

INTEGRACIÓN DE ANALOGÍAS EN LA MODELACIÓN CIENTÍFICA¹

INTEGRATION OF ANALOGIES IN SCIENTIFIC MODELING

Natalia Carrillo-Escalera

Universidad Nacional Autónoma de México
nataliacarrillo@gmail.com
Ciudad de México, México

RESUMEN

La discusión sobre modelación científica se ha centrado en la relación representacional entre el modelo, como producto terminado, y un supuesto sistema diana en el mundo. Esta aproximación tiene algunos problemas para dar cuenta de procesos de modelación en los que aún está por definirse el objeto de la modelación. En este trabajo mostramos que un análisis histórico de la modelación complementa el análisis representacionista, ya que permite rescatar el proceso de integración de analogías que juega un papel en la generación de criterios de relevancia que permiten configurar el objeto de investigación. A su vez, esto apoya la tesis de que el análisis filosófico de algunas normas en la modelación requiere una reconstrucción histórica de cómo llegaron a instaurarse.

Palabras clave: modelación; representación científica; analogía; impulso nervioso; modelo de Hodgkin y Huxley

ABSTRACT

Discussion of modeling within philosophy of science has focused in how models, understood as finished products, represent the world. This approach has some issues accounting for the value of modeling in situations where there are controversies as to which should be the object of representation. In this work I show that a historical analysis of modeling complements the aforementioned representational program, since it allows us to examine processes of integration of analogies that play a role in the generation of criteria of relevance, which are important for the configuration of the object of research. This, in turn, shows that there are norms in modeling practices whose historical reconstruction is relevant for their philosophical analysis.

Keywords: Modeling; Scientific Representation; Analogy; Nervous Impulse; Hodgkin And Huxley Model

¹ El presente artículo se ha realizado dentro del proyecto PAPIIT de la UNAM con clave IN402018 titulado: “Cognición, artefactualidad y representación en la ciencia.”. Quisiera agradecer a Sergio Martínez, editor de este monográfico, por sus valiosos comentarios sobre este trabajo.

1. INTRODUCCIÓN

Una de las preguntas centrales en la discusión contemporánea en la filosofía de la ciencia es cuál es el papel epistémico de la modelación. En la discusión tradicional, este problema se ha entendido 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. Esto se ha logrado a partir de la articulación de la idea de que modelar consiste en construir una representación de un sistema en el mundo que es de interés científico. Según esta aproximación, que denominaré “representacionalista”,² el valor epistémico de los modelos depende del tipo de relación que guarda el modelo con el mundo, la cual se puede caracterizar en general para todos los modelos. Esta visión contrasta con una visión historicista según la cual hay aspectos normativos de la práctica científica cuya comprensión requiere de recuentos históricos de cómo se llegaron a instaurar estas normas. El trasfondo de la discusión entre una propuesta representacionalista y una propuesta historicista para el análisis de la modelación, se puede entender en términos del alcance que se espera tener con un análisis del papel epistemológico de la modelación que se basa en la relación representacional de modelo a mundo. De fondo, hay una discusión sobre si es posible respaldar la dimensión epistémica de prácticas de modelación en términos de las normas que pueden ser analizadas cabalmente sin necesidad de reconstrucciones históricas.

De acuerdo con un análisis representacionalista los modelos se construyen a partir de la idealización y la abstracción. La abstracción se entiende como la acción de omitir algunos aspectos del mundo en la representación, y la idealización es la acción de introducir en el modelo supuestos o propiedades que se sabe que son falsas. Como resultado de la abstracción, la representación pierde detalle; como resultado de la idealización, la representación pierde contacto con el mundo. Este tipo de propuesta la podemos encontrar en Godfrey-Smith, por ejemplo:

Al 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 47).

2 El término representacionalista ha sido acuñado por Knuuttila quien asocia esta manera de entender a los modelos con una noción de representación como “sustituto de” (“standing for” en inglés, ver Knuuttila).

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 5) y de la idealización indica que “[u]na descripción es idealizada en la medida que lo que dice se sabe que es falso acerca del objetivo” (7).

Un rasgo adicional de la aproximación representacionista a la modelación es que se entiende la representación como una relación direccional del modelo hacia una sección de mundo denominado sistema diana (*target system*). El sistema diana es aquello en el mundo que el modelo representa. La noción de modelos como representaciones de sistemas diana suele asumir tácitamente que el sistema diana se conoce lo suficiente como para construir una representación de él. Sin ir más lejos, las nociones de falsa representación, así como la de omisión de rasgos existentes en el sistema diana, hacen referencia a un estado de cosas respecto del sistema diana que tiene que ser de nuestro conocimiento para, de esta forma, poder discernir rasgos idealizados y abstractos del modelo en cuestión.

Esta aproximación filosófica a la modelación científica ha resultado en una discusión acerca de cuál es tipo de relación representacional modelo-mundo que respalda que inferencias a partir del modelo sean trasladadas al sistema diana. Caracterizaciones de la relación en términos isomorfismo y nociones de similaridad han sido exploradas como maneras de contestar esta pregunta. Sin embargo, esta aproximación pierde de vista dimensiones de la modelación que van más allá de la construcción de una representación de un sistema que podemos conocer, como casos en los que la modelación está jugando un papel en la constitución el objeto de investigación.³

Por otro lado, 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 los rasgos del sistema diana. Esto le conduce a concluir que “[m]ás que una empresa representacional, el razonamiento basado en modelos parece

3 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 93; ver también Massimi). Sin embargo, estos autores no están realmente considerando cómo la modelación apoya la configuración del objeto de investigación sino solamente cómo la modelación permite “evaluar” el sistema diana.

depender de manera fundamental en la comparación y analogía entre entidades independientes, sin requerir de asumir una relación intencional” (Sanches de Oliveira 97). 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 el sentido en el que los modelos son *acerca de* sistemas diana en el mundo.

En este trabajo, presentaré un estudio histórico que da cuenta de diferentes maneras en las que se ha modelado la señal nerviosa. Este caso me servirá para analizar la manera en la que la modelación (entendida como una práctica que va más allá de la construcción de representaciones de sistemas diana), ayuda a caracterizar el objeto de estudio. El punto que quiero establecer es que un análisis histórico de los procesos de modelación nos puede servir para conocer los logros epistémicos que se dan en casos de modelación que quedan fuera de un análisis representacional. El trabajo procede de la siguiente manera: en la siguiente sección, examino la visión representacional y planteo que desde esta aproximación a los modelos queda pendiente aclarar cómo es que se obtienen los criterios de relevancia que juegan un papel en la modelación y, en particular, en la caracterización del sistema diana que se supone que va a ser representado por el modelo. Posteriormente, examinaré la manera en la que la neurociencia ha avanzado a través de la modelación en condiciones en las que no se cuenta con una previa delimitación o clarificación de qué es aquello que se investiga. Argumentaré que para analizar estos casos, una aproximación a los modelos –o mejor dicho, a la modelación– que se basa en la relación representacional modelo-mundo por un lado exige mucho y por otro dice poco acerca del trabajo epistémico que se está realizando con esta práctica. Exige mucho porque asume que hay un acceso epistémico a un sistema diana preestablecido, y dice poco porque no nos ilustra acerca de cómo se eligen los rasgos que se toman en cuenta en la representación. Una aproximación histórica de los estudios de caso que presento en las secciones 3 y 4 me permite analizar la modelación científica desde otro ángulo. Presentaré una aproximación a estos procesos de modelación que se centra en el papel del establecimiento de analogías para el desarrollo de normas en la modelación. Con ello pretendo ofrecer una alternativa a la aproximación representacional de la modelación que nos permita indagar acerca de cómo se articulan los criterios de relevancia que juegan un papel en la modelación científica.

2. CRITERIOS DE RELEVANCIA Y MODELACIÓN CIENTÍFICA

La observación de que la modelación también participa del proceso de caracterización del objeto de investigación no ha sido completamente pasada por alto por autores que suscriben la visión representacionista. Aunque el discurso dominante

es que los modelos son representaciones de sistemas diana, también se reconoce que *algunas veces* hay una ‘co-construcción’ entre modelo y sistema diana.⁴ Para incluir este tipo de proceso, Weisberg ha considerado por separado los procesos de modelación y de identificación de un sistema diana, y ha descrito estos procesos de co-construcción como un ir y venir entre versiones del modelo y versiones del sistema-diana (Weisberg 2013 92-93). De acuerdo con él, la modelación es la construcción de una representación indirecta, en el sentido que funge como substituta del sistema diana, y la obtención de un sistema diana en un proceso de abstracción entendido 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: a) incluir las propiedades de interés primario y, también, cada factor que esté causalmente relacionado con ellas; y b) especificar un límite de influencia (92). 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 valor 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.

4 También ha habido caracterizaciones de modelos sin sistema diana (*targetless modelling*, Weisberg 2013), pero ese tipo de modelo no es el que aplica a los modelos que examinaremos en este trabajo, pues estos modelos, de acuerdo con la visión representacional, serían modelos de la señal nerviosa.

Esta aproximación al problema de la relevancia ha sido criticada por varios autores. Específicamente, con respecto de la propuesta de Weisberg, 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, dice la autora, 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. Respecto del proyecto representacionista más en general, la atención a usos exploratorios de modelos ha subrayado el papel de modelos en actividades donde no es claro que estos modelos puedan servir como representaciones en el sentido de representaciones indirectas de un sistema diana (Gelfert, Massimi).

La emergencia de la discusión sobre papeles exploratorios de la modelación y las críticas de Peschard a la propuesta de Weisberg apunta 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: “[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 las siguientes dos secciones desarrollo una narrativa histórica que pretende desglosar la generación de criterios de relevancia como un proceso en el que se integran analogías. Estas analogías se pueden y de hecho han sido descritas como modelos, pero como quedará claro en el desglose de los estudios de caso, no son modelos en el sentido de representaciones de sistemas diana.

3. INTEGRACIÓN DE ANALOGÍAS EN LA MODELACIÓN 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 (los mecanismos de transmisión de señales entre neuronas, llamada sinapsis, es otro tipo de proceso que no será discutido aquí). 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. Esta puede extenderse varios centímetros hasta las terminales axónicas, donde pueden transmitir señales a otras neuronas.

Hoy en día, lo más usual es explicar la señal nerviosa en términos de cambios en la permeabilidad a iones que están disueltos en el interior y exterior de la membrana neuronal, lo cual provoca corrientes de iones a través de la misma. Los cambios en la permeabilidad, se cree, son debidos a que se abren compuertas en unos poros en el centro de proteínas, las cuales son sensibles al voltaje de manera que se abren cuando el voltaje a través de la membrana supera cierto umbral. 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.

Este modelo de la señal nerviosa en términos de la entrada y salida de iones al axón es el resultado de un proceso de investigación que avanzó paulatinamente. Un elemento muy importante en etapas tempranas de este desarrollo fue el descubrimiento de que, al disolver sales en agua, aquéllas se disocian en átomos con una ligera carga eléctrica, llamados iones. Este descubrimiento inauguró una línea de investigación en fisicoquímica, que establece 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.

Para estudiar esta interacción entre fuerzas, 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 la sal, y que 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 equilibrio se caracteriza por el hecho de que hay 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.”

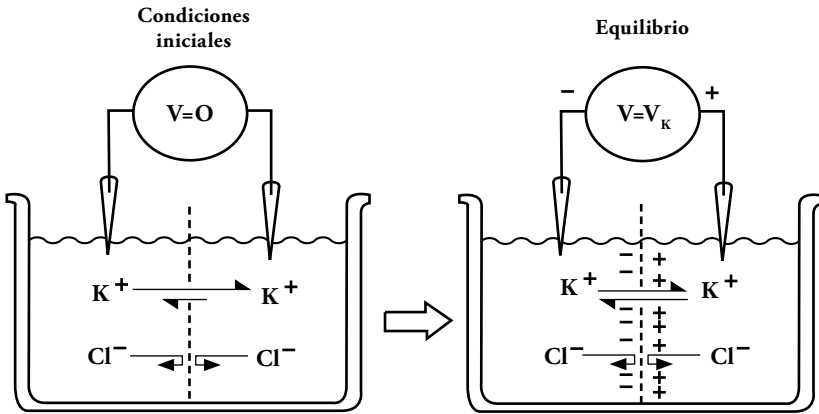


Figura 1. Células galvánicas. A la izquierda se representan las condiciones iniciales en un experimento en el que se ha colocado más concentración de KCl en el compartimento de la izquierda que en el de la derecha. En la imagen derecha se representa el estado de equilibrio electroquímico, en el que el voltímetro registra la diferencia de potencial eléctrico de equilibrio para potasio, que es el ion al que la membrana es permeable.

Fuente: imagen modificada de Hille 12.

La relación entre fuerzas químicas y eléctricas en esta preparación, llamó rápidamente la atención por sus posibles aplicaciones en neurociencia, ya que desde épocas de Galvani se trataba de entender cómo es que tejidos orgánicos pueden producir electricidad. Ya a finales del siglo XIX se tenían mediciones eléctricas en una vecindad de nervios de rana y algunos otros organismos que mostraban una corriente eléctrica asociada a la transmisión nerviosa, pero aún no se podía explicar esta medición. Para 1888 Nernst había desarrollado una fórmula matemática que establece una relación formal entre las concentraciones de los iones en cada recipiente de las células galvánicas y el voltaje de equilibrio entre ellos. Inmediatamente, en la década de 1890, Ostwald y Nernst propusieron que la corriente eléctrica observada durante la excitación nerviosa podría ser debida a membranas semipermeables en los nervios, equivalentes a las que se usan en las células galvánicas.

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, la ecuación de Nernst es un recurso valioso para determinar la relación entre el voltaje de equilibrio en función de las concentraciones de sal en ambos compartimentos de las células galvánicas. Aplicado a las células nerviosas, esta relación nos indica que podemos 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 necesaria para avanzar en la comprensión de la señal nerviosa comprendida como un fenómeno análogo a los efectos electroquímicos en células galvánicas.

Esta línea de investigación resultó en un primer modelo del mecanismo de generación de señales nerviosas, publicado por Bernstein en 1902. Basado en el trabajo de Nernst y Ostwald, Bernstein concibió las células y los músculos en términos de cadenas de células galvánicas (“*konzentrationsketten*” Seyfarth & Peichl 2002) y desarrolló una explicación de la señal nerviosa que llamó la “teoría de la membrana”. Su explicación de la señal nerviosa asume 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 (pasa de ser una membrana impermeable a una membrana semipermeable) a potasio, de manera que el ion se mueve libremente desde dentro hacia fuera, donde hay menos concentración de aquél, lo cual es registrado por los medidores eléctricos como una corriente transitoria.

Esta manera de explicar la señal nerviosa se mantuvo vigente hasta los años cuarenta, cuando fue posible hacer mediciones intracelulares en los recién descubiertos axones gigantes de calamar. Estas células nerviosas gigantes 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 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 no implicó, sin embargo, un cambio en la dirección de la investigación, sino más bien una sofisticación del modelo que había sido planteado por Bernstein:

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 (Hodgkin 1964 30).

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 & Huxley 1952e). La parte lipídica de la membrana que no deja pasar iones se considera como un capacitor con capacitancia constante (Figura 2), 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. Una representación equivalente se introduce en el circuito para hacer las veces de iones de sodio.

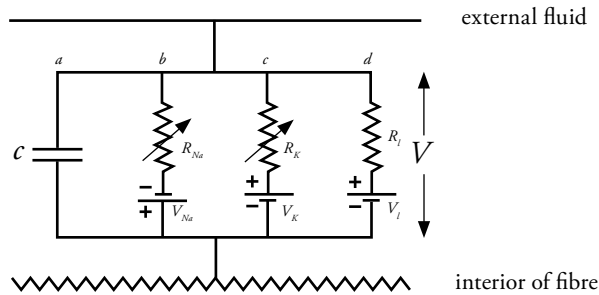


Diagram of an element of the excitable membrane of a nerve fibre:
a, constant capacity; *b*, channel for Na; *c*, channel for K; *d*, channel
 for other ions (e.g. Cl). After Huxley (1954).

Figura 2. El circuito análogo a la membrana neuronal 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.

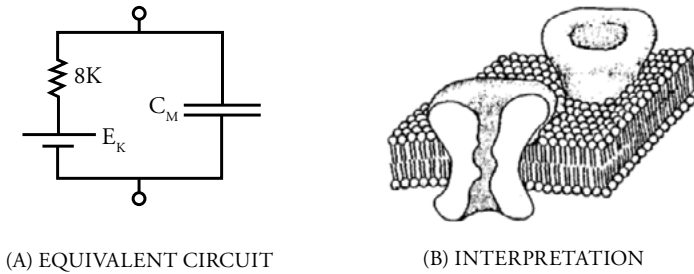
Fuente: imagen de Hodgkin 1958 12.

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 vuelve salientes algunos otros rasgos de la fenomenología. Además de la decisión de si la capacitancia de la membrana lipídica es constante o no resulta importante determinar si las resistencias son óhmicas o no lo son (Hodgkin & Huxley 1952c).

El supuesto de capacitancia constante es un supuesto motivado por un principio de parsimonia (Hodgkin & Huxley 1952 505) que no solo juega un papel en el modelo HH, sino que juega un papel importante en la interpretación de las mediciones de corriente transmembranal, pues permite usar la ley de Faraday para derivar la corriente iónica a partir de las variaciones de voltaje.⁵ Además, este supuesto es homogéneo con respecto de la analogía

5 Este supuesto es fundamental para interpretar la corriente total medida con fijo de voltaje como la suma de las corrientes iónicas. Sin el supuesto de capacitancia constante, hubiera sido imposible concluir que la corriente total medida con la técnica de fijo de voltaje se puede descomponer en corrientes transmembranales de diferentes especies iónicas, ya que parte de la corriente total podría ser debido a corrientes capacitivas. También, si la capacitancia fuera variable habría más variables de estado y no se podría estimar la solución al sistema de ecuaciones diferenciales.

entre la membrana neuronal y una membrana semipermeable, pues no hay nada en las células galvánicas que indique que la capacitancia de la membrana semipermeable allí utilizada pueda variar. Si uno parte de las membranas semipermeables e imagina estas membranas en condiciones en las que pueden tener propiedades capacitivas, no hay razón, en principio, para sospechar que la capacitancia de estas membranas sería una capacitancia variable.⁶



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 3. 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.

Fuente: imagen de Hille 16.

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. 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 (Figura 3). Hoy en día mucha investigación en neurociencia básica se concentra en la investigación de 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;

⁶ Las membranas semipermeables utilizadas en la época de Nernst eran hechas de cerámica tratada con ferrocianuro de cobre, es decir, superficies rígidas.

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 analogías de la célula galvánica y el circuito HH.

4. INTEGRACIÓN DE DIFERENTES ANALOGÍAS PUEDE GENERAR DIFERENTES CRITERIOS DE RELEVANCIA

Unos años después de la publicación de las ecuaciones de Hodgkin y Huxley, Ichiji Tasaki, un investigador formado en Japón realizó una serie de experimentos que muestran que el modelo de Hodgkin y Huxley tiene limitaciones importantes. El desacuerdo que tiene Tasaki con el modelo de Hodgkin y Huxley no es un desacuerdo respecto de cuál es la ecuación que debe describir la señal nerviosa, sino que es una disputa acerca de qué es la señal nerviosa. Según Tasaki, la señal nerviosa no consiste primordialmente ni únicamente en corrientes iónicas transmembranales. De hecho, 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, está implícito en la conceptualización de la membrana celular como una membrana semipermeable (Tasaki 199-200). Además, Tasaki considera que la barrera 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.

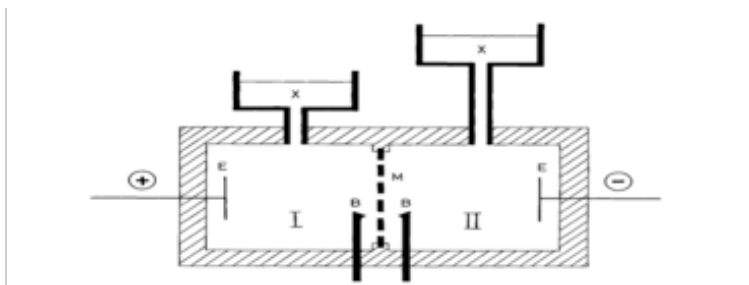
Como veremos a continuación, las diferencias entre los procesos de modelación alrededor del modelo HH, por un lado, y el trabajo de Tasaki, por el otro, se pueden capturar como diferencias en criterios de relevancia, que a su vez se pueden rastrear al uso de diferentes analogías en los procesos de modelación de la señal nerviosa. Como vimos en la sección anterior, en el desarrollo de criterios de relevancia para la articulación del modelo HH, 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 toma en cuenta las células galvánicas sino otra preparación llamada Oscilador de Membrana, y un viejo modelo de las neuronas llamado el modelo del cable de hierro. Ambos sistemas muestran una relación entre comportamiento excitable y transiciones de fase. Esto conduce a Tasaki a examinar la señal nerviosa como una transición entre un estado de baja conductancia y un estado de alta conductancia:

Hay unos cuantos sistemas electroquímicos inanimados que son capaces de producir transiciones abruptas entre dos niveles discretos de potencial y conductancia. En el caso del modelo del nervio de Ostwald-Lillie, los estados de oxidación y reducción en la superficie del cable de hierro (inmerso en ácido nítrico) se corresponden con dos estados discretos. Una transición de uno a otro puede ser inducida con una variación de la concentración de ácido nítrico, así como por corrientes eléctricas. En el modelo hidráulico de Teorell (1959), la existencia de perfiles estables de concentración de sales en los poros de fibra de vidrio sinterizada o un capilar de vidrio provee la base de las transiciones observadas (Tasaki 1982 265-266).

El Oscilador de Membrana guarda algunas similitudes con las células galvánicas, pero tiene un tipo de membrana semipermeable diferente, con una dinámica más compleja. Mientras las células galvánicas toman en consideración dos fuerzas (eléctricas y químicas), el Oscilador de Membrana toma en cuenta tres (incluye fuerzas osmóticas). Teorell fue quien resaltó la importancia de esta preparación para la investigación de la señal nerviosa en los años sesenta. Como consecuencia de la analogía con el Oscilador de Membrana, Teorell notó que

[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 del axón así como cambios en la presión en fase con la transmisión de la señal (Tasaki e Iwasa).



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: El Oscilador de Membrana.

Fuente: imagen de Meares 335.

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.

Las analogías que Tasaki explora son sistemas que muestran una relación entre transiciones de fase y excitabilidad. 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. 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, que se remonta a la primera década del siglo xx. Para Tasaki y otros investigadores antes de él (Lillie), 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. 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 y excitabilidad*. Entre esos resultados, destacan resultados que muestran que las dimensiones de la membrana varían en fase con la señal 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, Hill & Howarth, ver comentario en Hodgkin 1964 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.

No es motivo de este ensayo evaluar estos programas de investigación, pero sí es relevante comentar que el trabajo de Tasaki no debe tomarse simplemente como una línea de investigación equivocada. Algunos aspectos de la actividad

nerviosa que son considerados por Tasaki han sido retomados recientemente, como es el caso de la capacitancia de la membrana (Mosgaard, Zecchi, Heimburg & Budvytyte). De acuerdo con estas investigaciones, en ciertas condiciones la capacitancia de las membranas lipídicas – y de las membranas biológicas en particular – es variable:

La mayoría de los datos electrofisiológicos en membranas celulares se dirigen al descubrimiento del rol funcional de los canales proteicos mientras se asume que la matriz lipídica es un aislante con capacitancia constante. Sin embargo, las capas bilipídicas no son aislantes inertes cerca de la temperatura de fusión, ya que su conductividad y su capacitancia son tanto funciones del voltaje como del área y de la densidad volumétrica. Esto tiene que ser considerado cuando se interpretan los datos eléctricos. En este trabajo mostramos cómo los datos eléctricos, comúnmente interpretados como corrientes de iones a través de la proteínas en la membrana y como inductancia, pueden ser explicados por la dinámica no lineal de la matriz lipídica (495).

Lejos de las condiciones en las que pueden haber transiciones de fase en la membrana biológica, puede ser que el modelo HH sea suficiente, sin embargo, la cita sugiere que existen otras circunstancias para las cuales el modelo HH no ofrece una caracterización adecuada. Esto no elimina todas las tensiones entre las dos aproximaciones a la señal nerviosa, desde luego, pero muestra que puede ser valioso tener más de una manera de caracterizar la señal nerviosa como objeto de investigación.

CONCLUSIONES

La visión de modelos como representaciones describe la modelación partiendo de la idea de que hay un sistema diana en el mundo que va a ser representado. Sin embargo, la práctica científica también avanza a través de la modelación para generar criterios que permiten configurar el objeto de investigación. He descrito esta dimensión de la modelación como procesos de articulación de criterios de relevancia. Para poder conocer cómo se generan estos criterios, se requiere una aproximación a la modelación que no parta del supuesto de que hay un sistema diana que va a ser representado, pues cuál debe ser este sistema es parte de lo que está en juego. He propuesto que un estudio histórico que examina el papel de la integración de analogías en procesos de modelación nos permite acceder al origen y desarrollo de criterios de relevancia que no se reducen a relevancia causal. Dependiendo de cuáles sean los intereses filosóficos, la estrategia de estudiar a los modelos como productos terminados

que guardan una relación con sistemas en el mundo puede ser suficiente. Sin embargo, esta no debe ser la única ni la principal aproximación a la modelación científica. Evaluar el “modelo terminado” en términos de cómo se relaciona una representación con un supuesto sistema diana –incluso considerando los intereses y estándares de los científicos–, no es suficiente para rescatar la manera en la que estos modelos análogos apoyan la generación de criterios de relevancia que están detrás de la construcción de lo que, desde la visión representacional, se entenderá como sistema diana. Finalmente, en la medida en que las normas involucradas en la modelación resultan de un proceso que involucra integración de analogías a lo largo de una escala de tiempo que solemos caracterizar como histórica, la historia de la ciencia es relevante para revelar procesos de establecimiento de normas en la práctica científica.

TRABAJOS CITADOS

- B. C. Abbott, A. V. Hill, y J. V. Howarth. “The Positive and Negative Heat Production Associated with a Nerve Impulse.” *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 148.931 (1958): 149–87. <https://doi.org/10.1098/rspb.1958.0012>.
- Cole, Kenneth, S. “Rectification and Inductance in the Squid Giant Axon”. *The Journal of General Physiology* 25.1 (1941): 29–51. <10.1085/jgp.25.1.29 >.
- Gelfert, Axel. *How to Do Science with Models*. Springer, 2016. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-27954-1>.
- Godfrey-Smith, Peter. “Abstractions, Idealizations, and Evolutionary Biology”. *Mapping the Future of Biology*. Springer Netherlands, 2018. 47–56.
- Hille, Bertil. *Ionic Channels of Excitable Membranes*. Second Edition. Sinauer Associates, 1992.
- Hodgkin, A. L. “The Croonian Lecture: Ionic Movements and Electrical Activity in Giant Nerve Fibres”. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 148.930 (1958): 1–37.
- Hodgkin, A. L. *The Conduction of the Nervous Impulse*. The Sherrington Lectures, Charles C Thomas, 1964.
- Hodgkin, A. L., y Andrew F. Huxley. “The Components of Membrane Conductance in the Giant Axon of *Loligo A*”. *The Journal of Physiology* 116.4 (1952a): 473–96.

- _____. “A Quantitative Description of Membrane Current and Its Application to Conduction and Excitation in Nerve”. *The Journal of Physiology* 117.4 (1952b): 500–44.
- Knuuttila, Tarja. “Modelling and Representing: An Artefactual Approach to Model-Based Representation”. *Studies in History and Philosophy of Science Part A* 42.2 (2011): 262–71.
- Levy, Arnon. “Idealization and Abstraction: Refining the Distinction”. *Synthese* 1.1 (2018): 1–18.
- Lillie, Ralph S. “The Passive Iron Wire Model of Protoplasmic and Nervous Transmission and its Physiological Analogues”. *Biological Reviews* 11.2 (1936): 181–209.
- Mearns, Patrick. “Flux Coupling and Nonlinear Membrane Phenomena”. *Structure and Function in Excitable Cells*. Eds. Chang, Donald C, Ichiji Tasaki, William J. Adelman y H R. Leuchtag. Plenum Press, 1983.
- Massimi, Michela. “Perspectival Modeling”. *Philosophy of Science* 85.3 (2018) 335–359.
- Mosgaard, Lars D., Zecchi K.A., Heimburg T. y Budvytyte R. “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 (2015): 495–512.
- Peschard, Isabelle. “Target Systems, Phenomena and the Problem of Relevance”. *The Modern Schoolman* 87.3 (2010): 267.
- Sanches de Oliveira, Guilherme. “Approaches to Scientific Modeling, and the (Non) Issue of Representation: A Case Study in Multi-Model Research on Thigmotaxis and Group Thermoregulation”. *Model-Based Reasoning in Science and Technology*. Eds. Lorenzo Magnani y Claudia Casadio. Springer, 2016. 79–100.
- Seyfarth, Ernst-August und Leo Peichl. “Vor 100 Jahren: Julius Bernstein (1839-1917) Formuliert Seine Membrantheorie”. *Neuroforum* 4.2 (2002): 274–76
- Tasaki, Ichiji. *Physiology and Electrochemistry Nerve Fibers*. Academic Press, 1982.
- Tasaki, Ichiji, y Kunihiko Iwasa. “Rapid Pressure Changes and Surface Displacements in the Squid Giant Axon Associated with Production of Action Potentials”. *Japanese Journal of Physiology* 32.1 (1982): 69–81.

Teorell, Torsten. "Excitability Phenomena in Artificial Membranes". *Biophysical Journal* 2.2 (1962): 25–51.

Weisberg, Michael. *Simulation and Similarity: Using Models to Understand the World*. New York: Oxford University Press, 2013.

