

Dartmouth College

Dartmouth Digital Commons

Dartmouth Scholarship

Faculty Work

1-1-2007

Representando el objeto de la controversia. El caso del reloj molecular

Michael Dietrich
Dartmouth College

Follow this and additional works at: <https://digitalcommons.dartmouth.edu/facoa>



Part of the [Biology Commons](#)

Dartmouth Digital Commons Citation

Dietrich, Michael, "Representando el objeto de la controversia. El caso del reloj molecular" (2007).
Dartmouth Scholarship. 19.
<https://digitalcommons.dartmouth.edu/facoa/19>

This Book Chapter is brought to you for free and open access by the Faculty Work at Dartmouth Digital Commons. It has been accepted for inclusion in Dartmouth Scholarship by an authorized administrator of Dartmouth Digital Commons. For more information, please contact dartmouthdigitalcommons@groups.dartmouth.edu.

Repetition: A Rapidly

es in DNA", *Science*,

gher Cells: A Theory".

arlsberg Res. Commun.

ington: Indiana Uni-

iology and the rational
970, Boston Studies in

University Press. Reim-

ucleic Acids: I. Depen-
As". *Proc. Natl. Acad.*

ngs, Stanford: Stanford

the Neutral Theory of
es. 17(1996):3-30

ion of experimental te-
biomedical Sciences, Vol.

mination". en: BREWER
s, San Francisco: Jossey

AN, A., A. N. PEROVICH
dge, pp. 259-291.

Representando el objeto de la controversia: el caso del reloj molecular

MICHAEL DIETRICH*

A inicios de la década de 1960 Emile Zuckerkandl y Linus Pauling comenzaron a comparar las nuevas secuencias de proteínas que se estaban generando. Al comparar secuencias de hemoglobinas provenientes de diferentes especies descubrieron que las diferencias eran "aproximadamente proporcionales en número al tiempo evolutivo" (Zuckerkandl y Pauling 1965, Morgan 1998).

Desde su introducción el reloj molecular ha sido anunciado por algunos como "el resultado más significativo de la investigación en evolución molecular", y señalado por otros como ruido sin sentido (Wilson *et al.* 1987, Simpson 1964). Las disputas alrededor del reloj molecular han cuestionado su variabilidad, su escala de tiempo, su aplicabilidad, sus supuestos mecanismos y su existencia misma (Zuckerkandl 1987, Dietrich 1998). Como objeto de investigación científica, el reloj molecular parece inevitablemente sumergido en la controversia.

Como instrumento que mide el tiempo el reloj molecular era inherentemente estocástico. Los tic-tac del reloj no eran uniformes, sino que eran mejor comprendidos como un proceso estadísticamente regular que proporcionaba una distribución de tasas de sustitución para una molécula dada. Una cierta variabilidad en el reloj molecular era algo que cabría esperar. Sin embargo, desde su introducción los científicos han discutido en torno a qué tan variable puede ser el reloj y poder seguir considerándolo un reloj.

La tensión entre variabilidad y constancia en el reloj molecular fue capturada en su forma dominante de representación visual: una gráfica con una línea que representa la tendencia central de los puntos graficados (véase figura 1). Esta forma lineal de representación captura el inevitable carácter estadístico del reloj: como un objeto estadístico, el reloj molecular es un agregado caracterizado por una tendencia central y la dispersión de esa tendencia. La representación lineal del reloj mostraba la constancia del reloj en la línea que atraviesa los puntos de datos, mientras que la variabilidad del reloj era capturada por la posición de muchos de los datos, que están alejados de la línea.

* Dartmouth College.

En este artículo me interesa analizar cómo fue establecida esa representación lineal como una imagen gráfica estable que, sin embargo, permaneció abierta a la interpretación. La representación lineal del reloj, sostengo, mostraba no un lado u otro de la controversia acerca de la variabilidad del reloj; más bien, representaba el objeto mismo de la controversia. Siguiendo el análisis de Bruno Latour de las representaciones visuales como instrumentos de persuasión, la representación lineal del reloj fue utilizada para persuadir, pero no respecto a la cuestión de la variabilidad del reloj (Latour 1990). En lugar de ver a las representaciones visuales como generadoras de cierres de debates, propondré un papel independiente para este tipo de representaciones en la inauguración y articulación de las controversias científicas.

El reloj molecular y el problema de la variabilidad

Cuando introdujeron el reloj molecular en la década de 1960, Zuckerkandl y Pauling invocaron tanto a la selección natural como a la deriva génica como posibles mecanismos del reloj (Morgan 1998). Esta interpretación cambió cuando, en 1968, Motoo Kimura argumentó que muchas sustituciones a nivel molecular no estaban sujetas a la selección natural. Por el contrario, estos cambios neutrales eran gobernados por la deriva génica (véase Dietrich 1994, Suárez y Barahona 1996). Kimura, junto con Jack King, Thomas Jukes y Tomoko Ohta argumentaron a favor de la evolución molecular neutral apelando en parte a su poder explicativo en el caso de las tasas constantes de evolución molecular (Kimura 1968, King y Jukes 1969, Ohta y Kimura 1971).

A finales de la década de 1960 e inicios de la de 1970, los defensores de la evolución neutral a nivel molecular la presentaron como una alternativa radical a la omnipotencia de la selección en la evolución biológica (Kimura 1983, Jukes 1991). Jack King y Tom Jukes incluso apodaron a la evolución neutral molecular como “no-darwiniana”, en un intento exitoso por provocar a los evolucionistas organísmicos (Dietrich 1994, 1998, Hagen 1999). La deriva génica azarosa, al menos parcialmente, desplazó a la selección en el nivel molecular porque se postuló que un gran número de cambios moleculares observados estaban libres de la influencia de la selección natural o eran muy débilmente seleccionados —esto es, un gran número de mutaciones se entendían como neutras o casi neutras (Kimura 1968, King y Jukes 1969). Aunque los defensores de la evolución neutral molecular pusieron en marcha una larga controversia con los seleccionistas, las hipótesis y los modelos neutrales y la deriva génica moldearon de manera fundamental el campo de la evolución molecular de los años setenta al día de hoy (Ohta y Gillespie 1996).

Una consecuencia importante de lo que Kimura llamó la teoría neutral de la evolución molecular era que la tasa de sustitución para los cambios neutrales era equivalente a la tasa de mutación. Las sustituciones eran los cambios detectables en las moléculas (ya fueran proteínas, RNA o DNA). Si una mutación era seleccionada, entonces el proceso de selección podía causar que la tasa de sustitución fuera significativamente diferente a la

tasa de mutación. La tasa de los cambios en el tiempo podría causar que la tasa de mutación¹. Como resultado de un proceso de sustitución también podía

Desde un inicio entre diferentes proteínas que las diferentes proteínas de mutantes neutras por ejemplo, el fibrinógeno, la histona IV, que se evolucionó más rápidamente (Kimura 197, p.19). Pero incluso dentro de un supuesto intrínseco

En 1971 Tomoko Ohta argumentó que las variaciones en las proteínas de globinas α y β y la hemoglobina β y el δ “las variaciones en las proteínas grandes de lo que cabían” y Kimura no tomaron en cuenta la aumentada en las tasas de mutaciones ventajosas: la constancia de la tasa

Sin embargo, Ohta argumentó que la tasa de sustitución debería ser igual a la tasa de mutación. Conclusiones similares a las de Kimura y una disminución de la deriva génica (Ohta y Moore y Moore 1991). El reloj para argumentar la explicación de Kimura incluso Kimura mismo como evidencia en la evolución (Kimura 1983, p. 85).

representación lineal abierta a la interpretación un lado u otro de la tabla el objeto mismo representaciones visuales loj fue utilizada para oj (Latour 1990). En erres de debates, pro-s en la inauguración

ackerkandl y Pauling posibles mecanismos 1968, Motoo Kimura i sujetas a la selección s por la deriva génica n Jack King, Thomas ular neutral apelando evolución molecular

nsores de la evolución cal a la omnipotencia 01). Jack King y Tom o-darwiniana", en un Dietrich 1994, 1998, esplazó a la selección cambios moleculares eran muy débilmente in como neutras o casi le la evolución neutral onistas, las hipótesis y damental el campo de illespie 1996).

oría neutral de la evo-trales era equivalente es en las moléculas (ya ntonces el proceso de amente diferente a la

tasa de mutación. La tasa de sustitución de cambios seleccionados dependería entonces de los cambios en el tamaño de la población y el ambiente. En el caso neutral, nada podría causar que la tasa de sustitución se volviera significativamente diferente de la tasa de mutación¹. Más aún, debido a que la tasa de mutación era entendida como el resultado de un proceso estocástico similar al decaimiento radiactivo, la tasa de sustitución también podía ser entendida en los mismos términos.

Desde un inicio (1965) se sabía que la tasa de sustitución de aminoácidos variaba entre diferentes proteínas. Los neutralistas explicaban esta diferencia en términos de que las diferentes proteínas tenían fracciones diferentes de mutantes neutras; el número de mutantes neutras depende de las restricciones funcionales de cada proteína. Así, por ejemplo, el fibrinopéptido A tiene una tasa mucho más alta de sustitución que la histona IV, que se encuentra fuertemente restringida² (King y Jukes 1969, p. 792). Pero incluso dentro de una misma familia de proteínas se ha observado variación. Así, por ejemplo, las insulinas en el linaje que lleva a los conejillos de indias parecen haber evolucionado más rápido que las insulinas en otros linajes (King y Jukes 1969, Ohta y Kimura 1971, p. 19). Los neutralistas necesitaban explicar estas desviaciones de la tasa, supuestamente intrínseca, de la evolución molecular.

En 1971 Tomoko Ohta y Motoo Kimura analizaron estadísticamente estas variaciones en las proteínas. Cuando Ohta y Kimura hicieron esto para diferentes hemoglobinas α y β y para el citocromo *c*, encontraron que la varianza observada en la hemoglobina β y el citocromo *c* era bastante grande. A partir de esto concluyeron que "las variaciones en tasas evolutivas entre animales altamente evolucionados son más grandes de lo que cabría esperar si fueran azarosas" (Ohta y Kimura 1971, p. 21). Ohta y Kimura no tomaron esto como una razón para abandonar la teoría neutral. La varianza aumentada en las tasas de sustitución fue estimada como una fracción pequeña de las mutaciones ventajosas que afectaban la función de la molécula pero no interferían con la constancia de la tasa de sustitución en general (Ohta y Kimura 1971, p. 23).

Sin embargo, muy pronto, en 1974, Walter Fitch y Charles Langley argumentaron que la tasa de sustitución no era uniforme a lo largo de diferentes linajes, tal y como debería ser si la explicación neutralista fuera correcta (Langley y Fitch 1974). Conclusiones similares, señalando la no-uniformidad de las tasas en la hemoglobina y una disminución en las tasas de los linajes de primates, fueron ofrecidas por Goodman, Moore y Matsuda (1975). En 1981 Morris Goodman usó la variabilidad del reloj para argumentar en contra de la existencia del reloj molecular y en contra de la explicación de Kimura en términos de la teoría neutral (Goodman 1996). Para 1983 incluso Kimura mismo admitió que la tasa de evolución molecular no era perfectamente uniforme (Kimura 1983, p. 79) pero, en su opinión, "enfaticar las fluctuaciones locales como evidencia en contra de la teoría neutral, al tiempo que se evita la investigación de por qué la tasa en general es intrínsecamente tan regular o constante es mezquino. Es un caso clásico de no querer ver el bosque por estar viendo los árboles" (Kimura 1983, p. 85).

Kimura apoya su explicación de la constancia de la tasa en su libro de 1983 *The Neutral Theory of Molecular Evolution*, aportando un tratamiento estadístico más a fondo de las variaciones en la tasa de evolución molecular. El análisis de Kimura utiliza lo que desde entonces se ha llamado una filogenia en estrella (Gillespie 1991). Los linajes en una filogenia en estrella se interpretan como si todos hubieran divergido de un ancestro común en un periodo relativamente corto. Kimura considera el caso de seis mamíferos; humanos, ratones, conejos, perros, caballos y vacas, que divergieron hace unos 80 millones de años (Kimura 1983, p. 76). Lo que Kimura quería saber era "si las tasas intrínsecas de las sustituciones de aminoácidos en los seis linajes eran iguales y si la variación entre las cifras de sustituciones observadas se encontraba dentro de los límites de las fluctuaciones estadísticas normales" (Kimura 1983, pp. 76-77). Con el objeto de ver si la variación en las sustituciones de aminoácidos entre linajes es mayor de la esperada, se calcula R , que es la proporción de la varianza observada respecto a la varianza esperada. Pero, por procesos de Poisson, la media es equivalente a la varianza esperada, así que R puede ser rápidamente computada como la proporción de la varianza esperada con respecto a la media, y el valor de R debería ser 1. De las diferentes moléculas consideradas por Kimura, la β hemoglobina y el citocromo c mostraron una variación significativamente más alta de la esperada. En palabras de Kimura, "estos resultados sugieren que aunque la constancia estricta puede no cumplirse, sin embargo una cierta constancia de la tasa evolutiva para cada molécula entre distintos linajes es una regla, más que una excepción" (Kimura 1983, p. 79)³. Más aún, Kimura hace notar que el valor promedio de R para las cinco moléculas consideradas por él es 2.6. Este valor, sostiene, es consistente con los resultados previos que mostraban que eran permisibles varianzas observadas de hasta 2.5 veces más grandes de lo esperado, si la variación es resultado sólo del azar (Kimura 1983, p. 79; Ohta y Kimura 1971). En conclusión, Kimura admite que una tasa aproximadamente constante es la regla, pero también admite que puede haber desviaciones de la regla —de ahí su advertencia de no ver el bosque por estar viendo los árboles.

La tensión entre variabilidad y constancia en el reloj molecular es en parte inevitable porque el reloj es inherentemente estadístico. Qué tanta variabilidad o dispersión puede ser tolerada depende de cómo es interpretada la constancia misma del reloj. Algunos biólogos pensaban en el reloj molecular como un promedio: se refería a la tasa promedio de sustitución para una población dada de moléculas o secuencias moleculares (Langley y Fitch 1974). Otros biólogos, sin embargo, pensaban que era algo más que un promedio; pensaban en el reloj como una propiedad intrínseca de las moléculas individuales. El obtener el promedio de una población de moléculas, cada una de ellas con su propia tasa individual, era una manera de discernir la tasa intrínseca subyacente a ese tipo de molécula (Kimura 1983).

Esta sutil diferencia en la interpretación de la constitución estadística del reloj molecular reflejaba profundas diferencias en los tipos de mecanismos propuestos para el reloj (selectivos *vs.* neutrales) así como en el valor de la formulación de principios generales o leyes de los procesos evolutivos. Por ejemplo, Allan Wilson extendió el

argumento de Kimura presumiendo en términos de Prager 1987). El reloj molecular y enfrentados con alrededor de esa elegir ya fuera la apreciaban cada de ello enfatizab

Los natura
palabras, la
posición de
de gas. Per
no fue de
átomos in
en la búsqueda
naturalista
"microscó

Desde la perspectiva era el fenómeno y Wilson, argumentando evolución característico, compartían misma tasa. La y por la distribución altamente consecuencia función de la misma cambiaban libre

Los críticos Con creciente habían supuesto, sostenía, podría Kimura (Gillespie y Fitch 1987) revisaron moléculas. Esta la constancia de explicar tanto la (1986, 1991). El reloj permanec

su libro de 1983 *The* estadístico más a fondo Kimura utiliza lo que (1991). Los linajes en ergido de un ancestro so de seis mamíferos; hace unos 80 millones as tasas intrínsecas de la variación entre las es de las fluctuaciones de ver si la variación sperada, se calcula R, a esperada. Pero, por , así que R puede ser ada con respecto a la ideradas por Kimura, cativamente más alta que aunque la consa de la tasa evolutiva i excepción" (Kimura o de R para las cinco nte con los resultados le hasta 2.5 veces más Kimura 1983, p. 79; usa aproximadamente iones de la regla —de .

ilar es en parte inevi- abilidad o dispersión icia misma del reloj. dio: se refería a la tasa ecuencias moleculares que era algo más que eca de las moléculas ilas, cada una de ellas intrínseca subyacente

a estadística del reloj imos propuestos para alación de principios i Wilson extendió el

argumento de Kimura relativo a "la regla del reloj molecular" y sus excepciones, expresándola en términos de una separación conceptual más grande (Wilson, Ochman y Prager 1987). Wilson y sus co-autores admitían que habría excepciones a la regla del reloj molecular pero, como Kimura, enfatizaban su —así llamada— tasa intrínseca. Enfrentados con los fenómenos gemelos de una media estadística y de la variación alrededor de esa media, Wilson, Ochman y Prager argumentaban que uno tenía que elegir ya fuera la perspectiva de un naturalista o la de un bioquímico. Los naturalistas apreciaban cada molécula individual y su trayectoria histórica única; como resultado de ello enfatizaban la variabilidad más que la media. Wilson creía que:

Los naturalistas necesitan adoptar la perspectiva de los bioquímicos. En sus palabras, los bioquímicos pueden coincidir con los naturalistas en que cada posición de un nucleótido tiene una historia única, como la tiene cada átomo de gas. Pero también reconocen que la ley universal de los gases ($PV=nRT$) no fue descubierta gracias al análisis detallado del comportamiento de átomos individuales. Unir a la biología molecular y a la historia natural en la búsqueda de leyes generales de la evolución requiere, como muchos naturalistas reconocen hoy en día, una voluntad de trascender los análisis "microscópicos" (Wilson, Ochman y Prager 1987)⁴.

Desde la perspectiva de los bioquímicos, la constancia de la tasa de evolución molecular era el fenómeno importante, no la variabilidad. Los neutralistas, como Kimura y Wilson, argumentaban que diferentes tipos de moléculas tenían tasas intrínsecas de evolución características. De este modo, todas las moléculas de citocromo *c*, por ejemplo, compartían la misma propiedad intrínseca de evolucionar aproximadamente a la misma tasa. La tasa de cada tipo molecular estaba determinada por la tasa de mutación y por la distribución de sitios conservados y no conservados⁵. Se infería que los sitios altamente conservados permanecían sin cambios debido a que las alteraciones afectarían la función de la molécula que, por lo tanto, no sería seleccionada. Los sitios no conservados cambiaban libremente y, así, se consideraban libres de selección.

Los críticos seleccionistas no se detenían ante los argumentos de Kimura y Wilson. Con creciente evidencia de que la tasa de variabilidad era más pronunciada de lo que habían supuesto, John Gillespie propuso un reloj molecular episódico y seleccionista, el cual, sostenía, podría explicar los patrones de sustitución mejor que la explicación neutralista de Kimura (Gillespie 1984). Con el fin de contestar a las afirmaciones de Gillespie los neutralistas revisaron sus modelos de sustitución para acomodarlos a una mayor variabilidad (Takahata 1987). Hoy en día se acepta una alta variabilidad en el reloj molecular de muchas moléculas. Esta alta variabilidad ha forzado a los neutralistas a revisar sus explicaciones de la constancia de la tasa y ha abierto la puerta a las explicaciones seleccionistas que pueden explicar tanto los patrones de constancia como la variabilidad (Takahata 1987, Gillespie 1986, 1991). Sin embargo, la cantidad de variabilidad que puede ser acomodada por el reloj permanece como una pregunta abierta (Ayala 1986, 1999).

Representando la constancia y la variabilidad

Desde su bautizo en 1965 la característica clave del reloj molecular ha sido su supuesta constancia. Esta constancia ha sido representada gráficamente como una relación lineal entre el tiempo y el número de diferencias en sustituciones. La representación de R. E. Dickerson de las tasas de evolución de tres moléculas diferentes es un ejemplo temprano de esta representación lineal del reloj (véase figura 1).

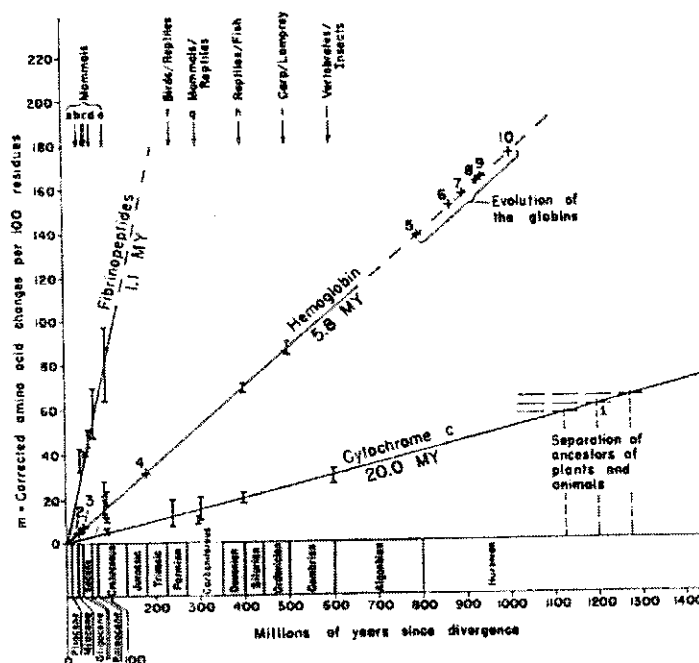


Figura 1. Representación lineal del reloj molecular de R. E. Dickerson (Dickerson 1971)

El diagrama de Dickerson es una gráfica de coordenadas cartesianas con el tiempo en el eje de las x y el número corregido de los cambios de aminoácidos en el eje de las y. La escala de tiempo utilizada es una escala de tiempo geológico que incluye tanto fechas en millones de años como los nombres de las diferentes eras. Las tasas de evolución de los fibrinopéptidos, la hemoglobina y el citocromo c se representan como líneas rectas. La pendiente de cada una expresa su tasa, con los fibrinopéptidos como los más rápidos en evolucionar y el citocromo c como el más lento. También se destacan los diferentes tiempos de divergencia como eventos evolutivos (un elogio a la escala estratigráfica del eje x).

La representación de la idea de la constancia y Walter Fitch produjeron una representación reproducida, como parte del reloj (Langley y Fitch 1973). La línea recta y muestra cada punto de la línea solamente se incluyó afuera de la línea muestrando una constante, todos los puntos que un cúmulo de puntos éstos Langley y Fitch incluyeron lo que ellos llamaron la línea de los primates al comienzo de los primates" era una de sus defensores. Representando los observadores de la línea de variabilidad.

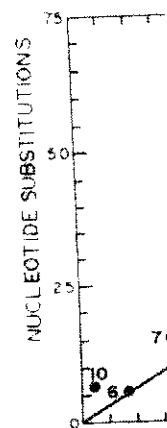
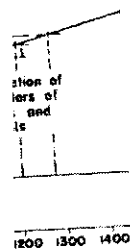


Figura 2. Representación de Fitch (1974)

La utilización de la representación en la evolución molecular representaciones lineales de la misma representación.

ha sido su supuesta
una relación lineal
representación de R. E.
n ejemplo temprano



E. Dickerson

anas con el tiempo en el
dos en el eje de las y. La
que incluye tanto fechas
as tasas de evolución de
ntan como líneas rectas.
os como los más rápidos
se destacan los diferentes
a escala estratigráfica del

La representación lineal del reloj captura sus características estadísticas al mostrar la idea de la constancia y la variabilidad en el mismo diagrama. En 1974 Charles Langley y Walter Fitch produjeron una representación lineal que hoy en día es ampliamente reproducida, como parte de un importante artículo que cuestionaba la constancia del reloj (Langley y Fitch 1974). Su diagrama muestra la constancia de la tasa como una línea recta y muestra cada comparación como un punto en la gráfica (véase figura 2). La línea solamente se intersecta en unos cuantos puntos. La dispersión de los puntos afuera de la línea muestra la variabilidad del reloj. Si el reloj fuera perfectamente constante, todos los puntos de datos estarían sobre la línea. En su diagrama es notorio que un cúmulo de puntos se encuentra bastante por debajo de la línea. A un lado de éstos Langley y Fitch insertaron la palabra "primates". Este grupo de puntos muestra lo que ellos llamaron la "desaceleración de los primates" (Goodman 1996). En otras palabras, por alguna razón, la tasa de evolución molecular parecía disminuir en los linajes de primates al compararlos con las tasas de otros mamíferos. La "desaceleración de los primates" era una excepción importante al reloj molecular y un serio reto para sus defensores. Representacionalmente este cúmulo de puntos desviaba la atención de los observadores de la línea que representaba la constancia hacia este importante caso de variabilidad.

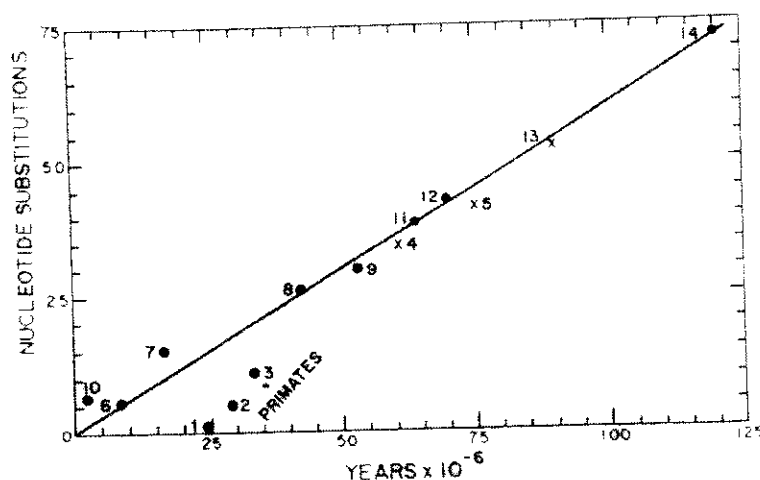


Figura 2. Representación lineal de Langley y Fitch del reloj molecular (Langley y Fitch 1974)

La utilización de la representación lineal del reloj se encuentra ampliamente distribuida en la evolución molecular. Tanto los defensores como los opositores al reloj usan las representaciones lineales, aunque diferentes bandos enfatizan diferentes características de la misma representación visual. En la disputa en torno a la magnitud de la variabi-

lidad del reloj, por ejemplo, tanto John Gillespie como Motoo Kimura han utilizado representaciones lineales del reloj (Gillespie 1991, Kimura 1983). En particular, el diagrama de Langley y Fitch sirve como la base de un número de subsecuentes representaciones lineales en artículos de revisión y en libros de texto (Fitch 1976, Wilson *et al.* 1977, Graur y Li 2000).

Representación y controversia

En su ensayo clásico en torno a la representación visual, Bruno Latour presenta una imagen de la ciencia como una serie de "encuentros agonísticos" entre los autores/científicos. La imagen agonística de la ciencia de Latour ha tenido sus críticos (véase Latour 1990, también Latour 1987). No quiero defenderla como una perspectiva general de la ciencia, pero creo que es una visión apropiada y útil cuando se consideran las controversias científicas. Por definición, las controversias son disputas extendidas. Las dinámicas de una controversia son necesariamente antagonistas, aunque los grados de polaridad y animosidad ciertamente fluctúan en el curso de la disputa.

En la medida en que los argumentos razonados contribuyen al cierre de controversias, las representaciones visuales de datos, fenómenos, conceptos y modelos pueden ser poderosos instrumentos de persuasión. De acuerdo a Latour, los autores científicos, con sus armas gemelas de enrolar aliados y vencer a los oponentes, usan las inscripciones para crear objetos que son "móviles pero también inmutables, presentables, legibles y combinables entre ellos" (Latour 1990, p. 26). Sin embargo, la reproducción consistente de una imagen o de ciertas características de una imagen no garantiza la reproducción consistente de una interpretación dada de esa imagen. Las representaciones visuales, como los resultados experimentales, pueden estar sujetos a polémica⁷ a menos que exista algún acuerdo en su forma y significado. Pese a ello, si tales representaciones van a ser instrumentos efectivos de persuasión en encuentros agonísticos, no pueden estar sujetos a una interpretación infinita. Entonces, ¿cómo se estabiliza la interpretación de una inscripción lo suficiente como para tener fuerza en un debate científico?

Latour propone que dentro de una comunidad y de un contexto específico una cascada de representaciones puede entrenar a una comunidad para ver una representación y, al hacerlo, crear consenso en torno a la interpretación de dicha representación. El producir una representación en el contexto de una controversia equivale a ganar una pequeña batalla —creando un oasis de consenso alrededor de una figura o una gráfica o, en términos latourianos, metiendo en una caja negra⁸ a dicha representación (Latour 1987).

En el caso del reloj molecular, la representación lineal del reloj está respaldada por una larga cascada de inscripciones que hacen que esa forma de representarlo sea relativamente inmutable. La cadena de inscripciones que unen a la gráfica lineal del reloj con el laboratorio y el trabajo de campo comienza con un organismo muestra —una planta o animal del cual se extraen proteínas o DNA. Esta molécula acarrea con ella una historia inscrita de

sus orígenes, que será la cadena de letras de un proteína o DNA deben de regiones similares requiere que la secuencia mitem que diferentes que se entiende cada se lleva a cabo con proméricamente en té las secuencias se conv

Sin embargo, los cambios que ha o nucleótido haya ca gencia más reciente. dos secuencias debe realmente a lo largo de secuencias que le corregir el número c

Posteriormente de diferentes especies estas diferencias se o para el par de orgar permite a los científicos secuencias apareada indicar 10,000 años Asumiendo que las entonces cada difer en términos de tien graficados en relacri tribución de puntos El supuesto de la co (que frecuentemen

En algunas p alineadas y de la m cada de inscripcior piensa que ya no es al investigador pres puntos de datos gr formas. Puesto de un proceso de infe justificado dentro

mura han utilizado
i). En particular, el
subsecuentes repre-
tch 1976, Wilson *et*

Latour presenta una
entre los autores/cien-
ríticos (véase Latour
perspectiva general
do se consideran las
utas extendidas. Las
unque los grados de
puta.

al cierre de contro-
os y modelos pueden
os autores científicos,
asan las inscripciones
esentables, legibles y
oducción consistente
rtiza la reproducción
representaciones visuales,
émica⁷ a menos que
representaciones van
icos, no pueden estar
a la interpretación de
científico?

cto específico una cas-
una representación y,
sentación. El producir
anar una pequeña ba-
gráfica o, en términos
Latour 1987).

está respaldada por una
arlo sea relativamente
del reloj con el labora-
—una planta o animal
una historia inscrita de

sus orígenes, que será transformada conforme es degradada, secuenciada y repetida en una cadena de letras de una “macromolécula informacional”. Las secuencias individuales de proteína o DNA deben ser entonces alineadas entre ellas para hacer posible la comparación de regiones similares o correspondientes. Este proceso de alineamiento frecuentemente requiere que la secuencia original sea reinscrita, conforme se agregan huecos⁹ que permiten que diferentes áreas de la secuencia se correspondan más cercanamente. Debido a que se entiende cada hueco como un cambio evolutivo hipotético, el llenado de huecos se lleva a cabo con precaución. Los pares de secuencias alineadas son entonces redescritas numéricamente en términos de sus similitudes y diferencias. El número de diferencias en las secuencias se convertirá en un marcador de su divergencia evolutiva.

Sin embargo, lo que se ve en la comparación de secuencias puede no revelar todos los cambios que ha experimentado una molécula. Es posible que un solo aminoácido o nucleótido haya cambiado varias veces, sin embargo sólo podemos observar la divergencia más reciente. Como resultado de ello, el número de diferencias observadas entre dos secuencias debe ser corregido. Sin ningún acceso a cómo la molécula ha cambiado realmente a lo largo del tiempo, la científica echará mano de un modelo de evolución de secuencias que le permitirá estimar el número esperado de diferencias y entonces corregir el número observado de diferencias.

Posteriormente los números generados por una comparación de pares de moléculas de diferentes especies, por ejemplo, son reunidos en una matriz de diferencias. Una de estas diferencias se convierte en temporal, al utilizar una fecha “conocida” de divergencia para el par de organismos o especies que están siendo comparados. Esta asociación le permite a los científicos calcular la tasa de evolución y asociar cada diferencia en las secuencias apareadas con un periodo (por ejemplo, un cambio de un nucleótido puede indicar 10,000 años de evolución). El concepto del reloj molecular es entonces invocado. Asumiendo que las secuencias moleculares han estado cambiando a una tasa constante, entonces cada diferencia molecular en todos los pares comparados puede ser re-escrita en términos de tiempo. Como resultado, los números de diferencias pueden ahora ser graficados en relación con el tiempo en una gráfica de coordenadas cartesianas. La distribución de puntos es una re-descripción temporal y gráfica de la matriz de diferencias. El supuesto de la constancia se hace visible mediante una línea que se ajusta a los puntos (que frecuentemente utiliza una regresión de mínimos cuadrados)¹⁰.

En algunas publicaciones Kimura y otros incluían diagramas de las secuencias alineadas y de la matriz diferencial (Kimura 1983). En publicaciones posteriores la cascada de inscripciones detrás de la representación lineal no se presenta, quizás porque se piensa que ya no es necesaria. En cualquier caso, la cascada de inscripciones le permite al investigador presentar una representación lineal particular. La forma de la gráfica, los puntos de datos graficados y la línea que se ajusta son aceptados y estabilizados como formas. Puesto de manera ligeramente diferente, la cascada de inscripciones describe un proceso de inferencia y representación del reloj molecular que es reconocido como justificado dentro de una comunidad científica.

la representación de la disputa en opciones permitió a un, pero esa representación. La línea ajustada a la cuestión, mientras la línea muestra el error podía usar una intrínseco (Kimura) al argumentar el efecto estadístico. En resumen, la forma era. Desde una representación del reloj molecular persuasiva, sino más presentación no era naba como sitio de adas.

por quienes se opo- cos más astutos del encias (Ayala 1986, reloj universal que atamente, si es que molécula tiene una ando Ayala y otros eróxido dismutasas moleculares (Ayala demostrar la varia- a otras moléculas gumentos de Ayala onstancia intrínseca Kimura en que los

culas son demasiado itación lineal. En el izado por su grupo, con el tiempo (véase

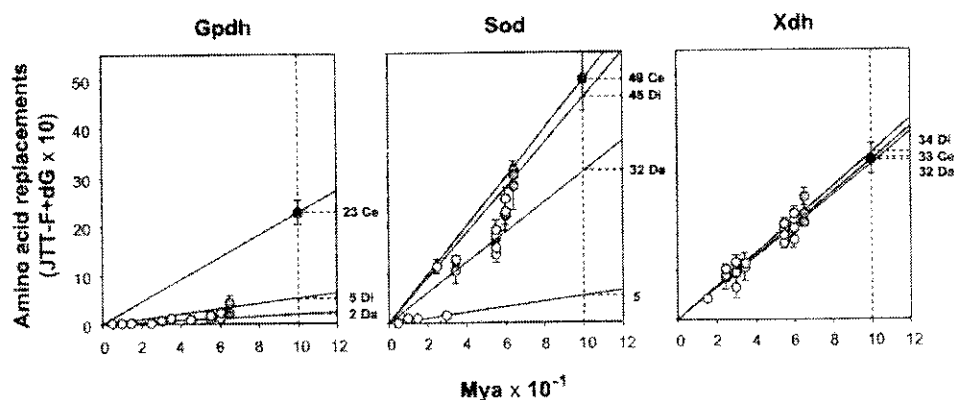


Figura 3. Los Relojes de Ayala

figura 3). Cada molécula tiene su propia gráfica, pero cada gráfica tiene al menos tres líneas que se ajustan a los datos: una que corresponde a la comparación entre especies de *Drosophila* (Da), una para la comparación entre géneros drosophilidos (Di) y una para la comparación con otros dípteros (Ce). El movimiento de *Drosophila* hacia los dípteros representa comparaciones que van desde especies cercanamente relacionadas hasta insectos más lejanamente relacionados. La expectativa es que las especies más cercanamente relacionadas deberían ser más similares y por tanto habrían divergido más recientemente. El típico supuesto del reloj molecular sería que la tasa de evolución o divergencia debería ser la misma para especies cercanamente relacionadas y para insectos lejanamente relacionados. De hecho, esta habilidad para estimar a lo largo de amplios periodos es precisamente lo que hace útil al reloj para estimar la divergencia filogenética. En el estudio del grupo de Ayala sólo la XDH parece ser un reloj confiable. Esto se representa con la cercanía de las tres líneas ajustadas a los puntos de datos. En el caso de la GPDH y la SOD las tres líneas divergen dramáticamente, indicando que el reloj inferido de las comparaciones de *Drosophila* con otros dípteros es muy diferente del reloj inferido para comparaciones con especies cercanamente relacionadas. Los defensores del reloj se ven entonces orillados a tratar de explicar por qué la tasa de evolución varía tanto para una sola molécula. Una tasa de variabilidad tal podría ser explicada apelando a diferencias selectivas importantes, pero eso negaría que la molécula tiene un reloj y que la mutación neutral pueda explicar una tasa constante de cambio (Rodríguez-Trelles *et al.* 2001).

En términos de las representaciones del reloj, la estrategia del grupo de Ayala ilumina tanto la estabilidad como la inestabilidad de la representación lineal. La estabilidad de la representación del reloj se realiza por su forma. Los puntos de datos y la línea ajustada comunican el reloj inferido. Mientras que diagramas más tempranos comunicaban el problema de la variabilidad con puntos esparcidos ampliamente, los diagramas de Ayala reifican esa variabilidad en las líneas de constancia divergentes para la misma molécula. Las líneas ampliamente dispersas de la gráfica de la SOD (figura 3)

se parecen fuertemente a las líneas distribuidas de la representación de tres moléculas muy diferentes de Dickerson en 1971 (figura 1). El reto visual es claro: si la gráfica de Dickerson mostraba tres relojes diferentes, ¿no deberíamos inferir que hay tres relojes diferentes en SOD y en GDPH? Los puntos dispersos no pueden ser hechos a un lado como desviaciones, tan fácilmente como cuando se utilizan para justificar inferencias sobre el reloj, representadas como líneas ajustadas en la gráfica.

La mutación de la representación lineal realizada por Ayala la convierte en un "móvil mutable"¹¹, contrario a la perspectiva de Latour sobre la representación. Si embargo, la fuerza persuasiva de la representación de Ayala depende de las formas previas de representación lineal. En efecto, la forma previa de representación se ha vuelto parte de la cascada de inscripciones que subyacen a la nueva imagen de Ayala.

Conclusiones

En el curso de la controversia en torno al reloj molecular, diferentes aspectos de los relojes moleculares han sido visualmente representados en diferentes diagramas. Hipótesis filogenéticas específicas, inferidas con ayuda del reloj, han sido representadas en varios diagramas de árboles evolutivos, por ejemplo. En este artículo me he enfocado en la disputa en torno a la interpretación de constancia y variabilidad inherente en el reloj como constructo estadístico. Los elementos gemelos de constancia y variabilidad se encuentran ampliamente representados como una gráfica con puntos dispersos y una línea de máximo ajuste. Siguiendo a Latour, sostuve que esta representación lineal del reloj molecular fue estabilizada dentro de la comunidad de evolucionistas moleculares mediante una cascada de inscripciones. Sin embargo, más que producir un instrumento de persuasión como resultado, el "móvil inmutable" producido es una representación del objeto de controversia, más que una representación partisana. Como tal, la representación lineal del reloj molecular actúa como un sitio de mediación y comunicación, más que de persuasión con respecto a la cuestión de la tasa de variabilidad. En este caso, la representación lineal como "móvil inmutable" no marca una ruta hacia el cierre de la disputa. Por el contrario, marca una articulación visual de una disputa específica y de esa manera ayuda a definir los términos en los que se expresa la disputa.

El poder de la representación lineal también se encarna en su alteración selectiva por Ayala y su grupo. Utilizando cascadas de inscripciones similares, produjeron representaciones lineales que se desviaban de las formas previas. En un sentido, el móvil inmutable previo es el mismo mutado. Cuando se les considera en conjunto, estas formas de representación relacionadas podrían ser pensadas como móviles mutables. Sin embargo, mientras la representación lineal previa podía ser mostrada por cualquiera de los bandos en disputa, la gráfica multilineal de Ayala es partisana —es mucho más difícil de reconciliar con la afirmación de que cada tipo de molécula tiene un reloj intrínseco. Así, el diagrama multi-lineal funciona en la disputa en buena parte como Latour postulaba que debían hacerlos los "móviles inmutables": es parte de un

MICHAEL DIETRICH

argumento persuasivo. Las representaciones lineales no todas las representan la controversia científica prolonga la disputa lineal también por la disputa y abriendo

Notas

- ¹ Hoy día se sabe (véase Gillespie
- ² *Constrained* en e cionales, sujetas : del T.)
- ³ "(T)hese results tancy of the evo an exception" (I
- ⁴ "Naturalists nee agree with natu of gas. But, the the detailed ana and natural his now recognize, Prager 1987).
- ⁵ Se asumía que Kimura se proc tasas divergente linaje.
- ⁶ *Primate slowdo*
- ⁷ Se ha traducido *rimental regress* sociales de la ci rimentales (de en ciertos con antagonistas d
- ⁸ *Black boxing* e cepción de La representación aliados se hay: cuestionar. (N

ción de tres moléculas es claro: si la gráfica de rit que hay tres relojes en ser hechos a un lado ra justificar inferencias

ala la convierte en un representación. Si eme de las formas previas ción se ha vuelto parte de Ayala.

erentes aspectos de los entes diagramas. Hipó- i sido representadas en rículo me he enfocado bilidad inherente en el nstancia y variabilidad puntos dispersos y una presentación lineal del ucionistas moleculares oducir un instrumento es una representación na. Como tal, la repre- ación y comunicación, iabilidad. En este caso, uta hacia el cierre de la disputa específica y de i disputa.

en su alteración selec- s similares, produjeron rias. En un sentido, el considera en conjunto, das como móviles mu- podía ser mostrada por Ayala es partisana —es tipo de molécula tiene disputa en buena parte itables”: es parte de un

argumento persuasivo en una disputa en marcha. Sin embargo, el contraste entre las representaciones lineales previas y la posterior representación multilineal demuestra que no todas las representaciones estables “inmutables” producidas en el contexto de una controversia científica son necesariamente partisanas. Más aún, si el diagrama multilineal prolonga la disputa del reloj molecular defendiendo una ruta para su cierre, el diagrama lineal también prolonga el desarrollo de la controversia articulando los términos bajo disputa y abriendo un sitio para la comunicación y la mediación.

Notas

- ¹ Hoy día se sabe que un número de factores intervienen entre la mutación y la sustitución (véase Gillespie 1991).
- ² *Constrained* en el texto original. Este término se refiere a las restricciones o limitaciones funcionales, sujetas a la acción de la selección natural, que operan sobre un carácter biológico. (N. del T.)
- ³ “(T)hese results suggest that although the strict constancy may not hold, yet a rough constancy of the evolutionary rate for each molecule among various lineages is a rule rather than an exception” (Kimura 1983, p. 79).
- ⁴ “Naturalists needed to adopt the Biochemists’ perspective. In his (sic) words, Biochemists can agree with naturalists that every nucleotide position has a unique history, as does every atom of gas. But, they also recognize that the universal gas law ($PV=nRT$) was not discovered by the detailed analysis of the behavior of individual atoms. Bringing together molecular biology and natural history in the search for general laws of evolution requires as many naturalists now recognize, a willingness to transcend “microscopic” analysis” (Wilson, Ochman and Prager 1987).
- ⁵ Se asumía que la tasa de mutación era la misma para todas las moléculas. De acuerdo con Kimura se producía por errores en la replicación del DNA. Algunos linajes podrían mostrar tasas divergentes (disminuciones) si los mecanismos de reparación de DNA mejoraban en ese linaje.
- ⁶ *Primate slowdown*, en inglés. (N. del T.)
- ⁷ Se ha traducido *regress* (en el inglés original) por *polémica*. Sin embargo, la expresión *experimental regress* (a la cual se refiere aquí el autor) tiene un significado preciso en los estudios sociales de la ciencia. Se refiere a la incapacidad de reproducir fielmente los resultados experimentales (de cualquier experimento) y la polémica o controversia que esto puede generar en ciertos contextos dadas las interpretaciones divergentes de esa incapacidad por grupos antagonistas de científicos. (N. del T.)
- ⁸ *Black boxing* en el original en inglés. Este concepto cumple un papel importante en la concepción de Latour ya que se refiere al resultado de un proceso por el cual un hecho, o una representación en general, quedan establecidos para una comunidad. Entre más recursos y aliados se hayan requerido para cerrar una caja negra resulta más costoso volverla a abrir/cuestionar. (N. del T.)

- ⁹ *Gaps* en el inglés original. En español también se utiliza el término *indels* (inserción/delección). Se trata de un término propio de la Biología y la evolución molecular que se aplica a los espacios generados al alinear un par o más secuencias, para lograr una máxima similitud o grado de identidad, y suelen estar "penalizados" en los programas de construcción de filogenias. (N. del T.)
- ¹⁰ En esta descripción relativamente general solamente se esbozan las dificultades del establecimiento de un reloj molecular. Una descripción más detallada se presenta en Graur y Li (2000).
- ¹¹ *Mutable mobile*, en el inglés original. La expresión se refiere al concepto central de la reflexión sobre representación de Bruno Latour, el *immutable mobile* (1988). Ver abajo y la Introducción General a este volumen. (N. del T.)

Referencias

- AYALA, F., 1986, "On the Virtues and Pitfalls of the Molecular Evolutionary Clock", *The Journal of Heredity*, 77, 226-235.
- AYALA, F., 1997, "Vagaries of the Molecular Clock", *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94, 7776-7783.
- AYALA, F., 1999, "Molecular Clock Mirages", *Bioessays*, 21, 71-75.
- AYALA, F., 2000, "Neutralism and Selectionism: The Molecular Clock", *Gene* 261, 27-33.
- DIETRICH, M., 1994, "The Origins of the Neutral Theory of Molecular Evolution", *Journal of the History of Biology*, 27, 21-59.
- DIETRICH, M., 1998, "Paradox and Persuasion: Negotiating the Place of Molecular Evolution Within Evolutionary Biology", *Journal of the History of Biology*, 31, 85-111.
- DICKERSON, R. E., 1971, "The structures of cytochrome c and the rates of molecular evolution", *Journal of Molecular Evolution* 1, 26-45.
- FITCH, W., 1976, "Molecular Evolutionary Clocks", en: AYALA, F. (ED.), *Molecular Evolution*, Sunderland, Sinauer Associates, 160-178.
- GILLESPIE, J., 1984, "The Molecular Clock May Be an Episodic Clock", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 81, 8009-8013.
- GILLESPIE, J., 1986, "Natural Selection and the Molecular Clock", *Molecular Biology and Evolution*, 3, 136-155.
- GILLESPIE, J., 1991, *The Causes of Molecular Evolution*, Nueva York: Oxford University Press.
- GOODMAN, MORRIS, 1996, "Epilogue: A Personal Account of the Origins of a New Paradigm", *Molecular Phylogenetics and Evolution* 5, 269-285.
- GOODMAN M. G., 1996, "The evolution of haemoglobin", *Journal of Molecular Evolution*, 42, 1-10.
- GRAUR, D. y W. L. SINAUER, 2000, *Principles of Molecular Evolution*, Sunderland, Sinauer Associates, 160-178.
- HAGEN, J., 1999, "The Molecular Clock", *Journal of Molecular Evolution*, 49, 1-10.
- JUKES, T. 1991, "The Molecular Clock", *Journal of Molecular Evolution*, 34, 1-10.
- KIMURA, M., 1968, "The rate of neutral molecular evolution", *Journal of Molecular Evolution*, 12, 626-627.
- KIMURA, M., 1983, *The Neutral Theory of Molecular Evolution*, University Press.
- KING, J. y T. JUKES, 1969, "A simple method for calculating the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans", *Journal of Molecular Evolution*, 15, 321-332.
- LANGLEY, C. y W. L. SINAUER, 1990, *Principles of Molecular Evolution*, Sunderland, Sinauer Associates, 160-178.
- LATOUR, B., 1987, "The Structure of Molecular Evolution", *Journal of Molecular Evolution*, 25, 1-10.
- LATOUR, B., 1990, "The Structure of Molecular Evolution", *Journal of Molecular Evolution*, 31, 1-10.
- (EDS.), *Representations of Molecular Evolution*, University Press.
- MORGAN, G., 1990, "The Molecular Clock", *Journal of Molecular Evolution*, 31, 1-10.
- OHTA, T. y J. GILLESPIE, 1990, "The Molecular Clock", *Journal of Molecular Evolution*, 31, 1-10.
- OHTA, T. y M. KIMURA, 1991, "The Molecular Clock", *Journal of Molecular Evolution*, 33, 1-10.
- RODRÍGUEZ-TRUE, 1990, "The Molecular Clock", *Journal of Molecular Evolution*, 31, 1-10.
- Sciences 98, 1140-1141.
- SIMPSON, G. G., 1963, "The Molecular Clock", *Journal of Molecular Evolution*, 1, 1-10.
- SUÁREZ, E. y A. GILLESPIE, 1990, "The Molecular Clock", *Journal of Molecular Evolution*, 31, 1-10.
- TAKAHATA, N., 1990, "The Molecular Clock", *Journal of Molecular Evolution*, 31, 1-10.
- WILSON, A., S. GILLESPIE, 1990, "The Molecular Clock", *Journal of Molecular Evolution*, 31, 1-10.
- WILSON, A., H. GILLESPIE, 1990, "The Molecular Clock", *Journal of Molecular Evolution*, 31, 1-10.
- Trends in Genet

els (inserción/delección).
e se aplica a los espacios
na similitud o grado de
ción de filogenias. (N.

lificultades del estable-
presenta en Graur y Li

o central de la reflexión
abajo y la Introducción

Evolutionary Clock",

the National Academy

5.
r Clock" ,*Gene* 261,

Molecular Evolution",

ace of Molecular Evo-
logy, 31, 85-111.

he rates of molecular

, F. (ED.), *Molecular*

Clock", *Proceedings of*

z", *Molecular Biology*

k: Oxford University

he Origins of a New

GOODMAN M, G. W. MOORE y G. MATSUDA, 1975, "Darwinian evolution in the genealogy of haemoglobin", *Nature* 253, 603-608.

GRAUR, D. y W. LI, 2000, *Fundamentals of Molecular Evolution*, 2a. ed. Sunderland: Sinauer.

HAGEN, J., 1999, "Naturalists, Molecular Biologists, and the Challenges of Molecular Evolution", *Journal of the History of Biology*, 32, 321-341.

JUKES, T. 1991, "Early Developments of the Neutral Theory," *Perspectives in Biology and Medicine* 34, 473-485

KIMURA, M., 1968, "Evolutionary Rate at the Molecular Level," *Nature*, 217, 624-626.

KIMURA, M., 1983, *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.

KING, J. y T. JUKES, 1969, "Non-Darwinian Evolution", *Science*, 164, 788-798.

LANGLEY, C. y W. FITCH, 1974, "An Examination of the Constancy of the Rate of Molecular Evolution", *Journal of Molecular Evolution*, 3, 161-177.

LATOUR, B., 1987, *Science in Action*. Cambridge: Harvard University Press.

LATOUR, B., 1990, "Drawing Things Together", en: MICHAEL LYNCH y STEVE WOOLGAR (EDS.), *Representation in Scientific Practice*, Cambridge: MIT Press, pp.19-68.

MORGAN, G., 1998, "Emile Zuckerkandl, Linus Pauling, and the Molecular Evolutionary Clock, 1959-1965", *Journal of the History of Biology*, 31, 155-178.

OHTA, T. y J. GILLESPIE, 1996, "Development of Neutral and Nearly Neutral Theories", *Theoretical Population Biology*, 49, 128-142.

OHTA, T. y M. KIMURA, 1971, "On the Constancy of the Evolutionary Rate of Cistrons", *Journal of Molecular Evolution*, 1, 18-25.

RODRÍGUEZ-TRELLES, F., R. TARRIO y F. AYALA, 2001, "Erratic Overdispersion of Three Molecular Clocks: GPDH, SOD, and XDI", *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98, 11405-11410.

SIMPSON, G. G., 1964. "Organisms and Molecules in Evolution", *Science* 146, 1535-1538.

SUÁREZ, E. y A. BARAHONA, 1996, "The experimental roots of the neutral theory of molecular evolution", *History and Philosophy of the Life Sciences* 18, 55-81.

TAKAHATA, N., 1987, "On the Overdispersed Molecular Clock", *Genetics*, 116, 169-179.

WILSON, A., S. CARLSON y T. WHITE, 1977, "Biochemical Evolution", *Annual Review of Biochemistry*, 46, 573-639.

WILSON, A., H. OCHMAN y E. PRAGER, 1987, "Molecular Time Scale for Evolution", *Trends in Genetics*, 3, 241-247.

ZUCKERKANDL, E., 1987, "On the Molecular Evolutionary Clock," *Journal of Molecular Evolution*, 26, 34-46.

ZUCKERKANDL, E. y L. PAULING, 1962, "Molecular Disease, Evolution, and Genetic Heterogeneity", en: KASHA, M., B. PULLMAN, (EDS.), *Horizons in Biochemistry*. Nueva York: Academic Press.

ZUCKERKANDL, E. y L. PAULING, 1965, "Evolutionary Divergence and Convergence in Proteins", en: BRYSON, V., H. VOGEL (EDS.), *Evolving Genes and Proteins*. Nueva York: Academic Press.

C
Una

Arabidopsis thaliana es una planta de mostaza que es ocasional que se presta a ser pequeña. Tiene un pequeño tamaño y no son especies que se le considere generalmente. *Arabidopsis thaliana* es el punto de partida.

Esta planta es considerada como los modelos para los Estados Unidos de las últimas décadas experimentales investigadas con esa planta distribuida. Su genoma es el instrumento disponible para una extensa acumulación de datos y experimentos tecnológicos mayor con

Variedad infinita: ciencia y representación un enfoque histórico y filosófico

ANA BARAHONA E. • KEITH R. BENSON • JIMENA CANALES • MICHAEL DIETRICH • JAMES
GRIESEMER • ANDONI IBARRA • SABINA LEONELLI • CARLOS LÓPEZ-BELTRÁN • SERGIO
F. MARTÍNEZ • GISELA MATEOS • THOMAS MORMANN • SUSAN OYAMA • HANS-JÖRG
RHEINBERGER • GEORGES ROQUE • EDNA SUÁREZ D. • WILLIAM C. WIMSATT • RASMUS G. WINTHER

Compiladora
EDNA SUÁREZ DÍAZ



MÉXICO • España • Venezuela • Colombia