

LA RED TEÓRICA DE LA FECUNDACIÓN POR DOBLE SIMIENTE

Mario Casanueva L.

Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa
Departamento de Filosofía

Introducción

La filosofía formal de la ciencia de nuestro siglo nació fuertemente influida por el abandono de la mecánica clásica en favor de la relativista. Ello hizo que la mayoría de los filósofos de los primeros años centraran su atención en las disciplinas físicas y, a grandes rasgos, tal decisión se convirtió en tradición durante por lo menos un siglo (1920-1970). Actualmente esta situación ha cambiado y muchos son los filósofos de la ciencia que centran sus trabajos en territorios de otras disciplinas. Así, los últimos veinte años han visto un florecimiento espectacular de la filosofía de la biología.

Dentro de la biología las diferentes genéticas y la Teoría de evolución por selección natural han sido las dos teorías que más han llamado la atención de los filósofos. Dentro de los enfoques formales o semiformales, diferentes aspectos de la genética han sido objeto de estudio de varias escuelas metateóricas posteriores a Kuhn. Entre ellos encontramos los análisis de la llamada concepción semántica (Lloyd, Beatty, Thompson y Lewontin);¹ los de la escuela de Shapere (Shapere y Darden)² y los de la concepción estructural de teorías (Balzer y Dawe, Lorenzano y Casanueva).³

¹ Cfr. Lloyd (1984, 1988), Beatty (1982), Thompson (1988) y Lewontin (1975).

² Cfr. Shapere (1974a y b) y Darden (1991).

³ Cfr. Balzer y Dawe (1986), Lorenzano (1995) y Casanueva (1995).

Un rasgo común a la casi totalidad de éstos es que en su presentación se dan por supuestas teorías biológicas fundamentales cuyo análisis no es presentado. De hecho, con las muy contadas excepciones de los trabajos pioneros de Woodger⁴ (teoría de la descendencia) y los todavía no publicados trabajos de Klimovsky⁵ (teoría celular), tales teorías fundamentales no han sido objeto de ningún tipo de análisis formal.

El objetivo de este artículo es contribuir a llenar el hueco existente en lo que concierne a las teorías presupuestas por la genética clásica (también llamada mendeliana) y, en particular, diferenciar claramente las tesis sobre la fecundación empleadas por Mendel y los primeros mendelianos. El breve espacio de este artículo no permite un tratamiento exhaustivo de todos los aspectos presupuestos por tales teorías genéticas. Por tal motivo, me he circunscrito solamente a las teorías de la fecundación. Por otra parte, esta presentación no sigue las vicisitudes concretas de la historia, sino que se limita a una presentación anacrónica de dichas teorías. Sin embargo, este es tan sólo un primer paso.

Las tesis de Mendel sobre la fecundidad

Una comprensión cabal de la herencia sólo puede alcanzarse a partir del conocimiento profundo de los hechos biológicos de la reproducción. Actualmente sabemos, sobre todo gracias a los trabajos de A. Schneider (1873), O. Bütschli (1873), O. Hertwig (1875), H. Fol (1879), W. Flemming (1878), E. van Beneden (1883), W. Roux (1883), E. Strasburger (1884, 1894), A. Weismann (1887), K. Rabl (1885), W. Sutton (1890) y T. Boveri (1888, 1891), entre otros, que el hecho crucial de la reproducción sexual es la fusión de los núcleos de los gametos durante la fecundación y que los núcleos gaméticos, y en particular sus cromosomas, son los portadores de los materiales hereditarios. En la época en que Mendel publicó sus estudios se ignoraban todos estos conocimientos. Dado que no fueron reclamados por nadie después de su muerte, los manuscritos particulares del ilustre agustino fueron quemados. Ignoramos cuáles eran exactamente las ideas que tenía acerca del proceso de fecun-

⁴ Cfr. Woodger (1937, 1952 y 1959).

⁵ Cfr. Klimosky (1998) en preparación.

dación y reproducción de los seres vivos.⁶ Afortunadamente, sus textos y su forma de trabajo nos permiten inferir cuáles eran sus consideraciones.

Podría pensarse que las concepciones de Mendel sobre la fecundación son de poca importancia, pero tal no es el caso. En animales y plantas superiores, el paso de una generación a otra es un problema de reproducción, de sexualidad. Las tesis de Mendel sobre la fecundación suministran una gran parte del terreno de contrastación de su teoría.⁷

Mendel en sus *Versuche*, considera que los híbridos por él obtenidos provienen de la conjunción de una célula germinal con una célula polínica. Por otra parte, Mendel, en contra de la opinión de autores tan prestigiados como el mismo Darwin, se había percatado de que un grano de polen basta para lograr la fecundación.

Pero me pareció tan importante la opinión de Naudin y Darwin de que un único grano de polen no basta para fecundar el óvulo, que [la di por buena y] no me decidí a experimentarlo sin dilación. Usé *Mirabilis jalappa* como planta experimental, según había hecho Naudin; sin embargo, el resultado obtenido es completamente diferente. Partiendo de fecundaciones con granos de polen únicos, obtuve 18 semillas bien desarrolladas y de ellas otras tantas plantas [...] Según Naudin, son necesarios tres por lo menos.⁸

De acuerdo con esto podemos postular que nuestro autor concebía que la semilla que da origen a la planta procede de la fecundación de un solo óvulo de la planta madre por un solo grano de polen de la planta padre.

⁶ A principios de 1905, W. Bateson realizó un viaje al monasterio de Brno para informarse acerca de la génesis de la obra de Mendel. Lamentablemente, el sucesor de éste, el padre Anselm Rambousek, ordenó pocos años antes la quema de todas las notas personales y la correspondencia de su antecesor, pues hasta ese momento no habían sido solicitadas.

⁷ El caso corresponde a lo que la Concepción Estructural de Teorías ha denominado “teorización”. Al igual que la mecánica clásica de partículas se “monta” (o si se prefiere, se “construye”) sobre la cinemática galileana, la teoría de hibridación de Mendel está montada sobre sus tesis acerca de la fecundación

⁸ Mendel, J. G. (1870b: 92). Según Mayr, la opinión de Darwin estaba basada en un malentendido del trabajo de Naudin quien, de hecho, había adoptado la hipótesis de un grano de polen. (Cfr. Mayr, E., 1982: 663.)

Como mencionamos anteriormente, estas tesis son habitualmente presupuestas en las reconstrucciones y se esconden tras la forma en que es recuperada la noción de descendencia. En mi opinión, constituyen por sí solas una miniteoría de la fecundación que, a falta de mejor nombre, he denominado Teoría de la Fecundación Sexual Unigamética (FU), a fin de diferenciarlas de otras teorías de la fecundación que podemos encontrar en el siglo XIX.

Si deseamos entender una determinada teoría genética, es decir, una teoría de los fenómenos de la herencia, debemos, ante todo, entender cuál es el mecanismo reproductivo que tal teoría postula (o si se prefiere, presupone). No cualquier mecanismo reproductivo es compatible con cualquier tipo de genética. Así, por ejemplo, debido a la estructura reproductiva de las bacterias, la genética mendeliana es, en principio, inaplicable a las mismas.⁹ Por regla general, en los organismos sexuados la esencia del mecanismo reproductivo radica en la fecundación. La importancia de las tesis de Mendel sobre la fecundación ya ha sido señalada. Constreñirse únicamente a la reproducción sexual le permitió separar el fenómeno de la herencia de otros fenómenos biológicos tales como la regeneración o el desarrollo de yemas vegetales; de esta manera escapó a la confusión de que fueron presa la mayoría de sus contemporáneos.

A continuación se presenta, a la manera estructural, una serie de predicados conjuntistas que nos permiten establecer la porción de la red de especializaciones nucleares correspondiente a la teoría de la fecundación por doble simiente (DS). Como veremos, no todos los elementos de esta red fueron considerados por Mendel.

Para la reconstrucción que se presenta aquí, conviene aclarar que aunque Mendel hable de “célula huevo” o de “célula polínica”, no atribuye a estas entidades ninguna propiedad intrínsecamente celular (como sería, por ejemplo, la posesión de un núcleo). Así, a fin de no embrollar más las cosas, la reconstrucción presentada no enfatiza este aspecto, el cual sí debe ser subrayado en otras teorías de la fecundación.

⁹ Tal aplicación sólo es posible en dos casos: *a*) cuando los genes estudiados se presentan en estado diploide (genes presentes tanto en plásmidos como en el cromosoma bacteriano) y *b*) cuando el investigador “construye” cepas bacterianas diploides (recuérdense los célebres trabajos de Jacob y Monod). Ambos casos fueron desarrollados en momentos históricos muy posteriores a los analizados aquí. Agradezco al dictaminador anónimo de este trabajo el haberme recordado este aspecto de la genética bacteriana.

Soy totalmente consciente de que la DS presupone varias teorías, entre otras una teoría de la sexualidad, pero, puesto que hay que parar en algún punto, éstas no serán consideradas aquí.

Reconstrucción de la red de especialización nuclear de DS¹⁰

La base de contrastación de DS (BDS)

$m \in \text{BDS} \text{ sys} \exists^v : M, H, P, O, Z, T, \lambda, \eta, \omega, \kappa \ \& \ \theta$ tales que:

- 0) $m = \langle M, H, P, O, Z, T, \lambda, \eta, \omega, \kappa, \theta \rangle$
- 1) M, H, P, O, Z & T son conjuntos no vacíos y finitos
- 2) T es isomorfo con un segmento de \mathbb{N} . $1 \leq |T| \leq \aleph_0$
- 3) $(M \cup H), (P \cup O), Z$ & T son ajenos tomados dos a dos
- 4) $\lambda: T \rightarrow \wp(\cup(M, H, P, O, Z))$
- 4.1) $\forall x \in \cup(M, H, P, O, Z), \exists! \tau \in T$ tal que: $x \in \lambda(\tau)$
- 5) $\forall t \in T, \eta: M \cap \lambda(t) \rightarrow \wp(P \cap \lambda(t))$
- 5.1) $\forall p \in P, \exists! x \in M$ tal que: $p \in \eta(x)$
- 6) $\forall t \in T, \omega: H \cap \lambda(t) \rightarrow \wp(O \cap \lambda(t))$
- 6.1) $\forall o \in O, \exists! x \in H$ tal que: $o \in \omega(x)$
- 7) $\forall t \in T, \tau: Z \cap \lambda(t) \rightarrow ((M \cup H) \cup \wp(M \cup H)) \cap \lambda(t)$
- 8) $\forall t \in T, \theta: (\wp(M) - \phi) \times H \cap I(t) \rightarrow (\wp(M \cup H)) \cap \lambda(t+1)$

Notas semánticas sobre BDS (“axiomas de interpretación”)

- 0) Al igual que en el resto de las reconstrucciones anteriores, los elementos que constituyen DS se representan mediante una estructura matemática a la manera de la Teoría de modelos.¹¹

¹⁰ La reconstrucción de esta red ha sido realizada de acuerdo con los cánones de la Concepción Estructural de Teorías. Una formulación completa de la misma puede verse en Balzer, Moulines, Sneed (1987). Presentaciones menos técnicas de la misma pueden encontrarse en las obras de Moulines citadas en la bibliografía.

¹¹ Las mayúsculas indican conjuntos y las griegas funciones. En las sucesivas reconstrucciones se obviará la nota aclaratoria respectiva al punto 0), pues es idéntica en todos los casos.

- 1) El conjunto M representa la noción de individuo masculino. El conjunto H representa la noción de individuo femenino. El conjunto P representa la noción de entidad reproductora masculina (polen o espermatozoide). El conjunto O representa la noción de entidad reproductora femenina (óvulo u ovocélula). El conjunto Z representa la noción de cigoto (huevo fecundado). Por último, T representa una noción de tiempo generacional. Es decir, los elementos de T nos indican el número que identifica a la generación de la cual estamos hablando. Todos estos conjuntos son no vacíos y finitos.
- 2) A diferencia de lo que ocurre en desarrollos teóricos posteriores, donde la noción de tiempo utilizada es isomorfa con un segmento de los Reales, aquí no requerimos una noción de tiempo que permita tener funciones diferenciables. En la DS nos basta que nuestra noción de tiempo nos permita contar las generaciones sucesivas.
- 3) Puesto que podemos contar con organismos hermafroditas y con igualdad morfológica y funcional en lo relativo a los gametos (isogamia), no todos los conjuntos de entidades biológicas considerados deben concebirse como ajenos entre sí. Esta propiedad se restringe a los conjuntos indicados.
- 4) λ es una función que nos indica cuáles son los miembros de los conjuntos M, H, P, O y Z que pertenecen a una determinada generación.
- 4.1) Este punto exige que a todas las entidades biológicas consideradas por la teoría se les pueda asignar una determinada generación a la cual pertenecen y que ésta sea única. Es decir, no existen entidades que pertenezcan a dos generaciones diferentes. Este axioma prohíbe la “reencarnación” de las diferentes entidades biológicas consideradas. En aras de la simplicidad, se considera únicamente el caso de las generaciones separadas.
- 5) η es una función que asocia a cada individuo masculino de una determinada generación el conjunto de entidades reproductoras masculinas de dicho individuo. Tratándose de animales, η corresponde a nuestra noción de espermatogénesis.
- 5.1) Este punto establece que para cada gameto masculino existe un y sólo un macho que lo produce.
- 6) ω es una función que asocia a cada individuo femenino, de una determinada generación, el conjunto de entidades reproductoras femeninas que dicho individuo produce. Tratándose de animales, ω corresponde a nuestra noción de ovogénesis.

- 6.1) Este punto establece que para cada gameto femenino existe una y sólo una hembra que lo produce.
- 7) κ corresponde a la noción intuitiva de “desarrollo ontogénico”; nos indica a qué individuos (masculinos o femeninos) de una determinada generación darán lugar los cigotos de dicha generación.
Puede parecer extraño que la función κ permita que un determinado cigoto pueda “desarrollarse” en más de un individuo. Esto obedece a determinadas particularidades de los organismos que presentan la llamada “alternancia de generaciones”. Volveré a este punto al hablar de la línea de especialización.
- 8) Intuitivamente, θ corresponde a la noción de descendencia. q es una función que asocia a cada “pareja” de progenitores de diferente sexo de una determinada generación el conjunto de descendientes *efectivos* de esa “pareja” en la siguiente generación (he entrecomillado el término “pareja” dado que, como se desprende de la caracterización de θ , las “parejas” constan de *una* madre y un conjunto de padres. Este último puede ser o no un conjunto unitario. La restricción a un solo padre aparece como una de las posibles especializaciones de la DS). En caso de que una determinada “pareja” no procrea descendientes, su imagen bajo q será el conjunto vacío. La regla que define q se determina empíricamente y se supone dada.
Las estructuras que satisfacen los axiomas 1) a 8) demarcan el territorio de contrastación de la DS. Como veremos a continuación, la extensión DS-teórica sobre BDS incluye únicamente un concepto DS-teórico.

La superestructura teórica de DS (MpDS)

$m \in \text{MpDS}$ syss \exists^v : M,H,P,O,Z,T, λ , η , ω , κ , θ & ρ tales que:

- 0) $m = \langle M,H,P,O,Z,T,l,h,w,k,q,r \rangle$
 1) $\langle M,H,P,O,Z,T,\lambda,\eta,\omega,\kappa,\theta \rangle \in \text{BDS}$
 2) “ $t \in T - \{0\}$, $r: Z \cap \lambda(t-1) \rightarrow (\emptyset(P)C O) \cap \lambda(t)$ ”

Notas semánticas sobre MpDS

- 1) Este punto establece que la estructura mencionada es un elemento de la base de contrastación de DS. A fin de cuentas, los Mp no son sino extensiones teóricas de los Mpp.
- 2) Si se considera en términos intuitivos, ρ es una función que asocia a cada cigoto de la generación $i+1$ un “par” de entidades reproductoras (una o varias masculinas y una femenina) de la generación anterior, de las cuales procede. ρ representa una manera particular de introducir el concepto de fecundación (este último no es otra cosa que el inverso de r).

Los modelos efectivos de DS (DS)

$m \in DS$ syss:

- 1) $m \in Mp$
- 2) “ $t \hat{I} T - \{0\}$ ”, “ $x \in (M \cup H) \cap \lambda(t+1)$,
 $\exists! MMx \in \wp(M \cap \lambda(t)) \ \& \ \exists! Hx \in H \cap \lambda(t) \ \&$
 $\exists! PPx = \{px \text{ tq.: } px \in \eta(y) \text{ donde } y \in MMx\} \ \&$
 $\exists! ox \in \omega(Hx) \ \& \ \exists! zx \in Z \cap \lambda(t)$ tales que:
 (i) $x \in \theta(\langle MMx, Hx \rangle)$
 (ii) $(\kappa(zx) = x) \vee (x \in \kappa(zx))$
 (iii) $\rho(zx) = \langle PPx, ox \rangle$

Notas semánticas sobre DS

- 1) Este punto establece que los modelos efectivos de DS están contenidos dentro de sus modelos potenciales (MpDS).
- 2) Este punto expresa la ley fundamental de DS; nos indica que para cada individuo x (masculino o femenino) de la generación $i+1$ (se excluyen los individuos de la primera generación) existen:
 - (i) un y sólo un conjunto de individuos masculinos de la generación anterior;
 - (ii) un y sólo un individuo femenino de la generación anterior;

- (iii) un y sólo un conjunto de células reproductoras masculinas producidas por los individuos masculinos mencionados en (i);
- (iv) una y sólo una célula reproductora femenina producida por el individuo femenino mencionado en (ii) y
- (v) un y sólo un cigoto de la generación $i+1$, tales que:
 - a) x es elemento de la descendencia del conjunto de los individuos masculinos de (i) (su (o sus) padre(s));
 - b) el desarrollo del cigoto de (v) da lugar a x o (exclusivo) x es un miembro del conjunto de individuos a los que da lugar el desarrollo del cigoto de (v) y
 - c) el cigoto de (v) procede del conjunto de gametos masculinos de (iii) y del gameto femenino de (iv).

Pasemos ahora a la formulación de las condiciones generales de ligadura del núcleo de DS.

Condiciones de ligadura DS

Apegándose estrictamente a las tesis estructurales propuestas por Stegmüller, las condiciones de ligadura que implican únicamente conceptos DS no teóricos pertenecen a teorías previas, pero puesto que no ha indicado más que muy vagamente cuáles serían tales teorías, he decidido presentar, al menos, tales condiciones.

1. A Í BDS satisface la ligadura de igualdad de espermatogénesis “ $(\eta=)$ ” (o, más brevemente, $A \in “(\eta=)”$) syss:

$$\square m_1, m_2 \in A, \square x \in M_{m_1} \text{ } \zeta \text{ } M_{m_2}. \square \eta_{m_1}(x) = \eta_{m_2}(x)$$

2. Igualdad de ovogénesis “ $(\omega=)$ ”.

BDS \supseteq $A \in “(\omega=)”$ syss:

$$“m_1, m_2 \in A, \square x \in H_{m_1} \cap H_{m_2}. \square \omega_{m_1}(x) = \omega_{m_2}(x)”$$

3. Igualdad de crecimiento “($\kappa=$)”.

BDS \supseteq A \in “($\kappa=$)” syss:

$$“m_1, m_2 \in A, \forall x \in Z_{m_1} \cap Z_{m_2}: \square_{m_1}(x) = \square_{m_2}(x)”$$

4. Igualdad de descendencia “($\square=$)”.

BDS \supseteq A \in “($\square=$)” syss:

$$“m_1, m_2 \in A, \forall X \subseteq M_{m_1} \cap M_{m_2}, X \neq \emptyset \ \& \ \forall y \in H_{m_1} \cap H_{m_2} \text{ se cumple que:} \\ \exists t \in T_{m_1} \text{ tq. } (X \cup \{y\}) \subset \lambda_{m_1}(t) \ \& \ \exists t' \in T_{m_2} \text{ tq. } (X \cup \{y\}) \subset \lambda_{m_2}(t') \rightarrow \\ \theta_{m_1}(\langle X, y \rangle) = \theta_{m_2}(\langle X, y \rangle).”$$

Finalmente, debemos presentar la ligadura correspondiente a nuestro único concepto T-teórico.

A \subseteq MpDS satisface la ligadura de igualdad de procedencia “($\rho=$)” syss:

$$“m_1, m_2 \in A, \forall x \in Z_{m_1} \cap Z_{m_2}: \rho_{m_1}(x) = \rho_{m_2}(x)”$$

Podría pensarse que algunas otras ligaduras de igualdad (de los padres, del cigoto o de los gametos que producen un determinado cigoto) deben ser añadidas, no obstante, éstas se derivan de las señaladas.

Especializaciones

Las especializaciones del núcleo básico de DS se construyen especificando paulatinamente: *a)* el número de gametos masculinos que participan en la fecundación, *b)* la forma de los diferentes tipos de gametos (masculinos y femeninos), *c)* la posesión o no de la condición hermafrodita, *d)* si tal condición es o no estricta, *e)* si es estricta, si se presenta aunada a la autofecundación, o *f)* si se presenta aunada a la alternancia de generaciones.

Fecundación unigamética (FU)

m e FU syss:

1) m e DS

2) $\forall t \in T - \{0\}, \forall x \in (M \cup H) \cap \lambda(t+1),$
 $\exists! Mx \in M \cap \lambda(t) \ \& \ \exists! Px \in \eta(Mx)$ tales que:
 $MMx = \{Mx\} \ \& \ PPx = \{Px\}$

Esta línea de especialización restringe los modelos de DS a aquellos en los que un y sólo un gameto masculino realiza la fecundación. Respecto al número de gametos masculinos que participan en este proceso, históricamente han existido varias líneas,¹² aunque todas —menos FU— fueron abandonadas. Las siguientes especializaciones son, todas ellas, ramificaciones de FU.

Básicamente existen dos líneas de ramificación y ambas dan lugar a nuevas ramificaciones que son incompatibles entre sí. Veamos:

Primera línea de especialización de FU: forma comparada de los diferentes tipos de gametos

Existen entre los organismos con fecundación sexual tanto aquellos cuyos gametos no están diferenciados en masculino y femenino, como aquellos en los que sí lo están. La igualdad de los gametos (isogamia) se observa principalmente en algunas algas verdes, hongos y protozoos, pero es poco frecuente. Si existe isogamia ambos gametos son móviles.

La desigualdad de los gametos se conoce como anisogamia y puede *a)* estar limitada a la diferencia de tamaño, siendo igual la forma, en cuyo caso ambos gametos son móviles o *b)* incluir tanto diferencias de forma como de tamaño. En este caso, por regla general, un óvulo grande e inmóvil es fecundado por un gameto masculino móvil (o al menos transportable) y pequeño (ovogamia), aunque se pueden observar

¹² Recuérdese la ya citada opinión de Darwin de que para realizar la fecundación en *Mirabilis J.* son necesarios al menos tres granos de polen.

diferentes grados de diferenciación. Las distintas ramificaciones de la anisogamia no se presentan aquí.¹³

Fecundación unigamética con isogamia (FUI)

m e FUI syss:

- 1) m e FU
- 2) $P = O$

La condición impuesta en 2) recupera la idea intuitiva de que no existe diferencia entre los tipos de gameto, por tanto, todos ellos pertenecen al mismo conjunto.

Fecundación unigamética con anisogamia (FUA)

m e FUA syss:

- 1) m e FU
- 2) $P \cap O = \emptyset$

El punto 2) recupera la idea intuitiva de que podemos diferenciar claramente entre los diferentes tipos de gametos, es decir, ningún gameto sería asignado a ambos conjuntos.

Segunda línea de especialización de FU: número de sexos que posee un individuo

Salvo pocas excepciones, la reproducción sexual es universal entre los eucariotes; en ellos existen tanto especies en las cuales los individuos poseen un y sólo un sexo

¹³ Para hacerlo bastaría con incluir una función que asignara un valor (cero o uno) a la movilidad de los tipos de gametos. En la ovogamia el valor de la movilidad del gameto femenino sería igual a cero.

(unisexuales) como especies en las que los individuos poseen ambos sexos (hermafroditas). Por regla general, la unisexualidad se presenta sólo en plantas y animales, en tanto que el hermafroditismo aparece en plantas, animales, protoctistas y hongos (*i.e.*, en todos los eucariotes). Obviamente, las líneas de especialización referentes a la posesión de un y sólo un sexo o a la presencia de ambos sexos en un individuo son mutuamente excluyentes.

Fecundación unigamética de unisexuados (FUS)

m e FUS syss:

1) m e FU

2) $M \dot{\subset} H = f \ \&$

3) $\forall x \in M \cup H, \exists! z_x \in Z \text{ tal que: } \dot{\sqsubset}(z_x) = x$

El punto 2) establece la unisexualidad: no existen individuos que sean a la vez machos y hembras. En principio, esta condición bastaría. Sin embargo, como una contingencia de la Naturaleza, en todos los organismos unisexuados el desarrollo del cigoto resulta en únicamente un individuo capaz de producir gametos. Por tal motivo, he incluido la condición 3) en esta especialización.

Los organismos unisexuados pueden o no presentar dimorfismo sexual (*i.e.*, igualdad de todas o la mayoría de las características morfológicas que no pertenecen estrictamente al sistema reproductor). En algunos casos, v. gr., el pavo real, el dimorfismo sexual es bastante evidente, pero el fenómeno se presenta en una gradación bastante amplia. Las especializaciones referentes a la presencia o ausencia de dimorfismo no serán presentadas aquí.¹⁴

¹⁴ Para hacerlo únicamente sería necesario incluir una función que indique el grado de divergencia morfológica no sexual entre ambos sexos (tal función asignaría el cero a la igualdad morfológica no sexual y uno a la desigualdad).

Hermafroditismo (FUH)

m e FUH syss:

- 1) m e FU
- 2) $M \cap H \neq \emptyset$

La condición impuesta es obvia, FUH permite lo que FUS prohíbe.

Hermafroditismo estricto (FUHS)

m e FUHS syss:

- 1) m e FUH
- 2) $M = H$

Existen entre las especies hermafroditas aquellas en las que se presentan, por igual, individuos machos, individuos hembras e individuos hermafroditas. La especialización de hermafroditismo estricto prohíbe esta posibilidad. Se exige que todos los individuos posean ambos sexos.¹⁵

Dentro del hermafroditismo estricto encontramos dos líneas de subespecializaciones no mutuamente excluyentes. La primera de ellas se refiere a la posibilidad o imposibilidad de la autofecundación. Existen especies en las cuales, a pesar de que los individuos son hermafroditas, la autofecundación no es una posibilidad; en otras (v. gr., algunas plantas con flores) la autofecundación está permitida pero no es obligatoria, y por último encontramos aquellas especies en las que sólo se presenta la autofecundación. Estas tres posibilidades se representan como sigue:

¹⁵ Dicho sea de paso, muy posiblemente esta sea la condición eucariótica original de la que evolutivamente surgió el resto.

Hermafroditismo estricto sin autofecundación (FUHSNAF)

m e FUHSNAF syss:

1) m e FUHS

2) $\forall t \in T - \{0\}, \forall x \in (M \cup H) \cap \lambda(t+1): Mx \neq Hx$

Hermafroditismo estricto con autofecundación (FUHAF)

m e FUHSAF syss:

1) m e FUHS

2) $\exists t \in T - \{0\}, \exists x \in (M \cup H) \cap \lambda(t+1): Mx = Hx$

Hermafroditismo estricto con autofecundación estricta (FUHAFS)

m e FUHSAFS syss:

1) m e FUHSAF

2) $\forall t \in T - \{0\}, \forall x \in (M \cup H) \cap \lambda(t+1): Mx = Hx$

La otra sublínea de especialización que encontramos dentro del hermafroditismo estricto se refiere a la llamada alternancia de generaciones. Esta especialización se refiere a aquellas especies en las que formas de reproducción sexual alternan con formas de reproducción asexual. Aunque se presenta en todos los reinos eucariotes (animales, plantas, protocistas y hongos) es más evidente en algunas plantas como las pteridofitas (helechos), en las cuales las dos formas del ciclo de vida son independientes.

El ciclo de vida de una especie típica con alternancia de generaciones sería como sigue:

Cigoto \longrightarrow forma asexuada \longrightarrow esporas \longrightarrow formas sexuales \longrightarrow gametos \longrightarrow
fecundación \longrightarrow nuevo cigoto.

Habitualmente, las formas sexual y asexual, aunque forman parte de una misma revolución dentro del ciclo de vida de tales organismos, se denominan generación sexual y generación asexual. Aquí hemos abandonado dicha convención. Para mí una generación atraviesa por todas y cada una de las etapas de un ciclo de vida.

Esta decisión no está exenta de problemas. Como veremos, el desarrollo de un cigoto (función κ) puede dar origen a más de una forma sexual.

Alternancia de generaciones FUHSAL

$m \in \text{FUHSAL}$ syss \exists^v :

$M, H, P, O, Z, EF, EP, T, \lambda, \lambda', \eta, \omega, \kappa, \kappa', \kappa'', \theta, \rho$ & ε tales que:

- 0) $m = \langle M, H, P, O, Z, EF, EP, T, \lambda, \lambda', \eta, \omega, \kappa, \kappa', \kappa'', \theta, \rho, \varepsilon \rangle$
- 1) $\langle M, H, P, O, Z, T, \lambda, \eta, \omega, \kappa, \theta, \rho \rangle \in \text{FUHS}$
- 2) EF & EP son conjuntos no vacíos y finitos
- 3) $\lambda': T \rightarrow \wp(\cup(EF, EP))$
- 3.1) $\Box x \in \cup(EF, EP), \exists! t \in T$ tal que: $x \in \lambda(t)$
- 4) $\Box t \in T, \kappa': Z \cap \lambda(t) \rightarrow EF \cap \lambda(t)$
- 5) $\Box t \in T, \kappa'': EP \cap \lambda(t) \rightarrow (M \cup H) \cap \lambda(t)$
- 6) $\Box t \in T, e: EF \cap \lambda(t) \rightarrow \wp(EP \cap \lambda(t))$
- 7) $\Box t \in T, "z \in z \cap \lambda(t), \kappa(z) = \{\kappa''(y) / y \in \varepsilon^\circ \kappa'(z)\}$
- 8) $\Box t \in T - \{0\}, "x \in (M \cup H) \cap \lambda(t+1),$
 $\exists! ep_x \in EP \cap \lambda(t+1) \ \& \ \exists! ef_x \in EF \cap \lambda(t+1)$ tales que:
 - (i) $\kappa'(zx) = ef_x$
 - (ii) $ep_x \in e(ef_x)$
 - (iii) $\kappa''(ep_x) = x$

Notas semánticas sobre FUHSAL

Se requieren seis términos primitivos para formular esta especialización, adicionales a los necesarios para determinar los modelos del hermafroditismo estricto (axiomas 0 y 1).

Dos de ellos, EF y EP son conjuntos. Desde un punto de vista intuitivo, EF representa a las formas asexuadas, en tanto que EP a las esporas (axioma 2).

λ' es, al igual que l , un localizador generacional y nos indica a qué generación pertenecen tanto las distintas formas asexuadas como las diferentes esporas (axioma 3). Al igual que con el resto de las entidades biológicas consideradas por el resto de las especializaciones de DS, se exige que las formas asexuadas y las esporas pertenezcan a una y sólo a una generación (axioma 3.1).

Al igual que κ y κ'' , κ' es una función que representa la idea intuitiva de crecimiento o desarrollo. κ' nos indica a qué forma asexuada da lugar el desarrollo del cigoto (axioma 4). Por su parte, κ'' nos indica a qué forma sexuada da lugar el desarrollo de una determinada espora (axioma 5).

La función e corresponde a nuestra noción intuitiva de esporogénesis; nos indica el conjunto de esporas que son producidas por una determinada forma asexuada (axioma 6).

La peculiaridad de FUHSAL consiste en que, a diferencia de otras especializaciones como por ejemplo, FSU, el paso de cigoto a la forma sexual adulta no es directo, sino que está mediado por varias estructuras. Los cigotos dan origen a formas asexuadas y éstas producen determinados conjuntos de esporas, cada uno de los cuales se desarrolla en una forma adulta sexuada. El axioma siete establece la ley de asociación de k en términos de κ' , κ'' y ε . Postula que las fórmulas sexuadas asociadas al *desarrollo*- κ de un cigoto, no son otra cosa que el conjunto de formas sexuadas en que se *desarrollan*- κ'' las esporas *producidas*- ε por la forma asexuada a que dio lugar el *desarrollo*- κ' de dicho cigoto. Contamos, pues, con tres nociones de desarrollo diferentes, y por ende requerimos tres funciones diferentes (κ , κ' y κ'').

El último punto del predicado conjuntista que define los modelos de FUHSAL establece que para cada individuo x de la generación $i+1$ existen: *a*) una y sólo una espora efx ; y *b*) una y sólo una forma asexuada epx , tales que: (i) el *desarrollo*- κ' del cigoto de x es igual a efx , (ii) la espora epx es producida por la forma asexuada efx y (iii) el *desarrollo*- κ'' de la espora es igual a x .

Condiciones de ligadura FUHSAL

Obviamente esta última es la más restrictiva de las especializaciones de FU. Para ella deben añadirse las siguientes ligaduras.

1. $A \subseteq \text{FUHSAL}$ satisface la ligadura de igualdad de crecimiento de las formas asexuadas “(κ')=”) syss:

$$“m_1, m_2 \in A, \forall x \in Z_{m_1} \cap Z_{m_2}: \kappa'_{m_1}(x) = \kappa'_{m_2}(x)”$$

2. Ligadura de igualdad del crecimiento de las esporas “(κ'')=”).

$\text{FUHSAL} \supseteq A \in “(\kappa''=)”$ syss:

$$“m_1, m_2 \in A, \forall x \in EP_{m_1} \cap EP_{m_2}: \kappa''_{m_1}(x) = \kappa''_{m_2}(x)”$$

3. Ligadura de igualdad de la esporogénesis “(ε)=”).

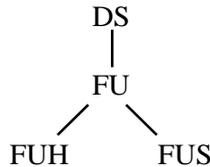
$\text{FUHSAL} \supseteq A \in “(\varepsilon=)”$ syss:

$$“m_1, m_2 \in A, \forall x \in EF_{m_1} \cap EF_{m_2}: \varepsilon_{m_1}(x) = \varepsilon_{m_2}(x)”$$

FUHSAL puede generar otras especializaciones que no serán consideradas aquí. Se trata de las especializaciones referentes a la igualdad o desigualdad entre las formas sexuales y asexuadas.¹⁶

La fracción de la red de DS empleada por Mendel

Como mencionamos anteriormente, no toda la red teórica de DS aquí presentada fue motivo de las consideraciones de Mendel. A grandes rasgos, podría decirse que nuestro abad se limitó a la siguiente red:



¹⁶ Para tratar estas especializaciones deberíamos incluir una función que indique el grado de diferencia morfológica (a excepción de las estructuras reproductivas) que se presenta entre las formas sexual y asexual. Tal función asignaría el cero a la igualdad morfológica (isomorfismo) y el uno a la desigualdad (heteromorfismo).

Si queremos ser cabalmente fieles al pensamiento de Mendel debemos señalar que a diferencia de la mayoría de los integrantes anteriores de la tradición hibridista (de la cual puede considerársele, junto con sus “redescubridores”, uno de sus últimos representantes), trabajó con cruza entre variedades, y no entre especies. Cierto es que a Mendel no le importaba mucho la clasificación taxonómica de los organismos con los que trabajaba, pero se cuidó de trabajar con organismos que mantenían una cierta relación biológica entre ellos (posesión de descendencia interfecunda), misma que podemos considerar como un criterio laxo de especie.

Puesto que en todo DS no hay ningún punto que impida que los progenitores pertenezcan a dos especies distintas, la restricción para trabajar con organismos de la misma especie debe ser añadida. Esto nos obliga a incorporar una condición de ligadura adicional sobre los modelos de $FUS \cup FUH$. Tal condición puede expresarse como sigue:

$A \subseteq MpDS$ satisface la ligadura de igualdad de especie “(ESP=)” syss:

- “ $m_1 \in A \ \& \ \exists x \in (M \cup H)m_1$,
 $\exists' y, z \in (M \cup H)m_2 \ \& \ z \in (M \cup H)m_3$ tales que:
 (i) $x \in (M \cup H)m_1 \cap (M \cup H)m_2$
 (ii) $x \in M_{m_1} \rightarrow (y \in H_{m_2} \ \& \ \theta m_2(\langle \{x\}, y \rangle) \neq \phi \ \& \ \exists w \in \theta m_2(\langle \{x\}, y \rangle),$
 $w \in M_{m_2} \rightarrow (w \in Mm_2 \cap Mm_3 \ \& \ z \in H_{m_3} \ \theta m_3(\langle \{w\}, z \rangle) \neq \phi) \ \& \ w \in H_{m_2} \rightarrow (w \in Hm_2 \cap Hm_3 \ \& \ z \in M_{m_3} \ \theta m_3(\langle \{z\}, w \rangle) \neq \phi))$
 (iii) $x \in H_{m_1} \rightarrow (y \in M_{m_2} \ \& \ \theta m_2(\langle \{y\}, x \rangle) \neq \phi \ \& \ \exists w \in \theta m_2(\langle \{y\}, x \rangle),$
 $w \in M_{m_2} \rightarrow (w \in Mm_2 \cap Mm_3 \ \& \ z \in H_{m_3} \ \theta m_3(\langle \{w\}, z \rangle) \neq \phi) \ \& \ w \in H_{m_2} \rightarrow (w \in Hm_2 \cap Hm_3 \ \& \ z \in M_{m_3} \ \theta m_3(\langle \{z\}, w \rangle) \neq \phi))$ ”

Esta condición, desde un punto de vista intuitivo, establece que los organismos de un determinado conjunto de modelos (A) pertenecen a la misma especie (E) syss; para todo modelo (m1) de A se cumple la siguiente condición: para todos los organismos (x) considerados por m1, existe algún modelo (m2) cuyos organismos pertenecen a E y que incluye un individuo de sexo opuesto al de x, de tal manera que x es interfecundo con y (*i.e.*, su descendencia es no vacía) y para cualquier hijo (w) de x & y existe algún modelo (m3) cuyos organismos también pertenecen a E y que incluye un individuo (z) de sexo opuesto al de w que es interfecundo con éste.

Los ámbitos de aplicación de las teorías de la herencia

Nuestro moderno concepto de herencia biológica fue progresivamente construido. Este proceso requirió, en primera instancia, que la herencia biológica fuese reconocida como hecho, como un fenómeno de la Naturaleza (para poder construir cualquier teoría acerca de la herencia se debe aceptar que es legítimo afirmar que en el mundo existe un fenómeno al que denominamos herencia). Sin embargo, reconocer la existencia de la herencia biológica, en tanto hecho del mundo, no implica concebirla como causalmente independiente o no correlacionada con otros “hechos” o fenómenos del mundo biológico (tanto reales como aparentes).

Cuando a finales del siglo XIX y principios del XX se discutía la forma que debía tomar una teoría de la herencia biológica, lo que se encontraba en discusión era, por una parte, la naturaleza de “los enigmáticos fenómenos de la herencia”, pero también y primordialmente cuál debía ser el dominio de aplicación de tal teoría de la herencia. Dicho en otras palabras, el debate no sólo incluía la pregunta acerca de cuáles eran las leyes de la herencia sino además la pregunta acerca de cuáles eran los fenómenos que debía explicar dicha teoría. En esta época un gran número de teorías de la herencia fueron propuestas. La mayoría de ellas pretendía dar cuenta no sólo de aquellos aspectos que actualmente englobamos bajo el rubro de herencia biológica, sino que también trataban asuntos que hoy consideramos como inexistentes o como pertenecientes al ámbito de aplicación de otras teorías. Así, fenómenos tales como la herencia de los caracteres adquiridos, los procesos de desarrollo embriológico, los procesos de regeneración de órganos y tejidos, la evolución orgánica, etc., fueron considerados por diferentes autores como pertenecientes al ámbito de aplicación de diferentes teorías de la herencia. Sirva la siguiente lista, a manera de ejemplo:

- La teoría de las “unidades fisiológicas” (Spencer, 1864) pretendía dar cuenta del mecanismo de desarrollo ontogenético, de la regeneración de las partes perdidas y del mecanismo de herencia de caracteres adquiridos.
- La hipótesis de las gémulas (Darwin, 1868), entre otras, pretendía dar cuenta del desarrollo, de la herencia de caracteres adquiridos, de la independencia funcional de los elementos o unidades del cuerpo y de la variabilidad.
- La teoría del idioplasma o teoría de las micelas (Nägeli, 1884) enfatizaba los problemas referentes al desarrollo, a la herencia de los caracteres adquiridos y a la formación de híbridos entre especies.

- La teoría del plasma germinal (Weismann, 1892), mediante una jerarquía de partículas con diferentes propiedades: bióforos, determinantes (formados por bióforos), ids (formados por determinantes) y el germoplasma (formado de varios ids), intentaba tanto estar de acuerdo con una teoría evolucionista de corte seleccionista como explicar los mecanismos del desarrollo y rechazar frontal y explícitamente la herencia de los caracteres adquiridos.

La genética mendeliana triunfó sobre sus rivales no sólo porque formuló un cálculo de frecuencias sobre los genes y las características (lo que constituye el rasgo más destacado de su mecánica), sino también porque eligió una mejor base de contrastación. Con gran intuición o suerte, Mendel simplificó extraordinariamente su objeto de estudio: eliminó de entrada la pretensión de dar cuenta del desarrollo (de hecho, la Teoría de hibridación de Mendel y la genética mendeliana no toman en cuenta una de las características primordiales de los fenotipos: que cambian con el tiempo); desatendió por completo el problema del origen de las características (características adquiridas y mutación)¹⁷ y, al menos en un primer momento, no se ligó con los problemas de la evolución. Tal base de contrastación no es otra que la red teórica que hemos presentado aquí.

Podría pensarse que proporcionar una reconstrucción formal de los presupuestos de una teoría es una actividad poco rentable (el cociente costo/beneficio es elevado). Nada más falso. Tal labor permite: *a*) identificar de manera inequívoca los presupuestos en cuestión, *b*) establecer con claridad las relaciones interteóricas que los mismos guardan con el resto de nuestras teorías (en particular con las teorías rivales)

¹⁷ Consideremos la opinión de Morgan respecto a esto: “En cualquier consideración que se haga respecto al trabajo de Mendel sobre la teoría de la evolución y más particularmente sobre la teoría de la mutación, existen dos importantes ideas que no deben confundirse. Una de ellas es la que se refiere a la variación discontinua, y la otra la que señala la relación de la variación con la herencia. Mendel no planteó la cuestión de la discontinuidad de la variación. Es cierto que hizo una selección cuidadosa de sus materiales en tal forma que los pares de caracteres que figuraban en la cruce estaban marcadamente definidos uno respecto a otro. Hoy en día nos representamos esos caracteres no sólo como discontinuos en un sentido descriptivo sino como habiendo surgido —en un sentido histórico— mediante un cambio brusco de otro carácter anterior. Mendel no estaba interesado en el origen de los caracteres que estudiaba sino en su destino” (Morgan, 1932: 62).

y *c*) proporciona algunas guías para la historia de la ciencia. Por otra parte, presentar nuestras tesis de la manera más precisa posible es, o al menos debería ser, un fuerte principio filosófico. Esperamos que esta reconstrucción sirva de fundamento a posteriores trabajos.

Bibliografía

- Balzer, W. y Dawe, C. M. (1986). "Structure and Comparison of Genetic Theories: (1) Classical Genetics", *Brit. J. Phil. Sci.*, 37, pp. 55-69.
- Balzer, W., Moulines, C. U. y Snedd, J. D. (1987). *An Architectonic for Science*, Dordrecht, Reidel.
- Beatty, J. (1982). "The Insights and Oversights of Molecular Genetics: The Place of the Evolutionary Perspective", *PSA*, 1982, vol. 1, 341-355 East Lansing, Mich.
- Darden, L. (1991). *Theory Change in Science. Strategies from Mendelian Genetics*, Nueva York-Oxford, Oxford U. P.
- Casanueva, L. (1995). *Del huevo al cromosoma*. Trabajo predoctoral, Barcelona, Universidad Autónoma de Barcelona.
- Henkin, L., Suppes, P. y Tarsky, A. (eds.) (1959). *The Axiomatic Method*, Amsterdam, North-Holland.
- Klimosky, G. (1988). *Reconstrucción estructuralista de la teoría celular*. Borrador no publicado para presentarse en el coloquio "Perspectivas actuales de la metateoría Estructuralista", Zacatecas, Zacatecas, México, 16-20 de febrero.
- Lewontin, R. C. (1975). *The Genetic Basis of Evolutionary Change*, Columbia, Columbia U. P.
- Lindermayer, A. y Simon, N. (1980). "The Formal Structure of Genetics and the Reduction Problem", en Asquith, P. H. y Giere, R. N. (eds.) (1980). *PSA 1980*, Michigan, Philosophy of Science Assn. 1, pp. 160-170.
- Lloyd, E. (1984). "The Semantic Approach to the Structure of Population Genetics", *Ph. of Sc.*, 51, pp. 242-264.
- _____ (1988). *The Structure and Confirmation of Evolutionary Theory*, Nueva York, Greenwood Press.
- Lorenzano, P. (1995). *Geschichte und Struktur der klassischen Genetik*, Berlin, Peter Lang.
- _____ (1982). *The Growth of Biological Thought*, Cambridge, Mass., Harvard University Press.
- Mendel, J. G. (1866). "Versuche über Pflanzen-hybriden", *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins zu Brünn, Abhandlungen*, iv. 1865. Las citas corresponden a la traducción castellana publicada en Stern, C. y Sherwood, E. R. (eds.) (1966), pp. 3-49.

- _____ (1867). “Ein Brief für C. Nägeli”, abril 18, 1867. Traducción castellana en Stern, C. y Sherwood, E. R. (eds.) (1966), pp. 62-72.
- _____ (1870a). “Ein Brief für C. Nägeli”, julio 3, 1870. Traducción castellana en Stern, C. y Sherwood, E. R. (eds.) (1966), pp. 87-93.
- _____ (1870b). “Über einige aus künstlicher Befruchtung gewonnenen Hieracium-Bastarde”, *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins zu Brünn, Abhandlungen*, viii. 1869. Las citas corresponden a la traducción castellana publicada en Stern, C. y Sherwood, E. R. (eds.) (1966), pp. 51-57.
- _____ (1873). “Ein Brief für C. Nägeli”, noviembre 18, 1873. Traducción castellana en Stern, C. y Sherwood, E. R. (eds.) (1966), pp. 97-102.
- Morgan, T. H. (1932). *The Scientific Basis of Evolution*, Nueva York, W. W. Norton. Las citas corresponden a la traducción castellana (1949). Buenos Aires, Espasa Calpe.
- Moulines C. U. (1982). *Exploraciones metacientíficas*, Madrid, Alianza Editorial.
- _____ (1991). *Pluralidad y recursión (estudios epistemológicos)*, Madrid, Alianza Editorial.
- Rizzotti, M. y Zanardo, A. (1986). “Axiomatization of Genetics 1. Biological Meaning”, *J. Theor. Biol.* 118, pp. 61-71.
- Shapere, D. (1974a). “Scientific Theories and their Domains”, en Shapere, D. (1984). *Reason and the Search for Knowledge*, Dordrecht, Reidel, pp. 273-319.
- _____ (1974b). “Sobre las relaciones entre las teorías composicionalistas y evolucionistas”, en Dobzhansky, T. y Ayala, F. (eds.) (1974). *Studies in the Philosophy of Biology*, Londres, Macmillan Press Ltd. Traducción castellana (1983). Barcelona, Ariel, pp. 246-266.
- Thompson, P. (1988). *The Structure of Biological Theories*, Albany, Nueva York, State Univ. of N.Y.
- Woodger, J. H. (1937). *The Axiomatic Method in Biology*, Cambridge, Cambridge U. P.
- _____ (1952). *Biology and Language*, Cambridge, Cambridge U. P.
- _____ (1959). “Studies in the Foundations of Genetics”, en Henkin, L., Suppes, P. y Tarsky, A. (eds.) (1959). *The Axiomatic Method*, Amsterdam, North-Holland, pp. 408-428.