

PROBLEMAS DE METRIZACIÓN Y MEDICIÓN EN BIOLOGÍA DE POBLACIONES

ANDRÉS MOYA

UNIVERSIDAD DE VALENCIA

Se demuestra el carácter cuantitativo de dos magnitudes utilizadas en Biología de Poblaciones: a) la magnitud fundamental extensiva llamada tamaño poblacional, N; y b) la magnitud derivada intensiva genéricamente llamada tasa, T. El carácter métrico de estas magnitudes confirma la estructura cuantitativa de las teorías de Biología de Poblaciones. Otra cuestión es la medición de aquellas magnitudes, la cual conduce a "paradojas epistemológicas". Aunque la falta de precisión no es un problema métrico y tiene un efecto negativo sobre la relación entre la estructura teórica y la confirmación experimental de la Biología de Poblaciones, se discute que son también nuevas leyes, y no el cambio de magnitudes, lo que puede conducir a la precisión empírica de las mismas.

Keywords: METRIC; MEASUREMENT; EXTENSIVE MAGNITUDE; INTENSIVE MAGNITUDE; POPULATION SIZE; RATE OF POPULATION; POPULATION BIOLOGY; EPISTEMOLOGY.

1. INTRODUCCION.

Puede decirse que es clásica la controversia en torno al carácter circular o tautológico de conceptos tales como "eficacia", "adaptación" o "selección natural" (véase Krimbas /7/, Sober /14/ para extensas revisiones de la misma). De hecho esta situación permanentemente conflictiva ha influido en la crítica de filósofos, neopositivistas o no, hacia el estatus de la teoría de la Evolución, Popper /9/, Smart /13/, así como en la defensa de la misma y en ciertas particularidades de la metodología científica en Biología de Poblaciones, Ayala /1/, /2/, Ruse /10/, Schaffner /11/.

Una forma no habitual de acceder a este campo es a través del estudio de las magnitudes propias que caracterizan a la Biología de Poblaciones. Este procedimiento, moderno en Filosofía de la Ciencia, Stegmuller /15/, Suppes, /16/, es complementario al que habitualmente se usa cuando se trabaja en problemas epistemológicos de la Biología, especialmente en Biología Evolutiva, Ayala y Dobzhansky /3/, Grene /4/, Grene y Mendelshon /5/, Hull /6/, Ruse /10/, Waddington /17/.

El punto de partida para el análisis de los conceptos que aparecen en leyes y teorías en

Biología es el de analizar el carácter métrico que tienen sus magnitudes. Esta tarea tiene importancia porque revela que los problemas que conciernen a las teorías biológicas no están tanto en sus magnitudes como en su medida, Lewontin /8/. Por tomar un campo relevante, muy matematizado, como es el de la Biología de Poblaciones, Wilson y Bossert /18/, se trataría de probar que buena parte de las teorías pueden ser testadas con dificultad no tanto por el tipo de magnitudes en ellas definidas, como por el problema más específico de su difícil medición. Aunque esto puede llevar a paradojas, puede comprenderse que no son -- más magnitudes las que han de introducirse en Biología de Poblaciones, sino leyes que precisen empíricamente las ya existentes, Stegmuller /15/.

El objetivo del presente trabajo es doble: clasificar las magnitudes en Biología de Poblaciones (es decir, Genética de Poblaciones, Ecología de Poblaciones y Biogeografía), y determinar el carácter métrico (cuantitativo o cualitativo, extensivo o intensivo) de las magnitudes características. El procedimiento seguido para el estudio de estas magnitudes es el mismo que ha desarrollado Stegmuller /15/ para magnitudes físicas.

- Andrés Moya - Universidad de Valencia - Facultad de Biología - Departamento de Genética - Dr. Moliner, 50 Valencia - BURJASSOT.

- Article rebut el març de 1985.

2. TIPO DE MAGNITUDES EN BIOLOGIA DE POBLACIONES.

Hemos clasificado las magnitudes típicas de la Biología de Poblaciones en dos tipos: las magnitudes extensivas y las magnitudes intensivas. Como ejemplo fundamental de las primeras tenemos el tamaño de la población, N , o cardinal de un conjunto (poblacional) clasificado según un criterio. N es una magnitud peculiar de la Biología de Poblaciones por cuanto es muy frecuente su utilización en leyes y teorías de la misma (por ejemplo, y genéricamente, las ecuaciones que indican la variación del número de individuos de una población en el tiempo). Es cierto que podemos medir longitudes, pesar cuerpos, determinar temperaturas, calcular tiempos, etc. tratando las estructuras biológicas como estructuras físicas. Pero también podemos tratarlas en el contexto de leyes y teorías biológicas. La magnitud N tiene importancia fundamental en Biología porque se ha tomado como "medida" de unidades biológicas completas, de estructuras reproductoras. N y sus magnitudes derivadas son las magnitudes de la Biología de Poblaciones por excelencia.

Como ejemplo del segundo tipo de magnitudes, las intensivas, tenemos las tasas y frecuencias. Estas últimas, de hecho, caracterizan buena parte de la teoría de frecuencias genéticas en Genética de Poblaciones.

3. EL TAMAÑO DE LA POBLACION, N , COMO CONCEPTO CUANTITATIVO.

Sea $\mathbb{P} = \{p_1, p_2, \dots, p_n\}$ un conjunto de poblaciones que han sido caracterizadas a partir del número de sus componentes. Definamos sobre los elementos de \mathbb{P} dos tipos de relaciones: las relaciones C de coincidencia y P de precedencia.

Definición 1.- Decimos que \mathbb{P} es una cuasi-serie respecto del par ordenado $\langle C, P \rangle$ si cumple las siguientes hipótesis empíricas:

- (i) $\bigwedge p_i (C p_i p_i)$
- (ii) $\bigwedge p_i \bigwedge p_j (C p_i p_j \rightarrow C p_j p_i)$
- (iii) $\bigwedge p_i \bigwedge p_j \bigwedge p_k (C p_i p_j \wedge C p_j p_k \rightarrow C p_i p_k)$
- (iv) $\bigwedge p_i \bigwedge p_j \bigwedge p_k (P p_i p_j \wedge P p_j p_k \rightarrow P p_i p_k)$
- (v) $\bigwedge p_i \bigwedge p_j (C p_i p_j \rightarrow \neg P p_i p_j)$
- (vi) $\bigwedge p_i \bigwedge p_j (C p_i p_j \vee P p_i p_j \vee P p_j p_i)$.

La relación C es una relación de equivalencia, $\text{Equi}(C)$, en \mathbb{P} , pues se satisfacen (i)-(iii). Del mismo modo P , que satisface (iv)-(vi) para una C dada en \mathbb{P} , es una serie respecto de C , $\text{Serie}_C(\mathbb{P})$.

Definición 2.- Sea \mathbb{P} un dominio de argumentos. Asignemos a \mathbb{P} una función que nos permita la construcción de un dominio de valores. Un concepto cuantitativo es una función tal que

- (i) Para cualquier valor $p_i \in \mathbb{P}$ asignamos un valor real $\varphi(p_i)$.
- (ii) Para todo $p_i \in \mathbb{P}$ y todo $p_j \in \mathbb{P}$, si $C p_i p_j$, entonces $\varphi(p_i) = \varphi(p_j)$.
- (iii) Para todo $p_i \in \mathbb{P}$ y todo $p_j \in \mathbb{P}$, si $P p_i p_j$, entonces $\varphi(p_i) < \varphi(p_j)$.

Definición 3.- Es condición necesaria y suficiente para que N sea un concepto cuantitativo que los conjuntos \mathbb{P} construidos con ella sean cuasi-series en $\langle C, P \rangle$ y cumplan las condiciones de adecuación de la definición 2.

En la medida en que sólo nos hemos referido a la construcción de un concepto cuantitativo, las condiciones para las magnitudes extensivas e intensivas son, hasta aquí, las mismas. Por ello las magnitudes N y T , al satisfacer las definiciones (1) a (3), están caracterizadas como conceptos cuantitativos. Tomemos, por ejemplo, el caso de N . Si \mathbb{P} es el conjunto de poblaciones que han sido caracterizadas por su tamaño N , considerando la definición 1 vemos que: (i) toda población es idéntica a sí misma en cuanto a tamaño; (ii) si dos poblaciones coinciden en tamaño, la relación de coincidencia entre ellas es conmutativa; (iii) si una población coincide en tamaño con otra y esta otra con una tercera, también coinciden la primera y la tercera; (iv) si una población precede a otra

en tamaño (es menor que otra, por ejemplo) y esta otra precede a una tercera, la primera precede a la tercera; (v) si dos poblaciones coinciden en tamaño, entonces no es posible que una preceda a la otra; y (vi) para dos poblaciones dadas sus tamaños o coinciden o se preceden, la primera a la segunda o la segunda a la primera. Esto confirma que el conjunto \mathbb{P} de las poblaciones caracterizadas por su tamaño N es una cuasi-serie. - Las condiciones de la definición 2 son obvias por cuanto la función que asignamos a cada población es el número real de sus componentes. En efecto: (i) podemos caracterizar cualquier población por el número real de sus individuos; (ii) dos poblaciones coincidentes tienen el mismo número de individuos; y (iii) si dos poblaciones están en la relación de precedencia entonces el número de individuos de una es inferior al de la otra.

El ejemplo para el caso de T es el mismo; sólo tenemos que caracterizar las poblaciones por una tasa específica y comprobar que esa tasa es expresable en forma de número real.

4. TAMAÑO DE LA POBLACION, N , COMO MAGNITUD EXTENSIVA.

Para que N sea considerada como magnitud extensiva necesitamos algunas propiedades más.

- (i) $\wedge p_i \wedge p_j (p_i \circ_N p_j \text{ Cp } p_i \circ_N p_j)$
- (ii) $\wedge p_i \wedge p_j \wedge p_k (p_i \circ_N (p_j \circ_N p_k) \text{ C } (p_i \circ_N p_j) \circ_N p_k)$
- (iii) $\wedge p_i \wedge p_j \wedge p_k \wedge p_l ((p_i \text{ Cp } p_j \text{ Cp } p_l) \rightarrow (p_i \circ_N p_k \text{ Cp } p_j \circ_N p_l))$
- (iv) $\wedge p_i \wedge p_j \wedge p_k \wedge p_l ((p_i \text{ Cp } p_j \wedge p_k \text{ Cp } p_l) \rightarrow (p_i \circ_N p_k \text{ Cp } p_j \circ_N p_l))$
- (v) $\wedge p_i \wedge p_j \wedge p_k \wedge p_l ((p_i \text{ Pp } p_j \wedge p_k \text{ Pp } p_l) \rightarrow (p_i \circ_N p_k \text{ Pp } p_j \circ_N p_l))$
- (vi) $\wedge p_i \wedge p_j \vee p_k (p_i \text{ Pp } p_j \rightarrow p_i \circ_N p_k \text{ Cp } p_j)$.

La magnitud N no exige que el dominio de argumentos donde se aplica sea un dominio de objetos; puede ser un dominio de objetos contados al que le aplicamos la función para la construcción de un dominio de valores numéricos en el campo de los reales. Además la función es monótona creciente. Dos condiciones son necesarias y suficientes para la consideración de N como magnitud extensiva:

- (i) Existencia de un valor unidad.

- (ii) Principio de aditividad: Para todo $p_i \in \mathbb{P}$ y todo $p_j \in \mathbb{P}$, dada una operación de composición con N , \circ_N , $N(p_i \circ_N p_j) = N(p_i) + N(p_j)$.

Para la propiedad (i) el tipo de unidad elegida es arbitraria. Si admitimos a \mathbb{P} como -- conjunto de poblaciones, podemos definir como valor unidad el valor de la población con un solo individuo. Respecto del principio de aditividad (ii), característica esencial de las magnitudes extensivas, la operación \circ_N es una operación de composición equivalente en el dominio de valores a la suma algebraica de los valores individuales. Esto es perfectamente compatible con la idea de N .

Dado que la metrización se obtiene a partir de una cuase-serie, la operación de combinación \circ_N junto con las relaciones C y P , han de atenerse a ciertas reglas. Estas reglas son formalmente análogas a las que ha de cumplir la operación aritmética "+" (adición), junto con las dos relaciones aritméticas "=" (identidad) y "<" (menor que). A estas reglas les llamamos principios extensivos de la medida.

5. ALGUNOS PRINCIPIOS EXTENSIVOS DE LA MEDIDA.

Son condiciones necesarias para una metrización adecuada con N :

Para una mayor claridad en estas propiedades se ha colocado la relación entre los dos términos relacionados.

Hasta aquí sólo hemos asignado un valor prefijado a la población que hemos denominado unidad. En el plano lógico necesitamos un -- principio que asigne a una población dada K veces el valor asignado a la población con valor unidad. Otra cuestión es la posibilidad empírica de la medida correcta y el tipo

de número que surgen como consecuencia de la aplicación de la operación. En nuestro caso este principio de conmensurabilidad no es restrictivo; es decir:

Definición 5.- Cada objeto p_i del dominio básico es conmensurable a base de C y o_N con el objeto estandar p_1 .

6. TASA, T, COMO MAGNITUD INTENSIVA.

Al igual que ocurre con N , la magnitud T se metriza a partir de las cuasi-series. Por lo tanto dicha magnitud debe cumplir, en su vertiente comparativa, los requisitos de la definición 1 y las condiciones de adecuación dadas en la definición 2 para el desarrollo de conceptos cuantitativos.

Pero al igual que hay condiciones especiales para la magnitud N como magnitud extensiva, la magnitud T las tiene como intensiva (recordemos el carácter no aditivo de este tipo de magnitudes). Sea, por lo tanto, un conjunto P de poblaciones caracterizadas por sus tasas,

$$P = \{t_1, t_2, \dots, t_n\}.$$

Definición 6. Una magnitud es intensiva si:

- (i) Para todo $t_i \in P$ y todo $t_j \in P$ si $P t_i t_j$ entonces $T(t_i) < T(t_j)$.
- (ii) Regla del valor nulo. Siempre que escogamos una población y no se presente en la misma la propiedad medida por la tasa, el valor de la tasa en esa población es cero.
- (iii) Regla del valor unidad. Siempre que escogamos una población que presente la propiedad medida por la tasa en todos los elementos de la misma, decimos que el valor de su tasa es uno.

Para la introducción de la propiedad (iv) es necesario hablar antes de la igualdad entre diferencias. Para ello introducimos una nueva definición:

Definición 7. Una tétrada de tasas está en igualdad de diferencias, ID, si

$ID(t_i, t_j, t_k, t_l) \leftrightarrow \delta(t_i, t_j) = \delta(t_k, t_l)$, donde δ es un operador de diferencia. De este modo,

- (iv) Si $ID(t_i, t_j, t_k, t_l)$ entonces $T(t_i) - T(t_j) = T(t_k) - T(t_l)$.

Esta última propiedad puede resumirse diciendo que sólo son comparables diferencias (o relaciones) entre tasas, pero no las tasas mismas. En efecto, cuando hablamos de que las tasas de dos poblaciones son iguales es porque dos de las tasas de la definición (iv) -- tienen el valor nulo. Así, si $T(t_j) = T(t_l) = 0$, entonces $T(t_i) = T(t_k)$.

7. MAGNITUDES FUNDAMENTALES Y DERIVADAS EN BIOLOGÍA DE POBLACIONES.

Podríamos denominar a N como la magnitud fundamental en Biología de Poblaciones. En principio esta magnitud extensiva tiene la peculiaridad de su inmediata medición. Se trata de contar los elementos de una población respecto de una característica dada sin, en muchas ocasiones, recurrir a una complicada tecnología para la obtención del dato.

Como puede pensarse, las magnitudes intensivas tienen el estatus de derivadas respecto de la magnitud N , al menos en aquellos campos donde esta interviene. Así por ejemplo, las tasas de natalidad y mortalidad, las tasas de selección, migración, mutación, las frecuencias, etc., tienen la estructura la mayor parte de las veces de un cociente entre dos magnitudes N en el tiempo. El hecho de esta dependencia o derivación evita el problema de la conmensurabilidad de las mismas (véase definición 5).

El surgimiento "histórico" de N como magnitud fundamental ha podido determinar la derivación de T como magnitud no fundamental. No obstante esto, puede entrarse en la dinámica donde una magnitud derivada ayuda a precisar una magnitud fundamental por medio de aproximaciones sucesivas, Stegmuller /15/. Esto, lógicamente, puede alterar el estatus de fundamentalidad de la magnitud inicial.

8. METRIZACION Y MEDICION DE N.

Habitualmente no se distingue en Biología, y puede ser importante, entre lo que es metrizar y lo que es medir. En efecto:

Definición 8. Por metrización hemos entendido la introducción de un concepto cuantitativo para un dominio de objetos, sin especificar qué sean esas cosas (pueden ser objetos o números).

Definición 9. Por medición entendemos el proceso empírico de la determinación del valor de una magnitud.

En Biología de Poblaciones la metrización consiste en la búsqueda de magnitudes, extensivas o intensivas, fundamentales o derivadas, que intervengan como conceptos en esa ciencia. La medición en Biología de Poblaciones está relacionada, en cambio, con el problema de la precisión y la disponibilidad empírica de información. Lo que es cierto es que ambos conceptos tienen relación con la construcción de leyes. Esto hace, por ejemplo, que N tenga una doble vertiente de interpretación: N como magnitud metrizable y N como magnitud medible.

Hay dos referencias de Lewontin /8/ que resumen un tanto los problemas relativos a la precisión de las medidas en Biología de Poblaciones. La primera de ellas dice: "Si simplemente no pueden medirse las variables de estado o los parámetros con los que se ha construido la teoría, o bien si dicha medida es tan errónea que imposibilita cualquier discriminación entre hipótesis alternativas, la teoría se convierte en un puro ejercicio de lógica formal sin ningún punto de contacto con el mundo contingente". (pág.11). Desde nuestro punto de vista las magnitudes son medibles el problema está en la precisión de tal operación. Según Lewontin el frente de ataque contra el problema de la precisión en la medida sería unilateral, no dándose una alternativa a la clásica que indicaría desarrollar procedimientos de medida más finos para los parámetros que intervienen en la Biología de Poblaciones. Esta alternativa positivista se comprueba en esta otra referencia del mismo autor: "Hay un segundo pro-

blema en la formación de una teoría relativa a la Evolución y que podemos denominar la insuficiencia empírica. Las leyes de transformación contienen dos elementos que requieren medición: las variables de estado que caracterizan E, y los parámetros que caracterizan II. Incluso cuando se ha llegado a un espacio de estado dinámicamente suficiente y a un conjunto de leyes de transformación, algunas variables de estado o los parámetros pueden resultar, en la práctica, inmedibles". (pág.9). En esta referencia, E indica el estado de un sistema en un momento dado, y II hace referencia a las leyes de transformación que conducen el sistema desde un estado a otro. Como puede verse, Lewontin /8/ vuelve a centrar el problema en una insuficiencia empírica de información, entendiéndola como una incapacidad para desarrollar un sistema de medición lo suficientemente preciso. No obstante no considera la vertiente complementaria al problema de la insuficiencia empírica la insuficiencia teórica. En concreto, en problemas relativos a Genética de Poblaciones es cierto que existe un fuerte substrato teórico, dándose la imagen de que el problema se centra en la imposibilidad de medir aquellos parámetros con los que trabaja esta ciencia.

La metrización de N nos ha indicado que esta magnitud fundamental goza de las propiedades típicas de cualquier magnitud de las ciencias físicas (longitud, tiempo, etc.). No obstante el trabajo con ella conduce a dificultades obvias para cualquier científico de la Biología de Poblaciones, y no me refiero exclusivamente al hecho de trabajar con muestras, pues está muy elaborada la teoría estadística en esta área. Nuestra pregunta es si el cambio de magnitudes fundamentales, la búsqueda de otros parámetros relevantes es lo que determinará mejoras en la precisión de las medidas o por el contrario el problema se centra en la modificación de las leyes. Dice al respecto Stegmuller /15/: "Todos estos conceptos --cuantitativos son magnitudes teóricas que sólo pueden interpretarse parcialmente mediante los procedimientos de medición de los que se disponen en cada caso. El descubrimiento de nuevas leyes no conduce a nuevas magnitudes, sino a sucesivas precisiones del significado empírico de estos conceptos, sin que pueda superarse totalmente la incompletitud

de su interpretación y transformar los conceptos en conceptos empíricamente definibles" (pág. 285). Nuestra idea puede resumirse en que sería conveniente el estudio de las nuevas leyes que están apareciendo en Biología de Poblaciones, y a partir de ellas determinar si buena parte de los problemas que se planteaban en leyes anteriores quedan resueltos, aún y a pesar de estar trabajando con el mismo tipo de magnitudes.

9. BIBLIOGRAFIA.

- /1/ AYALA, F.J.: "Biology as an autonomous science". Amer. Sci.56:207-221. (1968).
- /2/ AYALA, F.J.: "Teleological explanations in Evolutionary Biology". Philosophy of Science 37:1-15. (1970).
- /3/ AYALA, F.J. y DOBZHANSKY, T., EDS.: "Studies in the Philosophy of Biology". University of California Press. Berkeley y Los Angeles. (1972).
- /4/ GRENE, M.: "The Understanding Nature". Boston Studies in the Philosophy of Science". Vol. XXIII. D. Reidel Publishing Company. Dordrecht-Holland, Boston U.S.A. (1974).
- /5/ GRENE, M. y MENDELSON, E. EDS.: "Topics in the Philosophy of Biology". Boston Studies in the Philosophy of Biology. Vol. XXVII. D. Reidel Publishing Company. Dordrecht-Holland, Boston-U.S.A. (1976).
- /6/ HULL, D.L.: "Philosophy of Biological Science". Prentice Hall, Inc. Englewood Cliffs. New Jersey. (1974).
- /7/ KRIMBAS, C.B.: "On Adaptation: Neo-Darwinian Tautology and Population Fitness". Evolutionary Biology, 17:1-57. (1984).
- /8/ LEWONTIN, R.C.: "The Genetic Basis of Evolutionary Change". Columbia University Press. New York. (1974).
- /9/ POPPER, K.: "Conjectures and Refutations". Hutchinson. London. (1963).
- /10/ RUSE, M.: "The Philosophy of Biology". Hutchinson. London (1973).
- /11/ SCHAFFNER, K.F.: "Theories and explanations in Biology". J. Hist. Biol. 2: 19-33 (1969).
- /12/ SMART, J.J.C.: "Philosophy and Scientific Realism". Routledge and Kegan Paul. London (1963).
- /13/ SMART, J.J.C.: "Between Science and Philosophy". Random House. New York (1968).
- /14/ SOBER, E.: "The Nature of Selection". M.I.T. Press. Cambridge-Massachusetts, London, England. (1984).
- /15/ STEGMULLER, W.: "Teoria y Experiencia". Ariel - Barcelona. (1979).
- /16/ SUPPES, P.: "Studies in the Methodology and Foundations of Science". Boston Studies in the Philosophy of Science. D. Reidel Publishing Company. Dordrecht-Holland, Boston-U.S.A. (1970).
- /17/ WADDINGTON, C.H. Ed.: "Towards a Theoretical Biology". Edinburgh University Press. Edinburgh (1968).
- /18/ WILSON, E.O. y BOSSERT, W.H.: "A Primer of Population Biology". Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. (1971).