
JERARQUÍAS ECOLÓGICAS.
INTENTOS REDUCTIVOS DE
LA FISIOLÓGÍA A TRAVÉS
DE LA MACROECOLOGÍA

GUILLERMO FOLGUERA ^{a,b}
FEDERICO DI PASQUO ^b

ABSTRACT. Since the XVII century, the notion of 'hierarchy' has been relevant in conceptualizing life by different authors. In the last century, the levels within hierarchical structures have been correlated to different subdisciplines in biology. We analyze in their epistemological and ontological dimensions the relationship between different branches in ecology (population ecology, community ecology and ecosystem ecology) and macroecology. We argue that, in the last two decades, there has been an epistemological and ontological reductive attempt from these subdisciplines towards macroecology. Our conclusion is that this reduction does not seem to be strictly focused to macroecology and their corresponding biological entities, but rather to theories and entities coming from physiology.

KEY WORDS. Ecology, community ecology, physiology, hierarchies, macroecology, organizational levels.

I. INTRODUCCIÓN

Dentro del estudio de lo viviente, se reconoce como uno de los principales abordajes que incluyó una estructura jerárquica al de Carl von Linneo. El investigador sueco presentó una clasificación jerárquica de los seres vivos dentro de un sistema que, propuesto bajo supuestos esencialistas, asignaba a cada especie un nombre binomial combinando un término correspondiente al género y otro al nivel específico (Mayr 1982). La clasificación linneana, ciertamente con variaciones, permaneció vigente durante los siglos siguientes. Ya en el siglo XX se impuso la necesidad de una multiplicidad de abordajes para obtener una "explicación completa del fenómeno de la vida" (von Bertalanffy 1972: 410). De este modo, la idea de que la totalidad de lo viviente tiene partes y procesos particulares —los cuales a su vez están ordenados jerárquicamente— cobró la forma de un verdadero programa de investigación para una biología que albergará en su seno una

^{a,b} Grupo de Investigación de Historia de la Ciencia, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina. / guillefolguera@yahoo.com.ar

^b Grupo de Investigación de Filosofía de las Ciencias. CONICET, Argentina.

multiplicidad de disciplinas de muy diferente naturaleza (Brandon 1996; Rose 2001). Así, por ejemplo, desde mediados del siglo XX, la comprensión de un fenómeno particular asociado a la dinámica de los organismos vivos es susceptible de ser analizado tanto desde la biología molecular, la genética y la fisiología en los casos de estudios de los niveles inferiores, como desde la ecología de poblaciones, la genética de poblaciones y la ecología de comunidades, por sólo nombrar algunas especialidades vinculadas con el análisis supraindividual.

En la biología del siglo XX puede observarse cierta correspondencia entre cada uno de los niveles que componen las jerarquías y las disciplinas que los estudian (Eldredge 1985). Esta correspondencia puede reconocerse claramente en los casos de la biología molecular, la genética, la fisiología o la ecología de poblaciones, por sólo nombrar algunos de los casos más estudiados desde la filosofía de la biología. Por ello, tal como hemos señalado, si bien la visión de una ciencia biológica estratificada no es reciente, cierto es que ha sido durante el siglo XX cuando ésta adopta su forma actual a través de la conformación y consolidación de ciertas disciplinas, tales como la genética, la biología molecular y la macroecología (para ampliar la temática de las jerarquías en biología, Cf. Feibleman 1965; Pattee 1976; Milsum 1978).

Con relación a los tipos de jerarquías presentes en la biología contemporánea, pueden mencionarse las denominadas "genealógicas" y las "ecológicas" (Eldredge 1985). Por un lado, las jerarquías genealógicas son compuestas por niveles que presentan entidades con algún tipo de información, reproducción y cambio a través del tiempo. Por otro, en el caso de las jerarquías ecológicas, las entidades correspondientes a los diferentes niveles involucran la transferencia de materia y energía (Morrone 2004). En este trabajo nos focalizaremos en este último tipo de jerarquía, en particular, en los niveles superiores de la misma.

Respecto a los niveles involucrados en las jerarquías ecológicas no hay total acuerdo en la bibliografía especializada. Por ejemplo, Valentine (1973) incorpora cinco niveles: organísmico, poblacional, comunitario, provincial y la biota. Por su parte, MacMahon, et al. (1978) describen tres jerarquías ecológicas compatibles, las cuales se diferencian en función de los niveles que incorporan por encima del organísmico. La primera presenta como niveles superiores al específico, al genérico, la familia, el orden, la clase, el filum y el reino; la segunda propone al demo, la población y la comunidad, y la última presenta únicamente los niveles ecológicos del ecosistema y la biosfera. Además, por debajo del nivel del organismo, se propone una sola jerarquía ecológica comprendida por sistemas de órganos, tejidos, células, estructuras subcelulares, moléculas, átomos y partículas subatómicas (MacMahon, et al. 1978). También cabe recordar la jerarquía ecológica propuesta por Eldredge (1985), quien incorpora

poblaciones, comunidades, biotas regionales, la biosfera y el ecosistema como los niveles correspondientes. Otra propuesta interesante es de Odum (1994), quien señala como los niveles de la jerarquía ecológica los sistemas de organismo, sistemas de población y ecosistema. Asimismo, Odum y Barret (2008) recuperan los elementos del esquema anterior, proponiendo una jerarquía ecológica cuyos niveles superiores al orgánico son el poblacional, comunitario, ecosistémico y los de paisaje, región (o bioma) y ecosfera. Del mismo modo, de manera particular Brown (2003), sugiere como los supraorganísmicos a la población, la especie, linajes monofiléticos y la biosfera, listado que combina entidades ecológicas y genealógicas. Como puede observarse, cuáles niveles son los aceptados dentro de las jerarquías ecológicas, es una temática que aún permanece abierta dentro de la comunidad científica, principalmente en cuanto a los niveles superiores de las jerarquías ecológicas.

El objetivo general de este trabajo es estudiar en sus dimensiones epistemológicas y ontológicas la relación entre un grupo de subdisciplinas de la ecología (la ecología de poblaciones, la ecología de comunidades y la ecología de ecosistemas; de aquí en adelante microecología) y la denominada macroecología. Nuestra hipótesis general es que en los principales trabajos científicos publicados en las últimas dos décadas se registra un intento reductivo epistemológico y ontológico de la microecología a la macroecología. Con este fin, en la próxima sección trataremos de elucidar algunas condiciones formales que se han mencionado con relación al concepto de jerarquía. En el siguiente apartado realizaremos una breve introducción de algunas de las características que se le han asignado a la macroecología, centrándonos en las diferencias que fueron reconocidas a partir de la incorporación de la teoría metabólica de la ecología (TME), como uno de los conjuntos teóricos más salientes de esta subdisciplina. Analizaremos después las relaciones epistemológicas y ontológicas que se han dado entre la macroecología y la microecología. Por último, nos centraremos en interpretar los resultados de los ítems anteriores, en el marco general de las relaciones interdisciplinarias desarrolladas en las últimas décadas.

II. ELUCIDACIONES GENERALES ACERCA DE LAS JERARQUÍAS

Desde una perspectiva general, una jerarquía es un sistema compuesto por una multiplicidad de niveles, los cuales se encuentran vinculados a través de una relación de orden (Ahl y Allen 1996). De este modo, dado un conjunto de ítems (sean entidades, propiedades, relaciones, eventos, procesos o ítems pertenecientes a cualquier categoría lógico-ontológica), tal conjunto se estructura jerárquicamente cuando los diferentes tipos de ítems del conjunto pertenecen a niveles diferentes de una jerarquía.

Al respecto, Salthe (2002) presenta una interesante clasificación que distingue dos tipos de jerarquías: las de subsunción y las composicionales. Las jerarquías de subsunción establecen un tipo de relación entre ítems de diferentes niveles que puede caracterizarse como “ser un tipo particular de”. En términos lógicos, la relación entre niveles es una relación de inclusión entre clases; por ejemplo:

{mundo material {mundo biológico {mundo social}}}

Según Salthe, en general este tipo de jerarquías se concibe en términos emergentistas, donde el nivel más general se considera el inferior, y los niveles superiores se conciben como resultados de la emergencia a partir de los inferiores.

Las jerarquías composicionales establecen la relación “parte-todo” entre ítems de diferentes niveles (Salthe 2002). Se trata, entonces, de estructuras mereológicas, donde los ítems del nivel más “macro” están compuestos por los ítems de los niveles más “micro”. Se conforman, entonces, como estructuras anidadas, cuyo caso paradigmático es el que tradicionalmente se establece entre entidades físico-químicas:

[sustancias [moléculas [átomos [partículas elementales]]]]

Con frecuencia, las jerarquías composicionales en ciencias han venido acompañadas del supuesto de la reducción entre los diferentes niveles, entendiéndose reducción en sus distintos sentidos. Desde una postura epistemológicamente reduccionista, las leyes de los niveles más “macro” deben explicarse a partir de las leyes que rigen en los niveles más “micro”. Aún hoy estas ideas pretenden respaldar la tradicional jerarquía entre las ciencias heredada del positivismo (Cf. Lombardi y Labarca 2005).

Se presenta, entonces, el interrogante en cualquier estructuración jerárquica respecto a la independencia y/o relación establecida entre los diferentes niveles que componen una jerarquía. Al respecto, Bunge sugiere que cada uno de los niveles presenta un conjunto de particularidades, a la vez que una cierta “autonomía” respecto a los restantes (Bunge 1961; 2004). Por lo tanto, adquiere sentido y legitimidad la investigación científica en cada nivel, donde rige una cierta autonomía, tanto en cuanto a las teorías como respecto del campo fenoménico particular al cual tales teorías refieren (Eble 2005). En este sentido, en principio la idea de jerarquía no implica relaciones de prioridad y/o dependencia entre los niveles que la conforman. Por eso los abordajes jerárquicos no comprometen la prioridad ontológica y/o epistemológica de algún nivel respecto de los restantes. No obstante, es cierto que en muchos casos la propuesta de una jerarquía viene acompañada de algún supuesto de prioridad. Robert Wilson denomina “fundamentalismo” a la posición, según la cual, uno de los niveles de una cierta jerarquía es el fundamental, en la medida en que cuenta con

una cierta prioridad sobre los demás niveles, los cuales dependen en algún sentido de aquél (Wilson 2003).

III. JERARQUÍAS, SARKAR Y LOS ASUNTOS "SUSTANCIALES" DE LA REDUCCIÓN

En un libro de enorme importancia para la filosofía de la biología, Sahotra Sarkar (1998) presenta una clasificación en cuanto a los aspectos a considerar y a indagar de una reducción: los formales y los sustantivos. Por aspectos formales, el autor de origen hindú entiende aquellos que se inscriben dentro de la tradición de Nagel y Woodger. En palabras del propio autor:

...in practice, the semantic concerns of logical empiricism's descendant—the analytic philosophers of science—have often been narrowly restricted to those semantic questions that can also be regarded as questions of form. Syntactic issues and those semantic issues that have been framed as questions of form will be called "formal" here. These include the logical form of scientist laws and theories, the structure of scientific explanations and inference, the form of counterfactuals, and so on (Sarkar 1998: 19).

Sin que podamos extendernos en cuanto a la justificación dada por el autor, resulta importante aclarar que dicha clasificación no coincide con la dada entre sintáctica y semántica, en la medida en que para Sarkar algunos de los análisis semánticos son también formales (Sarkar 1998). En el caso de los aspectos sustantivos, según Sarkar, se agrupan bajo dos interrogantes:

- (i) how is the system that is being studied [and the behaviour of which is potentially being explained (or reduced)] represented?, and,
- (ii) what, exactly, has to be assumed about objects and their interactions for the explanation to work? (Sarkar 1998: 39).

Estas dos preguntas concentran los aspectos sustantivos, considerados por Sarkar como los de mayor interés, tanto en términos científicos como filosóficos. Ciertamente, no es nuestro interés aquí dirimir la importancia relativa de ambos aspectos. Sin embargo, cabe mencionar que en este trabajo nos focalizaremos en los sustantivos.

Siguiendo el análisis, Sarkar introduce tres criterios que pueden utilizarse para clasificar las diferentes reducciones. Veamos muy brevemente de qué se trata cada uno de ellos. El primero es, justamente, el criterio de fundamentalismo. Sarkar lo entiende en un sentido aproximado al anteriormente mencionado por Wilson: en lo relativo a lo epistemológico, la explicación de un sistema invoca factores de un dominio diferente y los aspectos a ser explicados son el resultado sólo de las reglas operativas. El segundo criterio es el de una "jerarquía abstracta", que es cuando:

...the representation of the system has an explicit hierarchical organization, with the hierarchy constructed according to some independent criterion (that is, independent of the particular putative explanation), and the explanatory factors refer only to properties of entities at lower levels of the hierarchy (Sarkar 1998: 43).

Por último, es presentado el criterio de "jerarquía espacial", que es cuando dicha estructuración jerárquica se presenta en un espacio físico: "...entities at lower levels of the hierarchy are spatial parts of entities at higher levels of the hierarchy" (Sarkar 1998: 44). El análisis que realizaremos en este trabajo considerará estos tres criterios, a los fines de profundizar la comprensión de la reducción estudiada. Previo a ello, comencemos por presentar las características generales de esta reciente relación disciplinar.

IV. LA MACROECOLOGÍA Y LA TEORÍA METABÓLICA ECOLÓGICA

En el último tercio del siglo XX fueron revisados algunos de los aspectos fundamentales de la ecología. En particular, a fines de la década de los ochenta se originó la denominada macroecología, centrada en estudios comparativos entre taxones de muy alta jerarquía (Ginzburg y Colivan 2004). En términos generales, este tipo de estudio indaga de manera comparativa a las especies relacionadas filogenéticamente, garantizando así su pertenencia al mismo gremio ecológico¹ (Brown y Maurer 1987; 1989). De este modo, se indica que para la macroecología la unidad de análisis es la especie biológica (Brown 2003; Odum, et al. 2008).

En cuanto a los aspectos metodológicos, esta disciplina opera a partir de la consideración y medición de un (o de una cantidad baja de) individuo(s) como representativo(s) de cada una de las especies estudiadas. En cuanto a los caracteres analizados, los trabajos realizados en la década de los noventa consideraron al tamaño corporal (relacionado de manera conceptual con los requerimientos energéticos, nutritivos y de espacio individual de un organismo), la densidad poblacional local (indicador de la cantidad de individuos presentes en un área común) y/o el rango geográfico de las especies (que se relaciona con el área espacial y el conjunto de condiciones ambientales que toleran todas las poblaciones de una especie dada). Asimismo, una de las aproximaciones dadas desde la macroecología fue estudiar patrones estadísticos emergentes obtenidos de la combinación de dichas variables. Resulta interesante destacar que las variables mencionadas corresponden a niveles diferentes de la organización jerárquica ecológica (Brown y Maurer 1987; 1989; Brown 2003).

Cabe mencionar aquí que, en sus inicios, la macroecología se trató meramente de un conjunto fenoménico. Es decir, no presentó ningún tipo de marco teórico definido capaz de dar cuenta de sus propios patrones.

De esta manera, los patrones generados a partir del registro de las variables mencionadas eran explicados, en los años siguientes a su origen, acudiendo a procesos tales como la extinción diferencial, la especiación, la colonización o las restricciones energéticas (Brown y Maurer 1987). Según algunos autores, esta ausencia teórica encontró justificación, al menos en parte, por ser la macroecología una subdisciplina de reciente aparición (Gaston y Blackburn 2000). Posteriormente, en la última década, es incorporado en la disciplina un marco conceptual. Es así que a partir de las investigaciones realizadas por Brown y colaboradores se incluye en el 2004 a la denominada "teoría metabólica de la ecología" (TME) como conjunto teórico de la macroecología. La incorporación de este marco teórico permitió explicaciones de causas proximales, a partir del análisis de las tasas metabólicas, susceptibles de ser estudiadas en condiciones experimentales dentro del laboratorio (di Pasquo y Folguera, 2009). En términos generales, podemos resumir a la TME mediante la presentación de dos hipótesis principales:

- * *La primera hipótesis (h1)* se centra en la relación entre el tamaño corporal, la temperatura y el metabolismo de los organismos (Brown, et al. 2004).
- * *La segunda hipótesis (h2)* se focaliza en la relación del metabolismo de los organismos con el flujo energético y el flujo de materia de las poblaciones, las comunidades y los ecosistemas (Brown, et al. 2004).

De lo anterior se desprende que, en términos generales, a partir de una combinación de los efectos del tamaño corporal, la temperatura corporal y el metabolismo de los individuos permite dar cuenta de la estructura y la dinámica de la ecología de sistemas (ecología de poblaciones, de comunidades y de ecosistemas) (Brown, et al. 2004) (figura 1).

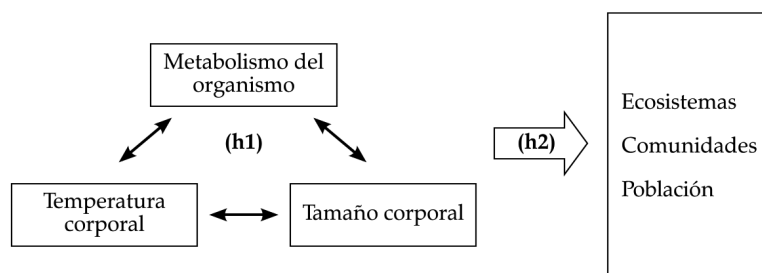


FIGURA 1

Representación gráfica de las principales hipótesis de la teoría metabólica de la ecología. La primera hipótesis indica la relación establecida entre el metabolismo de los organismos, el tamaño corporal y la temperatura de los seres vivos (h1). La segunda hipótesis se centra en la relación entre dichas variables y los patrones fenoménicos dados a nivel poblacional, comunitario y de ecosistemas (h2).

Dada la multiplicidad en cuanto a los niveles superiores de la jerarquía ecológica efectivamente reconocidos (sección I) y habiendo presentado de manera somera a la macroecología y a la TME (sección III), en esta instancia cabe el siguiente interrogante: ¿Sobre qué niveles “descansa” la macroecología? Retomando la jerarquía propuesta por Brown (2003) (uno de los principales impulsores de la macroecología y de la TME) se reconocen los siguientes niveles²: organismo, población, especie, linajes monofiléticos y la biosfera. Como se mencionó, la unidad de estudio de la macroecología es la especie y, por otro lado, los patrones analizados provienen de la comparación entre las mismas. En este sentido, pareciera que la macroecología indaga las entidades correspondientes a los niveles superiores de la jerarquía mencionada.

V. RELACIONES DISCIPLINARES:

LA TEORÍA METABÓLICA ECOLÓGICA Y LAS PRETENSIONES REDUCTIVAS

Tal como mencionamos, es posible establecer en la biología contemporánea cierta correspondencia entre cada uno de los niveles que componen las jerarquías (sean ecológicas o genealógicas) y las disciplinas que estudian tales niveles (Eldredge 1985). En el caso de la macroecología, en principio parecen ser incluidos los niveles superiores de la jerarquía ecológica, por encima de los propios analizados por la ecología de comunidades, la ecología de poblaciones y la de ecosistema. Sin embargo, esta afirmación en apariencia trivial, necesita ser revisada de manera crítica. Avancemos un poco antes de volver a ella.

En un trabajo anterior (di Pasquo y Folguera 2009), realizamos una aproximación a las relaciones epistemológicas y ontológicas entre la macroecología y la microecología. En cuanto a las relaciones epistemológicas reconocimos un intento reductor desde la microecología a la macroecología, en particular a la TME³:

Much of the variation among ecosystems, including their biological structures, chemical compositions, energy and material fluxes, population processes, and species diversities, depends on the metabolic characteristics of the organisms that are present (Brown, et al. 2004, 1772).

Como pudimos ver, en esta primera aproximación se intenta reducir la microecología a la TME. De este modo, un primer análisis de los trabajos enmarcados en la TME permite reconocer intentos reductivos tanto en el aspecto epistemológico como ontológico (figura 2). En el plano epistemológico se registra la búsqueda de una reducción hacia los niveles superiores de la jerarquía ecológica sobre los que opera la macroecología (Cf. di Pasquo y Folguera 2009) (figura 2a). De este modo, se presenta una reducción en el sentido opuesto a las reducciones clásicas, donde la teoría de los niveles superiores de la jerarquía se reducen a las teorías de los

niveles inferiores de la jerarquía (por ejemplo de la biología a la física). Paralelamente al escenario reductor epistemológico, en la dimensión ontológica la reducción parece darse desde las entidades correspondientes a la macroecología (las especies) hacia aquellas que se corresponden más con la fisiología que con la ecología. ¿Cuáles son ellas? En general, tal como corresponde con un tipo de investigación propia desde la fisiología, las entidades parecen corresponderse a los niveles organísmicos o, en todo caso, algún nivel inferior lindante al individual (figura 2b): “*The [metabolic theory of ecology] rests heavily on individual-level phenomena, which by aggregation allow one to make predictions upon whole-system patterns, processes, and rates*” (Marquet, et al. 2004: 1795). Esta reducción, en principio, parece complementarse con la propia entre las entidades correspondientes a la ecología de poblaciones, de comunidades y de ecosistemas y el organismo biológico (figura 2b).

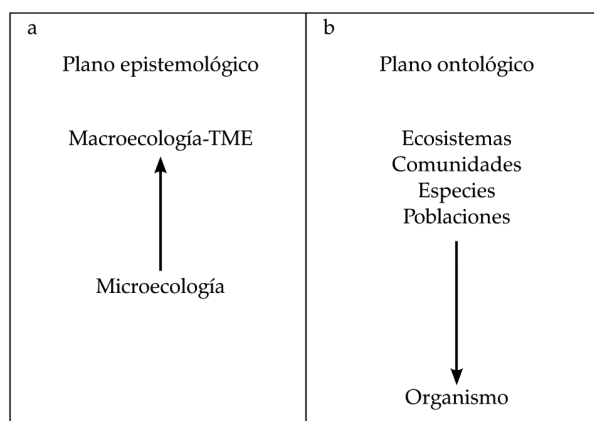


FIGURA 2
Resumen de las relaciones disciplinares entre macroecología y microecología (ecología de ecosistemas, de comunidades y de poblaciones) presente en los trabajos enmarcados en la teoría metabólica de la ecología (TME) (di Pasquo y Folguera, 2009). (a) Reducción epistemológica de la microecología (ecología de ecosistemas, de comunidades y de poblaciones) a la macroecología con su conjunto teórico de la TME, y (b) reducción ontológica de las entidades correspondientes a los niveles superiores al organismo. Las flechas señalan el sentido de las reducciones correspondientes.

Es oportuno aquí reflexionar críticamente sobre nuestras propias “pisadas”. Hemos mencionado que en términos epistemológicos estamos frente a un escenario reductor desde la microecología hacia la macroecología y, a su vez, un escenario reductor pero con signo opuesto en el plano ontológico.

Ahora bien, quizás convenga revisar críticamente el sentido de la reducción epistemológica mencionada: ¿hacia cuál nivel ocurre efectivamente? Como dijimos en una primera aproximación, pareciera que el signo de la reducción epistemológica no acompaña al de la reducción ontológica. Para responder a este interrogante resulta significativo recuperar las hipótesis correspondientes al marco teórico de la TME (mencionadas en la sección anterior). Recordemos entonces que la segunda hipótesis relaciona la tasa metabólica con la microecología (la ecología de poblaciones, de comunidades y de ecosistemas). En particular, dicha hipótesis pareciera establecer una relación entre el nivel individual y los niveles correspondientes a la microecología. Es así como más allá de lo mencionado de manera general, el análisis parece centrarse en un atributo del organismo: la tasa metabólica. De esta manera, la tasa metabólica actúa como una variable reductora desde la cual se pueden buscar las causas de fenómenos registrados sobre los niveles superiores de la jerarquía ecológica:

Metabolic theory predicts how metabolic rate, by setting the rates of resource uptake from the environment and resource allocation to survival, growth, and reproduction, controls ecological processes at all levels of organization from individuals to the biosphere (Brown, et al. 2004: 1771).

Así, el análisis de las hipótesis centrales de la TME pone en evidencia que la misma está formada por enunciados afines a la fisiología. De este modo, se reconoce un ingreso de la fisiología a la ecología a través de la TME, evidenciándose la pretensión de reducir la microecología a la macroecología (figura 3). A su vez, en este contexto resulta importante responder el interrogante que hemos dejado en suspenso anteriormente: ¿a qué nivel de la jerarquía ecológica está asociada la tasa metabólica? En una primera aproximación, se puede sostener que dicho atributo es propiamente de carácter fisiológico, y no de la tradición ecológica previa a la consolidación del área de la ecofisiología evolutiva. Resulta claro que este carácter tiene injerencia central en el funcionamiento de los organismos biológicos según el conjunto teórico en la fisiología de la actualidad. Este acento en el funcionamiento de los organismos permite anticipar que la TME, si bien busca dar cuenta de los niveles superiores de la jerarquía, como marco teórico se constituye de enunciados referidos al nivel individual donde se encuentran las causas (y los procesos) que luego dan cuenta de los fenómenos (y patrones) correspondientes a la microecología. Así pues, la reducción epistemológica acompaña efectivamente a la reducción ontológica hacia los niveles inferiores de la jerarquía ecológica (figuras 3a y 3b).

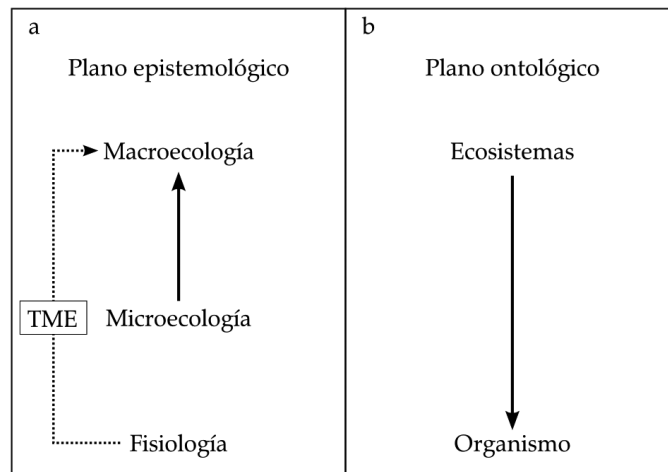


FIGURA 3
Relaciones entre disciplinas y niveles en la jerarquía ecológica, según los trabajos enmarcados en la teoría metabólica de la ecología (TME). Las flechas continuas señalan el sentido de las reducciones entre la macroecología y otras disciplinas de la biología. (a) Reducción epistemológica de la microecología (ecología de ecosistemas, de comunidades y de poblaciones) a la macroecología. La TME es exportada desde la fisiología (línea punteada), por lo que la reducción tendría un sentido inverso al propuesto (hacia los niveles inferiores). (b) Reducción ontológica de las especies (entidades de la macroecología) al organismo. A las entidades de la microecología no se les presenta valor ontológico desde los principales trabajos de la TME.

Entonces, la TME —uno de los conjuntos teórico de la macroecología en la actualidad— se presenta como un “medio” a través del cual la microecología busca ser reducida a la fisiología. Esto puede reconocerse a partir de algunas evidencias. Por ejemplo, en el plano epistemológico se reconoce el intento de dar cuenta de la microecología a través de la TME, en casos tales como lo de la dinámica poblacional (ejm. tasas de crecimiento poblacional o densidad poblacional), aspectos comunitarios (ejm. interacciones interespecíficas o la diversidad de especies), así como aspectos ecosistémicos (ejm. tasas de producción de biomasa y respiración o bien patrones de la dinámica trófica). En cuanto al plano ontológico, permanecen los análisis previos: la unidad de análisis de la TME (la especie) es reducida a la unidad de análisis propia de la fisiología (el individuo). Es interesante notar cómo esta reducción ontológica descansa en gran medida sobre el supuesto de que el mundo viviente posee un esquema común en cuanto su funcionamiento energético, es decir, las redes metabólicas no serían

propias del individuo o de la población, sino características de la especie (Kooijman 2000). Del mismo modo: "*Metabolism sustains life and controls the growth, reproduction, and longevity of living entities*" (Marquet, et al. 2004: 1794). Así, a través del metabolismo se pretende explicar la mayor parte de los fenómenos observados en los distintos niveles de la jerarquía ecológica (Nuñez, et al. 2007). En resumen, la TME es presentada potencialmente con un carácter reductor, tanto epistemológicamente, como en cuanto con las entidades con las que opera.

VI. APUNTES FINALES:
LA TME Y EL DEBATE HOLISMO-REDUCCIONISMO

En este recorrido hemos problematizado el esquema reductor que se presenta desde la macroecología a la microecología (ecología de poblaciones, ecología de comunidades y ecología de ecosistemas). En este contexto, es interesante incorporar aquí la caracterización que los propios autores de la TME otorgaron al rol que la misma ha ocupado dentro de la ecología durante la última década. En este sentido, Brown, en el prefacio de su libro *Macroecología*, menciona que la misma es un programa de investigación holístico, en contraste con el programa de investigaciones de la ecología tradicional que presenta un neto corte reduccionista (Brown 2003). Según su visión, la macroecología busca relevar patrones macroscópicos que incluyen la comparación entre muchas especies, descansando entonces sobre los niveles superiores de la jerarquía ecológica.

Ahora bien, ¿puede ser entendida como holista una propuesta como la de la TME? Repasemos brevemente qué entendemos por holismo. En principio, Smuts en el año 1926, estableció al principio holista como que la totalidad no es la mera sumatoria de sus partes. A su vez, Egler en 1942, introdujo el principio holista a la ecología como un concepto de organización jerárquica de la naturaleza (Naveh y Lieberman 2001). Ciertamente, luego de estos inicios, la consideración de la visión holista (al menos desde el discurso) ha sido una constante en las investigaciones en ecología. Al respecto, MacArthur, en su libro *Geographical Ecology* (1972), señala que la mayoría de los científicos cree que las propiedades del todo son una consecuencia de la interacción entre los componentes. Sin embargo, tal como se ha señalado, la TME presenta un enfoque reductor en las dimensiones epistemológicas y ontológicas que se opone a la tendencia holista originalmente propuesta por los defensores de la macroecología. En efecto, las hipótesis principales de la TME señaladas se caracterizan por ser enunciados que privilegian el nivel individual donde se buscan los procesos que dan origen a los fenómenos correspondientes a los niveles superiores de las jerarquías ecológicas, indagados por las diferentes disciplinas correspondientes a la microecología. En este sentido, pareciera que a través de la TME se "encubre" una reducción de la microecología a la

fisiología exacerbando al individuo como la unidad fundamental. Más aún, si se parte de la clasificación realizada por Sarkar (presentada en la sección III) podemos reconocer que estamos en un caso de "reducción fuerte". Esto se debe a que no sólo estamos en un caso de prioridad de ciertos niveles y de las disciplinas que los indagan, sino que, a la vez, la jerarquía en cuestión utiliza como criterio independiente justamente a la espacialidad. De este modo, siguiendo a Sarkar:

...once the entities in the hierarchy become spatial parts, their interactions are defined by the known interactions of these spatial parts (Sarkar 1998: 45).

Por ello, reconocemos que no sólo no es posible reconocer un carácter holista en el caso aquí analizado sino que, más aún, parece tratarse de un escenario fuertemente reductivo, para el cual resulta dificultoso hallar ejemplos exitosos en la biología.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer a la Universidad de Buenos Aires y al CONICET, organismos que han permitido la elaboración del presente trabajo.

NOTAS

- 1 Refiere a un conjunto de especies que explotan un mismo recurso, de igual manera e independientemente de su grupo taxonómico (Jaksic 2001).
- 2 Según Brown (2003), el nivel comunitario es remplazado por el nivel específico, debido a que este último puede ser delimitado espacio-temporalmente, mientras que el comunitario no. Por otro lado, el ecosistema no es considerado un nivel de la jerarquía, debido a que el mismo no es una entidad biológica estricta, ya que incorpora los componentes abióticos del ambiente.
- 3 El análisis reconoció diferentes tipos de relaciones entre ambos campos, aun dentro del mismo escenario reductor: de causalidad, de dependencia, de mera restricción, de relación explicativa o de mera conexión (di Pasquo y Folguera 2009).

BIBLIOGRAFÍA

- Ahl, V. y Allen, T. F. H. (1996), *Hierarchy Theory. A Vision, Vocabulary and Epistemology*. Nueva York: Columbia University Press.
- Brandon, R. N. (1996), *Concepts and Methods in Evolutionary Biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Brown, J. H., y Maurer, B. A. (1987), "Evolution of species assemblages: effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the North American avifauna," *American Naturalist* 130: 1-17.
- Brown, J. H. y Maurer, B. A. (1989), "Macroecology: the division of food and space among species on continents," *Science* 243: 1145-1150.
- Brown, J. H. (2003), *Macroecología*, México: Fondo de Cultura Económica.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., West, G. B. y Savage, V. M. (2004), "Toward a metabolic theory of ecology," *Ecology* 85: 1771-1789.
- Bunge, M. (1961), "La metafísica, epistemología y metodología de los niveles," en L. L. Whyte, A. G. Wilson, y D. Wilson (eds.), *Las estructuras jerárquicas*, Madrid: Alianza Editorial, pp. 33-46.
- Bunge, M. (2004), *Emergencia y convergencia*. Barcelona: Gedisa.
- di Pasquo, F. M. y Folguera, G. (2009), "Tres dimensiones del reduccionismo en el contexto de la teoría metabólica ecológica," *Principia* 13: 51-65.
- Eble, G. J. (2005), *Morphological Modularity and Macroevolution: Conceptual and Empirical Aspect en Modularity Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. Cambridge: The MIT Press.
- Eldredge, N. (1985), *Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*. Nueva York: Oxford University Press.

- Feibleman, J. K. (1965), "The integrative levels in nature," en B. Kyle (ed.), *Focus on Information & Communication*. Londres: ASLIB, pp. 27-41.
- Gaston K. J. y Blackburn T. M. (2000), *Pattern and Process in Macroecology*. Londres: Blackwell Science.
- Ginzburg, L. y Colyvan, M. (2004), *Ecological Orbits. How Planets Move and Population Grow*. Oxford: Oxford University Press.
- Jaksic, F. (2001), *Ecología de Comunidades*. Santiago de Chile: Ed. Universidad Católica de Chile.
- Kooijman, S. A. L. M. (2000), *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lombardi, O. y Labarca, M. (2005), "The ontological autonomy of the chemical world," *Foundations of Chemistry* 7:125-148.
- Marquet, P. A., Labra, F. A. y Maurer, B. A. (2004), "Metabolic ecology: Linking individuals to ecosystems" *Ecology* 85:1794-1796.
- MacArthur, R. H. (1972), *Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species*. Londres: Princeton University.
- Mayr, E. (1982), *The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution and Inheritance*. Harvard: Belknap.
- MacMahon, J. A., Schimpf, D. J., Andersen, J. C., Smith, K. G. y Bayn Jr., R. L. (1978), "Levels of biological organization: an organism-centered approach", *Bioscience* 28: 700-704.
- Milsum, J. H. (1978), "La base jerárquica de los sistemas vivientes", en Von Bertalanffy, L. (ed.), *Tendencias en la teoría general de los sistemas*. Madrid: Alianza Editorial.
- Morrone, J. J. (2004), "La zona de transición sudamericana: caracterización y relevancia evolutiva," *Acta Ent. Chilena* 28: 41-50.
- Naveh, Z. y Liberman, A. S. (2001), *Ecología de Paisajes. Teoría y Aplicación*. Buenos Aires: Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires.
- Núñez, P. G., Núñez, M. A. y Ruggiero, A. (2007), "Macroecología entre el reduccionismo y el diálogo", en L. Salvatico y P. García (eds.), *Epistemología e Historia de la Ciencia* 13: 404-9. Córdoba: Centro de Investigaciones de la Facultad de Filosofía y Humanidades de la Universidad Nacional de Córdoba.
- Odum, E. (1994), *Ecología: El vínculo entre las ciencias naturales y las sociales*. México: Continental.
- Odum, E. y Barrett, G. W. (2008), *Fundamentos de ecología*. México: Cengage Learning.
- Pattee, H. H. (1976), "El problema de la jerarquía biológica", en Waddington, C. H. (ed.), *Hacia una biología teórica*. Madrid: Alianza Editorial.
- Rose, S. (2001), *Trayectorias de vida*. Barcelona: Granica.
- Salthe, S. N. (2002), "Summary of the principles of hierarchy theory," *General Systems Bulletin* 31: 13-17.
- Sarkar, S. (1998), *Genetics and Reductionism*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Valentine, J. W. (1973), *Evolutionary Paleocology of the Marine Biosphere*. Nueva York: Prentice-Hall.
- Von Bertalanffy, L. (1972), "The history and status of general systems theory," *The Academy of Management Journal* 15: 407-426.
- Wilson, D. S. (2003), "Pluralism, entwinement, and the levels of selection" *Philosophy of Science* 70: 531-552.