diferentes recursos. Estos procesos de integración de representaciones heterogéneas se pueden entender como procesos de abstracción dependientes de trayectoria. La noción de trayectoria de abstracción permite entender por qué y en qué sentido es importante la historia de estos procesos. Por ejemplo, si Tasaki no hubiera tomado en cuenta el Oscilador de Membrana en lugar de una célula galvánica tradicional,

probablemente no hubiera desarrollado un interés por las transiciones de fase en relación con el comportamiento excitable, lo cual no hubiera despertado su interés por el modelo del cable de hierro. Por otro lado, la invención de la técnica de perfusión interna le permite a Tasaki eliminar las macromoléculas en el interior del axón y así notar que sin ellas no puede generar señales nerviosas. La relación entre estos rasgos de la trayectoria de abstracción de Tasaki son muy importantes para entender por qué desarrolla un modelo en el que le atribuye un papel causal a las macromoléculas en el interior de la membrana neuronal, y por qué considera que son transiciones de fase en estas macromoléculas las que están en la base de la transmisión nerviosa.

En estos procesos de modelación, el orden en el que se desenvuelven las abstracciones constructivas también es importante para comprender el resultado. Esto es dependencia de trayectoria. Esta dependencia emerge como resultado de que las abstracciones se construyen unas sobre otras. Cada abstracción construye el escenario científico de una manera en la que se plantean nuevos problemas que son parásitos en la abstracción desarrollada, y cuya resolución exige de *ciertas* abstracciones que resuelvan *esos* problemas concretos. Esto se ejemplifica muy claramente en la manera en la que Nersessian reconstruye el procesos de razonamiento que conduce a Maxwell a las ecuaciones del campo magnético (Nersessian 2002). Nersessian describe el trabajo de Maxwell como la transformación del problema de analizar la producción y transmisión de fuerzas electromagnéticas en el análisis de los potenciales estreses que puede sufrir un medio mecánico continuo, a través de lo que Maxwell llamó ‘analogías físicas’ (130).

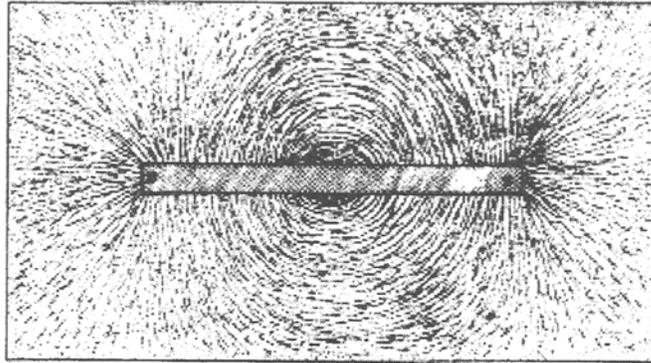


Figura 5-2 Maxwell quería llegar a una expresión matemática para las líneas de flujo en un campo electromagnético.

Maxwell quería describir las líneas de flujo del campo electromagnético con una expresión matemática (ver Figura 5-2). La estrategia de Maxwell para llegar a un modelo cuantitativo involucra una serie de modelos analógicos (lo que Maxwell llama analogías físicas) cada uno de los cuales representa un paso crucial en el avance en la modelación. Primero concibió las líneas de flujo como vórtices en el éter (ver Figura 5-3). Esto lo podemos entender como un proceso constructivo de abstracción, en el que se reconstruyen las líneas de flujo como vórtices en el éter, lo cual permite usar ecuaciones de dinámica de fluidos para encontrar una expresión matemática de ellos. Pero esta abstracción trae consigo implicaciones que generan nuevos problemas. A raíz de seguir esta analogía, se le presenta a Maxwell el problema de cómo podría ser la dinámica en la frontera entre vórtices (ver Figura 5-4). Este problema no existía antes de la abstracción basada en la analogía con un sistema hidráulico. Para resolver este problema, Maxwell acude a otra analogía, esta vez con un sistema mecánico de roldanas (*idle wheels* en inglés, ver Figura 5-5). Esa analogía con un sistema mecánico permite resolver el problema de la dinámica en la frontera entre vórtices e incorporar la solución a la ecuación matemática.

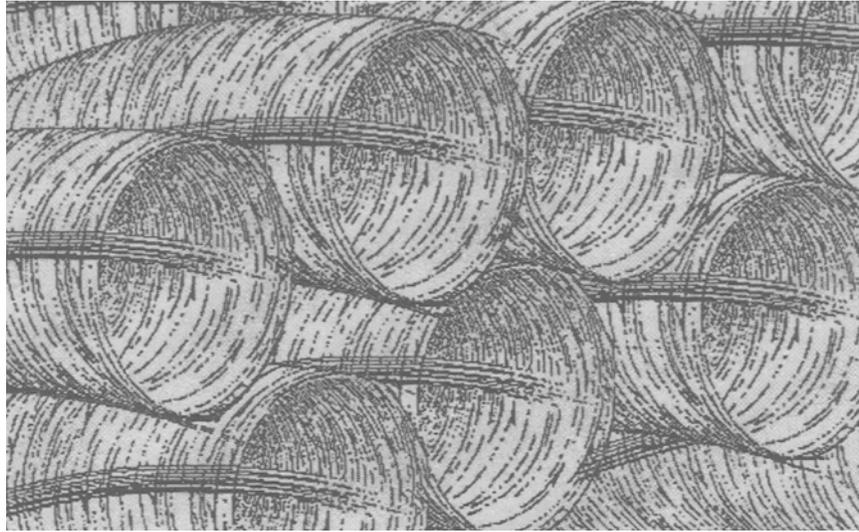


Figura 5-3 Primero concibió las líneas de flujo como vórtices en el éter.

Lo que me interesa destacar del proceso de modelación de Maxwell es que la analogía con las roldanas sólo tiene sentido en el contexto de la analogía previa con vórtices en el éter. No se puede entender la relevancia del sistema de roldanas si no se establece primero la analogía con los vórtices en un fluido, pues la analogía con las roldanas resuelve un problema que se genera debido a que Maxwell consideró que las líneas de flujo como vórtices en un fluido, lo cual plantea el problema de cómo se puede modelar el comportamiento en la frontera entre los vórtices. Es decir, no parece ser adecuado pensar que las roldanas aparezcan en el razonamiento de Maxwell porque hay una similitud *de hecho* entre las roldanas y el potencial electromagnético. Más bien, las abstracciones constructivas en las que se respalda Maxwell lo llevan a un problema abstracto que resuelve a través de la analogía con un sistema mecánico con roldanas.

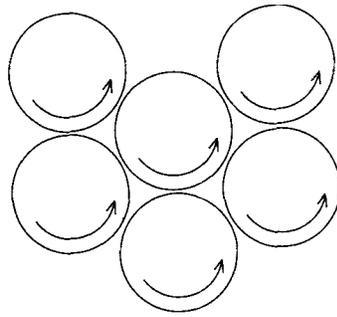


Figura 5-4 Sección transversal del modelo de las líneas de flujo como vórtices en el éter. Note la fricción que se generaría entre vórtices debido a que todos circulan en la misma dirección.

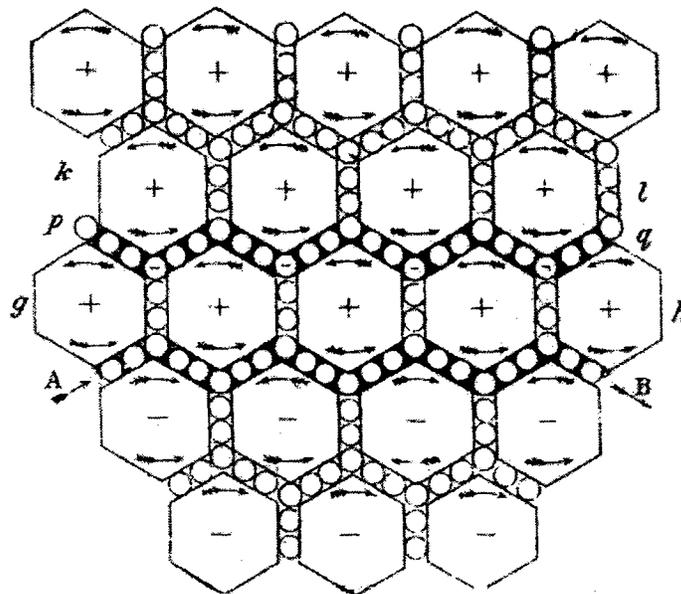


Figura 5-5 Solución al problema de la interacción entre vórtices a través de la analogía con un sistema mecánico con roldanas.

Como acabamos de ver, para entender por qué se atrinchera el teclado QWERTY, David reconoce la importancia de una serie de sucesos a lo largo de la historia, y el orden en el que se dieron. De manera similar a la explicación histórica sobre el

atrincheramiento del teclado QWERTY, no se puede entender el sentido de la analogía física con un sistema de roldanas si no se comprende primero el establecimiento de una analogía con los vórtices en un fluido.

De la misma manera, no se puede comprender el sentido que tiene la analogía con el circuito eléctrico que Hodgkin y Huxley construyeron, si no se ha comprendido la señal nerviosa en términos de corrientes iónicas a través de una membrana semipermeable. La noción previa de membrana semipermeable guía el diseño del circuito y dicta cuáles son los elementos importantes a tomar en cuenta. Estos son, por un lado, la diferencia de concentraciones de iones a cada lado de la membrana (la pila), la impermeabilidad de la membrana a ciertas especies iónicas (el capacitor) y la permeabilidad de la membrana a algunas otras especies (la resistencia). Si se hubiera comenzado por el circuito eléctrico en vez de por la célula galvánica, no es claro que se hubiera obtenido el mismo resultado (de hecho, yo diría que sería raro que se obtuviese el mismo resultado).

David, al reconstruir la trayectoria del atrincheramiento del teclado QWERTY, califica de “crítico” el papel de la introducción de técnicas de mecanografía. Esto es porque si no se aprecia su contribución a la dinámica histórica no va a ser posible explicar por qué es que el teclado QWERTY se atrinchera. Los elementos críticos para una trayectoria son aquellos elementos cruciales para la comprensión de un resultado particular. Nersessian recupera como elementos contingentes imprescindibles de la modelación de Maxwell las dos analogías físicas, los vórtices en el éter y el mecanismo de roldanas.

Volviendo al caso de estudio, la abstracción detrás de cada uno de estos tres modelos de la señal nerviosa no es una conjunción de abstracciones constructivas sino una integración de las mismas. No sólo importa cuál fue el punto de partida, sino que importan las analogías que se fueron integrando a lo largo del proceso de

modelación y cómo se integraron (ver Carrillo-Escalera 2019). Por esta razón, *los procesos de abstracción son procesos no sólo dependientes de condiciones iniciales sino dependientes de trayectoria*. Si queremos entender por qué estos modelos presentan diferencias tan sustanciales entre las unidades explicativas que toman como relevantes tenemos que remitirnos al proceso de modelación y reconstruirlo de manera que podamos apreciar los elementos críticos que explican cómo se han generado las abstracciones constructivas.<sup>57</sup> Los modelos analógicos de la célula galvánica y el circuito eléctrico para el modelo HH, el del Oscilador de Membrana y el cable de hierro, y el de una onda en un medio elástico para HJ han jugado ese papel crítico. Son artefactos epistémicos que se vuelven cruciales para explicar por qué se modela de la manera en que se hace para cada uno de estos modelos.

### **5.3 Artefactos epistémicos críticos y trayectorias de abstracción**

Me han interesado los modelos analógicos como artefactos epistémicos críticos porque juegan un papel particularmente importante en la reconstrucción de trayectorias de abstracción en la modelación de la señal nerviosa. Como vimos en la sección 3.4, este papel epistémico se puede recuperar en términos de la integración de representaciones heterogéneas, lo cual implica identificación de abstracciones adecuadas a partir de las cuales se derivan criterios de relevancia. Por esta razón me he centrado en ellos al reconstruir los diferentes procesos de modelación de la señal nerviosa. Pero estos no son los únicos elementos que pueden jugar un papel crucial en la reconstrucción de trayectorias de abstracción.

---

<sup>57</sup> La dependencia de trayectoria en este sentido implica que para comprender las abstracciones es necesario comprender su trayectoria histórica y no sólo su origen (ni su resultado final). Esta idea contrasta con la noción de abstracción como omisión y de idealización, las cuales se explican sincrónicamente en términos de criterios objetivos y compromisos de la modelación que se pueden rescatar si necesidad de ver al pasado.

Por ejemplo, Tasaki le adscribe a la técnica de perfusión interna un papel crucial en el desarrollo de su manera de entender la señal nerviosa: “Al principio de los sesentas, cuando la técnica de perfusión interna fue desarrollada, la necesidad de aproximaciones fisicoquímicas se volvió evidente de nuevo. Es extremadamente difícil, si no imposible, explicar muchos de los nuevos hallazgos en términos del circuito equivalente convencional” (Tasaki 1982, 257).

La medición e intervención siempre ha sido una restricción muy grande en la investigación de la señal nerviosa. El impulso nervioso es un objeto de estudio que presenta muchas dificultades para un escrutinio científico. Por un lado, es un efecto que se relaciona con variaciones en rasgos físicos de la señal nerviosa a muy pequeña escala y de efímera temporalidad, del orden de milivolts, milisegundos, nanoamperes. Es muy difícil producir mediciones de las variaciones de estas cantidades a esa escala. Esto ha restringido, desde el comienzo del estudio de la transmisión nerviosa a finales del siglo XVIII, el tipo de mediciones e intervenciones que se pueden hacer en estos tejidos. Por esta razón, la tecnología ha sido un constreñimiento muy importante para la investigación de la señal nerviosa.

En un inicio, las mediciones e intervenciones que afectan variables eléctricas fueron las más accesibles, y aunque ya hay otras posibilidades de intervención, hoy en día siguen siendo las más acudidas. En el capítulo anterior mencioné que las mediciones de calor apuntan hacia problemas importantes de la aproximación eléctrica a la señal nerviosa. Entre otros factores, las dificultades para lograr mediciones de las variaciones en temperatura concomitantes a la señal nerviosa han tenido la consecuencia de que esa evidencia empírica no se tome como uno de los rasgos característicos del impulso nervioso.<sup>58</sup>

---

<sup>58</sup> Recientemente, Heimburg se ha interesado en hacer estas detecciones de emisión de calor durante la transmisión nerviosa, pero no ha conseguido aislar térmicamente el

Cuando sólo se puede acceder al objeto de investigación a través de artefactos y preparaciones sofisticados, idear una preparación o un aparato de medición puede jugar un papel crucial en una trayectoria de abstracción. Si las mediciones de calor hubieran sido históricamente más accesibles que las de corriente o voltaje, probablemente el modelo más avanzado de la señal nerviosa sería un modelo que examina rasgos termodinámicos de la señal nerviosa – como hacen el modelo de Tasaki o el del solitón – en lugar de un modelo eléctrico como el de Hodgkin y Huxley.

Mas aún, si imaginamos en el caso hipotético en el que la posibilidad de hacer mediciones de calor se hubiera presentado antes de que se pudieran hacer mediciones eléctricas, posiblemente los modelos analógicos que hubieran sido considerados habrían sido analogías con sistemas conservativos y no circuitos eléctricos, que son disipativos. Esto es porque las mediciones de calor muestran una emisión y una reabsorción de calor, lo cual es compatible con un fenómeno conservativo. Pero lo que ocurrió fue que las manifestaciones eléctricas fueron las más accesibles. Como resultado, tenemos un modelo dominante que da cuenta de las mediciones de rasgos eléctricos de la señal nerviosa. Es el hecho contingente de la accesibilidad tecnológica a efectos eléctricos comparado con otro tipo de efectos lo que permite, en parte, explicar el que el modelo dominante de la señal nerviosa “salve” los rasgos eléctricos de esta función fisiológica.

Como resultado, los artefactos de medición y preparaciones pueden jugar papeles clave en restringir las representaciones posibles. Algunos de estos elementos clave juegan un papel simplemente en virtud de abrir posibilidades previamente

---

nervio para conseguir que la medición sea fidedigna. Para Heimburg estos resultados serían importantes pues son maneras de detectar la señal nerviosa que no depende de factores eléctricos.

inexistentes, como fue el axón de calamar.<sup>59</sup> El axón de calamar cumple un sueño que desde la época de Galvani a finales del siglo XVIII se añoraba: medir las corrientes en las células nerviosas (Piccolino 2006, 1998, Piccolino y Bresaola 2013). Este material experimental permite el desarrollo de la técnica de fijado de voltaje, con el que se pueden hacer intervenciones que eran imposibles en los materiales experimentales que se utilizaban hasta ese momento, por ser mucho más pequeñas las células nerviosas.<sup>60</sup> Tal fue la importancia de este material experimental, que Hodgkin describe esta experiencia para subrayar su valor (Nicholls et al 2012, 103)<sup>61</sup>:

Es sostenible que la introducción de la fibra nerviosa gigante de calamar por J. Z. Young en 1936 haya hecho más por la axonología que ningún otro avance en los último cuarenta años. De hecho, un neurofisiólogo destacado comentó en una cena de un congreso (sin mucho tacto, a mi parecer), “Es al calamar al que realmente le deberían otorgar el Premio Nobel.”

Como veremos a continuación, la manera en la que estas preparaciones y aparatos de medición afectan las abstracciones no es sólo en el sentido obvio de restringir los datos posibles, sino que tiene que ver con la manera en la que restringen las posibles representaciones. El papel de este material experimental en las

---

<sup>59</sup> Una pregunta interesante es en qué medida el calamar puede considerarse como un organismo modelo para el estudio de la señal nerviosa (cf. Ankeny y Leonelli 2011, Leonelli y Ankeni 2013). Aunque en la discusión central sobre organismos modelo no se discuten las especies de calamar que han sido utilizadas en neurociencia (*Loligo forbesii* o *Loligo pealii*, por ejemplo), en cierto momento este material experimental jugó un papel fundamental en el avance de esta ciencia, forjando junto con otros elementos el rumbo de la investigación de una generación (para la relación entre la elección de organismos modelo y el avance en la investigación en biología ver Burian 2009).

<sup>60</sup> El axón de calamar es de hasta un milímetro de diámetro.

<sup>61</sup> La cita proviene de Hodgkin, A. L. 1973. Proc. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci. 183: 1–19.

trayectorias de abstracción tiene una relación estrecha con las habilidades que se tuvieron que adquirir para investigarlo. La invención y utilización de aparatos de medición para axones de calamar exigió de conocimientos sofisticados en electrónica, mismos que se volvieron un requisito para cualquier neurofisiólogo de principios del siglo pasado. En su libro de 1968, Tasaki sugiere que el atrincheramiento del programa de investigación de la señal nerviosa en términos eléctricos se ha debido a constreñimientos asociados a las habilidades en electrónica que los neurofisiólogos tuvieron que desarrollar para poder construir e interpretar dicha instrumentación, así como intervenir con ella (Tasaki, 1968 p. vi):

La mayoría de los investigadores en el campo de biofísica son expertos en ingeniería eléctrica. Los laboratorios involucrados con este campo están usualmente equipados con una variedad de dispositivos electrónicos elaborados que permiten a los biofísicos realizar mediciones eléctricas delicadas en materiales biológicos como axones gigantes de calamar. Quizás por su intimidad con el equipo electrónico, los electrofisiólogos tienen una tendencia fuerte a interpretar los resultados de sus mediciones en términos de capacitores, resistores y rectificadores en la membrana nerviosa más que con base en selectividades iónicas, movilidades y energía libre de Gibbs. Es completamente natural que la manera en que un investigador interpreta un fenómeno desconocido sea afectada fuertemente por sus intereses y su experiencia previa. Este hecho puede dar cuenta de las diferencias en las aproximaciones utilizadas por diferentes investigadores en el estudio de la excitación nerviosa.

Lo que Tasaki sugiere en la cita anterior se puede interpretar como sugiriendo que *tener ciertas habilidades asociadas a tecnología implica tener la capacidad de hacer ciertas abstracciones*. Tasaki considera que las abstracciones que respaldan al modelo HH han sido desarrolladas basándose en habilidades que se han tenido que desarrollar para hacer mediciones en axones de calamar. Implícitamente, Tasaki está sugiriendo que, si se tienen otras habilidades, se puede desarrollar una manera diferente de estudiar la señal nerviosa, y de hecho esto es lo que se observa en el trabajo de este prolífico experimentador japonés.

Las habilidades que se desarrollan en el contexto de una práctica representan un constreñimiento importante de la modelación, sobre todo si tomamos en cuenta el costo cognitivo que implica aprender este tipo de habilidades. Saber de electrónica, saber operar un aparato de medición complejo, o saber cálculo diferencial, toma mucho tiempo y esfuerzo. Por ello, los científicos solo tienen un número limitado de habilidades de este tipo. Como ha hecho ver Leonelli, esto tiene una influencia directa en el tipo de compromisos que se establecen en la investigación (Leonelli 2008, 17):

Los compromisos en la investigación están fuertemente ligados a las habilidades epistémicas [...] Las habilidades epistémicas denotan la habilidad de llevar a cabo una acción en una manera considerada adecuada por la comunidad epistémica pertinente; los compromisos consisten en una tendencia hacia (o una preferencia por) la persecución de metas que pueden ser obtenidas llevando a cabo esa acción. Como vimos en los ejemplos [...], se requiere una cantidad de tiempo y esfuerzo considerable para aprender una habilidad. Esto significa que el conjunto de habilidades que está disponible para cualquier investigador es limitada. Cada investigador aprenderá y perfeccionará habilidades útiles para sus

intereses de investigación. Esto también significa que los investigadores entrenados, que ya tienen maestría de varias habilidades, tienen una tendencia fuerte a emprender proyectos donde esas habilidades se puedan ejercer, más que embarcarse en proyectos donde (a) necesitarán invertir tiempo en adquirir maestría en nuevas habilidades y (b) no puedan usar sus habilidades viejas. En otras palabras, poseer una habilidad a menudo implica un compromiso a explotar esa habilidad.

Recordemos que parte del papel epistémico de los modelos analógicos es el de reclutar recursos para la investigación a partir de identificar maneras de integrar representaciones heterogéneas. Esto establece una relación entre modelos analógicos y habilidades que no debe pasarse por alto. Por un lado, los modelos analógicos que interesan serán aquellos que pueden ser apreciados con las habilidades que ya se tienen. Esto posiblemente explica por qué a lo largo de la historia de la neurofisiología los aparatos de medición muchas veces han funcionado como modelo analógico del objeto de medición. Galvani estableció una analogía entre el anca de rana y una botella de Leyden, y así llegó a su primer modelo de la electricidad animal. Volta, en cambio, sugirió que el anca de rana funciona como un electroscopio, otro aparato de medición de la época. Bernstein concibe a la membrana nerviosa como una célula galvánica, un artefacto que interesaba a la comunidad científica a finales del siglo XVIII. Finalmente, Hodgkin y Huxley recurren a un circuito eléctrico para describir la señal nerviosa.

En un artículo en el que reporta una investigación acerca del papel de la instrumentación en la neurociencia desde la época de Galvani hasta finales del siglo XVII, Lenoir describe esta relación de la siguiente manera (Lenoir 1986, 3, el énfasis es mío):

Quisiera llamar especial atención a la profunda interdependencia entre la refinación de la instrumentación, la construcción de modelos, y la evolución de la estructura conceptual y teórica de un campo. Los instrumentos usados para la detección de corrientes bioeléctricas en nervios y músculos fue significativa no sólo en el sentido trivial de que hicieron posible la exploración de un fenómeno clave en esa área, sino de manera más importante, *los instrumentos mismos a veces sugirieron – y en ocasiones incluso funcionaron como –, modelos explicativos del fenómeno en cuestión.* Los modelos proveyeron estructuras intermedias cruciales para servir como puente entre aproximaciones teóricas rudimentarias y sus versiones mejoradas. *Esto lo logran estableciendo analogías con otras áreas mejor comprendidas,* en particular la electricidad y magnetismo en las fases tempranas del desarrollo del campo, y a la fisicoquímica durante la fase madura de construcción teórica.

Lo que escribe Lenoir se puede interpretar como sugiriendo que el paisaje de posibles modelos analógicos que pueden servir como fuente de abstracciones constructivas está constreñido por las habilidades que una comunidad posee, las cuales a su vez están relacionadas con la cultura material.

Pero también hay una influencia en la otra dirección, que está ejemplificada en la cita de Tasaki transcrita arriba. Una vez que se establece una abstracción que recluta un conjunto de artefactos epistémicos de otro dominio que resultan ser productivos, las habilidades que se vuelven importantes se orientan hacia el uso de esos artefactos, modificando la práctica. De acuerdo con Tasaki, esto es lo que ocurre a mediados del siglo pasado como resultado del descubrimiento del axón

de calamar y las posibilidades técnicas de intervención que ofrece. Como resultado de las mediciones eléctricas en este material experimental, la comunidad se centra en el desarrollo de habilidades en electrónica y deja de priorizar habilidades en otras áreas de la física, como la termodinámica. Tasaki se forma en Japón en la época de aislamiento, en la que incluso los centros de investigación en Japón estaban aislados del resto del mundo.<sup>62</sup> Esto posiblemente explica por qué Tasaki sí tiene habilidades en fisicoquímica y en particular en termodinámica, que para la época ya no eran comunes en electrofisiólogos en el resto del mundo. Estas maneras en las que las habilidades afectan la accesibilidad a recursos epistémicos implica que las habilidades también pueden jugar un papel en las trayectorias de abstracción (como lo hicieron las habilidades de escribir con mecanografía en el caso del atrincheramiento del teclado QWERTY).

Lo que hemos visto muestra que trazar las trayectorias de abstracción detrás de la modelación científica se puede entender en términos de la identificación de los elementos críticos en los procesos de abstracción. Estos elementos críticos son sucesos contingentes que hacen una diferencia en la manera en la que se desarrollaron las abstracciones. Algunos de estos elementos son artefactos epistémicos cuyo papel justifica las abstracciones (constructivas) que permitieron avanzar en el proceso de modelación. También hemos visto que no todos los artefactos epistémicos críticos son modelos analógicos. Hay algunos artefactos epistémicos que son determinantes para entender las abstracciones y que son de otro tipo, como el axón del calamar o la técnica de la perfusión interna.

---

<sup>62</sup> Tasaki escribe en el prefacio de su primer libro: “all the experimental results described in this book have been obtained in Japan, an island next to the one Robinson Crusoe had been secluded. The unfortunate warfare had made our cultural isolation from the rest of the world virtually complete until the summer of 1948, when Dr. Davis sent me a set of the *Annual Review of Physiology* and his reprints, for which my friends in Japan and I are very grateful. The fact that the manuscript of this book was written in a place where no foreign physiological journals were yet available can probably be a partial excuse if I have omitted some of the important literature in this field of physiology” (1953, vii-viii).

Una observación que es importante hacer es que sólo puede detectarse en retrospectiva el que un elemento de una trayectoria haya resultado ser crucial. En la práctica científica suele haber una exploración constante de diferentes artefactos epistémicos y en general es difícil saber de antemano cuáles de ellos van a resultar cruciales y van a cambiar el rumbo de la investigación y cuáles no.<sup>63</sup> También, hay algunas rutas de abstracción que se abandonan porque fracasan como integradores de representaciones heterogéneas. Algunas de estas se abandonan por siempre, y unas cuantas se pueden llegar a recuperar más adelante, cuando las condiciones materiales cambian de manera que apoyan su desarrollo. Por ejemplo, la teoría neurofibrilar se deja de lado hasta que no se desarrolla la técnica de perfusión interna. No se puede saber si un artefacto epistémico va a jugar un papel crítico. Por eso, la idea de que las abstracciones son dependientes de trayectoria implica dotar de importancia al pasado de las prácticas científicas para entender el presente de las mismas.

A continuación examinaremos el valor de analizar estas diferentes trayectorias de abstracción para el análisis de la modelación científica. El reconocimiento de que hay artefactos epistémicos cuyo papel epistemológico principal es integrar representaciones heterogéneas, combinado con la observación de que los procesos de abstracción son dependientes de trayectoria, sienta las bases para hacer un análisis de la modelación no correspondentista. Este análisis se toma en serio las relaciones entre diferentes artefactos epistémicos, articuladas a través de procesos históricos de abstracción (históricos en el sentido de dependientes de trayectoria).

---

<sup>63</sup> Esta es una de las dimensiones exploratorias de la modelación, que no ha sido discutida en esos términos.

## 6 Hacia una valoración no correspondentista de la modelación de la señal nerviosa

Los capítulos anteriores han estado centrados en hacer ver la importancia de diversos artefactos epistémicos para la construcción de abstracciones. En este capítulo me voy a centrar en cómo podemos entender el papel epistémico de la modelación desde una aproximación no-representacionista.<sup>64</sup> Para ello, primero voy a examinar de manera más amplia dimensiones de la modelación que no se pueden reconstruir en términos de capturar rasgos del mundo en un modelo entendido como una representación (en el sentido de “sustituto de”). Esto me permitirá identificar los rasgos que un marco filosófico no-representacionista de la modelación nos debe permitir apreciar.

En contraposición a la idea – implícita en posturas representacionistas – de que dar cuenta del poder explicativo de la modelación implica decir cómo el modelo captura el mundo, los estudios de caso sugieren que los modelos que juegan un papel en la explicación eléctrica, por un lado, y las explicaciones termodinámicas de la señal nerviosa, por otro, dependen de las relaciones que esos modelos guardan con otros artefactos epistémicos. Estas relaciones se establecen a partir de la identificación de *maneras de usar* los artefactos epistémicos de manera que se puedan compaginar los diversos artefactos y las representaciones asociadas a ellos. A continuación defenderé que bajo una concepción más amplia de

---

<sup>64</sup> Recordemos que en esta discusión en filosofía de la ciencia “representacionismo” se refiere a una manera de entender la representación (en el sentido de “sustituto de”) asociada a una manera de dar cuenta del papel epistémico de los modelos (ver la introducción). Por “no-representacionista” quiero decir una postura que no contempla a la representación en ese sentido, no quiero sugerir que la representación no es importante en *ningún sentido de representación*. Como veremos a continuación, lo que haré será considerar la representación en otros sentidos que el de “sustituto de”.

“representación” que la de “sustituto de” que juega el papel principal en posturas representacionistas, será posible recuperar este papel normativo de la modelación. Defenderé que estas restricciones en el uso de los artefactos se reflejan en normas de representación (entendida en un sentido amplio) cuyo origen no son los constreñimientos modelo-mundo sino constreñimientos provenientes de la necesidad de relacionar diversos artefactos epistémicos.

### **6.1 El poder epistémico de redes de artefactos**

El modelo del circuito eléctrico tendría poco poder explicativo si no se pudieran medir los cambios en el voltaje, pues justamente la variable de estado del modelo es el voltaje, y es por eso que la estimación de las soluciones del modelo matemático pueden cotejarse con la evidencia empírica. Esto muestra la estrecha relación entre cierto tipo de preparación (el fijado de voltaje en axones de calamar) y las ecuaciones de Hodgkin y Huxley. Esta relación está mediada por normas de representación como la norma de que la componente capacitiva de la membrana debe de tomarse como constante. Este supuesto es necesario para simular matemáticamente con base en el circuito HH, pero también es necesario para generar las interpretaciones de los resultados empíricos que sustentan la tesis de que el modelo matemático simula las corrientes transmembranales a través de la membrana nerviosa.<sup>65</sup>

Desde la perspectiva de la modelación matemática, el supuesto es crucial ya que si no se supone que para el circuito HH la capacitancia es constante, entonces las ecuaciones de ese circuito adquieren una variable de estado más, lo cual implica que ya no se pueden estimar las soluciones, y por tanto no se pueden generar

---

<sup>65</sup> Por esta razón, como arguemtno a continuación, considerar a la capacitancia constante no es una idealización en el modelo sino una abstracción constructiva en la que se respalda no sólo el modelo matemático sino también la experimentación.

simulaciones.<sup>66</sup> Desde la parte experimental, si no se estipula que la capacitancia es constante, los resultados obtenidos con fijado de voltaje no se pueden interpretar como mediciones de corrientes transmembranales, pues las mediciones podrían corresponder a corrientes capacitivas, o a una combinación de corrientes transmembranales y capacitivas. Por tanto, aunque se pudieran calcular las soluciones de las ecuaciones sin la suposición de que la capacitancia es constante, si no se establece dicho supuesto las simulaciones generadas con las ecuaciones de Hodgkin y Huxley no se podrían comparar con las mediciones de fijado de voltaje (pues no se podría concluir que el fijado de voltaje mide corrientes transmembranales). Dicho de otro modo, aunque las simulaciones y mediciones tienen la misma forma, y en ese sentido son “similares,” si no se supone que la capacitancia es constante las curvas que se obtienen de las ecuaciones no se podrían tomar como simulaciones de los resultados de fijado de voltaje, pues las ecuaciones simulan corrientes transmembranales y las mediciones no se pueden interpretar como mediciones de corrientes transmembranales.

Restringiendo el espacio de posibles representaciones asociadas a los diferentes artefactos, se logra orquestar diferentes artefactos epistémicos para que realicen un trabajo epistémico integrado. De todas las posibles interpretaciones de las mediciones del fijado de voltaje, se interpretan las mediciones de corriente como corriente transmembranal, lo cual requiere suponer que la capacitancia es constante. Siguiendo esta línea, de todas las representaciones posibles que podemos asociar a circuitos RC, se toman sólo aquellas en la que la capacitancia

---

<sup>66</sup> Estoy entendiendo simulaciones como “experimentos virtuales” y no como cálculos de las soluciones que requieren del procesamiento en un computador. En la época de Hodgkin y Huxley no se podían calcular las soluciones con computadores, por lo que Huxley tardó como tres semanas en calcular un par de curvas. Más adelante, con la mejora de las computadoras, fue posible que los computadores calcularan las soluciones, y hoy en día hay varios simuladores que usan las ecuaciones de HH o variantes, como NEURON o Génesis.

es constante. La ley de Faraday para calcular la corriente capacitiva se aplica considerando que la capacitancia es constante. Finalmente, y de manera muy importante, esta abstracción pasa a formar parte de la caracterización del objeto de investigación. La señal nerviosa se entiende como un fenómeno eléctrico en la vecindad de la membrana en el que hay corrientes transmembranales y *no hay* corrientes capacitivas después del reacomodo de cargas inicial, cuya manifestación es una variación en el voltaje o corriente transmembranal como es registrado en un osciloscopio con la técnica de fijado de voltaje (que se interpreta asumiendo que la capacitancia es constante).

En resumen, el criterio de capacitancia constante normará las representaciones de la señal nerviosa a diversos niveles y no es sólo una cuestión de cómo se está representando un sistema diana en el mundo al que tenemos un acceso experimental. El mismo acceso experimental está siendo regulado por esa abstracción. Esto implica que la caracterización empírica del objeto de interés depende de manera importante de esta abstracción. A partir de que se establece el compromiso con la capacitancia constante, la señal nerviosa como objeto de estudio será tratada como el efecto de un capacitor con esas características (junto con las resistencias variables, los efectos de membrana semipermeable, etc.).

Es decir, los constreñimientos provenientes de las trayectorias de abstracción pueden resultar en normas de representación. Sin embargo, esas normas no necesariamente emergen de evidencia empírica directa que puede tomarse como una descripción del supuesto sistema diana. En cambio, estas normas de representación responden a restricciones que provienen de las posibilidades que ofrecen los artefactos que se exploran para incorporarlos como recursos para la investigación. En este caso, la norma de que la capacitancia de la membrana es constante toma en cuenta las posibles relaciones que se pueden establecer entre las representaciones involucradas para hacer mediciones con el fijado de voltaje,

en el aparato teórico que se usa para estudiar las células galvánicas, y en los diagramas y correspondientes ecuaciones de circuitos eléctricos.

Todo lo anterior sugiere que al menos algunas de las normas de representación que apoyan la construcción de los modelos cobran sentido en el contexto de redes de artefactos epistémicos que se apoyan mutuamente. Por ello, en lugar de ver la capacidad de representar del modelo HH como sustentada en una relación modelo-mundo, *parece razonable entender la capacidad de representación del modelo HH como sustentada en una red de artefactos que se ha articulado a través de una trayectoria de abstracción*. Configurar estas redes de artefactos requiere explorar diversos artefactos epistémicos en búsqueda de aquellos que podrían aportar a la red. Pero para poder integrarlos a la red es necesario un trabajo epistémico. En general, se puede decir que entre los fines epistémicos de la modelación se encuentra la configuración de artefactos epistémicos en una red. Esto permite que las representaciones que se requieren para que el artefacto realice la labor epistémica que se espera que realice sean agregativas con respecto de las representaciones asociadas a los otros artefactos epistémicos de la red.<sup>67</sup>

Dos maneras, que ya he discutido, de integrar artefactos a la red artefactual son, o a través de modelos analógicos que permiten integrar las representaciones heterogéneas, o identificando constreñimientos que permiten excluir de todas las posibles representaciones asociadas al uso de un artefacto, aquellas ramas que no se agregan a las descripciones con las que ya se ha establecido un compromiso en la red artefactual. Como ejemplo del primer caso, tenemos el concepto integrador de “carga,” que abstrae de las diferencias entre movimiento de electrones y movimiento de iones, y permite integrar las representaciones asociadas a las células galvánicas con aquellas asociadas a los circuitos eléctricos. Este concepto permite ver el movimiento de iones como corriente eléctrica, y representarlo

---

<sup>67</sup> Es decir, implica integrar representaciones heterogéneas, ver sección 3.4.

como el flujo de corriente en un circuito (lo cual corresponde a la dimensión constructiva de esta abstracción). Pero también fue necesario excluir del espacio de posibilidades ciertos tipos de circuitos. Fue importante eliminar los circuitos con capacitancia variable como posibles modelos, pues no son compatibles con la interpretación que Hodgkin y Huxley de las mediciones del fijado de voltaje. Dicha interpretación de los resultados experimentales requiere suponer que la capacitancia de la membrana neuronal es constante. Consecuentemente, Hodgkin y Huxley consideran sólo circuitos con capacitancia constante. Esta fue la manera de incorporar el subconjunto de las representaciones de la electrónica que es agregativo con respecto de las interpretaciones de la técnica de fijado de voltaje.

Tasaki se refiere a todo este esfuerzo como *electro-anatomía*. Esta agenda de investigación depende de una intrincada relación ya no entre diferentes instrumentos entendidos como objetos, o modelos entendidos como representaciones, sino de artefactos epistémicos que tienen un sentido por la manera en la que se usan en el contexto de una práctica. Su artefactualidad obedece a la manera en la que se usan, al papel que juegan en la realización de tareas epistémicas en el contexto de la práctica. No es lo mismo un diagrama de circuito cualquiera que *el circuito de Hodgkin y Huxley*. El circuito HH es un circuito que está relacionado con otros modelos, como el de la membrana semipermeable. El voltaje de cada una de las pilas se calcula con la ecuación de Nernst correspondiente al ion que cruza por la resistencia que está conectada en serie. Estas relaciones después forman parte de lo que Tasaki llama la *electro-anatomía*.

La propuesta de comprender a los modelos como artefactos epistémicos no es sólo una cuestión de nomenclatura, sino que implica reconocer que el papel epistémico de los modelos no se puede comprender cabalmente si no se toma en cuenta su papel en una red de artefactos articulada en el contexto de una práctica. Como

dice Smith, “Los artefactos no tienen valor significativo en aislamiento”, ya que “no podemos estudiar a los artefactos como cosas. En cambio, debemos de considerar la manera en la que median el uso. Debemos comprender u observar el artefacto en uso para ver adecuadamente para qué es y qué es lo que sugiere.” (Smith 2007, 5). En este sentido, no es sólo tomar en cuenta lo que aporta la electrónica al modelo HH, sino cómo se integra la electrónica a una red de artefactos, lo cual implica entre otras cosas preguntarse por los supuestos que incorpora para que los circuitos sean compatibles con otros compromisos previamente establecidos, o cómo modifica los compromisos previos para producir una red de artefactos productiva.<sup>68</sup>

¿Por qué es importante tomar en cuenta la red de artefactos para comprender la modelación? La razón es que la modelación avanza integrando constreñimientos a las representaciones posibles del objeto de investigación, pero no todas esas restricciones se pueden atribuir a restricciones debido a criterios de correspondencia. Es decir, las normas de modelación no son sólo normas correspondentistas, también son normas que emergen de la integración de diferentes artefactos epistémicos a una red. Muchas de las normas de representación provienen de la búsqueda de apoyo entre diferentes artefactos epistémicos, y, si no tomamos en cuenta las relaciones entre diferentes artefactos, no podemos comprender el origen de dichas normas.

---

<sup>68</sup> Este no es exactamente el sentido de artefacto que articula Knuuttila, sino que es una manera de avanzar su propuesta. Knuuttila sobre todo enfatiza el papel de la materialidad de los artefactos y cómo esta materialidad se relaciona con su papel epistémico. Aunque la mayoría de los estudios de caso de Knuuttila comparten con el representacionalismo una aproximación a su análisis de manera aislada de otros artefactos, sospecho que Knuuttila estaría de acuerdo con la idea de que el papel de un artefacto está sujeto a la sinergia de la red artefactual en la que se inserta, simplemente no es una idea que ella haya desarrollado.

Esto no quiere decir que todas las normas de representación provienen de la necesidad de relacionar diferentes artefactos epistémicos. Pero basta con que algunas normas sean de este tipo para que sea importante rastrear su origen, trazando las trayectorias de abstracción. La abstracción en la modelación es facilitada por artefactos epistémicos de diverso tipo y está constreñida por la necesidad de articular artefactos epistémicos para encontrar maneras de hablar de lo causalmente relevante. Pero la relevancia causal no es absoluta sino que está soportada por la red artefactual. Las células galvánicas sugieren que lo causalmente relevante son las concentraciones de iones a ambos lados de la membrana, y la permeabilidad de la misma. Además, sugiere que hay una relación – y provee una ecuación para ella – entre esas concentraciones, la permeabilidad y la diferencia de potencial eléctrico que se puede medir entre un lado y el otro de la membrana semipermeable. Combinado con la técnica de fijado de voltaje, esta aproximación a la modelación de la señal nerviosa se avanzó con representaciones asociadas a circuitos eléctricos.

Tasaki, en cambio, toma una ruta (de abstracción) diferente. A diferencia del modelo eléctrico de HH, está retomando lo que él llama una aproximación ‘físicoquímica.’ El modelo de Tasaki articula artefactos epistémicos provenientes de tradiciones de investigación diferentes de las que retoman los científicos inmersos en la electro-anatomía. Mientras que Hodgkin y Huxley<sup>69</sup> se concentran en los aspectos eléctricos de la señal nerviosa, Tasaki toma en cuenta aspectos termodinámicos de este fenómeno. El modelo de Tasaki toma en cuenta evidencia empírica que él mismo obtuvo en la que muestra que la membrana sufre cambios dimensionales. Si se quiere estudiar el impacto de estos cambios dimensionales en la transmisión nerviosa, concebir a la membrana como un capacitor con

---

<sup>69</sup> En realidad no son Hodgkin y Huxley, sino toda una comunidad que está avanzando un programa de investigación. Sin embargo, me he permitido esta ficción para facilitar el relato.

capacitancia constante es un impedimento.<sup>70</sup> Dentro de esta trayectoria de abstracción, el constreñimiento crucial en la trayectoria HH de que la capacitancia es constante no es productivo. Por lo tanto, Tasaki tiende a pensar que ese supuesto es problemático.<sup>71</sup>

Tasaki tiene que buscar un respaldo en técnicas de experimentación y en modelos que no asuman que la capacitancia es constante. En otras palabras, Tasaki requiere encontrar una manera de modelar la señal nerviosa que no incorpore ese compromiso. Como resultado de este esfuerzo, Tasaki recuperó artefactos que no tienen importancia para el modelo HH, pero que apoyan abstracciones que le permiten sortear el supuesto de capacitancia constante. Como resultado articuló una red de artefactos epistémicos que le permitió hacer un asesoramiento diferente de la señal nerviosa. Esta red incluye técnicas nuevas de experimentación que le permiten explorar algunos rasgos del impulso nervioso que no se consideran relevantes en la electro-anatomía. Ya mencioné los importantes resultados que miden los cambios dimensionales que ocurren en fase con el impulso nervioso (sección 4.1). Estos resultados fueron obtenidos por Tasaki e Iwasa en 1980 gracias al desarrollo de técnicas de experimentación que registran manifestaciones no eléctricas de la transmisión nerviosa, a través de técnicas ópticas de birrefringencia, fluorescencia y difracción de la luz. También

---

<sup>70</sup> Como expliqué antes, esto es porque los cambios dimensionales están relacionados con la generación de corrientes capacitivas.

<sup>71</sup> Otro constreñimiento que no se conserva en la trayectoria de Tasaki es el de la electroneutralidad. Desde el sistema de modelación HH se supone que el axón es electroneutral longitudinalmente, por dos razones. La primera es que, a pesar de que muchos electrofisiólogos lo han olvidado, este supuesto es necesario para poder aplicar la ecuación de Nernst o de Nernst-Plank. Por otro lado, las intervenciones con fijado de voltaje precisamente hacen al axón longitudinalmente electroneutral. Por esta razón, nota Tasaki, muchos electrofisiólogos piensan que el axón es electroneutral, a pesar de que no hay evidencia de ello (Tasaki 1982, 283).

mencioné el papel que jugó la microscopía electrónica al permitir apreciar la complejidad de la membrana y estructuras aledañas (también en la sección 5.1).

Antes de que se desarrollaran los modelos electrónicos había un enfoque al estudio de la señal nerviosa según el cual la física es la base de los procesos fisiológicos. Los neurofisiólogos en la época previa al modelo de Bernstein solían tener conocimientos de física en general, o por lo menos sabían tanto de termodinámica como de otras áreas de la física. En la generación de neurofisiólogos anterior a Bernstein, prácticamente todos habían sido entrenados en el laboratorio de Müeller, quien valoraba los conocimientos en física. Helmholtz fue parte de esa generación, e hizo contribuciones importantes en física tanto como en biología. Sin embargo, la estandarización de las herramientas de medición y análisis que explotan las posibilidades de intervención en el axón de calamar, y el modelo de Bernstein de la actividad nerviosa, fueron progresivamente marginando la relevancia de las habilidades en termodinámica para ser neurofisiólogo (ver sección 5.3). Por ejemplo, el uso la ecuación de Nernst permite a los científicos obtener los resultados relevantes (el cálculo de equilibrios electroquímicos para distintas especies iónicas en términos de las proporciones en la concentraciones, en este caso) sin necesidad de tener las habilidades en fisicoquímica y termodinámica (calcular la energía libre de Gibbs) para hacer dichos cálculos.

Tasaki echa de menos que lo que se conserva de esa época son algunos elementos aislados y no el enfoque termodinámico a la señal nerviosa. Por eso, aunque las células galvánicas son una parte importante de la trayectoria de abstracción que respalda al modelo HH, Tasaki considera que el modelo HH no es un enfoque fisicoquímico (Tasaki 1982, capítulo 8, sección H, citas omitidas):

Sin embargo, durante los pasados 50 años la vieja tradición de enfatizar la importancia de la fisicoquímica ha perdido peso gradualmente. Los fisiólogos estaban fascinados con el rápido avance de la ingeniería electrónica la cual tuvo lugar durante este periodo. Por consiguiente, los investigadores jóvenes en el campo de neurofisiología se volvieron diestros en diseñar y construir circuitos electrónicos complejos usados para realizar las mediciones eléctricas que necesitaban. Al mismo tiempo, hubo un gran avance en la electro-anatomía, y la distribución de potencial eléctrico, resistencia y de capacitancia en el interior y el exterior de la fibra nerviosa se clarificó. Eventualmente, la aproximación estándar para fisiólogos fue la de describir los resultados de mediciones electroquímicas en términos de cambios en varias partes del circuito eléctrico que representa el estado de la fibra nerviosa.

Tasaki está entendiendo la fisicoquímica como un abordaje termodinámico a una amplia gama de efectos asociados a la transmisión nerviosa. En cambio, la fisicoquímica fue perdiendo importancia en el modelo HH, y se recuperaron sólo algunos resultados, como la ecuación de Nernst.

El significado que tiene la ecuación de Nernst es diferente en el modelo de Hodgkin y Huxley que en el modelo de Tasaki. Para Tasaki la ecuación de Nernst no tiene el valor ni el papel que se le adscribe en el modelo de HH, de ser la fórmula para calcular el valor de equilibrio electroquímico de cada especie iónica. En cambio, para Tasaki la ecuación de Nernst es el cálculo de la energía libre de Gibbs para un caso específico. Tasaki sugiere que en vez de usar la ecuación de Nernst se calcule el equilibrio de Gibbs, que es como Nernst llegó a su fórmula (Tasaki 1982, 283). Es decir, para Tasaki, calcular equilibrios electroquímicos no

implica aplicar la ecuación de Nernst sino calcular la energía libre de Gibbs. Esto implica que a pesar de que la ecuación de Nernst es el mismo objeto para Tasaki que para Hodgkin o Huxley, como artefacto epistémico, la ecuación de Nernst no es lo mismo en un escenario que en el otro. No se usan de la misma manera, ni se aprecian de la misma manera.

Entre todas estas técnicas que Tasaki innovó se encuentra la técnica de perfusión interna. Tasaki consideró que esta técnica representa el parteaguas entre su programa de investigación y el programa de la anatomía eléctrica. Escribe “Podría decirse que las investigaciones fisicoquímicas<sup>72</sup> comenzaron con la introducción en 1961 de la técnica de perfusión interna.” (Kobatake et al 1971, 2). Con esta técnica es posible intercambiar el contenido del axón por cualquier solución salina, lo cual permite hacer experimentos en los que se tiene el control de las concentraciones a ambos lados de la membrana nerviosa.

En el trabajo de Heimburg también se observa la introducción de artefactos epistémicos que hasta ese momento no se habían considerado importantes para la investigación de la señal nerviosa. La motivación para incorporar estos artefactos es la necesidad de responder preguntas que cobran un significado importante en el contexto de los demás artefactos con los que se investiga. Por ejemplo, en el laboratorio de Membranas a cargo de Heimburg adquirieron un Microscopio de Fuerza Atómica, que es un instrumento nunca antes usado para investigar la transmisión nerviosa. El microscopio consiste de una aguja nanoscópica que se arrastra por la superficie. La aguja interactúa con la fuerza atómica de los átomos que conforman la superficie y detecta hendiduras y protuberancias, las cuales registra en un mapa bidimensional. Pero el uso que se le da en el laboratorio de biofísica de membranas no es ese. Los investigadores no desplazan la aguja por la

---

<sup>72</sup> Es importante subrayar que la manera en la que Tasaki entiende la fisicoquímica involucra termodinámica y no sólo la aplicación de la ecuación de Nernst.

superficie del axón, sino que la dejan en un sitio fijo y estimulan la fibra nerviosa, esperando medir así los cambios dimensionales en la membrana cuando hay una transmisión nerviosa. Este experimento significa una versión moderna de los experimentos de Tasaki e Iwasa en los ochentas, con tecnología diferente (presentados en la sección 4.1).

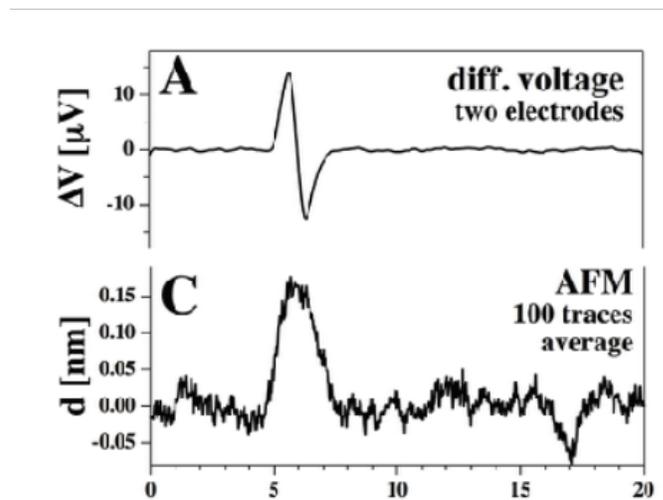


Figura 6-1 Desplazamientos verticales registrados con un microscopio de fuerza atómica en un axón gigante de langosta A) señal integrada C) señal proveniente del AFM, promediada (Imagen modificada de Gonzalez-Perez et al 2016, 55)

## 6.2 Representaciones artefactuales

Desde la perspectiva representacionalista, es posible entender la fuerza epistémica de un modelo analizando la manera en la que el modelo asemeja la realidad, modelo por modelo y sistema diana por sistema diana. Sin embargo, una vez que se examinan las trayectorias de abstracción, resulta evidente que las abstracciones tienen mucho que ver con constreñimientos en el uso de artefactos que no están en el eje modelo-mundo sino en el eje modelo-modelo. Martínez habla de

“abstracciones adecuadas”, porque es una cuestión de hecho si las abstracciones permiten integrar artefactos epistémicos de manera productiva o no lo logran (ver 3.4, Martínez 2014a). Sin embargo, estos constreñimientos en el uso de artefactos desaparecen en el representacionalismo porque no se considera otra normatividad que la que proviene del eje modelo-mundo. En cambio, yo argumento a favor de la idea de que el papel epistémico del modelo HH y el modelo del solitón, y de las representaciones asociadas, algunas veces no puede caracterizarse solo en términos de la relación entre el sistema diana y el modelo, ni sólo en términos de sistemas de modelos, sino que requiere entender a la modelación como un proceso dependiente de trayectoria (histórico).

La capacidad representacional que se obtiene de la interacción de los diferentes artefactos epistémicos tiene dos rasgos que no se reconocen dentro del representacionalismo. El primero es que la representación está distribuida a lo largo de estos artefactos, por lo que ninguno de los modelos es “completo.” y La segunda es que las representaciones involucradas en una red de artefactos están constreñidas de diversas maneras para lograr que las representaciones de esa red de artefactos sean homogéneas. En el modelo HH la membrana es capturada por un capacitor con capacitancia constante y por la idea de permeabilidad que se relaciona, en primera instancia, con las células galvánicas. La capacitancia a su vez se representa a través de artefactos epistémicos de la electrónica. La representación de la permeabilidad de la membrana queda distribuida, por un lado, en la noción de semipermeabilidad asociada a las células galvánicas, la cual la asocia con la ecuación de Nernst. Por otro lado, queda representada por resistencias variables en circuitos RC. Finalmente, en una etapa más avanzada, la idea de “canal proteico” integra las representaciones de la fisicoquímica y electrónica recién mencionadas en un concepto abstracto (ver 2.3). Lo que es importante notar es que todos los recursos representacionales no están cristalizados en *un modelo* sino que están distribuidos a lo largo de una serie de

artefactos que conforman la red con la cual la electro-anatomía modela la señal nerviosa.<sup>73</sup>

El resultado de las trayectorias de abstracción es precisamente este tejido cambiante de artefactos y normas de uso de los mismos, que genera capacidades representacionales para el sistema de modelación. No existe un modelo aislado que captura un sistema diana sino que, en un sentido importante, la posibilidad de representar emerge de la estabilización de relaciones entre artefactos epistémicos. La historia de esa estabilización es la explicación del origen de algunas de las normas de representación, y esa es la razón por la cual trazar las trayectorias de abstracción nos permite adentrar en el origen de algunas normas de representación basadas en procesos de abstracción que no se describen en términos de relaciones modelo-mundo, sino que obedecen a relaciones entre artefactos epistémicos.

En este sentido, las representaciones no son relaciones diádicas ni triádicas entre modelos y mundo o modelos, agentes y mundo, sino relaciones – históricamente articuladas – entre artefactos epistémicos en el marco de prácticas donde las habilidades de los científicos asociadas a estos artefactos y las normas de uso de los mismos (que se han desarrollado, también, a lo largo de la historia) mantienen viva la posibilidad de representar bajo esa red artefactual. Siguiendo a Martínez, podemos llamar a esta noción *representación artefactual*, para distinguirla de la noción de representación como “sustituto de” que se usa en el representacionalismo (Martínez 2014b, 253):

---

<sup>73</sup> Para ver otros argumentos en contra de la idea de que el papel epistémico de la modelación se pueda recuperar analizando modelos aislados consultar Fagan 2015, Barwich 2015 y Hochstein 2017. La noción de representación que estoy proponiendo se puede relacionar con la noción de representación distribuida de la ciencia de la computación, sin embargo eso no lo voy a desarrollar en este trabajo.

Las representaciones se construyen a través del desarrollo y del aprendizaje de habilidades y destrezas que constituyen las capacidades para reproducir representaciones que se llevan a cabo a través de una actividad paradigmática, el tipo de actividad que es conformada por una práctica. Dado que dichas actividades involucran artefactos hablo de representaciones artefactuales – representaciones que tienen una historia que importa para explicar su papel normativo y causal en la evolución de la cultura y la cognición.

La historia de las representaciones artefactuales es la historia de la explotación de artefactos epistémicos para desarrollar abstracciones productivas. Sin embargo, el desarrollo de diferentes trayectorias de abstracción en la neurofisiología muestra que no hay una sola manera de conformar redes productivas de artefactos epistémicos. Las bifurcaciones en las trayectorias de abstracción que se han presentado en la historia de la neurofisiología muestran estas diferentes maneras de gestionar la cultura material para generar abstracciones.

Teller ha sugerido el concepto de *sistemas de modelación* como una manera de rescatar una concepción de la modelación que reconozca la importancia de la integración de lo que él llama “cajas de herramientas para la modelación.” Esto permite una descripción de la modelación más adecuada, ya que “lo que uno aprende en ciencia normal son las habilidades para aplicar uno u otro botiquín<sup>74</sup> de modelación” (Teller 2008, 248). Con la idea de “botiquín de modelación” Teller avanza la idea de que la unidad adecuada para hacer un análisis filosófico de la modelación no son los modelos aislados sino los sistemas de modelación, conformados por un conjunto de herramientas que los científicos aprenden a manejar. Teller considera que en lugar de entenderlos como representaciones en el

---

<sup>74</sup> “modeling toolkit”, en inglés.

sentido de “sustituto de”, como ha hecho el representacionalismo, estos sistemas de modelación deben de entenderse como paradigmas.<sup>75</sup>

La metáfora de caja de herramientas, de la que Teller se sirve para explicar la naturaleza de los sistemas de modelación, es un tanto desafortunada pues se puede interpretar como que son simplemente una conjunción de recursos independientes unos de otros los que componen estos sistemas de modelación. Esto podría interpretarse como que Teller está sugiriendo simplemente que los sistemas de modelación deben ser la nueva unidad de análisis de la modelación, y no los modelos aislados. Pero entonces surge la pregunta, ¿qué decide qué combinación de artefactos epistémicos constituye un sistema de modelación y qué combinación de artefactos es un simple popurrí de recursos desconexos? Teller parece sugerir que la única opción que tenemos para contestar esta pregunta es una racionalidad instrumental ya que los estándares dentro de un sistema de modelación “solo pueden ser evaluados de manera instrumental en términos de qué tan objetivamente propicios son a los fines que han sido establecidos por valores individuales o colectivos” (259).

En cambio, yo he descrito el proceso de constitución de estos sistemas como la integración de artefactos epistémicos, que implica la integración de representaciones heterogéneas involucradas en el uso de esos artefactos (ver 3.4). A diferencia de lo que parece sugerir Teller, yo sostengo que, en algunos casos, al contrastar trayectorias de abstracción podemos ofrecer más que una racionalidad instrumental. Este contraste de trayectorias nos permite conocer cómo surgen algunas normas de representación que son importantes para generar

---

<sup>75</sup> Teller también sugiere que la noción de paradigma kuhniana se puede complementar y desarrollar a partir de la metáfora de la “caja de herramientas” que se articula para conformar un sistema que permite generar modelos. Esto no es relevante para mí pero es relevante para Teller porque su artículo es parte de una discusión sobre inconmensurabilidad entre paradigmas.

representaciones artefactuales. Nos permite identificar estas abstracciones en el contexto de los constreñimientos necesarios para aprovechar el potencial epistémico de diversos artefactos en contextos históricos determinados.

Por lo tanto, mi propuesta no es simplemente sustituir el supuesto metodológico de estudiar modelos aislados a estudiar sistemas de modelación.<sup>76</sup> Así como el supuesto metodológico de estudiar modelos aislados está relacionado con toda una manera de entender el papel epistémico de los modelos (en términos de correspondencia), la propuesta de atender a sistemas de modelación es más que nada una propuesta de tomar en cuenta la historia que revela el origen y desarrollo de normas de representación en el contexto de sistemas de modelación para rescatar aspectos epistemológicos de la modelación que son relevantes para el análisis filosófico. Esto permite apreciar el valor epistémico que tienen los distintos sistemas de modelación y también proporciona información relevante para gestionarlos como recursos epistémicos alternativos.

Por ejemplo, las trayectorias de abstracción aquí presentadas muestran la dependencia de la representación artefactual articulada alrededor del modelo HH en el supuesto de capacitancia constante. Asimismo, al contrastar las trayectorias de abstracción resulta claro que este supuesto no está sustentado en evidencia indebatible, sino que hay preguntas importantes respecto de si los cambios dimensionales en la membrana pueden afectar la capacitancia de la membrana en condiciones normales. Esto ya presenta un avance importante en la discusión. No

---

<sup>76</sup> La propuesta de Teller tampoco es solamente una cuestión de cuál es la unidad de análisis filosófico de la modelación. Sin embargo, Teller avanza una respuesta diferente que la mía al problema de cómo evaluar diferentes sistemas de modelación. La respuesta de Teller es que hay que evaluar los productos de los sistemas de modelación. En cambio, mi sugerencia es que hay que rastrear el origen de las normas de representación en las trayectorias de abstracción y contrastar estas trayectorias. Esto no nos va a permitir decidir entre los diferentes sistemas de modelación pero sí nos permite gestionar los recursos que ofrecen.

significa, sin embargo, que el modelo HH sea falso, ni tampoco que el modelo macromolecular o el modelo del solitón sean verdaderos (ver siguiente sección). Todos los modelos están contruidos sobre la base de abstracciones que permiten investigar diferentes rasgos de la membrana neuronal y sus posibles funciones fisiológicas. Lo que sí implica es que es importante revisar la evidencia empírica a la luz de los avances producidos desde las diferentes trayectorias de abstracción. Habría que revisar, en particular, la supuesta selectividad de la membrana que forma parte de la representación artefactual que respalda al modelo HH y que ha sido puesta en duda a través de experimentos por Tasaki y a través de avances teóricos por Heimburg y Jackson. También sería importante revisar la contribución a la corriente total que pueden tener corrientes capacitivas asociadas a los cambios dimensionales de la membrana que ya se han medido con estándares adecuados de experimentación. Con esta información habría que reinterpretar los experimentos de Hodgkin y Huxley en el verano del 1949 para ver si las interpretación asumiendo que la corriente capacitiva desaparece después de unas milésimas de segundo después de hacer el fijado de voltaje es adecuada o no. En resumidas cuentas, cada uno de estos sistemas de modelación aporta a la comprensión de la señal nerviosa a pesar de que la manera en la que lo hagan no se integra en una representación homogénea.

### **6.3 La evaluación de representaciones artefactuales**

Los defensores del modelo del solitón sugieren que son criterios de verdad los que deciden a favor de su modelo y en detrimento del tradicional modelo de Hodgkin y Huxley. Con respecto a la falla del modelo HH para predecir la emisión y la recuperación de la temperatura durante el pulso (Appali, Van Riennen y Heimburg, 2012, 295) declaran:

Lo mínimo que uno tendría que concluir es que el fenómeno de propagación mecánica (adiabática) es por mucho el proceso dominante de manera que los rasgos disipativos no son fácilmente visibles en un experimento. Si uno toma en serio la emisión y recaptura de calor del pulso nervioso, uno está inclinado a pensar que el modelo HH en sí no puede ser correcto. El mismo argumento se sostendría para una combinación de ambos modelos.

En la cita los científicos investigando el modelo del solitón sugieren que el modelo HH es llanamente incorrecto. Sin embargo, parte del apoyo que tienen estos científicos para hacer esa aseveración se basa en la trayectoria de abstracción que esta detrás el modelo que ellos presentan. Los autores acusan al modelo HH de no atender a los cambios dimensionales de la membrana y de que no da cuenta de la emisión y reabsorción de calor que se observa durante la transmisión nerviosa. En otras palabras, este grupo de científicos considera que el modelo HH es incorrecto porque no satisface los criterios de relevancia que son resultado de la trayectoria de abstracción que respalda su investigación (Heimburg 2014, 255):

Un modelo satisfactorio del potencial de acción debe dar cuenta de estos cambios mecánicos y términos en los nerviosa activos. Los modelos existentes simplemente ignoran estos importantes rasgos del impulso nervioso. La ausencia de una generación neta de calor sugiere que el potencial de acción es un proceso adiabático que no disipa energía.

Para estos científicos, los criterios de relevancia desarrollados a partir de la trayectoria de abstracción que respalda su modelo son parte de las normas que

dictan qué es una buena representación de la señal nerviosa. Esto explica el condicional en la cita de Heimburg en la cita del comienzo: “Si uno toma en serio la emisión y recaptura de calor ...” La tesis de que el modelo HH es incorrecto está respaldada en el sistema de modelación del solitón, el cual sí se toma en serio los cambios en variables termodinámicas.

En resumen, Heimburg y *cía* consideran que el modelo HH es un modelo incorrecto porque no describe los rasgos que desde la investigación que ellos realizan se consideran relevantes. Sin embargo, algo equivalente pasa si se evalúa el modelo del solitón desde la comprensión desarrollada a partir del modelo HH. El modelo del solitón no explica la selectividad de la permeabilidad de la membrana, ni el papel de los canales proteicos en la excitabilidad neural. Si uno se “toma en serio” estos rasgos, entonces el modelo del solitón no será evaluado positivamente. Los diferentes criterios de relevancia que se articulan a partir de los diferentes procesos de abstracción generan tensiones entre científicos entrenados en la utilización de uno u otro “botiquín de modelación.” Pero estas tensiones no se pueden resolver con juicios emitidos con base en alguna de las representaciones artefactuales.

La sugerencia de Teller de comprender la modelación en términos de sistemas de modelación que se deben tratar como paradigmas permite articular el problema filosófico detrás de la aparente competencia entre estos modelos de manera más clara. La observación crucial es que los criterios de verdad dependen de criterios de relevancia, y estos tienen sentido sólo dentro de un sistema de modelación. Esto implica que los criterios de verdad no son candidatos a arbitrar entre sistemas de modelación. Esto tiene que ver con el hecho de que, para arbitrar entre paradigmas, tendríamos que saber cuál es más próximo a una descripción de cómo es el mundo, lo cual requiere que haya una medida de similaridad transparadigmática (256, énfasis añadido):

Creo que la idea de cercanía a la verdad tiene sentido, pero solo de una manera contextualizada, relativa a intereses que, por supuesto, la vuelve inaplicable para el trabajo propuesto de decidir entre paradigmas [...] Uno puede rápidamente ver por qué al notar que dar sentido a la noción de cercanía a la verdad no es un caso especial del problema de dar sentido a la noción de similaridad. ¿Qué querría decir que una afirmación o una colección de afirmaciones es más cercana a la verdad que otra? Simplemente, que un mundo como es descrito por el primer conjunto de afirmaciones es más similar a la manera en exacta en al que el mundo es que un mundo como es descrito por el segundo conjunto de afirmaciones. Pero no hay una noción absoluta de similaridad [...] *De manera que cualquier noción inteligible de “cercanía a la verdad” debe ser, al menos, relativa a las características de interés o importancia.* Y es cuestionable que un sistema de características preferencial pudiera estar justificado.

Aplicado a la discusión respecto de la comparación de estos diferentes modelos de la señal nerviosa, lo que está sugiriendo Teller – en particular en la oración en itálicas –, es que una evaluación de representaciones artefactuales en términos de criterios de verdad requiere que hayan criterios de relevancia transparadigmáticos. Sin embargo, lo que observamos al rastrear trayectorias de abstracción es que los criterios de relevancia son diferentes en diferentes sistemas de modelación.

Más aún, para poder evaluar los modelos con criterios de verdad, los criterios de correspondencia tendrían que ser criterios de correspondencia en los aspectos relevantes de cada modelo, y como hemos visto, no hay acuerdos respecto de cuáles serían esos aspectos relevantes. El problema de fondo es que los criterios

de correspondencia, evaluados según el representacionalismo en términos de similaridad modelo-mundo, son a su vez dependientes de criterios de relevancia y por ende de trayectorias de abstracción (ver secciones 5.2 y 5.3). Como ha hecho ver Teller y hemos podido apreciar a través de los casos de estudio, no hay una medida de similaridad que permita decir de manera definitiva a qué distancia están las abstracciones (lo que Teller llama idealizaciones, ver discusión a continuación) del objeto de estudio entendido como una ‘realidad’ independiente de las mentes de los científicos.

Recordemos que la capacidad representacional de un sistema de modelación depende de que se constriñan las representaciones posibles y se articule una red de artefactos epistémicos que opera con representaciones agregativas. Los sistemas de modelación y las representaciones artefactuales que generan permiten adquirir la comprensión porque articulan perspectivas epistémicamente productivas. Esto depende de que se restrinjan las representaciones posibles, lo cual implica que, o no se pueden abarcar todos los rasgos de la señal nerviosa en una sola representación artefactual, o al menos no se ha logrado hasta ahora. Por lo pronto, se tienen diversos sistemas de modelación que generan representaciones artefactuales que se enfocan en diferentes rasgos de las células nerviosas que a través de diferentes trayectorias de abstracción se han asociado a la capacidad de estas células de transmitir señales.

Esta integración de representaciones heterogéneas depende de la detección de “abstracciones adecuadas,” como son el concepto de “carga” o de “onda.” Como vimos en la sección 3.4, estos conceptos abstractos no sólo afectan a un modelo entendido como una representación, sino que son parte de la caracterización del objeto de estudio y permiten interpretar los resultados experimentales, es decir, son transversales a un sistema de modelación. Si, como sugieren algunas posturas representacionistas, “eliminamos” estas abstracciones, terminamos con

representaciones heterogéneas que no podemos usar para investigar la señal nerviosa. Por esta razón, comprender a estas abstracciones (constructivas) en términos de cercanía a la verdad no es adecuado. Estas abstracciones son parte ineliminable del sistema de modelación. Esta también es la manera en la que Teller entiende las idealizaciones (que incluyen falsa representación, omisión y posiblemente otras estrategias de abstracción): “[L]o que va a ser evaluado son modelos que no son completamente correctos en *ningún* sentido y que nos ofrecen un amplio rango de rasgos potencialmente deseables y problemáticos” (2008, 259; énfasis añadido).

Lo que Teller llama idealizaciones, se puede equiparar con lo que yo llamo abstracciones. Las idealizaciones, como Teller las entiende, no son partes de los modelos que podemos después corregir, sino que el que la modelación incluya estas idealizaciones implica que no podemos interpretar el sistema de modelación como representando adecuadamente el mundo en *ningún respecto*. Las idealizaciones son una parte ineliminable de un sistema de modelación. Replanteando esto en mi terminología, el punto sería que si se eliminan las abstracciones se elimina también la capacidad de representar (artefactualmente). Por tanto, si la diferencia entre el modelo HH y el modelo del solitón se entiende como una diferencia en cuanto a las representaciones artefactuales que están respaldadas por trayectorias de abstracción divergentes, y por consiguiente, por criterios de relevancia diferentes, entonces la comparación de los sistemas de modelación no se puede reducir a una competencia por la verdad.

Teller concluye que los diferentes sistemas de modelación tienen que gestionarse desde el reconocimiento que ninguno de ellos nos puede aportar una descripción verdadera del mundo: “reconociendo que lo mejor que es humanamente accesible son idealizaciones alternativas, decir que esperamos que el fenómeno sea aproximado de manera útil a través de una variedad de teorizaciones de pronto se

ve no sólo como natural sino como una ventaja” (2008, 247). Lo que Teller esta reconociendo, y que espero que el lector haya podido apreciar en estos casos de estudio, es que no es obvio que haya que rechazar alguno de estos sistemas de modelación simplemente porque no son compatibles entre sí. Pero este planteamiento implica que será necesario gestionar de algún modo lo que Teller llama ‘idealizaciones alternativas’ y que yo he relacionado con diferentes trayectorias de abstracción. Teller parece sugerir que las idealizaciones alternativas se tienen que gestionar a partir de criterios pragmatistas-instrumentalistas, evaluando su poder epistémico a partir de evaluar el poder epistémico de los productos de los sistemas de modelación. Sin embargo, la conclusión de Teller de que la evaluación de estos sistemas de modelación es una evaluación instrumentalista no es obligada.

En cambio, yo sugiero que cierto tipo de análisis histórico de los procesos de modelación – que permite contrastar las trayectorias de abstracción –, provee elementos que permiten hacer otro tipo de comparación de sistemas de modelación. Este análisis consiste en la identificación de artefactos epistémicos críticos y habilidades que permiten reconstruir las trayectorias de abstracción. El representacionalismo confronta la representación con el mundo (¿La membrana es un capacitor con capacitancia constante o no?). Teller sugiere comparar los productos en cuanto a su capacidad para realizar tareas específicas (¿Puedo calcular los cambios dimensionales con las soluciones al sistema de ecuaciones HH?). Yo sugiero contrastar el origen de las diferentes normas de representación en las trayectorias de abstracción (¿Cómo se llegó a la idea de que la membrana es un capacitor con capacitancia constante? ¿Cómo se compara el origen de esta abstracción con el origen de la idea de que la membrana está compuesta de un material que cambia de fase?). Estas comparaciones no nos van a decir cuál sistema de modelación es más verdadero, pero nos familiarizan con los procesos de abstracción que respaldan los diferentes sistemas de modelación.

Muchas veces no es sino hasta que comparamos diversas trayectorias de abstracción que notamos la fragilidad de ciertas abstracciones. De no ser porque se puede comparar la trayectoria de abstracción detrás del modelo HH con la de Tasaki o la de Heimburg-Jackson que uno nota que la membrana no tiene que concebirse como un capacitor con capacitancia constante. Esto sugiere que hay compromisos implícitos en las prácticas que se vuelven salientes sólo en la comparación con otras normas. Si examinamos el origen de las diferentes normas podemos obtener información importante para administrar los recursos que se han articulado alrededor de estos diferentes compromisos. Por ejemplo, a través de la examinación de la trayectoria de abstracción que respalda el modelo HH podemos ver no sólo que cada uno de estos sistemas de modelación tiene diferentes compromisos respecto de cómo es la membrana neuronal (algo que se observa sin necesidad de rastrear las trayectorias de abstracción) sino cómo es que se llega a estas diferencias. No es suficiente notar que son diferentes, es importante tener elementos para comparar las diferencias en sus partes constructivas, es decir, en las abstracciones entendidas como elementos constructivos.

El contraste entre las diferentes trayectorias de abstracción<sup>77</sup> hace ver que una caracterización del reto epistemológico que plantea la coexistencia<sup>78</sup> entre estos

---

<sup>77</sup> Finalmente, la noción de trayectoria de abstracción permite responder a la preocupación del realista ante el pluralismo que sugiere Teller (Para ver una discusión sobre esta preocupación realista sobre las posturas pragmatistas ver Pickering 1995).. Teller sugiere que los distintos modelos no se deben de entender como representaciones del mundo en competencia, sino como sistemas de modelación alternativos. En cambio, yo he sugerido que para que una red de artefactos sea considerada seriamente como un sistema de modelación que presenta una alternativa al modelo HH, este sistema tiene que estar respaldado por una trayectoria de abstracción en la que se hayan identificado abstracciones adecuadas en el sentido de que permiten integrar las representaciones heterogéneas implicadas en el uso de los diferentes artefactos. La buena noticia es que el que se consiga articular una representación artefactual de un objeto de estudio no es una cuestión de voluntad, sino que hay constreñimientos respecto de lo que es posible hacer

diferentes sistemas de modelación en términos de qué tan bien representan una realidad independiente de las prácticas científicas no es adecuada. La examinación de las trayectorias de abstracción muestra que la discusión que tienen estos científicos es más compleja, pues involucra tensiones entre normas de representación (criterios de relevancia en particular). Además, las diferencias entre los criterios de relevancia genera maneras diferentes de caracterizar el objeto de investigación. No hay un objeto de investigación en común del que cada uno de estos modelos esté aportando una representación diferente, es decir, no hay acuerdos entre los distintos grupos de científicos respecto de qué es la señal nerviosa. Esto dificulta su comparación de los diferentes “modelos” como representaciones de un mismo objeto o proceso en el mundo. En cambio, la comparación de trayectorias de abstracción permite identificar puntos divergentes de abstracción y su respaldo en las habilidades y artefactos epistémicos de un momento histórico particular. Esto permite comparar el origen algunas de las normas de representación y así provee información importante para administrar los sistemas de modelación alternativos.

---

con un conjunto determinado de artefactos epistémicos (Esto se puede desarrollar con base en la noción de extensibilidad de Radder (1996), por ejemplo). La mala noticia, para un empirista, es que esa objetividad no sólo está respaldada en criterios de correspondencia modelo-mundo. Algunas de las normas obedecen a constreñimientos que permiten gestionar los artefactos epistémicos de manera que produzcan representaciones artefactuales.

<sup>78</sup> Si entendemos “modelo” en el sentido de las ecuaciones matemáticas, el modelo HH y el modelo del solitón no coexisten, pues uno es anterior al otro. Sin embargo, me estoy refiriendo aquí a los sistemas de modelación, por lo que no es inválido decir que ambos sistemas coexisten (sin mucha amistad) en la neurociencia actual.

## Conclusiones

Una de las cuestiones de mayor importancia para la filosofía de la ciencia de estos tiempos es cuál es el papel epistémico de la modelación científica. La base sobre la que este tema se yergue para convertirse en una discusión vigorosa tiene raíces en intuiciones filosóficas que han sido muy fructíferas para algunos casos de modelación pero no para todos. Si bien es cierto que la modelación es una práctica extendida en la ciencia y que plantea preguntas filosóficas importantes, no todas las preguntas filosóficas interesantes han recibido atención. Yo he defendido en este trabajo, respaldada por autores como Knuuttila, Martínez, Sanches de Oliveira, Teller y Rheinberger, entre otros, que tiene valor abrir el abanico de discusión, pues esto nos permite tratar algunos temas que quedan fuera de la discusión tradicional sobre el papel epistémico de la modelación, cuyas intuiciones he rescatado con el término “representacionalismo.”

Una pregunta importante que ha sido marginada dentro del representacionalismo es la pregunta sobre cómo se constituye el objeto de investigación y qué papel juega la modelación en esta actividad epistémica. Desde el representacionalismo el énfasis está en relaciones de representación entendida en el sentido de “sustituto de,” donde el modelo representa en ese sentido un sistema en el mundo. Esto ha puesto entre paréntesis la pregunta de cuáles son los criterios que nos permiten decidir qué incluir y qué dejar fuera para constituir esos “sistemas.” En particular, hemos visto en este trabajo que la pregunta por cómo se obtienen criterios de relevancia que sostienen estas decisiones es una pregunta interesante que no siempre se puede contestar apelando a criterios de relevancia causal detectada experimentalmente. En cambio, la pregunta sobre el origen de los criterios de relevancia para la caracterización del objeto de investigación requiere hacerse preguntas sobre los procesos de abstracción que son parte de la

modelación científica. Sin embargo, el sentido relevante de abstracción que nos permite contestar estas preguntas no es el esquemático concepto de “omisión” sino el de abstracción como un proceso cognitivo.

Esto me ha llevado a hacer un recorrido por la dimensión constructiva de la abstracción y una defensa de su importancia para comprender el papel de la modelación en la caracterización del objeto de investigación. He mostrado qué quiere decir considerar a la abstracción como una cuestión constructiva y no sólo sustractiva, y cómo estos rasgos constructivos se pueden rastrear al hacer estudios diacrónicos que muestren cómo diferentes artefactos epistémicos sirven de andamio para el desarrollo de sistemas de modelación. En particular, vimos que un tipo de artefacto epistémico que llamé *modelos analógicos*, no están jugando el papel de ser representaciones en el sentido de “sustituto de.” En cambio, estos artefactos epistémicos permiten integrar representaciones heterogéneas a través de un rasgo del razonamiento analógico en el que la analogía sirve para generar similitudes entre dos campos (el rasgo *i*) de la analogía según Guerin et. al., citado en la sección 3.2). Este rasgo de la analogía, que se hace de lado en la idea de mera omisión, es precisamente lo que explica cómo los científicos obtienen potenciales criterios de relevancia que no se reducen a relevancia causal. Estos criterios de relevancia se ponen a prueba en función del capital epistémico que ofrecen las herramientas epistémicas que se pueden explotar al caracterizar el fenómeno de acuerdo a esos criterios.

Además de los modelos analógicos, vimos que otros tipos de artefactos epistémicos también generan constreñimientos en la caracterización del objeto de investigación, por ejemplo, integran constreñimientos provenientes de las capacidades reales de intervención de la cultura material en un momento determinado. Esto abarca tanto habilidades que posee o pueden desarrollar los miembros de una comunidad epistémica, así como el alcance de los aparatos de

medición y tecnologías de intervención en colaboración con las posibilidades que ofrecen los materiales experimentales en cada momento. Aprender la manera en la que estos diferentes artefactos epistémicos sirven como andamios para generar abstracciones que evolucionan en el tiempo me llevó a cuestionar la idea de que es posible explicar el papel epistémico de estos procesos de modelación atendiendo a los modelos terminados entendidos como representaciones vicarias de un fenómeno en el mundo, la señal nerviosa. En lugar de ello, sugerí, pareciera más adecuado para estos casos pensar en *sistemas de modelación* cada uno de los cuales va construyendo diferentes representaciones artefactuales, que son precisamente maneras de abordar, a partir de una red de artefactos epistémicos integrados a partir de abstracciones, la investigación de los comportamientos del mundo como son apreciados desde esa representación o red artefactual.

Una vez que se toma en serio el papel constructivo de la abstracción en la articulación de estos programas de investigación, fue posible apreciar que al ver la iteración de abstracciones constructivas a lo largo de los diferentes procesos de modelación es posible concluir que estos procesos de abstracción son procesos dependientes de trayectoria. Esto quiere decir que para comprender por qué se obtiene cierto resultado – en este caso por qué un modelo difiere respecto de otro en su consideración de cuáles son los comportamientos de la célula nerviosa que explican la capacidad de estas células para transmitir señales – es necesario identificar puntos críticos de sus trayectorias de abstracción. Es decir, explicar las diferencias en los sistemas de modelación va a implicar describir los eventos a lo largo del proceso de modelación que “decantaron” las abstracciones (constructivas) en una dirección determinada.

Aunque el tema no ha sido abordado de manera frontal en este trabajo (lo abordé en Carrillo-Escalera 2018), este trabajo tiene consecuencias para la discusión sobre el papel que puede jugar la historia de la ciencia en la filosofía de la ciencia.

La noción de trayectoria de abstracción sugiere una manera de caracterizar el tipo de historia de la ciencia que puede hacer una aportación para la filosofía de la ciencia. No estoy sugiriendo que esta es *la única* manera de hacer historia de la ciencia que puede hacer una aportación a la filosofía de la ciencia, pero al menos es una, y dado que la discusión es si hay *algún* sentido en el que la historia sea explicativamente relevante para la filosofía de la ciencia, eso ya sería bastante.

Por otro lado, aún quedan muchas preguntas sobre cómo interpretar la yuxtaposición de los diferentes sistemas de modelación que he tomado como estudio de caso, y cuál es la actitud epistémica adecuada ante esta situación en neurociencia. Yo no he querido pronunciarme a este respecto porque corro el riesgo de invadir el terreno en el que el científico es la persona más pertinente para contribuir. Sin embargo, sí se pueden hacer algunos comentarios, por lo menos en lo que respecta a la postura que se sigue de lo que he presentado en este trabajo. Por un lado, creo que el tipo de investigación que he hecho en esta tesis es importante para la neurociencia porque la historia que los neurocientíficos conocen es la historia que se hace desde los sistemas de modelación en los que están entrenados, que es una historia de libro de texto que suele interesarse por rastrear los elementos importantes para *ese* abordaje a la investigación de la señal nerviosa. Es natural que, considerando el grado de compromiso que cualquier neurofisiólogo necesita tener para ser bueno en su trabajo, que éste vea con escepticismo cualquier alternativa al abordaje en el que tiene maestría. Por ello, las personas más adecuadas para hacer una comparación de trayectorias de abstracción no son científicos activamente practicando investigación en este campo de estudio. El caso de Rheinberger es interesante en este sentido, pues después de estudiar filosofía fue científico por alrededor de una década y luego se dedicó a la reflexión filosófica sobre la práctica científica. Este tipo de enfoque más amplio, en el que se disuelve el compromiso con una práctica científica

específica es importante para poder apreciar desde cierta distancia las trayectorias de abstracción.

Respecto de la actitud epistémica adecuada ante la diversidad de modelos de la señal nerviosa, no quisiera sugerir que cada uno debe seguirse investigando como un universo aparte. Pero tampoco quiero sugerir que el tipo de integración de representaciones heterogéneas que ha jugado un papel en avanzar cada uno de estos sistemas de modelación va a unificar las diferentes aproximaciones que cada uno de estos sistemas plantea. Aunque he hecho menos énfasis en ello, hay un segundo sentido de integración que permite la gestión de representaciones heterogéneas en el contexto de una práctica, que también es mencionado por Martínez 2014a y mencioné brevemente en el capítulo 3. La integración de representaciones heterogéneas en un sistema de modelación no siempre va a ser posible, y mientras las trayectorias de abstracción evolucionan, se vuelve más difícil integrar según cuáles artefactos epistémicos porque las representaciones que involucran no son agregativas con respecto de representaciones con las que ya se ha establecido un compromiso que sería muy costoso romper. Este podría ser el caso entre el modelo del solitón y el modelo de Hodgkin y Huxley, pues la capacitancia constante es un compromiso muy fuerte para el modelo HH, y la capacitancia variable parece ser muy importante para explicar algunos de los rasgos más interesantes que explica el modelo del solitón. Una opción sería que más que integrar las representaciones en un mismo sistema de modelación, administráramos los sistemas de modelación identificando en qué tipo de situaciones se puede aplicar uno y otro sistema. No es mi papel decir si esto va a ocurrir ni cómo, pero esta es una opción lógica que debemos de tomar en cuenta.

## Bibliografía

- Abbott, B. C., A. V. Hill, and J. V. Howarth. 1958. "The Positive and Negative Heat Production Associated with a Nerve Impulse." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 148 (931): 149–87.
- Ankeny, Rachel A., and Sabina Leonelli. 2011. "What's so Special about Model Organisms?" *Studies in History and Philosophy of Science Part A* 42 (2): 313–23. <https://doi.org/10.1016/j.shpsa.2010.11.039>.
- Appali, Revathi, Ursula Van Rienen, and Thomas Heimburg. 2012. "A Comparison of the Hodgkin – Huxley Model and the Soliton Theory for the Action Potential in Nerves." *Advances in Planar Lipid Bilayers and Liposomes* 16: 275–99.
- Barceló, Axel. 2018. *Sobre el Análisis* (manuscrito)
- Bartha, Paul F. A. 2010. *By Parallel Reasoning - The Construction and Evaluation of Analogical Arguments*. Oxford University Press.
- Barwich, Ann-Sophie. 2015. "Bending Molecules or Bending the Rules? The Application of Theoretical Models in Fragrance Chemistry." *Perspectives on Science* 23 (4): 443–65.
- Batterman, Robert W. 2009. "Idealization and Modeling." *Synthese* 169 (3): 427–46.
- Black, Max. 1962. *Models and Metaphors: Studies in Language and Philosophy*. Cornell University Press.
- Boon, Mieke, and Tarja Knuuttila. 2009. "Models as Epistemic Tools in the Engineering Sciences: A Pragmatic Approach." *Handbook of the Philosophy of Science* 9 (March 2009): 687–720.

- Burian, Richard M. 2007. "On MicroRNA and the Need for Exploratory Experimentation in Post-Genomic Molecular Biology." *History and Philosophy of the Life Sciences*. Stazione Zoologica Anton Dohrn - Napoli.
- Burian, Richard. 2009. "How the Choice of Experimental Organism Matters: Epistemological Reflections on an Aspect of Biological Practice." *The Epistemology of Development, Evolution, and Genetics* 26 (2): 351–67.
- Callender, Craig, and Jonathan Cohen. 2006. "There Is No Special Problem about Scientific Representation." *Theoria-Revista De Teoria Historia Y Fundamentos De La Ciencia* 21 (55): 67–85.
- Carrillo-Escalera, Natalia. 2018. Integración de analogías en la modelación científica, *Revista Colombiana de Filosofía de la Ciencia*, no. 37 julio-diciembre.
- Chakravartty, Anjan. 2010. "Informational versus Functional Theories of Scientific Representation." *Synthese* 172 (2): 197–213.
- Chang, Donald C., Ichiji Tasaki, William J. Adelman, and H. Richard Leuchtag, eds. 1983. "Structure and Function in Excitable Cells." In . New York and London: Plenum Press.
- Cole, K S, and Richard F Baker. 1941. "Longitudinal Impedance of the Squid Giant Axon." *The Journal of General Physiology* 24 (6): 771–88.
- Coniglione, Francesco. 2004. "Between Abstraction and Idealization: Scientific Practice and Philosophical Awareness." In *IDEALIZATION XI : Historical Studies on Abstraction and Idealization*, edited by Francesco Coniglione, Roberto Poli, and Robin Rollinger, 82:59–110. Amsterdam - New York.
- Craver, Carl F. 2007. *Explaining the Brain - Mechanisms and the Mosaic Unity of Science*. Oxford University Press.
- David, Paul A. 1985. "Clio and the Economics of QWERTY." *AEA Papers and Proceedings*.
- de Rijcke, Sarah. 2008. "Drawing into Abstraction: Practices of Observation and Visualization in the Work of Santiago Ramón y Cajal." *Interdisciplinary Science Reviews* 33 (4): 287–311.

- De Palma, Armando, and Germana Pareti. 2011. *Bernstein's Long Path to Membrane Theory: Radical Change and Conservation in Nineteenth-Century German Electrophysiology*. *Journal of the History of the Neurosciences*. Vol. 20.
- Desjardins, Eric. 2011. "Reflections on Path Dependence and Irreversibility: Lessons from Evolutionary Biology." *Philosophy of Science* 78 (5): 724–38.
- Doyle, Declan A, Declan A Doyle, Morais Cabral, Richard A Pfuetzner, Anling Kuo, Jacqueline M Gulbis, Steven L Cohen, Brian T Chait, and Roderick Mackinnon. 1998. "The Structure of the Potassium Channel : Molecular Basis of K<sup>+</sup> Conduction and Selectivity." *Science* 280 (April): 69–77.
- Elgin, Catherine. 2007. "Understanding and the Facts." *Philosophical Studies* 132 (1): 33–42. <https://doi.org/10.1007/s11098-006-9054-z>.
- Hady, Ahmed El, and Benjamin B. Machta. 2015. "Mechanical Surface Waves Accompany Action Potential Propagation." *Nature Communications* 6. Nature Publishing Group: 1–7. <https://doi.org/10.1038/ncomms7697>.
- Fagan, Melinda Bonnie. 2015. "Generative Models : Human Embryonic Stem Cells and Multiple Modeling Relations." *Studies in History and Philosophy of Science* 56: 122–34.
- Feest, Uljana. 2011. "What Exactly Is Stabilized When Phenomena Are Stabilized?" *Synthese* 182 (1): 57–71.
- Finger, Stanley., and Marco. Piccolino. 2011. *The Shocking History of Electric Fishes: From Ancient Epochs to the Birth of Modern Neurophysiology*. *The Shocking History of Electric Fishes: From Ancient Epochs to the Birth of Modern Neurophysiology*. Oxford University Press.
- Frigg, Roman, and Stephan Hartmann. 2018. *Models in Science*. Edited by Edward N. Zalta. *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*. Metaphysics Research Lab, Stanford University. <https://plato.stanford.edu/archives/sum2018/entries/models-science/>.
- Gelfert, Axel. 2016. *How to Do Science with Models: A Philosophical Primer*.

- Giere, Ronald N. 2004. "How Models Are Used to Represent Reality." *Philosophy of Science* 71 (5): 742–52.
- Godfrey-Smith, Peter. 2009. "Abstractions, Idealizations, and Evolutionary Biology." In A. Barberousse, M. Morange, & T. Pradeu (Eds.), *Mapping the Future of Biology: Evolving Concepts and Theories* (Pp., 47–56. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Gonzalez-Perez, A., L. D. Mosgaard, R. Budvytyte, E. Villagran-Vargas, A. D. Jackson, and T. Heimburg. 2016. "Solitary Electromechanical Pulses in Lobster Neurons." *Biophysical Chemistry* 216. Elsevier B.V.: 51–59.
- Grundfest, H. 1965. "Julius Bernstein and the Discovery of the Overshoot of the Axon Spike." *Revue Historique* 103 (3): 483–90.
- Grüne -Yanoff, Till. 2013. "Appraising Models Nonrepresentationally." *Philosophy of Science* 80 (5): 850–61.
- Guerin, Frank, Paulo Abelha Ferreira, and Bipin Indurkha. 2014. "Using Analogy to Transfer Manipulation Skills." *Papers from the 2014 AAAI Fall Symposium* 1 (1): 14–19.  
<http://homepages.abdn.ac.uk/f.guerin/pages/AAAI symp.pdf>.
- Guilherme, Sanches de Oliveira. 2016. "Approaches to Scientific Modeling, and the (Non)Issue of Representation: A Case Study in Multi-Model Research on Thigmotaxis and Group Thermoregulation Guilherme." In L. Magnani and C. Casadio (Eds.), *Model-Based Reasoning in Science and Technology, Studies in Applied Philosophy, Epistemology and Rational Ethics* 27, DOI 10.1007/978-3-319-38983-7\_5, 79–100.
- Hacking, I. 1983. "Representing and Intervening." *Philosophical Review* 95: 31–34.
- Heimburg, T., and A. D. Jackson. 2005. "On Soliton Propagation in Biomembranes and Nerves." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102 (28): 9790–95.
- Heimburg, Thomas. 2010. "The Physics of Nerves" 8 (3): 33–39.  
<https://doi.org/10.1007/978-3-642-13884-3>.

- Heimburg, Thomas. 2010. "Lipid Ion Channels." *Biophysical Chemistry* 150 (1–3). Elsevier B.V.: 2–22.
- Heimburg, Thomas. 2012. "The Capacitance and Electromechanical Coupling of Lipid Membranes Close to Transitions: The Effect of Electrostriction." *Biophysical Journal* 103 (5). Biophysical Society: 918–29.
- Heimburg, Thomas. 2014. "Anesthesiology and Rescue Medicine." *Anestezjologia i Ratownictwo* 8: 252–63.
- Hesse, Mary B. 1966. *Models and Analogies in Physics*. Notre Dame University Press.
- Hesse, Mary B. 1980. *Revolutions and Reconstructions in the Philosophy of Science*. Indiana University Press.
- Hille, Bertil. 1992. *Ionic Channels of Excitable Membranes*. Sinauer Associates.
- Hochstein, Eric. 2017. "Why One Model Is Never Enough : A Defense of Explanatory Holism." *Biology & Philosophy* 32 (6). Springer Netherlands: 1105–25.
- Hodgkin, A. L. 1958. "The Croonian Lecture: Ionic Movements and Electrical Activity in Giant Nerve Fibres." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 148 (930): 1–37.
- Hodgkin, A. L. 1964. *The Conduction of the Nervous Impulse (Sherrington Lecture)*. Springfield, Illinois, USA: Charles C Thomas.
- Hodgkin, A. L., and A. F. Huxley. 1945. "Resting and Action Potentials in Single Nerve Fibres." *The Journal of Physiology* 104 (2): 176–95.
- Hodgkin, A. L., and A. F. Huxley. 1952. "Currents Carried by Sodium and Potassium Ions through the Membrane of the Giant Axon of Loligo." *The Journal of Physiology* 116: 449–72.
- Hodgkin, A. L., and A. F. Huxley. 1952. "Measurement of Current-Voltage Relations in the Membrane of the Giant Axon of Loligo." *The Journal of Physiology* 116: 424–48.

- Hodgkin, A. L., and A. F. Huxley. 1952. "A Quantitative Description of Membrane Current and Its Application to Conduction and Excitation in Nerve." *The Journal of Physiology* 117: 500–544.
- Howarth, J. V., R. D. Keynes, and J. M. Ritchie. 1968. "The Origin of the Initial Heat Associated with a Single Impulse in Mammalian Non-Myelinated Nerve Fibres." *The Journal of Physiology* 194: 745–93.
- Isaac, Alistair M.C. 2013. "Modeling without Representation." *Synthese* 190 (16): 3611–23.
- Iwasa, K., and I. Tasaki. 1980. "Mechanical Changes in Squid Giant Axons Associated with Production of Action Potentials." *Topics in Catalysis* 95 (3): 1328–31.
- Iwasa, Kunihiko, Ichiji Tasaki, and Robert C. Gibbons. 1980. "Swelling of Nerve Fibers Associated with Action Potentials." *Science* 210: 338–39.
- Johnson, Frank H., and Elizabeth A. Flagler. 1951. "Activity of Narcotized Amphibian Larvae under Hydrostatic Pressure." *Journal of Cellular and Comparative Physiology* 37 (1): 15–25.
- Jones, Martin R. 2005. "Idealization and Abstraction: A Framework." In *Idealization XII: Correcting the Model. Idealization and Abstraction in the Sciences (Pozna! Studies in the Philosophy of the Sciences and the Humanities*, edited by Martin R. Jones and Nancy Cartwright, 86:59–115. Amsterdam/New York.
- Knuuttila, Tarja. 2005. "Models, Representation, and Mediation." *Philosophy of Science* 72 (5). The University of Chicago Press/Philosophy of Science Association: 1260–71.
- Knuuttila, Tarja. 2005. *Models as Epistemic Artefacts: Toward a Non-Representationalist Account of Scientific Representation*. University of Helsinki.
- Knuuttila, Tarja. 2011. "Modelling and Representing: An Artefactual Approach to Model-Based Representation." *Studies in History and Philosophy of Science Part A* 42 (2). Elsevier Ltd: 262–71.

- Knuuttila, Tarja. 2017. "Imagination Extended and Embedded: Artifactual versus Fictional Accounts of Models." *Synthese*, 1–21.
- Knuuttila, Tarja, and Andrea Loettgers. 2014. "Varieties of Noise: Analogical Reasoning in Synthetic Biology." *Studies in History and Philosophy of Science Part A* 48. Elsevier Ltd: 76–88.
- Knuuttila, Tarja, and Atro Voutilainen. 2003. "A Parser as an Epistemic Artefact: A Material View on Models," no. 70: 1484–1495.
- Kobatake, Yonosuke, Ichiji Tasaki, and Akira Watanabe. 1971. "Phase Transition in Membrane With Reference to Nerve Excitation." *Advan. in Biophys.* 2: 1–31.
- Kvanvig, Jonathan L. 2003. *The Value of Knowledge and the Pursuit of Understanding*.
- George, L., and Mark Jonson. 2003. *Metaphors We Live By*. University of Chicago Press.
- Lenoir, Timothy. 1986. "Models and Instruments in the Development of Electrophysiology , 1845-1912." *Historical Studies in the Physical and Biological Sciences* 17 (1): 1–54.
- Leonelli, Sabina, and Rachel A. Ankeny. 2013. "What Makes a Model Organism?" *Endeavour* 37 (4): 209–12.  
<https://doi.org/10.1016/j.endeavour.2013.06.001>.
- Levy, Arnon. 2014. "What Was Hodgkin and Huxley's Achievement?" *British Journal for the Philosophy of Science* 65 (3): 469–92.
- Levy, Arnon. 2018. "Idealization and Abstraction: Refining the Distinction." *Synthese*, February. Springer Netherlands, 1–18.
- Lillie, Ralph S. 1936. "The Passive Iron Wire Model of Protoplasmic and Nervous Transmission and Its Physiological Analogues." *Biological Reviews* 11 (2): 181–209.

- Lowenhaupt, Benjamin. 1996. "Gated, Ion-Selective Sodium and Potassium Channels of the Giant Axon: Do They Have a Role in Bioelectric Excitation?" *Electro- and Magnetobiology* 15 (2): 151–57.
- Martínez, Sergio. 2014b. "Technological Scaffoldings for the Evolution of Culture and Cognition." In *Developing Scaffolds in Evolution, Culture, and Cognition*, edited by Linnda R. Caporael, James R. Griesemer, and William C. Wimsatt. MIT Press.
- Martínez, Sergio F. 2007. "Una Explicación Del Cambio Tecnológico Basada En El Concepto de Dependencia de Trayectoria." *Rev. Filosofía Univ. Costa Rica*, XLV (115/1 (Mayo-Diciembre 2007): 25–40.
- Martínez, Sergio F. 2014a. "Understanding as Integration of Heterogeneous Representations." *Scientific Explanation and Methodology of Science*, 138–147.
- Martínez, Sergio F., and Xiang Huang. 2011. "Epistemic Groundings of Abstraction and Their Cognitive Dimension." *Philosophy of Science* 78 (3): 490–511.
- McAllister, J W. 1997. "Phenomena and Patterns in Data Sets." *Erkenntnis* 47 (2): 217–28.
- McMullin, Ernan. 1985. "Galilean Idealization." *Studies in History and Philosophy of Science* 16 (3): 247–73.
- Metuzals, J. 1969. "Configuration of a Filamentous Network in the Axoplasm of the Squid (*Loligo Pealii* L.) Giant Nerve Fiber." *The Journal of Cell Biology* 43 (3): 480–505.
- Metuzals, J, and C S Izzard. 1969. "Spatial Patterns of Threadlike Elements in the Axoplasm of the Giant Nerve Fiber of the Squid (*Loligo Pealii* L.) as Disclosed by Differential Interference Microscopy and by Electron Microscopy." *The Journal of Cell Biology* 43 (3). Rockefeller University Press: 456–79. Morgan, Mary S., and Margaret Morrison, eds. 1999. *Models as Mediators - Perspectives on Natural and Social Science*. Cambridge University Press.

- Morgan, Mary S, and Tarja Knuuttila. 2012. "Models and Modelling in Economics." In *U. Mäki (Ed) Handbook of the Philosophy of Economics*, 49–87. Elsevier.
- Morrison, Margaret. 2015. *Reconstructing Reality - Models, Mathematics, and Simulations*.
- Mosgaard, Lars D., Karis A. Zecchi, Thomas Heimburg, and Rima Budvytyte. 2015. "The Effect of the Nonlinearity of the Response of Lipid Membranes to Voltage Perturbations on the Interpretation of Their Electrical Properties. A New Theoretical Description." *Membranes* 5 (4): 495–512.
- Nersessian, Nancy J. 2002. "Abstraction via Generic Modeling in Concept Formation in Science." *Mind & Society* 5 (3): 129–54.
- Nicholls et al. 2012. *From Neuron to Brain 5th Edition*. Edited by John G. Nicholls, A. Robert Martin, Paul A. Fuchs, David A. Brown, Mathew E. Diamond, and David A. Weisblat. Fifth. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Oikawa, T., C. S. Spyropoulos, I. Tasaki, and T. Teorell. 1961. "Methods for Perfusing the Giant Axon of *Loligo Pealii*." *Acta Physiologica Scandinavica* 52 (2). John Wiley & Sons, Ltd (10.1111): 195–96.
- Paul, R., and M. Otwinowski. 1986. "An Electromechanical Theory of Permeability during Nerve Action." *Journal of Biological Physics* 14 (4): 112–26. <https://doi.org/10.1007/BF01857736>.
- Peschard, Isabelle. 2010. "Target Systems, Phenomena and the Problem of Relevance." *The Modern Schoolman*. Vol. 87.
- Piccolino, Marco. 1998. "Animal Electricity and the Birth of Electrophysiology: The Legacy of Luigi Galvani." *Brain Research Bulletin* 46 (5): 381–407.
- Piccolino, Marco. 2006. "Luigi Galvani's Path to Animal Electricity." *Comptes Rendus Biologies* 116: 449–318.
- Piccolino, Marco, and Marco Bredsaola. 2013. *Shocking Frogs - Galvani, Volta and the Electric Origins of Neuroscience*. Oxford University Press.

- Pickering, Andrew. 1995. *The Mangle of Practice*. University of Chicago Press.
- Radder, Hans. 1996. *In and about the World: Philosophical Studies of Science and Technology*. State University of New York Press.
- Radder, Hans. 2011. *El Mundo Observado/El Mundo Concebido*.
- Regev, Aviv, and Ehud Shapiro. 2002. "Cells as Computation." *Nature* 116: 2002.
- Rheinberger, Hans Jörg. 2015. "Preparations, Models, and Simulations." *History and Philosophy of the Life Sciences* 36 (3): 321–34.
- Rheinberger, HJ. 1997. "Toward a History of Epistemic Things: Synthesizing Proteins in the Test Tube (Writing Science)." *Stanford University Press*.
- Sanches De Oliveira, Guilherme. 2002. "Approaches to Scientific Modeling, and the (Non)Issue of Representation: A Case Study in Multi-Model Research on Thigmotaxis and Group Thermoregulation Guilherme." In *Model-Based Reasoning - Science, Technology, Values*, edited by Lorenzo Magnani and Nancy J Nersessian, 79–100. Springer Science+Business Media.
- Sanches De Oliveira, Guilherme. 2018. "Representationalism Is a Dead End." *Synthese*, 1–30.
- Seyfarth, Ernst August. 2006. "Julius Bernstein (1839-1917): Pioneer Neurobiologist and Biophysicist." *Biological Cybernetics* 94 (1): 2–8.
- Smith, Owen F. 2007. "Object Artifact, Image Artifacts and Conceptual Artifacts: Beyond the Object into the Event." *Artifact* 1 (1): 4–6.
- Steinle, F, and R M Burian. 2002. "Introduction: History of Science and Philosophy of Science." *Perspectives on Science* 10 (4): 391–97.
- Steinle, Friedrich. 1996. "Entering New Fields: Exploratory Uses of Experimentation." *Source: Philosophy of Science Biennial Meetings of the Philosophy of Science Association. Part II: Symposia Papers* 64: 65–74.

- Suárez, Mauricio. 2004. "An Inferential Conception of Scientific Representation." *Philosophy of Science* 71 (5): 767–79.
- Tasaki, Ichiji. 1953. *Nervous Transmission*. Illinois: Charles C Thomas.
- Tasaki, Ichiji. 1968. *Nerve Excitation - A Macromolecular Approach*. Charles C Thomas.
- Tasaki, Ichiji. 1982. *Physiology and Electrochemistry Nerve Fibers*. Academic Press.
- Tasaki, Ichiji, and Kunihiko Iwasa. 1980. "Shortening of Nerve Fibers Associated with Propagated Nerve Pulse." *Biochemical and Biophysical Research Communications* 94 (2): 716–20.
- Tasaki, Ichiji, and Kunihiko Iwasa. 1982. "Rapid Pressure Changes and Surface Displacements in the Squid Giant Axon Associated with Production of Action Potentials." *Japanese Journal of Physiology* 32: 69–81.
- Teller, Paul. 2008. "Of Course Idealizations Are Incommensurable!" In *Rethinking Scientific Change and Theory Comparison*, edited by Léna Soler, Howard Sankey, and Paul Hoyningen-Huene, 247–64. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Teorell, Torsten. 1962. "Excitability Phenomena in Artificial Membranes." *Biophysical Journal* 2 (2). Elsevier: 25–51.
- Weisberg, Michael. 2007. "Who Is a Modeler?" *British Journal for the Philosophy of Science* 58 (2): 207–33.
- Weisberg, Michael. 2013. *Simulation and Similarity. Using Models to Understand the World*. Oxford University Press.
- Winther, Rasmus Grønfeldt. 2006. "Parts and Theories in Compositional Biology." *Biology and Philosophy* 21 (4): 471–99.
- Winther, Rasmus Grønfeldt. 2011. "Part-Whole Science." *Synthese*. Vol. 178.

- Winther, Rasmus Grønfeldt. 2014. "James and Dewey on Abstraction." *The Pluralist* 9 (2): 1–28.
- Winther, Rasmus Grønfeldt. 2020. *When Maps Become the World*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Wnek, Gary E. 2016. "Perspective: Do Macromolecules Play a Role in the Mechanisms of Nerve Stimulation and Nervous Transmission?" *Journal of Polymer Science, Part B: Polymer Physics* 54 (1): 7–14.
- Wnek, Gary E. 2016. "Perspective: Do Macromolecules Play a Role in the Mechanisms of Nerve Stimulation and Nervous Transmission?" *Journal of Polymer Science, Part B: Polymer Physics* 54 (1): 7–14.
- Woodward, Bogen. 1988. "Saving the Phenomena." *The Philosophical Review* XCVII (3): 303–52.