

Explicación estructural en Biología. Poniendo límites a la explicación mecanicista

Structural explanation in Biology. Challenging the scope of mechanistic explanation

ROGER DEULOFEU BATLLORI*

Resumen: Los análisis filosóficos sobre la explicación científica en biología han estado dominados en los últimos 30 años por el modelo de la explicación mecanicista. El nuevo mecanicismo ha generado un nuevo marco conceptual para repensar importantes nociones tradicionales de la filosofía de la ciencia y, en particular, su propuesta de definir la explicación como la descripción de un mecanismo con sus componentes, actividades y sus conexiones causales, ha tenido mucho éxito capturando cómo funciona la explicación en ramas experimentales de la biología. Sin embargo, la aparición de lo que podemos llamar *biología de sistemas*, y un desarrollo importante de los modelos matemáticos dinámicos complejos que se usan en ramas más teóricas de la biología, como la ecología, suponen un reto para este tipo de modelo explicativo. Philippe Huneman propone llamar *explicaciones estructurales* aquellas donde la modelización matemática no juega un papel meramente representacional, sino también explicativo. En este artículo analizo

Abstract: Philosophical analysis of scientific explanation in biology for the past 30 years has been dominated by the new mechanism account. The new mechanism provides a new framework to think about traditional concepts in the philosophy of science, and in particular, his model of scientific explanation as the description of a mechanism with its parts, activities and their causal connection has been very successful in capturing how explanation works mainly in experimental biology. However, the rise of systems biology and the development of complex mathematical dynamic models used in other theoretical branches challenges the new mechanisms and their explanatory model. Philippe Huneman claims that there are several explanations in biology that are mathematical, in which formal models do not play only a representational role but rather an explanatory role. In this paper I analyze different types of mathematical explanations in biology such as topological and equilibrium explanations and I show how they explain in a

Recibido: 12/04/2023. Aceptado: 16/05/2024.

* Investigador Post doctoral Margarita Salas (Universidad de Barcelona, Next generation european funds), Departamento de Filosofía, Universidad Autónoma de Barcelona. Correo electrónico: Roger.deulofeu@uab.cat. Líneas de investigación: filosofía de la biología, explicación científica. Publicaciones recientes: Deulofeu, R. (2023). Natural Selection and the Nature of Statistical Explanations. *CRÍTICA. Revista Hispanoamericana de Filosofía*, 55(165), 27-52. Deulofeu, R., & Suárez, J. (2023). Pluralism and complexity without integration? A critical appraisal of Mitchell's integrative pluralism. *Theoria: An International Journal for Theory, History and Foundations of Science*, 38(3), 299-317.

Esta investigación está financiada por dos proyectos de generación del conocimiento del ministerio español de Ciencia, Innovación y Universidades: "Reassessing scientific objectivity" PID2020-115114GB-I00 (Universidad de Barcelona); "A philosophical exploration of lineages" PID-2022-137993NA-I00 (Universidad de Oviedo).

distintos tipos de explicaciones matemáticas en biología, como las explicaciones topológicas y las explicaciones de equilibrio para dar fuerza y apoyo a la propuesta de Huneman. En definitiva, el artículo pretende colaborar a la tarea de establecer ciertos límites de aplicación de la explicación mecanicista en biología.

Palabras clave: explicación biológica, explicación estructural, explicación mecanicista, explicación causal, Huneman.

way which is very different from the new mechanism proposal. The paper aims at drawing certain limits of application of mechanistic explanations in biology.

Keywords: Scientific explanation in Biology, Structural explanation, mechanistic explanation, causal explanation, topological explanation, equilibrium explanation, Huneman.

1. Introducción

Las discusiones filosóficas en torno a la explicación científica en biología han estado dominadas en los últimos 30 años por la perspectiva mecanicista (Bechtel & Richardson 1993; Machamer et al. 2000; Glennan & Illari 2018). En particular, el nuevo mecanicismo ha tenido muy buenos resultados a la hora de analizar cómo funciona la explicación científica en biología, mostrando que, en líneas generales, para explicar un fenómeno concreto, los biólogos experimentales construyen modelos de mecanismos donde se identifican las partes y las conexiones causales de un sistema concreto que son responsables de la existencia del fenómeno que se pretende explicar (Isaad & Malaterre 2015). Así pues, en líneas generales, la estrategia mecanicista busca analizar los comportamientos a nivel microscópico de un sistema complejo para identificar partes y conexiones causales, construyendo así una explicación que apela a causas.

A pesar del éxito que el marco conceptual mecanicista tiene a la hora de capturar la naturaleza de la explicación científica en biología, ha habido ciertas voces que pretenden mostrar las debilidades de este enfoque para analizar cómo funciona la explicación en algunos campos de la biología, en particular, aquellos que tienen un enfoque menos experimental y más teórico, como la ecología (Deulofeu et al. 2021), la genética de poblaciones (Walsh 2015) o la biología de sistemas (Green 2022), entre otros (véase también Braillard & Malaterre 2015). En estos campos, las explicaciones científicas no siguen los patrones identificados por el modelo mecanicista ya que, en vez de buscar los detalles moleculares y sus conexiones causales, construyen modelos más generales que pueden explicar precisamente haciendo abstracción de estos detalles. A menudo, estas explicaciones utilizan modelos matemáticos que ponen en duda su naturaleza causal (Batterman & Rice 2014; Huneman 2018a), mostrando que las matemáticas usadas no son herramientas puramente descriptivas, sino también explicativas.

En este artículo me propongo analizar la naturaleza de lo que Huneman (2010, 2018a) ha llamado “explicación estructural”, es decir, explicaciones en biología que no siguen el patrón de la explicación mecanicista, sino que debido al aparato matemático que utilizan, explican los fenómenos mostrando que los sistemas tienen una determinada estructura matemática que les confiere determinadas características. Mostrando que un sistema empírico tiene una estructura matemática determinada es suficiente para explicar ciertos fenómenos, como por ejemplo la estabilidad de un sistema. Hay ocasiones en las que estas explicaciones se pueden integrar con explicaciones mecanicistas, pero hay otros casos en los que no es posible

(Brigandt 2013, 2015; Brigandt et al 2018). Esta postura puede parecer controvertida, pues en ocasiones se considera que las explicaciones estructurales son no causales, lo que añade una dificultad extra, a saber, la necesidad de justificar cómo realmente explican sin apelar a causas (Díez & Suárez 2023). En este artículo, también pretendo mostrar cómo funcionan estas explicaciones matemáticas no causales mecanicistas, para así, dar apoyo a la postura de Huneman, presentando algunos casos de estudio.

En la sección 2 se introduce el modelo de explicación mecanicista. En la sección 3 se introduce la propuesta de explicación estructural de Huneman. En la sección 4 propongo varios casos de estudio que ilustran cómo funcionan diferentes tipos de explicaciones estructurales (topológicas y de equilibrio), y argumento que este tipo de explicaciones no necesitan complementación o integración con explicaciones mecanicistas para dar cuenta del *explanandum*. En la sección 5 se presentan las conclusiones.

2. La explicación mecanicista

El modelo de la explicación en biología más aceptado por la comunidad de filósofos de la ciencia es el modelo de la explicación mecanicista, proporcionado por la nueva filosofía mecanicista (Bechtel & Richardson 1993; Machamer et al. 2000; Glennan 2002, 2017; Glennan & Illari 2018). La caracterización de mecanismo varía ligeramente dependiendo del autor (Glennan et al. 2022), pero, en general, las distintas propuestas tienen puntos en común. Machamer et al. (2000) apuntan que « un mecanismo está formado por un conjunto de entidades y actividades organizadas de tal forma que producen cambios regulares desde unas condiciones iniciales a unas condiciones finales » (Machamer et al. 2000, 3). Glennan, por su parte, define la noción de mecanismo como « un sistema complejo que produce un determinado comportamiento a partir de la interacción de diversas partes » (Glennan 2002, S344). Bechtel define la noción de mecanismo como « una estructura que desarrolla una función en virtud de sus partes componentes, de sus operaciones y de su organización » (Bechtel 2006, 26). Parece claro que, a pesar de leves diferencias en los detalles, los mecanicistas presuponen que un mecanismo consiste en un conjunto de entidades (partes) y sus actividades (operaciones) junto a una determinada organización de estos elementos que, partiendo de unas condiciones iniciales, conllevan la producción causal de un determinado fenómeno (Glennan et al. 2022 denominan a esta propuesta *mecanismo mínimo*).

Como ya he comentado, cuando un científico da una explicación del tipo mecanicista, lo que hace es construir un modelo explicativo; en este caso, Issad & Malaterre (2015) lo llaman *modelo del mecanismo*. Estos autores argumentan que una explicación mecanicista (EM), explica un fenómeno (F) producido por un sistema (S), si y solo si cumple las siguientes condiciones necesarias y suficientes (Issad & Malaterre 2015):

(MM): La explicación cuenta con un modelo de mecanismo que represente un mecanismo real en S, con sus entidades, actividades y organización espacio temporal.

(CS): La explicación proporciona una historia causal que enumera las relaciones de causa-efecto que sucedan en el mecanismo y que sean relevantes para la producción del fenómeno a explicar.

Para ilustrar cómo funciona una explicación de estas características, detallamos la explicación de la replicación de ADN:

La doble hélice de ADN se desenrolla y nuevos componentes se enlazan a las dos partes de la hélice del ADN. El ADN es un ácido nucleico compuesto de varias subpartes: un azúcar y un ácido fosfórico (que forman el esqueleto), y una base nitrogenada. Cuando la cadena de ADN se desenrolla, las bases nitrogenadas exhiben cargas débiles, propiedad que se da por pequeñas asimetrías en las moléculas. Estas cargas débiles permiten a la base nitrogenada y su complementario formar enlaces químicos de hidrógeno. En definitiva, entidades con cargas polares permiten la formación de enlaces de hidrógeno. Una vez la base complementaria y otros componentes se alinean, el esqueleto del ADN se forma a partir de enlaces covalentes más fuertes. El mecanismo se inicia con el desenrollar y enrollar de nuevas partes para producir dos hélices que son, de forma bastante fiel, copias de las primeras hélices (Craver & Darden 2013, 36).

Este pasaje esquemático proporciona una historia causal y un modelo de mecanismo. Identifica entidades (doble hélice del ADN, bases nitrogenadas, ácido fosfórico...) y actividades (desenrollarse, enrollarse, enlazarse...) organizadas espacio-temporalmente de forma específica, así como una historia causal: cómo se genera una copia del ADN partir de los pasos causales descritos en el ejemplo.

Una vez introducida la explicación mecanicista cabe preguntarse cuál es el papel que juega la formalización matemática en ella. Kaplan y Craver (2011) por ejemplo afirman que las generalizaciones matemáticas (en términos de ecuaciones, modelos, etc.) son principalmente descriptivas, y únicamente juegan un papel en las explicaciones en tanto que describen las relaciones causales que producen o mantienen al *explanandum*. Así, el papel de las ecuaciones que se utilizan en modelizaciones, es el de herramientas útiles para dar buenas predicciones y para sistematizar ciertos fenómenos, pero no juegan un papel explicativo.

A pesar del éxito del modelo de la explicación mecanicista (véase Glennan & Illari 2018), hay filósofos que defienden que en biología hay explicaciones que no funcionan identificando un mecanismo. Hay incluso filósofos mecanicistas que defienden esta postura, aunque no todos. Glennan y colegas (2022) ponen de relieve que los mecanicistas no son monistas en este sentido, ya que ninguno afirma que solo hay explicaciones mecanicistas en biología. Sin embargo, no tratan el tema de la posibilidad o necesidad de integración entre explicaciones mecanicistas y matemáticas (estructurales), tema debatido por varios filósofos de la biología (Brigandt et al. 2018; Brigandt 2013). A este respecto, los mecanicistas citados anteriormente defienden que, para ser explicativos, los formalismos matemáticos requieren integración o complementación de explicaciones mecanicistas (Bechtel & Abrahamsen 2010; Kaplan & Craver 2011).

En la siguiente sección introducimos algunas de las críticas a la posibilidad de extender de forma generalizada los métodos mecanicistas en el análisis de la explicación científica en biología.

3. Explicaciones estructurales. La propuesta de Huneman

Como he comentado en la sección anterior, para algunos mecanicistas, los modelos matemáticos en biología son herramientas puramente representacionales que se utilizan

para describir un sistema complejo, y su papel es explicativo si y solo si capturan parte de la estructura causal del mecanismo (Kaplan & Bechtel 2011). Sin embargo, la aparición de la biología de sistemas, como un nuevo campo interdisciplinario que combina elementos de la biología molecular con modelización cuantitativa en matemáticas o ciencias computacionales, pone el foco en los modelos matemáticos, atribuyéndoles un rol que trasciende el puramente representacional (Brigandt et. al 2018; Green 2022). En la biología de sistemas, por ejemplo, se trabaja mucho con modelos dinámicos, entendidos como un conjunto de variables que interactúan con el tiempo, generando diferentes patrones a medida que estas variables cambian. Normalmente, se matematizan sistemas utilizando ecuaciones diferenciales que « especifican como el sistema cambia, en un punto dado, en función de su estado en ese momento » (Kaplan 2018, p.268). El interés científico por sistemas dinámicos que se modelizan matemáticamente suscita en los filósofos de la ciencia la pregunta sobre la naturaleza de las explicaciones proporcionadas por dichos modelos.

Hay dos posibilidades a la hora de analizar el tipo de explicación proporcionada por modelos dinámicos. Algunos filósofos mecanicistas defienden que el modelo de la explicación mecanicista se puede extender para dar cabida a este tipo de propuestas, y así integrar la parte mecanicista causal con los modelos matemáticos (Kaplan & Bechtel 2011; Kaplan & Craver 2011; Brigandt 2013, 2015). Bechtel y Abrahamsen, siguiendo esta línea, han desarrollado la noción de *explicación mecanicista dinámica* como un intento de integrar las explicaciones dadas por modelos matemáticos en un marco conceptual mecanicista (Bechtel & Abrahamsen 2010). Según ellos, una explicación mecanicista dinámica también identifica entidades concretas, sus actividades y sus interacciones, pero, a la vez, extiende su dominio de aplicación para dar cuenta de la dinámica de las actividades del sistema a través del tiempo. Utilizando el ejemplo de los ritmos circadianos en neurociencia, proponen una manera de integrar las ecuaciones junto con los mecanismos para explicar la dinámica de sistemas que tienen una organización no lineal (Bechtel & Abrahamsen 2010). En los modelos de las explicaciones mecanicista dinámicas, incluso si la modelización matemática es esencial, la fuerza explicativa viene dada por la identificación de información causal mecanicista.

Alternativamente, hay un grupo de filósofos que defienden que los modelos matemáticos se deben entender como una propuesta de explicación alternativa a la del nuevo mecanicismo (Batterman & Rice 2014; Chemero & Silberstein 2008; Ross 2015). Estos filósofos cuestionan la posibilidad de extender el modelo mecanicista a los sistemas dinámicos modelizados matemáticamente. Batterman y Rice (2014), y Ross (2015) apelan a los modelos de explicación mínima cuyo éxito explicativo depende no solo de sus descripciones precisas y de su poder predictivo, sino precisamente del hecho de hacer abstracción de detalles mecanicistas y así poder dar cuenta del *explanandum*. En concreto, estos modelos mínimos no son explicativos por tener rasgos en común con los sistemas empíricos, sino porque muestran que sistemas microscópicos heterogéneos siguen los mismos patrones de comportamiento a una escala macroscópica.

Siguiendo esta línea de argumentos, Huneman ha propuesto el término “explicación estructural” para clasificar diferentes tipos de explicaciones matemáticas (Huneman 2010, 2018a). Según su propuesta, las explicaciones estructurales son explicaciones donde la estructura matemática que exhibe el sistema empírico analizado juega un rol explicativo clave para dar cuenta del *explanandum* (Huneman 2018a). Huneman defiende que hay dis-

tintos tipos de explicaciones estructurales en ciencia que explican a partir de modelizaciones matemáticas en vez de seguir un modelo mecanicista (Huneman 2018a). Entre otras, menciona las explicaciones a partir de modelos mínimos (Batterman & Rice 2014, Ross 2015), las explicaciones estadísticas (Lange 2013, Walsh 2015; Deulofeu 2023), las explicaciones topológicas (Huneman 2010, 2018b; Jones 2014) y las explicaciones de equilibrio (Sober 1983; Suárez & Deulofeu 2019). Huneman argumenta que todos estos ejemplos son casos de explicaciones no mecanicistas y que, en ciertos casos, incluso carecen de una historia causal. En general, no se afirma que todas las explicaciones estructurales sean no causales, pero sí que se contempla que haya explicaciones estructurales que son exitosas, aunque no apelen a las causas del fenómeno que se pretende explicar.

Huneman (2018a) defiende que toda explicación estructural debe cumplir las cuatro condiciones siguientes:

- i) Su principal objetivo es dar cuenta de patrones.
- ii) El *explanandum* de una explicación estructural, como una propiedad de un sistema, no se explica por los detalles causales que llevan a él. Estos detalles no son explicativos para dar cuenta del comportamiento del sistema, sino que se hace abstracción de ellos.
- iii) Todas las explicaciones estructurales alcanzan un nivel de generalidad que no es posible alcanzar investigando mecanismos; es por eso por lo que la descripción de los mecanismos subyacentes no figura en la explicación (Moreno & Suárez 2020). De esta forma, se pueden modificar partes del mecanismo subyacente y esto no hará variar la validez de la explicación estructural (los modelos de redes son un buen ejemplo. Ver sección 4.1).
- iv) Finalmente, todas estas explicaciones utilizan elementos formales formulados en términos matemáticos.

Para Huneman (2018a), el rol que juega una propiedad matemática de un sistema puede ser representacional o explicativa, y el carácter epistémico particular dependerá siempre del *explanandum*. Por ejemplo, Huneman defiende que a menudo los mecanismos son descritos por funciones representadas por un conjunto de ecuaciones diferenciales, y que para saber si el aparato matemático es meramente representacional o explicativo, hay que hacer un análisis muy detallado del *explanandum*.

Para ilustrar este tema, vamos a introducir algunos ejemplos de explicaciones topológicas y de equilibrio mostrando que cumplen los requisitos propuestos por Huneman, y, por lo tanto, explican propiedades de algún sistema no detallando mecanismos, sino identificando estructuras matemáticas. Proporcionar nuevos casos de estudio permite dar más fuerza a la propuesta de Huneman.

4. Explicaciones estructurales y su naturaleza no causal

4.1. Explicaciones Topológicas

Huneman (2010) llama explicaciones topológicas aquellas que hacen abstracción de relaciones e interacciones causales de un sistema para capturar determinados patrones o propiedades topológicas y, una vez identificadas, derivar de ellas consecuencias matemáticas que dan cuenta del *explanandum* fijado. Presentado de una forma más esquemática,

una explicación topológica explica una propiedad, característica o resultado X de un sistema S, mostrando que S posee propiedades topológicas Ti. Que un sistema empírico tenga propiedades topológicas quiere decir que se puede representar S en un espacio matemático S', y que este espacio matemático tiene la propiedad Ti (Huneman 2010, 218). Un espacio matemático puede ser una red o un diagrama, y estos elementos tienen propiedades estructurales. Por ejemplo, una red puede ser aleatoria o no aleatoria, puede exhibir ciertas estructuras, como “mundos pequeños”, “de escala libre” (Montoya & Solé 2002). El hecho de exhibir alguna de estas estructuras les confiere determinadas propiedades, como la estabilidad o robustez de la red.

Hay dos cosas a considerar en este punto: primero, lo que confiere fuerza explicativa a una explicación topológica es la identificación de una propiedad topológica en un sistema S' que se utiliza para representar el sistema empírico S. Segundo, los procesos y detalles mecanicistas que tienen lugar en el sistema S no son relevantes para la explicación del *explanandum*. Que estos detalles causales mecanicistas no sean relevantes para el *explanandum* en cuestión no quiere decir que no se puedan utilizar para explicar un *explanandum* distinto (menos general y más específico).

La ecología nos proporciona ejemplos que nos pueden servir para ilustrar este tipo de explicaciones, en particular respecto al debate “diversidad-estabilidad” (véase Nikisianis & Stamou 2016). El debate parte de la pregunta siguiente: la diversidad de especies de una comunidad ecológica ¿fomenta la estabilidad o, al contrario, la desestabiliza? Es decir, ¿a más diversidad, menos estabilidad, o al contrario? En ecología está bastante extendida la práctica de usar modelos de redes para estudiar la estabilidad de un sistema. En general se consideran tres parámetros principales para construir los modelos de redes: el número de especies y la media de *links* por especie, el número de conexiones realizadas versus el número de conexiones posibles y la distribución de conexiones entre especies (Solé & Montoya 2001; Montoya & Solé 2002). En particular, podemos afirmar, siguiendo a Huneman (2010) que el tratamiento de comunidades ecológicas a partir de redes proporciona explicaciones topológicas de la estabilidad y la robustez de esas comunidades.

El primer paso en este tipo de modelizaciones es construir la red S' que representa el sistema empírico S. El segundo paso es estudiar, a partir de simulaciones, las características de la red para derivar de ella propiedades matemáticas (topológicas). Generalmente, los nodos de la red representan distintas especies (medidas en densidades) y las interacciones entre estas especies se representan mediante los *links* entre nodos. El tipo de interacción causal entre especies puede ser de distinto tipo: la especie A puede depredar a la especie B, o viceversa. A puede competir, parasitar, o ser neutral respecto a B (Huneman 2010). Sin embargo, la naturaleza causal de estas interacciones en la modelización de redes es irrelevante para explicar el comportamiento de la comunidad, es decir, su estabilidad y robustez. Lo que importa para explicar estas propiedades es la forma final exhibida por la red, es decir, el número de interacciones, la presencia de *hubs*, *clusters* o motivos de redes.

Vamos a ver cómo funciona en un ejemplo concreto. Montoya y Solé han escrito dos artículos (2001, 2002) cuyo principal objetivo es contribuir a un mejor entendimiento de la fragilidad en comunidades ecológicas. En los artículos citados pretenden explicar por qué las redes alimentarias complejas (*complex food webs*) en general muestran un alto nivel de robustez ante la presencia de perturbaciones. Una red alimentaria es un diagrama que repre-

senta diferentes cadenas de alimentos. Generalmente, una red alimentaria muestra diferentes plantas, animales y otros organismos conectados por flechas que representan interacciones de depredadores y presas. Montoya & Solé (2002) analizan tres de las más famosas redes alimentarias en ecología (*Ythan Estuary*, *Silwood Park* y *Little Rock Lake*), y descubren que las tres exhiben una topología “mundo pequeño” (red con algunos *hubs* que permite ir en poco pasos de un nodo a otro cualquiera de la red. Ver Figura 1). Una vez han construido las redes, estudian su comportamiento dinámico a través de lo que se llama análisis de la estabilidad lineal, que, a partir de ecuaciones diferenciales, les permite hacer simulaciones de cómo se comportan estas redes cuando se elimina algún nodo de forma aleatoria, es decir, cuando se elimina alguna especie de la cadena alimentaria. Las simulaciones llevadas a cabo muestran que las tres redes alimentarias exhiben un alto grado de homeostasis ante estados de perturbación, respondiendo rápidamente a ellos (Solé & Montoya 2001, p. 2040). Basándose también en otras investigaciones (Watts & Strogatz 1998), Solé y Montoya afirman que la estabilidad mostrada por las tres redes alimentarias se debe a su estructura topológica. Sistemas de naturalezas muy distintas, como tecnológicos, metabólicos y neuronales, modelados también a partir de redes, se comportan de forma similar ante la presencia de perturbaciones por tener la misma estructura topológica. De esta forma, la explicación de la estabilidad de estas estructuras de redes de naturaleza distinta es muy similar en todas ellas, haciendo que los detalles mecanicista, a nivel más micro, no sean relevantes para el fenómeno que se pretende explicar. Aunque se pudiera individualizar un mecanismo con las especies como entidades, las relaciones de depredación como actividades y la organización dada por la estructura del diagrama, faltaría una historia causal de cómo estas entidades conectadas entre ellas son las responsables del estado final de estabilidad. Las interacciones que se podrían identificar son irrelevantes para la explicación del *explanandum* pues estas interacciones podrían ser muy distintas y los resultados de cara a la estabilidad serían la misma. Hay modelo de mecanismo (MM), pero no hay historia causal (CS) relevante para el *explanandum*.

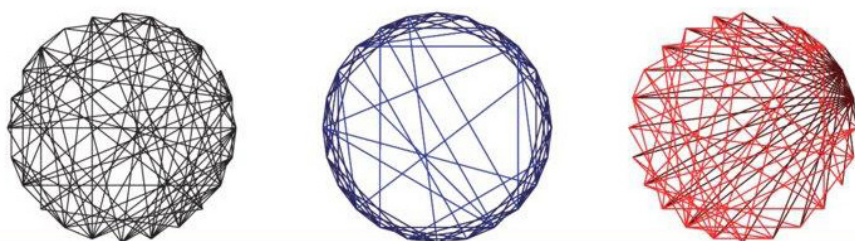


Figura 1. Esta figura ejemplifica diferentes tipos de redes. Empezando por la izquierda tenemos una red aleatoria. La del medio es una red “mundo pequeño” y la de la derecha una red “de escala libre” (Imagen de Sporns et al. 2004: 419).

Los modelos de redes también se han aplicado para estudiar el comportamiento de la microbiota humana. En particular, Coyte et al. (2015) han elaborado un modelo matemático para explicar por qué la microbiota en el intestino humano exhibe un comportamiento estable durante largos periodos de tiempo. La microbiota que coloniza el intestino humano se

calcula que está formada por aproximadamente 1000 especies de microbios distintos y su estabilidad es esencial para su buen funcionamiento y, por lo tanto, para la salud humana. Respondiendo al debate sobre diversidad-estabilidad, Coyte y colegas afirman que la estabilidad que se observa en esta comunidad de dimensiones importante viene determinada no solo por el tamaño y número de especies, sino también por el tipo de interacciones que se dan entre ellas; en particular, si se dan proporcionalmente más interacciones competitivas que cooperativas, entonces cabría esperar que el sistema fuera estable. Deulofeu et al. (2021) analizan este caso en profundidad para mostrar cómo la explicación que se deriva del modelo matemático de Coyte et al. sigue el patrón de una explicación topológica con información adicional sobre los tipos de interacciones. Voy a introducir brevemente cómo funciona este modelo y a mostrar cómo (basándome en Deulofeu et al. 2021), a pesar de que se pueda identificar un modelo de mecanismo, el modelo no presenta una historia causal para dar cuenta de la estabilidad del sistema.

Coyte y colegas modelizan la microbiota del intestino humano como una red de especies interconectadas, para de esta forma poder estudiar su comportamiento dinámico. Para estudiar cómo se comporta esta red utilizan una función llamada “Holling type 1”, que se deriva de la función de la relación entre depredador y presa de Lotka-Volterra.

Básicamente esta función, que tiene la siguiente forma, $\frac{dX_i}{dt} = X_i \left(r_i - s_i X_i + \sum_{j=1, j \neq i}^S a_{ij} X_j \dots \right)$

muestra como varía la densidad de una especie (X_i) en función de su tasa de crecimiento (r_i), la tasa de interacción de los miembros de la misma especie (s_i), y la interacción con los miembros de las otras especies que habitan la comunidad de la microbiota (a_{ij}). Siguiendo un método de análisis matemático que se basa en el análisis de estados de equilibrio, *análisis de estabilidad lineal*, lo que hacen es estudiar los puntos de equilibrio del sistema, es decir, aquellos en los que las variables de la función se mantienen constantes en el tiempo. Una vez encontrados estos puntos, estudian su estabilidad, es decir, se introduce una perturbación que desplaza el sistema de su estado de equilibrio, y se observa cuánto tiempo y de qué forma el sistema vuelve a su estado de equilibrio. Estos análisis se hacen a partir de estudiar la matriz jacobiana del sistema, que se genera a partir de los valores a_{ij} . La estabilidad del punto de equilibrio viene determinada por los valores propios de la matriz jacobiana (básicamente si sus componentes reales son negativos o positivos).

Sin entrar en más detalles, lo importante es ver que, de la misma forma que Solé y Montoya (2002) determinaban la estabilidad del sistema empírico a partir de generar un sistema matemático que lo representa adecuadamente, el proceso para determinar el estado de equilibrio de la microbiota humana sigue el mismo patrón: se identifica una estructura matemática S' que permite representar un sistema empírico S , y a partir de las propiedades matemáticas que se observan en el sistema S' , se derivan conclusiones respecto al *explanandum*. En este caso, Coyte y colegas determinan la estabilidad del sistema empírico a partir de determinar propiedades de la estructura S' . Para poder explicar que, a mayor competición entre especies, mayor estabilidad del sistema, simulan distintos estados del sistema S' en función de distintas proporciones de interacciones (competitiva, cooperativa, etc.). Deulofeu

et al. afirman que, a pesar de poder identificar en el modelo de Coyte y colegas un modelo de mecanismo (MM), con las distintas especies como entidades, sus interacciones competitivas o cooperativas como actividades, y su organización a partir de las propiedades de la red que exhiben, no se proporciona una historia causal (CS) que lleve del estado inicial del mecanismo al *explanandum*.

Deulofeu et al. (2021) defienden que, ante tal situación, el mecanicista podría objetar que, una vez tengamos las ecuaciones diferenciales ordinarias para cada especie, cada una de ellas nos da una historia causal, y, por lo tanto, el sistema en su totalidad es una abstracción de la conjunción de cada una de las historias causales individuales. Sin embargo, el modelo proporcionado por Coyte et al. para explicar la estabilidad del sistema no contempla las trayectorias particulares de este, solo requiere el estudio matemático de los puntos de equilibrio, proceso que no requiere especificar los valores intermedios de ninguna de las variables X_i . Es suficiente estudiar el comportamiento a largo plazo, sin importar los procesos intermedios que intervienen (Deulofeu et al. 2021, 15). Es importante también remarcar que la estabilidad de los puntos de equilibrio de cada sistema se da analizando propiedades que son puramente matemáticas y que provienen de la red que se define al modelizar el sistema empírico.

El ejemplo anterior muestra cómo, a pesar de poder identificar mecanismos y elementos a nivel microscópico que subyacen al sistema de la microbiota, estos no se requieren para explicar el fenómeno establecido, sino que es necesario hacer abstracción de ellos para llegar a una explicación sólida.

Recapitulando, las explicaciones topológicas, paradigmáticamente presentes en modelos de red, apelan a propiedades matemáticas de un sistema S' y luego extienden esas propiedades a un sistema empírico S , que S' supuestamente representa¹.

El contraste principal de las explicaciones topológicas y mecanicistas es la historia causal, y siguiendo las dos condiciones establecidas por Isaad & Malaterre (2015), los modelos explicativos introducidos en esta sección no son mecanicistas porque no cumplen la condición CS.

Retomemos en este punto las condiciones i-iv de Huneman (sección 3) para analizar la naturaleza de estas dos explicaciones introducidas (sección 3). La condición (i) para que una explicación sea estructural dice que los *explanandum* de las explicaciones buscan dar cuenta de patrones. Los casos analizados nos permiten afirmar que esto es así. Por una parte, que distintos sistemas se comporten de la misma forma en relación a alguna propiedad, como la estabilidad o la vulnerabilidad, encaja en esta descripción.

La condición (ii) dice que las explicaciones estructurales omiten información causal mecanicista que subyace a ellos. En los ejemplos introducidos podemos ver que todos ellos podrían describir procesos que pasan a nivel microscópico, es decir, podríamos dar información detallada de los tipos distintos de interacciones entre dos especies que conforman parte de una cadena alimentaria concreta, y estudiar de qué forma, si se elimina una de estas especies, la comunidad responde a las necesidades que se generan a nivel trófico. Pero dar detalles de cómo el sistema vuelve a su estado de equilibrio no es información relevante

1 Cabe remarcar que no todos los modelos de red son ejemplos de explicaciones topológicas. Hay casos en los que las redes se utilizan únicamente para representar o describir. Cada caso de modelo de red tiene que analizarse, y lo que es más importante, será la naturaleza del *explanandum* la que determinará si el rol que la red juega es representacional o explicativo.

para responder al *explanandum*. El hecho de observar cómo se comporta la red matemática ya es suficiente para saber si la comunidad recuperará o no su estabilidad. Además, muchas rutas causales diferentes podrían llevar de nuevo a la estabilidad y para la explicación en sí no necesitamos ir recogiendo toda esta información.

La condición (iii) nos dice que las explicaciones estructurales llegan a un nivel de generalidad al que no pueden llegar las explicaciones detalladas del mecanicismo. Obviamente, no podremos explicar la estabilidad de una cadena alimentaria o de una comunidad compleja como la microbiota si vamos proporcionando distintos caminos causales en forma mecanicista de cómo en determinadas ocasiones se llega de un estado de perturbación a un estado de equilibrio. En los ejemplos analizados, los resultados de las explicaciones son más generales y no se dan por la agregación de caminos individuales causales.

Finalmente, la condición (iv) especifica que las explicaciones estructurales utilizan formalizaciones y herramientas matemáticas que no son puramente descriptivas, sino que identifican propiedades del sistema S' y las trasladan al sistema empírico S . Apelando a las propiedades matemáticas que los sistemas S' tienen es suficiente para explicar el *explanandum* en el sistema S . Todos los casos introducidos utilizan modelizaciones a partir de ecuaciones diferenciales que permiten capturar las dinámicas, comportamientos y estructuras de los sistemas empíricos que representan.

En conclusión, estos ejemplos refuerzan la tesis de Huneman de la presencia de explicaciones estructurales en biología.

4.2. Explicaciones de equilibrio

Los casos de explicaciones de equilibrio se han debatido menos en el campo de la filosofía de la ciencia. Sober (1983) es de los primeros en elaborar este tipo de explicaciones desde una perspectiva filosófica. Sober motiva su artículo como una respuesta a aquellas posturas críticas a Hempel que defendían la necesidad de aportar información causal para explicar cualquier fenómeno, en particular, que cualquier explicación debe citar la historia causal del fenómeno del *explanandum*. Su postura es que hay explicaciones que, apelando a estados de equilibrio, no utilizan información causal en el *explanans*. Una explicación de equilibrio considera estados de equilibrio de un sistema, es decir, un estado que se mantiene resultante de las fuerzas que interactúan en el sistema. Normalmente, un sistema en estado de equilibrio tiene un conjunto de atracción, es decir que, si el sistema se perturba dentro de unos límites, es capaz de volver a su posición inicial. Nótese que, como veremos, este tipo de explicaciones, aunque pueden parecerse a las topológicas, no obtienen su fuerza explicativa a partir de detallar su estructura matemática en forma de red.

En biología evolutiva, encontramos explicaciones de equilibrio en la explicación de caracteres de organismos, caracteres que apelan a la ventaja selectiva que obtiene el organismo y en explicaciones que utilizan la teoría de juegos para explicar la prevalencia de una determinada estrategia dentro de una misma especie. En esta sección ilustraré cómo funcionan las explicaciones de equilibrio utilizando primero el ejemplo planteado por Sober (1983) y segundo, el presentado por Smith y Price (1973) planteado desde la teoría de juegos aplicada a la evolución. El objetivo es mostrar que, a pesar de poder identificar elementos

mecanicistas subyacentes a un sistema, en explicaciones de equilibrio, no importan los caminos y detalles causales que conducen a un estado final, sino mostrar qué, independientemente de estos, el estado final será alcanzado.

Sober (1983) ilustra las explicaciones de equilibrio presentando el modelo de Fisher de la ratio 1:1 entre machos y hembras en varias especies animales. Su objetivo es mostrar cómo las causas de un evento pueden ser estadísticamente irrelevantes para el *explanandum*: “si una población se aleja de la proporción 50%-50% entre machos y hembras, aquellas parejas que engendren individuos del sexo en inferioridad tendrán mayor éxito reproductivo” (Sober 1983, 201).

En particular lo que Sober menciona es que en el caso de la explicación del estado de equilibrio entre machos y hembras en una determinada población podría venir dada por 3 caminos causales distintos, y que se podría entender la explicación como una disyunción de estos caminos: si el estado inicial de la población contiene más machos, la selección natural, a través de conferir más éxito reproductivo a aquellos individuos del sexo minoritario, llevará la población al punto de equilibrio. Si el estado inicial de la población contiene más hembras, será lo mismo, pero con el sexo opuesto. Si el estado inicial de la población ya es de 50%-50%, entonces aquellos individuos que produzcan descendencia que se separe del equilibrio serán seleccionados en contra. Según Sober, aunque este tipo de información disyuntiva estará proporcionando información sobre la causa específica de una población concreta, a su vez la disyunción de escenarios causales no podrá siempre identificar la causa concreta. Según él las explicaciones causales no puedes tener la forma de una disyunción de causas posibles.

Si perseguimos una explicación en términos de una cadena de información causal, tendríamos algo de la siguiente forma: dado un tiempo t , y unas condiciones iniciales de la distribución de machos y hembras, las fuerzas evolutivas presentes llevarán a la población a una distribución de equilibrio entre los sexos. Sober sin embargo argumenta que esta no es la forma que utiliza Fisher para dar explicación de la distribución de sexos en una población, pues su postura es que cualquiera que sea la fuerza selectiva en juego, y las condiciones iniciales dadas, el resultado siempre será el mismo. A su vez, Sober (1983) defiende que dar una explicación en estos términos, por ejemplo, de proporcionar información causal de cómo una determinada población ha pasado de un 73% de hembras a la relación 1:1, describiendo las interacciones y las fuerzas evolutivas que han sido responsables, es menos explicativa que el hecho de mostrar que este proceso se enmarca en una estructura más global. Es precisamente apelar al equilibrio y al hecho de que hay fuerzas selectivas que tenderán a mover al sistema en su estado de equilibrio lo que lo hace explicativo, incluso proporcionando menos información sobre la trayectoria causal que efectivamente restableció la situación de equilibrio. Según Sober, esto es así porque las explicaciones proporcionan entendimiento, y este entendimiento se puede alcanzar sin proporcionar detalles de la historia causal (ver también Findl & Suárez 2021).

Vamos a fijarnos en otro ejemplo de explicación de equilibrio que nos encontramos en la aplicación de la teoría de juegos al estudio de la evolución de las especies. Smith y Price (1973) muestran cómo aplicar la teoría de juegos para analizar y explicar el comportamiento ante un conflicto entre individuos. Smith y Price representan conflictos entre individuos machos de una misma especie como un juego de dos jugadores en el que cada jugador puede

aplicar una estrategia concreta. El macho que resulta vencedor gana adeptos, derechos de dominancia, territorio deseado, que lo llevarán a transmitir sus genes a generaciones futuras con más probabilidad que el perdedor. Aunque podría parecer que ante tales circunstancias un macho desarrollaría estrategias para luchar hasta la muerte del adversario o la suya, este tipo de estrategias son menos constantes que estrategias más conservadoras. Por ejemplo, en determinadas especies de serpientes, cómo *Crotalu ruber*, los machos luchan enrollándose el uno al otro sin usar sus colmillos (Shaw 1948), o en especies de ciervos, la lucha consiste en juntar las bañas y empujar, pero nunca atacar por la espalda (Browman & Hudson 1957). Este tipo de prácticas se explica porque una lucha hasta la muerte cada vez que dos machos coinciden, sería muy perjudicial para la supervivencia de la especie. La postura de Smith y Price es que no solo hay estrategias de selección de grupo, sino también de selección de individuo, que permiten explicar adaptaciones a comportamientos no agresivos, mostrando que estrategias de “guerra limitada” en vez de “guerra total” son ventajosas para la supervivencia del individuo (Smith & Price 1973, 15).

Smith & Price (1973) proponen un modelo formal que permita explicar cuál es la estrategia dominante basada en selección del individuo (en especies donde los machos tienen la habilidad de infringir heridas graves y en especies donde no parece posible). Lo que hacen Smith y Price es buscar la Estrategia evolutivamente estable, noción que introduciremos más adelante. Su modelo pretende ser general para poder aplicarse a distintas especies, ya que no se centran en ninguna especie en particular.

El modelo formal que proponen describe tres tipos de comportamientos cuando dos individuos de la misma especie se encuentran uno frente al otro: La jugada D consiste en atacar al oponente con altas probabilidades de causarle daños graves; la jugada C consiste en atacar al oponente con una probabilidad baja de provocarle daños importantes; La jugada R consiste en retirarse en vez de atacar. Una vez introducidas las posibles acciones, definen 5 estrategias (Ratón, Halcón, Acosador, Vengador, Vengador provocador), como un conjunto de reglas que adscriben probabilidades a las acciones C,D,R. Por ejemplo, la estrategia “Halcón” funciona de la siguiente forma: « siempre jugar D, hasta que o bien su oponente se retira o él está demasiado herido para continuar. La estrategia “Vengador” funciona de la siguiente forma: Jugar C si es la primera tirada, seguir jugando C si el oponente juega C, y retirarse al cabo de un número determinado de jugadas. Si el oponente juega D, vengarse jugando D con altas probabilidades » (Smith & Price 1973, p. 16). Fíjese que la estrategia Halcón es una estrategia de “guerra total”, mientras que la estrategia “Vengador”, es una estrategia de “guerra limitada”.

Al final de cada conflicto, se puede construir una matriz de pagos, donde se muestran las ventajas derivadas de ganar frente a las desventajas de estar herido de gravedad y las de destinar tiempo y energía al conflicto. Después de asignar varias probabilidades (por ejemplo, la probabilidad de infringir herida grave tras una única jugada D es 0.1), Smith y Price (1973) construyen las matrices de pago a partir de los siguientes valores: pago por ganar +60, pago por recibir herida grave -100, pago por cada ataque D recibido en forma de rasguño -2, pago por ahorro de tiempo y energía de 0 a +20, en función de lo largo que sea el conflicto. Smith y Price simulan 2000 encuentros conflictivos, para cada uno de los 15 posibles escenarios, a partir de un algoritmo que varía los conflictos de forma aleatoria.

Los resultados de la matriz de pagos son definidos como “las medidas de la contribución que el conflicto genera al éxito reproductivo del individuo” (Smith & Price 1973, p. 15).

Una vez que han construido la matriz de pagos con las 5 posibles estrategias a seguir en los conflictos, se analiza esta para identificar si hay alguna Estrategia que sea Evolutivamente Estable (a partir de ahora, EEE). Esta estrategia se define como aquella que, si es jugada por la mayoría de los individuos de una población será estable con vistas a la selección natural, es decir, que no habrá otra estrategia que pueda desplazarla, y que, por lo tanto, es aquella que confiere mayor éxito reproductivo al individuo que la juega. Todas las EEE son casos de equilibrio de Nash, que, definida en la teoría de juegos, es una estrategia en un juego de dos jugadores tal que ninguno de los dos recibe un pago o recompensa mayor cambiando de estrategia de forma unilateral.

Si analizamos la matriz de pagos que Smith y Price proporcionan (Tabla 1), podemos ver que, por ejemplo, la opción Halcón, no es una EEE, pues, en una población formada mayoritariamente de individuos jugando la estrategia Halcón, estos tendrán pagos negativos en gran medida (véase tabla 1), mientras que los pocos jugando la estrategia ratón y acosador, tenderán a dominar y desplazar a los halcones en un principio, ya que cada vez que se enfrenten a un halcón recibirán más recompensa que la que recibe un halcón enfrentándose a otro halcón (tabla 1). Por otro lado, si nos fijamos en la estrategia “Vengador”, veremos que, analizando su columna en la matriz de pagos, las otras 40 estrategias cuando juegan contra la estrategia “Vengador”, obtienen un pago menor que el que obtiene un “Vengador” jugando contra otro “Vengador”. Esto quiere decir que, en una población formada por individuos que mayoritariamente juegan la estrategia “Vengador”, la aparición de un mutante que siga otra estrategia no conseguiría desplazar a la dominante.

		Oponente				
		Ratón	Halcón	Acosador	Vengador	Vengador provocativo
Jugador que recibe la recompensa	Ratón	29	19.5	19.5	29	17.2
	Halcón	80	-19.5	74.6	-18.1	-18.9
	Acosador	80	4.9	41.5	11.9	11.2
	Vengador	29	-23.3	57.1	29	23.1
	Vengador provocativo	56.7	20.1	59.4	26.9	21.9

Tabla 1. Matriz de pagos de las 5 diferentes estrategias en conflicto
(Extraído de Smith & Price, 1973, p.16)

Volviendo a la naturaleza de las explicaciones de equilibrio, lo que nos interesa de este ejemplo es ver que Smith y Price son capaces de explicar porque domina una estrategia de “guerra limitada”, como la de “Vengador”, y esta explicación se basa en alcanzar un punto de equilibrio, es decir, en mostrar que la estrategia dominante es una EEE. Las condiciones

iniciales, en términos de proporciones, en las que se encuentre una población con respecto a las estrategias posibles a tomar ante un conflicto, no importan, tampoco importa la dinámica hasta llegar al punto de equilibrio, lo que importa es ver como su modelo muestra que, cualquiera que sea la proporción inicial, y puede que a través de varios conflictos y varios cambios de estrategias dominantes, la estrategia “Vengador” va a ser la predominante, y ninguna otra la podrá desplazar, a no ser que el azar lo permita. Es precisamente el apelar a un punto de equilibrio, en forma de un equilibrio de Nash, dado por la noción de EEE, lo que confiere fuerza explicativa al modelo, y no la identificación de trayectorias causales de poblaciones concretas. La fuerza explicativa de este modelo no viene de la propuesta mecanicista, a partir de identificar detalles a escala menor y sus relaciones de causa efecto, sino del hecho de mostrar que un sistema empírico se puede comportar como un sistema matemático, en este caso, un modelo formal en forma de juego de dos jugadores con simulaciones y matrices de pago.

Estos dos ejemplos de explicaciones de equilibrio, aunque no hagamos desarrollado las partes formales por temas de espacio, cumplen las condiciones que Huneman presenta para considerarse explicaciones estructurales. Primero, su objetivo principal es dar cuenta de patrones (i), en nuestros casos, el patrón que se repite en distintas especies en la distribución 1:1 entre machos y hembras, y en el segundo, en la predominancia de estrategias de “guerra limitada” en muchas poblaciones de especies distintas. Los detalles causales (ii) o en nuestro caso, las trayectorias causales que llevan el sistema de un estado inicial a un estado de equilibrio no son explicativos del *explanandum*, lo que los modelos hacen es hacer abstracción de esta información causal. La generalidad alcanzada por las explicaciones (iii) es un carácter distintivo, pues se pueden aplicar para explicar sistemas empíricos diferentes, es por esto por lo que, aunque se modifiquen los detalles a niveles más micro, en nuestro caso, de las trayectorias causales posibles, esto no conlleva tener que cambiar la explicación estructural. Finalmente, estas explicaciones de equilibrio también utilizan formalismos matemáticos (iv) que juegan un papel no meramente descriptivo o representacional, sino que juegan un papel explicativo, mostrando como un sistema empírico se puede representar como un sistema matemático, y que precisamente por tener ciertas propiedades estructurales se explican *explanadas* del sistema empírico².

Habiendo visto cómo estos tipos de explicaciones funcionan sin necesidad de integrarse o complementarse con explicaciones mecanicistas, y habiendo visto cómo Huneman captura, con sus características i-iv), la naturaleza y esencia de estas explicaciones, me parece importante destacar que, a pesar de ser controvertido, su modelo de la explicación estructural sale reforzado. Estas cuatro características son las que permiten mostrar porque estas explicaciones son exitosas, y porque hay casos en los que no es necesaria información causal mecanicista para proporcionar buenas explicaciones científicas en Biología.

2 Información detallada sobre las ecuaciones que utilizan los dos ejemplos se puede encontrar en el artículo de Sober (1983) para el primer ejemplo, y en el artículo de Smith & Price (1973) para el segundo.

5. Conclusión

En este artículo he analizado la propuesta de explicación estructural de Huneman, que contrasta con el modelo explicativo predominante en Filosofía de la biología, la explicación mecanicista. He presentado y analizado cómo funcionan y cómo explican determinados tipos de modelos explicativos que se basan en capturar propiedades matemáticas de sistemas empíricos, argumentando que su poder explicativo no necesita de complementación o integración con modelos causales mecanicistas. A su vez he mostrado cómo estos ejemplos se pueden considerar explicaciones estructurales, siguiendo la propuesta de Huneman, mostrando cómo cumplen con las condiciones I-IV propuestas por el filósofo de la ciencia francés (sección 3). De esta forma el artículo contribuye a fortalecer la tesis de Huneman sobre la existencia de este tipo de modelos explicativos.

En ningún caso, no obstante, se ha pretendido rechazar la propuesta del nuevo mecanicismo, sino que se ha buscado mostrar que hay casos donde la propuesta de Huneman es más exitosa para capturar cómo funcionan las explicaciones, en general tratándose de casos que pertenecen a disciplinas menos experimentales y más teóricas de la biología.

Referencias bibliográficas

- Batterman, R.W. & Rice, C.C. (2014). Minimal Model Explanations. *Philosophy of Science*, 81, 349–376.
- Bechtel, W. (2006). *Discovering cell mechanisms: The creation of modern cell biology*. Cambridge University Press.
- Bechtel, W. & Abrahamsen, A. (2010). Dynamic Mechanistic Explanation: Computational Modeling of Circadian Rhythms as an Exemplar for Cognitive Science. *Studies in History and Philosophy of Science Part A*, 41(3), 321–333.
- Bechtel, W. & Richardson, R.C. (1993). *Discovering complexity: Decomposition and localization as scientific research strategies*. Cambridge, MA: The MIT Press.
- Braillard, P. & Malaterre, C. (2015). Explanation in biology: An introduction. In Braillard & Malaterre (Eds.), *Explanation in Biology: An Enquiry into the Diversity of Explanatory Patterns in the Life Sciences*. pp. 1-28.
- Brigandt, I. (2013). Systems biology and the integration of mechanistic explanation and mathematical explanation. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 44, 477–492.
- Brigandt, I. (2015). Evolutionary developmental biology and the limits of philosophical accounts of mechanistic explanation. In P. A. Braillard & C. Malaterre (Eds.), *Explanation in Biology: An Enquiry into the Diversity of Explanatory Patterns in the Life Sciences* (pp. 135–173). Dordrecht: Springer.
- Brigandt, J., Green, S., & O'Malley, M. A. (2018). Systems biology and mechanistic explanation. In Glennan, S. & Illari, P. (Eds.). (2017). *The Routledge handbook of mechanisms and mechanical philosophy*. Taylor & Francis. Chapter 27.
- Browman, L. G., & Hudson, P. (1957). Observations on the behavior of penned mule deer. *Journal of Mammalogy*, 38(2), 247-253.

- Chemero, A. & Silberstein, M. (2008). After the philosophy of mind: Replacing scholasticism with science. *Philosophy of science* 75.1: 1-27.
- Craver, C. F. & Darden, L. (2013). *In search of mechanisms: Discoveries across the life sciences*. University of Chicago Press.
- Coyte, K. Z., Schluter, J., & Foster, K. R. (2015). The ecology of the microbiome: networks, competition, and stability. *Science*, 350(6261), 663-666.
- Deulofeu, R. (2023). Natural Selection and the Nature of Statistical Explanations. *CRÍTICA. Revista Hispanoamericana de Filosofía*, 55(165), 27-52.
- Deulofeu, R., Suárez, J., & Pérez-Cervera, A. (2021). Explaining the behaviour of random ecological networks: The stability of the microbiome as a case of integrative pluralism. *Synthese*, 198(3), 2003-2025.
- Díez, J., Suárez, J. (2023). How do networks explain? A neo-hempelien approach to network explanations of the ecology of the microbiome. *European Journal for Philosophy of Science* 13, 44. <https://doi.org/10.1007/s13194-023-00549-2>
- Findl, J., Suárez, J. (2021). Descriptive understanding and prediction in COVID-19 modeling. *HPLS* 43, 107 (2021). <https://doi.org/10.1007/s40656-021-00461-z>
- Fisher, R. (1931). *The Genetical Theory of Natural Selection* (Dover, New York).
- Glennan, S. (2002). Rethinking mechanistic explanation. *Philosophy of Science* 69 (S3): S342–S353.
- Glennan, S. & Illari, P. (Eds.). (2018). *The Routledge handbook of mechanisms and mechanical philosophy*. Taylor & Francis.
- Glennan, S., Illari, P., & Weber, E. (2022). Six Theses on Mechanisms and Mechanistic Science. *Journal for General Philosophy of Science*, 1-19.
- Green, S. (2022). Philosophy of Systems and Synthetic Biology, *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Summer 2022 Edition), Edward N. Zalta (ed.), URL = <<https://plato.stanford.edu/archives/sum2022/entries/systems-synthetic-biology/>>.
- Huneman, P. (2010). Topological explanations and robustness in biological sciences. *Synthese*, 177, 213–245.
- Huneman, P. (2018a). Outlines of a theory of structural explanation. *Philosophical Studies*, 175(3), 665–702.
- Huneman, P. (2018b). Diversifying the picture of explanations in biological sciences: Ways of combining topology with mechanisms. *Synthese*, 195, 115–146.
- Issad, T. & Malaterre, C. (2015). Are Dynamic Mechanistic Explanations Still Mechanistic? *Explanation in Biology: An Enquiry into the Diversity of Explanatory Patterns in the Life Sciences*. Chapter 12. Springer, Dordrecht.
- Jones, N. (2014). Bowtie structures, pathway diagrams, and topological explanations. *Erkenntnis*, 79(5), 1135–1155.
- Kaplan, M.D. (2018). Mechanisms and dynamical systems. In Glennan, S. & Illari, P. (Eds.). *The Routledge handbook of mechanisms and mechanical philosophy*. Taylor & Francis. Chapter 20.
- Kaplan, D.M. & Bechtel, W. (2011). Dynamical models: An alternative or complement to mechanistic explanations?. *Topics in Cognitive Science* 3.2: pp. 438-444.

- Kaplan, D. M. & Craver, C.F. (2011). The explanatory force of dynamical and mathematical models in neuroscience: A mechanistic perspective. *Philosophy of science* 78.4 (2011): 601-627.
- Lange, M. (2013). Really statistical explanations and genetic drift. *Philosophy of Science*, 80(2), 169-188.
- Machamer, P., Darden, L. & Craver, C.F. (2000). Thinking about mechanisms. *Philosophy of Science* 67 (1): 1-25.
- Montoya, J. M., & Solé, R. V. (2002). Small world patterns in food webs. *Journal of theoretical biology*, 214(3), 405-412.
- Moreno, A., & Suárez, J. (2020). Plurality of explanatory strategies in biology: Mechanisms and networks. *Methodological prospects for scientific research: From pragmatism to pluralism*, 141-165.
- Nikisianis, N. & Stamou, G. P. (2016). Harmony as ideology: Questioning the diversity-stability hypothesis. *Acta Biotheoretica*, 64(1), 33-64.
- Ross, L. (2015). Dynamical Models and Explanation in Neuroscience. *Philosophy of Science*, 82(1), 32-54.
- Shaw, C. E. (1948). The male combat" dance" of some crotalid snakes. *Herpetologica*, 4(4), 137-145.
- Smith, J. M. & Price, G. R. (1973). The logic of animal conflict. *Nature*, 246(5427), 15.
- Sober, E. (1983). Equilibrium explanation. *Philosophical Studies*, 43(2), 201-210.
- Sole, R. V., & Montoya, M. (2001). Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1480), 2039-2045.
- Suárez, J., & Deulofeu, R. (2019). Equilibrium Explanation as Structural Non-Mechanistic Explanations. *Teorema: Revista internacional de filosofía*, 38(3), 95-120.
- Walsh, D. M. (2015). Variance, invariance and statistical explanation. *Erkenntnis*, 80(Suppl 3), 469-489.
- Watts, D. J. & Strogatz, S. H. (1998). Collective dynamics of 'small-world' networks. *Nature*, 393(6684), 440.