

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
UNIDAD IZTAPALAPA

División de Ciencias Sociales y Humanidades
Posgrado en Humanidades. Línea: Historia y Filosofía de la Ciencia



Casa abierta al tiempo

PAISAJES CONCEPTUALES DE LA HERENCIA BIOLÓGICA ENTRE 1865 Y 1902.
RECONSTRUCCIÓN Y ORDENAMIENTO DE TEORÍAS DE LA HERENCIA

Tesis

Que para obtener el grado de

Doctor en Humanidades

Presenta:

Mtro. Diego Carlos Méndez Granados

Bajo la dirección de:

Dr. Mario Casanueva López

Octubre de 2006

A la memoria de Carlos Méndez (1926-2002)

Por otra parte, ¿sería posible Aquiles con la pólvora y las balas? ¿O, en general, la Iliada con la prensa o directamente con la impresora? Los cantos y las leyendas, las Musas, ¿no desaparecen necesariamente ante la regleta del tipógrafo y no se desvanecen de igual modo las condiciones necesarias para la poesía épica?

Pero la dificultad no consiste en comprender que el arte griego y la epopeya estén ligados a ciertas formas del desarrollo social. La dificultad consiste en comprender que puedan aún proporcionarnos goces artísticos y valgan, en ciertos aspectos, como una norma y un modelo inalcanzables.

Carlos Marx, *Grundrisse*.

PAISAJES CONCEPTUALES DE LA HERENCIA BIOLÓGICA ENTRE 1865 Y 1902

Diego Méndez Granados

TABLA DE CONTENIDOS:

Agradecimientos	ii
Introducción	1
Capítulo 1 Infra-estructuras de las teorías de la herencia: descendencia y fecundación	25
Capítulo 2 Infra-estructuras de las teorías de la herencia: características heredables	40
Capítulo 3 Supra-estructuras de las teorías de la herencia: la familia de la pangénesis	62
Capítulo 4 Supra-estructuras de las teorías de la herencia: la continuidad del germoplasama	98
Capítulo 5 Supra-estructuras de las teorías de la herencia: los albores del mendelismo	129
Capítulo 6 Supra-estructuras de las teorías de la herencia: la ley de herencia ancestral	167
Capítulo 7 Constelación de la herencia biológica entre 1865 y 1902	179
Capítulo 8 A modo de conclusión	207
Apéndice 1 Tabla de modelos versus flechas	215
Apéndice 2 Notaciones utilizadas y breve esbozo de la categoría de los conjuntos	220
Índice de siglas y símbolos	233
Bibliografía	238

AGRADECIMIENTOS

He invertido los últimos cinco años en la elaboración de esta tesis, y por alguna cuestión que todavía no logro esclarecer del todo, han sido años emocionalmente turbulentos. Quizá la exigencia del aparato formal empleado en el trabajo –con la virtud que tiene para incitar obsesiones preciosistas- algo tuvo que ver. Por supuesto, exagero: no todo fue debido a la labor invertida en el presente texto; sin embargo, en su estela se entrecruzaron eventos, personas, rupturas y re-encuentros que cimbraron mi cómoda apreciación de las cosas. Deseo extender mi más profundo agradecimiento a Mario Casanueva, quien, con la más absoluta generosidad, dirigió la presente tesis y me brindó su amistad. A su esposa, Susana, por su amable atención las incontables veces que fui a su casa a discutir los avances con Mario. Agradezco también a Axel Barceló, Xavier de Donato, Ana Rosa Pérez-Ransanz y Carlos López, quienes enriquecieron el trabajo con su atenta revisión y sus valiosos comentarios. A finales del año 2000 y principios del 2001, asistí al curso de Yolanda Torres sobre teoría de categorías, en la UAM-Iztapalapa; si bien hemos perdido contacto desde entonces, estoy en deuda con ella, pues ese curso ejerció una enorme influencia en mi trayectoria posterior, y definitivamente ha dejado huella en lo que hoy presento.

Aunque nunca la haya leído, quien mejor conoce esta tesis –no tanto por su contenido, sino por los estragos existenciales derivados de su elaboración- es Silvia Salgado. Ha sido testigo de todo el proceso; me ha aguantado y sosegado. Sin ella, no existe el crepúsculo ni la solana.

INTRODUCCIÓN

El presente trabajo tiene por objetivo identificar diversas concepciones sobre la herencia biológica, que se esgrimieron entre 1865 y 1902; representarlas en un formato sintético que ponga de relieve el armazón conceptual de cada una; y luego indagar los patrones de variación que surcan la colección. El periodo elegido abarca desde la aparición de “Versuche über Pflanzen-Hybriden” de Gregor Mendel, hasta la publicación de *Mendel's Principles of Heredity: A Defense* de William Bateson, obra que marcó el inicio de la polémica entre biometristas y mendelianos en Inglaterra. Si bien los dos polos hacen protagónicos al monje de Brunn, huelga decir que el trabajo a desarrollar en las siguientes páginas no versa sobre la evolución de la genética mendeliana. Entre 1865 y 1902 surgieron muchas otras propuestas, muy diversas entre sí. Fue un momento de búsqueda desenfrenada a la solución del problema de la herencia, problema proyectado a primer plano, luego de que el *Origen de las especies* de Darwin saliera de la imprenta. Si acaso el lector espera encontrar un estudio histórico en las siguientes cuartillas, se va a decepcionar. Aquí se hace un análisis de los marcos conceptuales que configuraron el tema de la herencia, durante el periodo indicado, y se intenta caracterizar los ejes de variación estructural que articularon la discusión. De hecho, lo ofrecido es sólo una muestra del paisaje teórico, pintado en derredor al asunto hereditario: se privilegian la pangénesis darwiniana y algunas nociones derivadas de ella, la pangénesis intracelular de De Vries, las ideas de Weismann en lo referente a la continuidad del germoplasma, los bocetos iniciales del mendelismo y la ley de herencia ancestral de los biometristas.

La Concepción Estructural de las ciencias empíricas (Moulines, 1982, 1991; Balzer, Moulines y Sneed, 1987; Diez y Moulines, 1999, entre otras) ha sido una fuente muy rica de inspiración para este trabajo. Entre las ideas de esta corriente que se han retomado aquí, cabe señalar las siguientes: 1) la representación de teorías en lenguajes matemáticos discretos –usualmente como ensambles de conjuntos y relaciones entre ellos; 2) la disección de teorías en dos porciones: una infraestructura, referente al problema que pretenden explicar -pero donde no figuran los conceptos que ellas introducen-, y una supraestructura donde sí destacan tales términos propios; 3) la noción de que las teorías no son entidades aisladas, sino que se agrupan en constelaciones de mayor envergadura.

Sin embargo, el autor se ha desviado de la ruta trazada por el Programa Estructuralista, tal como éste se presenta en las obras mencionadas. La intención aquí es someter una población de teorías a un análisis multivariado y plasmarlas en un espacio que ponga de relieve sus múltiples relaciones de semejanza, con la esperanza de detectar ejes de cambio conceptual. Es menester aclarar que ciertos aspectos importantes del estructuralismo, tocantes a la clasificación de relaciones interteóricas y la estructura formal de dichas relaciones, no son tan relevantes para el objetivo en cuestión. En aras de poner en claro las discrepancias respecto a la Concepción Estructural, a continuación se ofrece una versión resumida de ésta, seguida de una descripción del aparato a emplear en la presente tesis.

1. Generalidades de la Concepción Estructural.

Aclaraciones sobre el término “modelo”

La Concepción Estructural brinda un instrumental muy preciso para analizar teorías científicas. Como lo delata el nombre de la escuela, el asunto a privilegiar es la “arquitectura conceptual” de tales productos, armazón que no es del todo evidente en los libros de texto y artículos científicos especializados, aunque subyace en ellos y es menester revelarlo. De acuerdo al enfoque, identificar a una teoría es identificar la familia de sus modelos. No viene mal repasar la definición de modelo que da el diccionario (Diccionario de la Lengua Española, de la Real Academia Española, vigésima segunda edición: por sus siglas, DRAE) para tratar de descifrar semejante esoterismo.

modelo.(Del it. modello).1. m. Arquetipo o punto de referencia para imitarlo o reproducirlo. 2. m. En las obras de ingenio y en las acciones morales, ejemplar que por su perfección se debe seguir e imitar. 3. m. Representación en pequeño de alguna cosa. 4. m. Esquema teórico, generalmente en forma matemática, de un sistema o de una realidad compleja, como la evolución económica de un país, que se elabora para facilitar su comprensión y el estudio de su comportamiento. 5. m. Objeto, aparato, construcción, etc., o conjunto de ellos

realizados con arreglo a un mismo diseño. Auto modelo 1976. Lavadora último modelo. 6. m. Vestido con características únicas, creado por determinado modista, y, en general, cualquier prenda de vestir que esté de moda. 7. m. En empresas, u. en aposición para indicar que lo designado por el nombre anterior ha sido creado como ejemplar o se considera que puede serlo. Empresa modelo. Granjas modelo. 8. m. Esc. Figura de barro, yeso o cera, que se ha de reproducir en madera, mármol o metal. 9. m. Cuba. impreso (hoja con espacios en blanco). 10. com. Persona de buena figura que en las tiendas de modas se pone los vestidos, trajes y otras prendas para que las vean los clientes. 11. com. Esc. y Pint. Persona u objeto que copia el artista.~ vivo.1. com. Persona, por lo común desnuda, que sirve para el estudio en el dibujo.

Por lo regular, en las ciencias empíricas, cuando se usa el término, alude a la cuarta acepción, aunque también caben la tercera y la quinta. En el vernáculo estructuralista, el sentido del vocablo se asemeja a la onceava acepción, pero es menester sustituir “trozo de la realidad” por “persona u objeto”, “realiza” por “copia” y “una teoría” por “el artista”. Pareciera anunciarse un encuentro con lo sumamente raro, pero la siguiente cita aclara el panorama (si bien sigue siendo un tanto surrealista):

Un modelo ... es un sistema o estructura, un “trozo de la realidad” constituido por entidades de diverso tipo, que realiza una teoría o conjunto de axiomas en el sentido de que en dicho sistema “pasa lo que la teoría dice” o, más precisamente, la teoría es verdadera en dicho sistema. Si tomamos los principios monárquicos generales comunes a las constituciones española y belga, y los bautizamos como Teoría Mínima de la Monarquía Constitucional, entonces España y Bélgica, y p.ej. también Suecia, como sistemas o “partes de la realidad”, son modelos de dicha teoría.¹

Ahora bien, presentar las teorías a modo de un compendio de descripciones exhaustivas de sus modelos –entendidos como “trozos de la realidad”- no da para una

¹ Díez y Moulines (1999), p. 283-284

comunicación fluida. Supóngase que alguien realmente desea saber qué es la Teoría Mínima de la Monarquía Constitucional. Poco satisfará sus inquietudes si llega un exegeta y le dice: “Mire usted, aquí están las constituciones de España, Bélgica y Suecia; ya que usted las haya leído con atención, conocerá la Teoría Mínima de la Monarquía Constitucional”. Es menester una representación más sucinta, una que destaque los rasgos generales comunes de los modelos en cuestión (de hecho, la cita recién expuesta señala principios monárquicos generales que comparten las constituciones españolas y belgas, no las constituciones *per se*).

Para ello, la Concepción Estructural privilegia estructuras matemáticas del tipo $\langle D_1, D_2, \dots, D_k, R_1, R_2, \dots, R_n \rangle$, donde los D_i suelen ser conjuntos y los R_j relaciones o funciones entre ellos. Dichos conjuntos y relaciones satisfacen los postulados de la teoría en cuestión, los cuales se presentan mediante una lista de enunciados conjuntistas (por ejemplo: $R_j : D_j \rightarrow D_k$, es un enunciado para indicar que R_j es una función mediante la cual a todo elemento de D_j se le asigna un elemento de D_k). Además, los D_i y los R_j están referidos a las cosas y vínculos de los que habla la teoría: si ésta versa sobre la fecundación, algún D_i denotará el conjunto de organismos, otro indicará el conjunto de gametos, algún R_j representará la gametogénesis, etcétera.² A fin de cuentas, $\langle D_1, D_2, \dots, D_k, R_1, R_2, \dots, R_n \rangle$ es una estructura por la cual fluye información, y la ruta que vincula todos los D_i y los R_j (o casi todos) recibe el nombre de principio guía o ley fundamental de la teoría en cuestión. El predicado conjuntista –la tupla y las indicaciones relativas al comportamiento de los D_i y los R_j – suele denominarse el vocabulario o lenguaje que subsume a los “trozos de la realidad” pertinentes. Sin embargo, el predicado es un modelo (en el sentido de la acepción 4 de la definición DRAE) para representar a los modelos, en tanto “trozos de la realidad” (la onceava acepción del DRAE, pero ajustada al vernáculo estructuralista). Para los propósitos que aquí se siguen, conviene conservar ambas acepciones, pero distinguirlas con tipologías distintas: *modelo* designará el sentido dado por la Concepción Estructural; en cambio, “modelo” indica la cuarta alternativa del DRAE y, en esta tesis, se utiliza

² Cabe aclarar que si bien el estructuralismo privilegia la teoría de conjuntos como herramienta para construir sus formatos de presentación, no se casa con ella. Los D pueden ser otro tipo de objetos matemáticos (grupos, grafos, etcétera) y los R mapas (no necesariamente funciones y/o relaciones conjuntistas) entre tales entidades.

frecuentemente como sinónimo de teoría, pues corresponde al ensamble de entidades y relaciones que subroga a los diversos sistemas empíricos, de los cuales da cuenta la teoría en cuestión.

Los M_{pp} , M_p y M_e de una teoría T

Ahora bien, una teoría T pretende explicar determinada colección de asuntos problemáticos, los cuales se denominan aplicaciones intencionales o AI de T . Las AI son parte de una clase de modelos que, en la jerga del Programa Estructuralista, reciben el apelativo de modelos potenciales parciales o M_{pp} de T . La característica distintiva de las AI es que la interpretación de sus términos corresponde a las intenciones explícitas de la teoría. Para dar cuenta de las AI, T postula, adicionalmente, una serie de términos “teóricos”, pero debe subrayarse que su “teoricidad” es sólo relativa a T ; su determinación supone la aplicación de T y, por tal motivo, se les denomina términos T -teóricos.³ Por ejemplo, todos los sistemas vivos que cumplen con la fecundación unigamética (un gameto masculino fertiliza un óvulo; el cigoto resultante se desarrolla para dar lugar a un individuo)

³ Si u es un término teórico de T entonces todos los métodos para determinar u suponen la validez de las leyes de T . Por su parte, la determinación de un término no T -teórico no supone la validez de tales leyes. En las obras estructuralistas mencionadas anteriormente, se suele ilustrar la distinción con la Mecánica Clásica de Partículas (MCP). Para seguir con el ejemplo, es menester representar la estructura de MCP y para ello aquí se da una versión simplificada (que aparece en Moulines, 1982, p. 79), en aras de no complicar demasiado las cosas, pero vale señalar que las reconstrucciones precisas de esta teoría suelen ser más detalladas. En fin, se dice que un modelo x es una Mecánica Clásica de Partículas si y sólo si $x = \langle P, T, s, m, f \rangle$, es decir, la estructura de x se corresponde con el tuplo a la derecha de la igualdad. P es un conjunto de partículas, T es un intervalo de tiempo, s corresponde a la función de posición (es una función del producto cartesiano $P \times T$ en el espacio vectorial \mathbb{R}^3), m es la función masa (tiene por dominio el conjunto P y por codominio el conjunto \mathbb{R} -los números reales-, de modo que a cada partícula le asigna un valor masa) y f es una función de $P \times T$ en \mathbb{R}^3 , que representa la fuerza resultante que actúa sobre cada partícula en cada instante. La ley fundamental de MCP corresponde al segundo principio de Newton y establece que para toda p en P y toda t en T : $m(p) \times D_t^2 s(p, t) = f(p, t)$, donde $D_t^2 s(p, t)$ es la segunda derivada de la posición respecto al tiempo, es decir, la aceleración. Ahora bien, en todo sistema subsumido a MCP, los métodos para determinar los valores de masa y de fuerza suponen la validez de la ley fundamental de MCP. Por eso, “masa” y “fuerza” son términos MCP-teóricos. Quizá algunos métodos hagan uso de alguna especialización de MCP, como es el caso de la medición de la masa con balanzas de resorte, lo cual presupone la ley de Hooke; de cualquier manera, sigue operando la ley fundamental de MCP, si bien con algunas restricciones (más adelante, en la sección titulada “Redes teóricas” se toca el asunto de las especializaciones de una teoría). En cambio, P , T y s son términos no MCP-teóricos, pues los métodos utilizados para determinarlos no suponen la validez de la ley fundamental; o bien no todos la presuponen. Puesto que la distinción estructuralista entre lo T -teórico y lo no T -teórico es relativa a la teoría T , evita los problemas de la dicotomía “términos observacionales” y “términos teóricos” de la Concepción Heredada. Por otra parte, ofrece un criterio preciso para estipular la “teoricidad” de un término.

son aplicaciones intencionales (y, en consecuencia, modelos potenciales parciales) de la genética mendeliana (GM); ésta introduce una función que asigna a todo gameto una serie de genes y una función que asocia genes con características: ambas son términos GM-teóricos (ver: Casanueva, 2003; Casanueva y Méndez, 2005).

Los sistemas que rescatan lo estipulado para los M_{pp} de T y que se comportan de acuerdo a los lineamientos de los términos T-teóricos, reciben el rótulo de modelos potenciales de T (M_p de T). Si además observan la ley fundamental de T, entonces constituyen los modelos efectivos de T (M_e de T).⁴ Si la tupla $\langle D_1, D_2, \dots, D_k \rangle$,

⁴ Aquí, “principio guía” y “ley fundamental” se utilizan como sinónimos, pero conviene señalar que en la literatura estructuralista hay ciertos distinguos sutiles. Para una explicación cabal de ellos, es menester remontarse a la precisión del concepto de paradigma que hace Kuhn en su poscrito de 1969 a *The Structure of Scientific Revolutions* (véase Kuhn, 1970, pp. 182-184). Ahí, Kuhn señala que un componente importante de los paradigmas son lo que él llama “generalizaciones simbólicas”. Constituyen expresiones aceptadas sin reparo por los miembros de la comunidad científica, partidaria del paradigma en cuestión, las cuales generalmente adoptan una forma lógica, o bien están sujetas a ser formalizadas. Son expresiones del tipo “fuerza es igual a masa por aceleración” o “corriente es igual a voltaje sobre resistencia” y cosas por el estilo. Según Kuhn, estas generalizaciones simbólicas permiten a los científicos aplicarse en la tarea de resolución de rompecabezas. Stegmüller, ya ubicado en el estructuralismo, utiliza la locución “ley fundamental” en un sentido análogo a las generalizaciones simbólicas de Kuhn; sin embargo, le da un toque peculiar: para Stegmüller, la ley fundamental de una teoría T corresponde a la extensión del predicado de los modelos efectivos de T (véase, Stegmüller, 1976, pp. 95, 105). Moulines (1982) toma esta idea de Stegmüller, pero le da un tratamiento más fino: propone el término “principio-guía” para indicar la forma lógica peculiar de las leyes fundamentales. Dada una teoría T, el predicado que rige a los modelos efectivos de T es una expresión (el principio guía de T) que vincula los términos del vocabulario de T de una manera muy general: introduce un gran número de cuantificadores existenciales (indicativos de cosas como “existe algún x tal que...”), lo cual reduce sustancialmente el contenido empírico de la expresión. En el caso de la mecánica y la termodinámica –los temas que privilegia Moulines– dichos principios incluyen cuantificadores existenciales que se aplican a funciones de segundo orden (funciones de funciones), lo cual hace aún más irrestricto el contenido empírico. Conviene citar en extenso a Moulines, en lo tocante a sus motivos para introducir el término de “principio-guía” al análisis meta-científico:

“...propongo un nuevo nombre para lo que Kuhn llama ‘generalizaciones simbólicas’ y Stegmüller ‘leyes fundamentales’, aun a costa de la consiguiente inflación terminológica. Propongo llamar [a las ‘generalizaciones simbólicas’] de Kuhn ‘principios-guía’, una denominación que, por lo demás, ya existe en la literatura metodológica. A mi entender, ese rótulo refleja mejor la función de las entidades en cuestión que las anteriores denominaciones... La concepción de los principios-guía aquí propuesta pretende ser válida al menos para dos casos importantes de paradigmas científicos: la mecánica y la termodinámica fenomenológica. Que el mismo tipo de análisis se aplique o no a otros casos es una cuestión que quisiera dejar abierta de momento. Admito la posibilidad de que los principios-guía tengan otra forma y función en otros paradigmas científicos. Lo que me interesa subrayar es lo siguiente: si los principios-guía de un paradigma tiene la forma aquí propuesta, eso explicaría algunas de las características peculiares de los paradigmas que Kuhn ha hecho notar y que han intrigado a muchos de sus críticos, fundamentalmente:

- a) que el contenido del paradigma sea más una *promesa* de futuros éxitos científicos que una realización palpable;
- b) que los paradigmas den lugar a la extraña clase de actividad que Kuhn llama “resolución de compecabezas”
- c) que los paradigmas sean esencialmente irrefutables por la experiencia.

R_1, R_2, \dots, R_n es el vocabulario para T (es decir, los modelos de T poseen esa estructura) y R_h, R_{h+1}, \dots, R_n son términos T-teóricos, entonces $\langle D_1, D_2, \dots, D_k, R_1, R_2, \dots, R_{h-1} \rangle$ es el vocabulario para el conjunto de los M_{pp} ; el lenguaje para los M_p incluye al anterior, más las caracterizaciones de R_h, R_{h+1}, \dots, R_n ; el de los M_e coincide con el de los M_p , pues la ley fundamental no introduce nuevos términos, simplemente señala cómo se engarzan todos los elementos de la tupla.

Condiciones de ligadura

En la reconstrucción que hace Casanueva (2003) de la fecundación unigamética (FU) se indica una función $\eta: M \rightarrow P$, tal que M es el conjunto de organismos masculinos y P es un conjunto de conjuntos de células sexuales masculinas. η corresponde a la espermatogénesis, y $\eta(x)$ indica el conjunto de gametos masculinos que produce el individuo x a lo largo de su vida. Ahora, considérese los siguientes dos relatos:

- A. Juan Pérez tiene relaciones sexuales con María Suárez. Uno de los espermatozoides de Juan fertiliza al óvulo de María; ésta queda embarazada y a los nueve meses tiene una hija, a quien le dan el nombre de Alejandra Pérez.
- B. Juan Pérez tiene relaciones sexuales con Lucía Domínguez. Uno de los espermatozoides de Juan fertiliza al óvulo de Lucía; ésta queda embarazada y a los nueve meses tiene un hijo, a quien le dan el nombre de Pancho Pérez.

Estos dos eventos son modelos de FU. Si acaso el Juan Pérez de A es el mismo que figura en B, entonces η (Juan Pérez) da el mismo resultado en los dos casos. El estructuralismo denomina “condiciones de ligadura” a este tipo de señalamientos, y su cometido es aglutinar modelos. Permiten a FU instarse en diversos sistemas, sin perder sentido. El ejemplo presentado es obvio, incluso trivial, pero otras ligaduras más significativas se

Esta clase de características de los paradigmas han sido en parte explicadas por Stegmüller... Sin embargo, el análisis de Stegmüller es todavía demasiado crudo, a mi entender, y no muestra claramente el papel que los principios-guía juegan (y por qué lo juegan) en los paradigmas...” (Moulines, 1982, p.89)

pueden plantear con el lenguaje de FU,⁵ verbigracia, que Juan, María, Lucía, Alejandra y Pancho pertenecen a la misma especie biológica.⁶

Las ligaduras asociadas a una teoría T no constituyen parte de su vocabulario, más bien corresponden a colecciones de conjuntos de modelos. Sirva el siguiente escenario para ilustrar: el vocabulario de T es $\langle D_1, D_2, \dots, D_k, R_1, R_2, \dots, R_n \rangle$, se especifica que $R_j : D_j \rightarrow D_k$ y, además, se establece la condición de ligadura “igualdad de la función R_j ”, la cual, en aras de abreviar, se simboliza $CL_{R_j}^{\bar{\bar{}}}$. Sea x un integrante específico de D_j , y supóngase que x participa en los modelos m_1, m_2, \dots, m_q , la igualdad de la función R_j señala que en todos ellos el valor de $R_j(x)$ es el mismo. En consecuencia, el conjunto $\{m_1, m_2, \dots, m_q\}$ es un elemento del conjunto $CL_{R_j}^{\bar{\bar{}}}$. Si acaso z es otro miembro de D_j y z figura en los modelos $m_{q+1}, m_{q+2}, \dots, m_w$, entonces $\{m_{q+1}, m_{q+2}, \dots, m_w\}$ también es un integrante de $CL_{R_j}^{\bar{\bar{}}}$. Ahora imagínese que la teoría T, además de $CL_{R_j}^{\bar{\bar{}}}$, esgrime las ligaduras $CL_{R_k}^{\bar{\bar{}}}$ y $CL_{R_h}^{\bar{\bar{}}}$; la condición de ligadura global de T es, por tanto, $CL_{R_j}^{\bar{\bar{}}} \cap CL_{R_k}^{\bar{\bar{}}} \cap CL_{R_h}^{\bar{\bar{}}}$, la intersección de las tres condiciones, y los sistemas empíricos subordinados a T deben tener cabida en esta ligadura global.⁷

Red teórica

En la Concepción Estructural, una teoría conforma una red de esquemas conceptuales denominados “elementos teóricos”. Por ejemplo, la genética mendeliana

⁵ La ligadura “igualdad de espermatogénesis” no aparece en Casanueva (2003), pero sí en la tesis doctoral de este investigador (Casanueva, 1998), que sirvió de parapeto para la publicación del 2003. Quizá en esta última, la ligadura en cuestión fue desechada por ser trivial.

⁶ En Casanueva (2003), p. 92-94, se pormenoriza la ligadura “igualdad de especie”.

⁷ Del ejemplo no se debe extrapolar que, en las ciencias empíricas, todas las ligaduras se refieren a la igualdad de funciones; también pueden indicar la adición de funciones para objetos concatenados (la adición de la masa en la Mecánica Clásica de Partículas) y otras cosas. Moulines (1991) menciona que la importancia de las condiciones de ligadura indicativas de la igualdad de funciones varía entre las disciplinas científicas. Mientras que en teorías físicas y químicas juegan un papel destacado, en la economía y la psicología parece ser menor o, de plano, ausente. Al respecto, dice: “La razón básica parece ser que, en teorías que se refieren a sujetos agentes, las funciones que ‘midan’ algunas de sus propiedades no son invariantes con respecto al modelo considerado, en el sentido de que dependen del contexto en que esté colocado cada sujeto” p. 241.

abarca sistemas referentes a la dominancia completa de genes, la co-dominancia de genes, la epistasis, pleiotropía, etcétera: todos ellos son elementos teóricos participantes en el entramado de la genética mendeliana. No obstante, existen redes degeneradas, donde sólo figura un elemento teórico: según Moulines (1982), el marco conceptual de Kepler tocante a las órbitas planetarias es un caso semejante. Así, un elemento teórico también puede verse como una teoría. De cualquier manera, la composición de un elemento sigue los lineamientos hasta ahora desarrollados: está constituido por conjuntos de M_{pps} , M_p y M_e , una ligadura global y un conjunto de aplicaciones intencionales. Además, presenta vínculos con otras teorías, mediante los cuales toma información de ellas que le permiten funcionar: por ejemplo, con alguna teoría de la medida que posibilita ciertos cálculos necesarios (esto compete al ámbito de las relaciones interteóricas que se desarrolla, de manera muy general, más adelante).⁸

Imagínese que dos elementos teóricos, T y T^* , tiene la misma estructura conceptual, $\langle D_1, D_2, \dots, D_k, R_1, R_2, \dots, R_n \rangle$, con los mismos términos teóricos y no-teóricos, y ambos están sujetas a la misma ley fundamental; sin embargo, ocurre una de las siguientes dos situaciones, o la una y la otra a la vez: 1) existe alguna función, $R_j : D_j \rightarrow D_k$, constitutiva de la ley fundamental, pero en T^* el dominio de R_j es un subconjunto de D_j ; 2) T^* esta señoreado, además, por una ley especial que limita las posibilidades de la ley fundamental. En ambos casos, el principio guía de T^* está restringido respecto a ese principio en T y, en consecuencia, los modelos efectivos de T^* son un subconjunto de los modelos efectivos de T . Puesto que los dos elementos se corresponden con la estructura $\langle D_1, D_2, \dots, D_k, R_1, R_2, \dots, R_n \rangle$ y ambos presentan iguales términos teóricos y no-teóricos, los dos comparten los mismos M_p y M_{pp} . Se dice que T^* es una especialización de T si, además de lo anterior, se cumplen las siguientes condiciones: 1) la ligadura global de T^* está incluida en la ligadura global de T ; 2) las aplicaciones intencionales de T^* corresponden a un subconjunto de las aplicaciones

⁸ En las exposiciones de la Concepción Estructural (verbigracia, Balzer *et al.*, 1987, pp. 88-89), suele señalarse que un elemento teórico T es igual al tuplo $\langle K, I \rangle$, donde K corresponde al núcleo de T e I delata el conjunto de aplicaciones intencionales de T . El núcleo K es, a su vez, un tuplo $\langle M_{pp}(T), M_p(T), M_e(T), GC(T) \text{ y } GL(T) \rangle$, donde $M_{pp}(T)$ es el conjunto de modelos potenciales parciales de T , $M_p(T)$ es el conjunto de modelos potenciales de T , $M_e(T)$ es la colección de modelos efectivos de T , $GC(T)$ es la condición de ligadura global de T y $GL(T)$ es el vínculo global de T .

intencionales de T ; ⁹ 3) el conjunto de vínculos que T^* guarda con otras teorías es un subconjunto de las relaciones interteóricas de T .

Una red teórica sincrónica es un complejo de elementos teóricos enlazados entre sí por relaciones de especialización. Por lo regular, adopta una forma arbórea de nodos y aristas, donde los primeros representan a los elementos en cuestión y las segundas indican conexiones de especialización. Dada la forma de árbol, en la cual uno de los nodos constituye el punto de origen, el arreglo puede entenderse como el conjunto de elementos teóricos que responden al mismo principio guía, pero éste va sufriendo constricciones conforme se despliega la red.

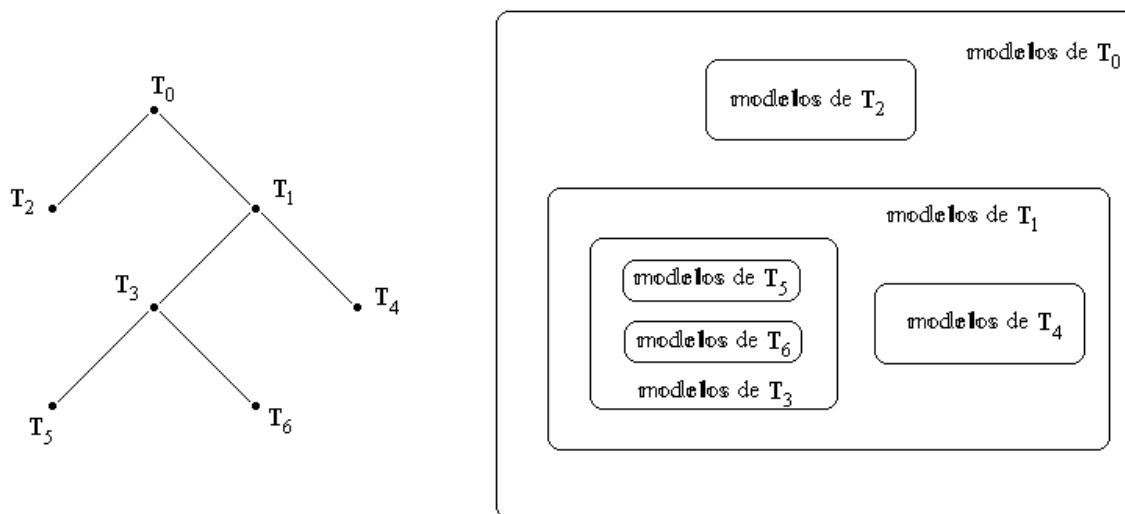


Figura 0.1 Red teórica hipotética y modelos de la red

Con la finalidad de precisar ideas, en la parte izquierda de la figura 0.1 se presenta un ejemplo hipotético. Ahí, toda la red constituye la teoría T ; si bien la ley fundamental

⁹ Arriba se indicó que las aplicaciones intencionales son parte de los modelos potenciales parciales. Parece extraño, entonces, que T y T^* poseen el mismo conjunto de Mpps, pero no necesariamente es el caso que todas las AI de T son AI de T^* . La clave del enigma es que las aplicaciones intencionales no pueden determinarse por completo en términos formales: corresponden a “trozos de la realidad” que los científicos tienen la intención de explicar. Por su parte, los modelos potenciales parciales son meras tipificaciones matemáticas no-interpretadas (esto también vale para los Mp y los Me), y pueden aterrizar –por así decir– en múltiples sistemas empíricos, muchos de los cuales no conciernen a los usuarios de la teoría en cuestión. Así, las aplicaciones de dos elementos teóricos pueden responder a la misma estructura matemática, y en ese sentido los dos comparten los mismos modelos potenciales parciales, pero tratar sobre distintos aspectos del mundo, cuando se incluye el componente intencional.

sufre restricciones en T_1, T_2, \dots, T_6 , en el punto de arranque del árbol (T_0) se plantea de manera irrestricta. A la derecha, destaca el conjunto de modelos de T (entiéndase modelos efectivos) y los subconjuntos relativos a cada especialización. Ahora bien, la figura 0.1 recrea una retícula sincrónica, en tanto que su despliegue no presupone eje temporal alguno. Está organizada con base en la relación transitiva de especialización (la transitividad se indica por los caminos entre vértices, en dirección de arriba-abajo: puesto que T_5 es una especialización de T_3 y ésta es una especialización de T_1 , entonces T_5 es una especialización de T_1), pero esto no significa que las propuestas más especializadas sean las más recientes. Para dar cuenta de la evolución de teorías, la Concepción Estructural plantea redes diacrónicas que arreglan los elementos teóricos según su aparición en el curso de la historia.

Redes teóricas sincrónicas subyacen en los libros de texto orientados a entrenar estudiantes en programas científicos específicos –paradigmáticos, en el sentido de Kuhn. Sin embargo, hay algo casi místico en ellas: el nodo inicial es irrestricto y, en consecuencia, no ceñido a la comprobación empírica (ver nota 4, en lo tocante a la naturaleza prometedora y, a la vez, irrestricta de los paradigmas); tal subyugación la sufren los otros elementos de la red. Por lo general, son éstos últimos los que se presentan de manera explícita en el libro de texto; el nodo inicial está sugerido, es etéreo, el estudiante lo intuye, más no lo concretiza (por lo menos en los textos de Biología ocurre tal situación). Es la labor del reconstructor adscrito al Programa Estructural ponerlo de relieve, para así conformar la red con todas sus conexiones. Este nodo es la imagen ideal que encarna en las especializaciones, pero se eleva por encima de ellas. Su existencia histórica bien se puede defender, señalando al libro de texto en cuestión y afirmando que en todos los modelos efectivos mencionados en esta obra, subyace una idea general: ésta es el nodo inicial de la red teórica que despliega el escrito.

Relaciones interteóricas

El tema de las relaciones interteóricas es uno de los aspectos más complejos de la Concepción Estructural, y su exposición detallada rebasa el ámbito de esta introducción. Pero para dar una impresión preliminar, el siguiente pasaje es elocuente:

Cada teoría de las diversas disciplinas científicas se halla en relaciones más o menos estrechas y de diversa índole con otras teorías, con frecuencia de la misma disciplina, pero a veces también de disciplinas bastante distintas. No se puede entender y aplicar una teoría mecánica, pongamos por caso, sin tomar en consideración su relación con la geometría física; las relaciones de la termodinámica con la química son esenciales a ambas disciplinas; no sabremos realmente qué dice la genética sobre los seres vivos si no tomamos en cuenta conceptos esenciales de la taxonomía, etc. Es muy dudoso que, en el estado actual de la ciencia empírica, exista una sola teoría, por elemental que sea, que no conlleve relaciones significativas empírica y conceptualmente con otras varias teorías. En muchos casos, estas relaciones son incluso absolutamente esenciales a la teoría en cuestión en el sentido de que no podemos identificar esa teoría o determinar plenamente de qué trata si desconocemos algunas de sus relaciones con otras teorías...¹⁰

La especialización es un ejemplo de relación interteórica. Por otra parte, si los modelos efectivos de una teoría T son modelos potenciales parciales de una teoría Q, entonces Q teoriza sobre T. La teorización es otro tipo de relación interteórica. Además de estas dos, la literatura estructuralista destaca la reducción y la equivalencia.¹¹ A continuación se ofrece un recuento simplificado y general de ellas.

A muy grandes rasgos, si existen dos elementos teóricos, T* y T, de distintas redes, y T* explica los fenómenos de los que da cuenta T, pero además provee mayor información que el segundo, hay un vínculo entre ambos que reduce T a T*. En semejante situación, T es el elemento reducido y T* el reductor. Huelga decir que T* y T no necesariamente comparten conceptos; ni siquiera es menester una traducción puntual entre los términos de uno y los del otro, o que los axiomas de T se deriven de los de T*. Simplemente se

¹⁰ Díez & Moulines (1999), p. 367.

¹¹ La Concepción Estructural también esgrime el concepto de aproximación interteórica para dar cuenta de relaciones aproximadas, por ejemplo, especialización aproximada o reducción aproximada. A muy grandes trazos, la aproximación “liberaliza” las reglas del vínculo interteórico. Aquí no se ahondará más en el asunto, pues el aparato formal en torno a la especialización es sumamente complicado y no se utiliza en el presente trabajo. Si acaso el lector desea una exposición detallada del concepto, puede consultar el capítulo VII de Balzer *et al.* (1987).

presume alguna forma de parangonar cierta combinación de entidades y relaciones del vocabulario de T^* con cierta combinación de las entidades y relaciones del vocabulario de T . Aún con tal laxitud, la reducción plantea una serie de cortapisas. En primer lugar, la conexión se entabla entre modelos potenciales de los elementos teóricos en cuestión, de tal suerte que cada M_p de T se reduce a algún M_p de T^* , y si acaso a este segundo le corresponde un modelo efectivo de T^* , entonces al de T también le corresponde un modelo efectivo de T . Además, para cualquier aplicación intencional de T – llámese ai_T – existe algún correlato en las aplicaciones intencionales de T^* , de tal suerte que los modelos efectivos de T , correspondientes a ai_T , se reducen a modelos efectivos de T^* , y entre las aplicaciones intencionales de estos últimos figura el correlato de ai_T . Más aún, la reducción preserva condiciones de ligadura y vínculos inter-teóricos: si los modelos de T^* que están en la relación reductora observan las ligaduras y vínculos que hacen funcionar a T^* , entonces los modelos de T también respetan todas las ligaduras y vínculos que hacen funcionar a T . Por su parte, la equivalencia constituye una reducción simétrica, pues reduce T a T^* y viceversa.

Sin tanto tecnicismo, la reducción plantea el siguiente escenario: entre los “trozos de la realidad” sometidos a la férula de T^* , están aquellos sistemas de los cuales da cuenta T . Para ilustrar con un ejemplo concerniente a la herencia, se podría pensar que entre la genética mendeliana y la biología molecular moderna existe una relación de reducción, donde la primera es la reducida y la segunda la reductora: los modelos efectivos del mendelismo se pueden explicar en términos bio-moleculares, sin que esto agote el campo de aplicación de la biología molecular.¹²

Para rematar el asunto de las relaciones interteóricas, es menester señalar que la especialización, teorización, reducción y equivalencia seguramente no agotan las

¹² Aquí, la relación de reducción entre la genética mendeliana y la biología molecular se menciona sólo con fines ilustrativos; no se pretende señalar que ya la literatura estructuralista cuenta con un buen ejemplar de tal relación. Ciertamente, Balzer & Dawe (1986a y b) emplean el aparato estructural para derivar una relación de reducción entre la genética clásica y la genética molecular; sin embargo, la propuesta de estos autores no es del todo convincente, pues lo que ofrecen es, en realidad, una relación reductora entre la genética clásica y una teoría cromosómica de la herencia. Por otra parte, la reconstrucción que hacen de la genética clásica puede estar sujeta a críticas, dado que no contempla la relación entre gametos y las series de factores hereditarios que estos portan, asunto prominente en los libros de texto sobre genética. Nijhout (2003) proporciona una exposición mucho más amena y eficaz de los vínculos entre la biología molecular y los esquemas mendelianos de dominancia completa y co-dominancia, aunque este autor no hace uso del aparato estructural.

posibilidades. No es descabellado suponer que con los utensilios del Programa Estructural se descubran y caractericen nuevos tipos de asociaciones entre teorías. Por otra parte, debe mencionarse una última entidad que esgrime el estructuralismo: el holón teórico, un conjunto de elementos teóricos vinculados entre sí por relaciones interteóricas. Se trata de una unidad de mayor envergadura que la red teórica, pues engloba partes de una disciplina científica o bien de varias disciplinas.

2. El aparato del presente trabajo y sus diferencias respecto de la Concepción Estructural

Grafos

Cualquiera que incursione en la literatura estructuralista experimentará un gran “shock” de primera impresión: la presentación de tuplas $\langle D_1, D_2, \dots, D_k, R_1, R_2, \dots, R_n \rangle$ y el desglose de ellas mediante listados de axiomas conjuntistas hace que teorías conocidas, aprendidas en los libros de texto universitarios, de pronto adquieran un carácter completamente extraño y oscuro. Es menester mucha paciencia –y un buen repaso de la teoría de conjuntos- para conjurar el espanto y apreciar las bondades del aparato estructural (entre ellas, la elucidación precisa de la teoría en cuestión).

Una alternativa más amena para la comunicación consiste en dibujar las clases de objetos que identifica una determinada teoría como puntos, y las relaciones entre dichos objetos como flechas. El resultado es un simple grafo,¹³ pero esto no necesariamente supone una pérdida de información, pues se puede indicar con toda la precisión que se requiera el significado de cada vértice y cada borde. El formato de diagrama puede suavizar el “shock” antes dicho, ya que muestra en una sola imagen el armazón conceptual completo de la teoría bajo consideración. Por otra parte, aligera la carga de la notación formal, ya que la misma visualidad la hace superflua. Además, los esquemas se pueden acompañar de extensas notas, con el fin de precisar contenidos.

¹³ El autor tomó la idea de representar teorías como grafos de Casanueva, quien lleva cerca de 10 años desarrollando esta cuestión (Casanueva, 1997). Ahora bien, el uso de grafos para representar ensambles conceptuales –no necesariamente teorías científicas- es de más antigua data. Sowa (2000) lo remonta a los trabajos de Peirce de principios del siglo XX.

Huelga aclarar desde ahora ciertos asuntos relativos a la notación (ver también apéndice 2): los grafos a presentar en los próximos capítulos son, en realidad, diagramas de la categoría de los conjuntos, aunque con ciertas idiosincrasias de quien escribe, de las cuales se hablará enseguida. Grafías del tipo $A \xrightarrow{f} B$ pone de relieve una función f con dominio en el conjunto A y codominio en el conjunto B , es decir, f es una asignación particular donde a cada elemento de A le corresponde uno y sólo un elemento de B . Con frecuencia, el lector se topará con flechas onduladas, las cuales no son funciones sino “estructuraciones”. Por ejemplo, $A \rightsquigarrow A \times A$ indica que se obtiene el producto cartesiano de A . La representación de productos, en textos que versan sobre la categoría de los conjuntos,¹⁴ generalmente adquiere la siguiente forma:

$$A \times A \begin{array}{c} \xrightarrow{\pi_1} \\ \xrightarrow{\pi_2} \end{array} A$$

donde π_1 y π_2 son funciones y corresponden a la primera y segunda proyección del producto. Ahora bien, las flechas onduladas no sólo se limitan a productos, caben otras posibilidades, a saber: $A \rightsquigarrow \wp(A)$ señala la construcción del conjunto potencia de A ; o bien, cosas del tipo $\wp(A) \supset K \rightsquigarrow A$, lo cual significa que se opera la unión de todos los elementos de K y esto da el conjunto A ; o estructuraciones más complicadas aún, como es

$$\left. \begin{array}{l} A_1 \\ A_2 \\ \dots \\ A_n \end{array} \right\} \rightsquigarrow \prod_{i=1}^n \bigcup_{k=1}^s (A_i)^k$$

que -a partir de los conjuntos A_1, A_2, \dots, A_n - construye un conjunto de tuplos y la i -ésima posición en cualquiera de tales tuplos está ocupada por un elemento de A_i o por una serie ordenada de hasta s elementos de A_i . Con este último ejemplo resulta claro que las flechas onduladas economizan el espacio, pues si se hubiera representado como suele ser usual –es

¹⁴ Para una introducción a la teoría de categorías véase Lawvere & Schanuel (1997) y Pierce (1991). Una exposición más completa, pero mucho más exigente, se encuentra en McLane (1998).

decir, como un producto y múltiples funciones proyectivas que finalmente apuntan a A_1, A_2, \dots, A_n - hubiera abarcado una porción mayor de esta cuartilla.

Además de las flechas onduladas, es menester señalar otros detalles, a saber: 1) las i -ésimas proyecciones de productos se indican con el símbolo π_i ; 2) la inclusión de un conjunto A en otro B se indica así: $A \xrightarrow{\text{inc}} B$, que en los textos de matemáticas discretas suele presentarse como $A \subset B$ o bien $A \subseteq B$, según si A es un subconjunto propio o impropio de B (la flecha $A \xrightarrow{\text{inc}} B$ se aplica en ambas acepciones); 3) la función $\mathbf{1} \xrightarrow{x} A$ pone de relieve la pertenencia de x al conjunto A : aquí $\mathbf{1}$ representa un singulete (conjunto con un solo punto o elemento) y la flecha \xrightarrow{x} señala que al punto del singulete se le asigna el elemento (específico) x de A ; 4) en cambio, la saeta $A \xrightarrow{!} \mathbf{1}$ describe el caso donde a todo elemento de A se le asigna el único elemento del singulete; 5) si $A \xrightarrow{f} B$ y $B \xrightarrow{g} C$, entonces la composición de estas dos flechas corresponde a $A \xrightarrow{g \circ f} C$ (en ocasiones, para economizar espacio, se anota $A \xrightarrow{gf} C$); 6) si acaso $C \xrightarrow{h} D$ y $C \xrightarrow{k} E$, entonces el mapa $C \xrightarrow{\langle h, k \rangle} D \times E$ asigna a cada elemento de C el par ordenado de las imágenes de ese elemento bajo h y bajo k . Los incisos 1 a 6 se desarrollan con mayor detalle en el apéndice 2.

Se considera que dos flechas son distintas si sus puntos de origen o sus destinos son distintos; quizá sobra decir que en el caso de dos funciones con idénticos dominios y codominios, se consideran flechas distintas si la regla de asignación es distinta. Las flechas pueden tener varios orígenes, pero ninguna de ellas puede apuntar a más de un destino. Por último, orígenes y destinos pueden ser tanto puntos como flechas. Una saeta que engarza a otras es un funcional (función de funciones). En los casos del tipo

$$\begin{array}{c}
 \xrightarrow{f_k} \\
 \begin{array}{ccc}
 A & \xrightarrow{f_i} & B \\
 & & \downarrow \\
 C & \xrightarrow{f_j} & D
 \end{array}
 \end{array}$$
, el dominio de f_k es el conjunto de pares $(a_i, f_i(a_i))$, y su codominio es la colección de duplas $(c_i, f_j(c_i))$.

En los capítulos 1 a 6, las presentaciones de los modelos (nótese la tipografía: “modelo” corresponde al armazón conceptual de la teoría) constan de tres partes: 1) una exposición resumida, por lo regular como un listado de enunciados; 2) el diagrama

conjuntista; y 3) notas explicativas acerca del significado de puntos y flechas del grafo. En cuanto a la hechura o ensamblado global de los diagramas, estos forman circuitos conmutativos que, a modo de ejemplo muy simplificado, esbozan el “arquetipo” de la figura 0.2. Ahí, $A \rightarrow B$ representa una relación entre las entidades de A y las de B, que para una determinada teoría T constituye un problema meritorio de respuesta o explicación. Puesto en términos compatibles con los del Programa Estructuralista, $A \rightarrow B$ engloba los modelos potenciales parciales de T.

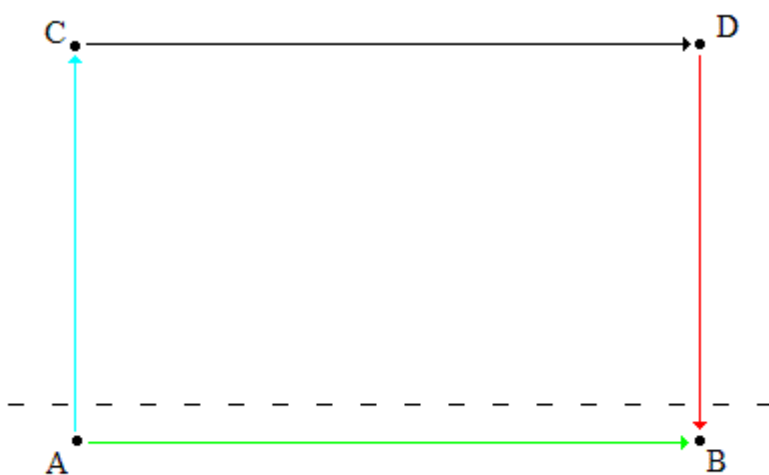


Figura 0.2 "Arquetipo" de la explicación científica

Para dar cuenta de $A \rightarrow B$, T postula la existencia de entidades C y D, así como de relaciones $A \rightarrow C$, $C \rightarrow D$ y $D \rightarrow B$ que describen al fenómeno inicial por una vía alterna, más robusta o precisa o detallada. La línea punteada separa el problema, $A \rightarrow B$, del aparato que T esgrime para resolverlo. Así, $A \rightarrow B$ constituye la base de datos de T, y $A \rightarrow C \rightarrow D \rightarrow B$ es el procesamiento de los datos que ejecuta T. Debajo de la línea interrumpida yace la parte no T-teórica del modelo, es decir las entidades y relaciones cuya determinación no presupone a T. Arriba despuntan los conceptos T-teóricos, aquellos cuya determinación depende de la aplicación de T.

El hecho de que las flechas presenten diversos colores también pone de relieve distintos momentos de la explicación. La de color azul sublima ciertos aspectos de A, o dicho de otro modo, postula que A tiene ciertas propiedades que se manifiestan en C. La

saeta negra ejecuta una transformación de C para dar D. Este paso bien puede ser un mero cálculo sobre C, cuyo resultante es D. Finalmente, la porción roja interpreta a D en términos de B.

Quizá peque de simplismo el encajar toda explicación científica en los cuatro momentos recién expuestos. Por ejemplo, es muy posible que el llamado cálculo no sea solamente entre entidades de la parte teórica, pues también puede incorporar información de la base de datos. Por otra parte, ninguna teoría más o menos sofisticada se reduce a cuatro entidades y cuatro relaciones, aunque cabe argumentar que si uno colapsa entes y funciones análogas, finalmente queda una representación como la figura 0.2. Para quien escribe, el esquema es útil por su valor heurístico, es una buena guía para la reconstrucción de modelos. Ya el lector tendrá ocasión de apreciar que con teorías científicas reales, el armazón de vínculos es mucho más complicado, pero aún así, se dejan entrever los momentos relativos al planteamiento del problema, la sublimación, cálculo e interpretación. De cualquier manera, todos los grafos en los capítulos siguientes están coloreados de acuerdo a los lineamientos de la figura 0.2. Y se recomienda al lector seguirlos en el orden verde, azul, negro, rojo.

Poblaciones de modelos

Representar teorías mediante diagramas de la categoría de los conjuntos, en lugar de un listado de axiomas conjuntistas -como es usual en la Concepción Estructural-, es un cambio cosmético. Pero el presente trabajo se aleja de la Concepción en otros sentidos más fuertes. Aquí se privilegia la idea de poblaciones de modelos, delineadas por las semejanzas estructurales de sus integrantes.¹⁵ Ciertamente, el Programa Estructuralista es compatible –

¹⁵ Conviene insistir sobre el uso del término “modelo” en esta tesis. Arriba se indicó que corresponde a un armazón de relaciones y entidades; en este sentido es semejante a un vocabulario. Pero se trata de un vocabulario ya interpretado en términos generales. Por ejemplo, todas las propuestas de la herencia a reseñar aquí hablan sobre organismos, por tanto, en los modelos correspondientes aparece un punto I representativo del conjunto de organismos individuales, o individuos. Esto puede parecer una perogrullada, pero en la Concepción Estructural los vocabularios son meras tipificaciones matemáticas, las interpretaciones vienen dadas por las aplicaciones intencionales (ver nota 9). Un modelo efectivo de un elemento teórico T tiene una aplicación concreta; “encarna” –por así decir- en un sistema empírico puntual (como el caso de arriba tocante a Juan Pérez y María Suárez, para la fecundación unigamética). En esta tesis, modelo –así, en letra Times New Roman- es análogo al elemento teórico de los estructuralistas. Puesto que el modelo es un ensamble de entidades interpretadas y relaciones interpretadas, recupera las aplicaciones intencionales, pues

en parte- con semejante enfoque, pues cabe vislumbrar la red teórica como una población de elementos teóricos, vertebrada por relaciones de especialización. No obstante, en el presente texto, la idea es mucho más amplia: una población de teorías no necesariamente se sujeta a una misma ley fundamental, aun si la ley está constreñida en distintos aspectos. Se trata de un agrupamiento un tanto poroso, ya que la membresía se finca en los grados de similitud entre modelos, entendidos estos grados según las entidades y relaciones compartidas. Por tanto, puede haber poblaciones compactas –y es de suponer que las redes teóricas son de este tipo- o difusas. Tampoco el sentido que se la da a la población aquí corresponde al holón estructuralista, si bien este último puede imaginarse como una agrupación de elementos teóricos, articulada por relaciones interteóricas generales. Los integrantes de la población versan sobre el mismo tema, esto es, pretenden resolver un determinado problema, aunque no necesariamente lo planteen o caractericen de igual manera; los miembros del holón pueden abarcar diversas cuestiones, y no es requisito que todos estén enfocados a la misma problemática.

Nótese que al hablar de poblaciones compactas o difusas, en el párrafo anterior, se introduce una noción de espacialidad: en efecto, plantear grados de proximidad intermodélica configura un espacio. Precisamente uno de los objetivos de quien escribe es situar la colección de propuestas sobre la herencia en un espacio conceptual, por llamarlo de alguna forma. Es allí donde cabe detectar patrones de variación estructural y ver las distintas aglomeraciones de modelos. La crítica inmediata a enfrentar es el hecho de que la definición de semejanza no es unívoca y, en consecuencia, tanto el espacio construido como los patrones poblacionales concomitantes pueden ser arbitrarios.¹⁶ No obstante, cabe

cada una de éstas se corresponde con el armazón relacional que brinda el modelo, para subconjuntos específicos de las entidades que propone el modelo.

¹⁶ Existe una plétora de índices de semejanza y disimilitud. Supóngase el caso de objetos caracterizados por atributos nominales, la semejanza entre cualesquiera dos objetos puede definirse de muchas maneras, por ejemplo: el número de rasgos compartidos; el cociente del número de atributos comunes sobre el número de atributos no compartidos, pero presentes en uno u otro objeto; el cociente del número de atributos comunes sobre el número de atributos no compartidos, incluidos aquellos que ninguno de los dos objetos posee, pero que están presentes en el resto de la población de objetos a comparar. Tratándose de entidades cuyos rasgos se miden en escalas numéricas, la disimilitud entre cualesquiera dos de ellas puede corresponder a la distancia “city-block”, la distancia euclídea u otra posibilidad ofrecida por la fórmula general de Minkowski:

$$\sqrt[r]{\sum_{j=1}^m |a_{hj} - a_{kj}|^r}$$
, donde a_{hj} es el valor que toma el atributo j en el objeto h , a_{kj} es el valor que toma el atributo j en el objeto k , r es un número natural, mayor o igual a 1, y existen m atributos en la población.

plantear semejanzas razonables, acordes con intuiciones compartidas entre un vasto número de personas, que no le exijan al lector saltos de fe. Y así, el espacio generado se presta a interpretaciones plausibles. De hecho, las producciones estructuralistas, las confecciones de redes teóricas y demás asuntos, tampoco son unívocas. Compárese, por ejemplo, las reconstrucciones de la genética según Casanueva (2003) y Lorenzano (2000). Son muy desemejantes: los M_{pp} de uno ni por asomo figuran en el otro, lo cual genera marcadas diferencias en las formulaciones de leyes fundamentales; el “aire de familia” se ubica más en las intenciones, escritas en lenguaje natural, que en los aparatos formales.¹⁷ No obstante, las dos son valiosas.

Pero la razón fundamental por la cual este trabajo adopta un enfoque poblacional se debe a la naturaleza del episodio científico privilegiado. El tema de la herencia biológica entre 1865 y 1902 apuntaba en múltiples direcciones, las propuestas generadas distaban de estar gobernadas por un mismo principio. Muchas fueron meros esbozos que no tuvieron desarrollos subsecuentes (en términos de la Concepción Estructural, constituían redes degeneradas). Las investigaciones arrojaban modelos explicativos, -concretos, pero sueltos- sobre la transmisión hereditaria. Quizá utilizaban nombres parecidos, pero indicativos de

También cabe la posibilidad de darle “pesos” a los rasgos, si acaso se considera pertinente. Ahora bien, la disposición espacial generada está influenciada por el índice de similitud o disimilitud que se escoja.

¹⁷ Lorenzano reconstruye la “genética clásica” y Casanueva reconstruye la “genética de factores” (también reconstruye lo que él denomina la “teoría de hibridación mendeliana” para referir la propuesta original de Mendel, pero esto es otro asunto) y dada la diferencia de rótulos, pareciera que se trata de dos teorías distintas, pero no es así. Ambos autores señalan que sus reconstrucciones se refieren a la genética desarrollada a principios del siglo XX, cristalizada en libros de texto, siendo uno de los primeros el de Morgan y sus colaboradores, de 1915 (*The Mechanism of Mendelian Heredity*). Se trata de una genética distinta a la de Mendel, pero inspirada en ella. Ahora bien, quien lea a Casanueva y a Lorenzano, encontrará diferencias nada despreciables entre uno y otro, y esto no se debe a que reconstruyen teorías distintas, sino al estilo de reconstrucción de cada autor. Por ejemplo, en lo tocante a los M_{pp} , Casanueva incluye la estructura de la fecundación unigámica; dicha estructura está ausente en Lorenzano. Además, entre los primitivos de Casanueva figuran clases de características heredables, de las cuales se pueden derivar fenotipos, a modo de definición: un fenotipo es una secuencia de características, una de cada clase. En Lorenzano, el conjunto de fenotipos es un término primitivo, no se mencionan las clases de características heredables. Por otra parte, Lorenzano incluye una función parcial DIST, que asocia pares de fenotipos (dominio) a distribuciones de fenotipos (contradominio). Por tanto, si $DIST(x) = z$, x es el par de fenotipos de una pareja de progenitores y z es la distribución de fenotipos de los hijos de esa pareja, esto es, la serie de frecuencias de los fenotipos de los vástagos. No hay nada semejante a DIST en los m_{pp} de Casanueva. Las diferencias también destacan en los m_p : Casanueva establece conexiones entre gametos y “fórmulas gaméticas” (series de genes portados por las células sexuales), cosa que no hace Lorenzano; este último asocia pares de genotipos (de los progenitores) con distribuciones de genotipos (de los hijos), cosa que no hace Casanueva; y, en fin, hay otros cuestionamientos divergentes. Quizá, a partir del aparato de Casanueva, se pueda derivar el de Lorenzano, sin introducir nuevos primitivos, solamente aplicando operadores conjuntistas a las entidades y relaciones ya establecidas; pero esto no ocurre a la inversa. No se puede derivar el aparato de Casanueva, a partir del de Lorenzano, sin la adición de nuevos primitivos.

cosas bien distintas (por ejemplo, “pangénesis”, en las formulaciones de Darwin, Galton, Brooks y De Vries). Incluso, en los libros de la época donde los autores describen de manera exhaustiva sus propuestas, se desprenden diversas concepciones que no conforman una red en el sentido estructuralista. Tal es el caso del voluminoso texto de Weismann (1893) sobre la continuidad del germoplasma, pues ahí se discute la transmisión de características en varios organismos con diversos modos de reproducción; puesto en la terminología del estructuralismo, plantea distintos elementos teóricos, que si bien constan de supra-estructuras teóricas similares, no pueden ser especializaciones uno de otro, pues se levantan sobre bases diferentes. López Beltrán pinta el panorama decimonónico de lo hereditario con las siguientes palabras:

...durante el siglo XIX se pasó de heredar los rasgos accidentales externos (de cuya búsqueda ávida en distintos ámbitos habla Canguilhem) a heredarlo todo, o a que lo que se hereda sea constitutivo. Se reorganizó el espacio fenomenológico en pedigríes y genealogías que reificaban los grupos humanos a través del lazo de sangre y la transmisión hereditaria como el vehículo de su integración. Se sustanció la transmisión de caracteres a través de teorías fisiológicas solidistas, mecanicistas, o de teorías de fuerzas vitales o estadísticas. La segunda mitad del siglo XIX vio la aparición de un zoológico de teorías de la herencia que aspiraron a llenar el espacio explicativo-descriptivo abierto por la consolidación del concepto de la herencia a la mitad del siglo. Teorías que exploraron diversas maneras de articular con nociones físicas, químicas, fisiológicas, estadísticas, psicológicas y aun cósmicas, ese nuevo espacio de representación y acción...¹⁸

En fin, el episodio tocante a la herencia entre 1865 y 1902 dista de ser “ciencia normal”, y, en buena medida, el aparato de la Concepción Estructural, sobre todo en lo concerniente a redes, privilegia este tipo de desarrollo científico.¹⁹ La precisión de especializaciones, ligaduras y relaciones interteóricas no serán temas importantes en esta

¹⁸ López Beltrán (2004), pp. 56-57.

¹⁹ Al respecto, véase Balzer *et al.* (1987), pp. 206-208, donde los autores claramente señalan que su aparato para analizar evoluciones teóricas (redes diacrónicas) está orientado a episodios de “ciencia normal”.

tesis, pues el esfuerzo principal va encaminado hacia la confección de un arreglo espacial de modelos, y la apuesta es que dicha configuración permite atisbar proximidades interteóricas. Explorar las relaciones entre las distinciones del Programa Estructural, por un lado, y las proximidades que arroja el ordenamiento espacial, por otro, rebasa los límites del presente trabajo, pero es completamente factible y se contempla para un estudio posterior.

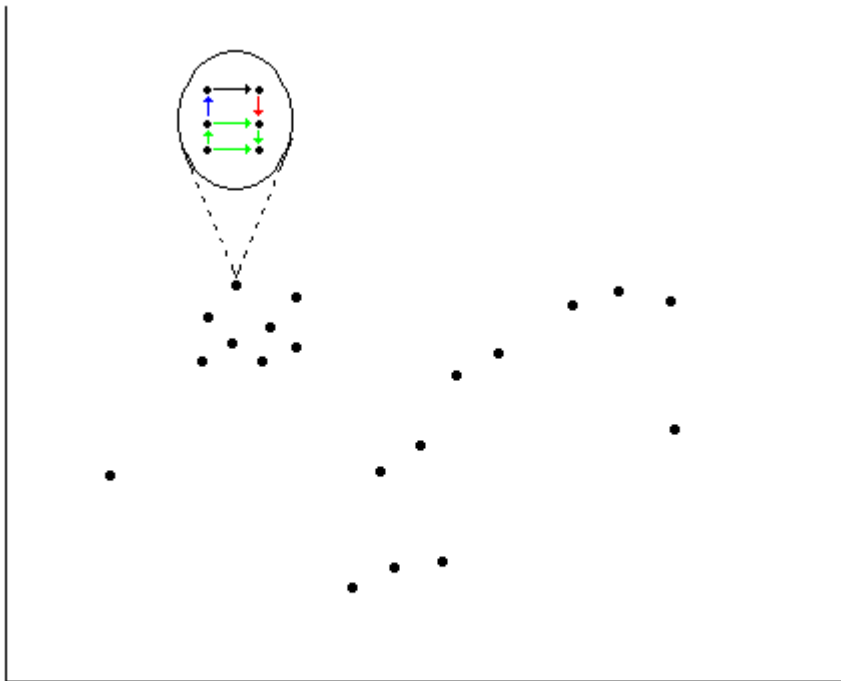


Figura 0.3 Ejemplo hipotético de constelación de modelos (cada modelo es un punto y a la vez un grafo)

En aras de fijar ideas, lo que se pretende en las páginas a continuación es reconstruir modelos explicativos de la herencia biológica, a modo de diagramas que pongan de relieve el armazón de entidades y relaciones que cada uno plantea. Una vez hecho esto, se pretende edificar una constelación de modelos, parecida al ejemplo hipotético de la figura 0.3: aquí, cada propuesta de la herencia corresponde a un punto, pero como puede apreciarse, es posible aplicar una especie de amplificación, la cual pone de realce la estructura de grafo de

cada modelo. Entre más semejantes sean dos modelos entre sí –esto es, entre mayor sea el número de entidades y relaciones compartidas-, más cercanos aparecerán en la configuración. El ejercicio es netamente exploratorio: la forma de la constelación puede dar indicios o pistas relativas a las discusiones que marcaron el tema de la herencia biológica, durante el periodo considerado. Pone de relieve direcciones de variación conceptual, por así llamarlas, y puesto que cada punto se puede “amplificar”, estas direcciones ofrecen un marco para observar los detalles del cambio estructural, en la población de modelos. Es probable que tales ejes encierren algo más de información: quizá reflejen o estén correlacionados con destrezas instrumentales u otros factores tocantes a la formación de los científicos que desarrollaron y debatieron las propuestas en cuestión. No es descabellado pensar que distintas regiones de la configuración pongan de relieve distintos contextos intelectuales. La aparición de cúmulos al interior de la nube –de subpoblaciones de modelos, por así decir- quizá indique el surgimiento de escuelas o corrientes particulares.

3. Estructura del texto

Los primeros seis capítulos presentan los grafos relativos a la herencia biológica, con sus respectivas explicaciones. El capítulo 1 se aboca a diferentes modalidades de la descendencia y la reproducción. Ahí se pormenorizan los esquemas que suponen la descendencia a partir de varios progenitores (muchos padres, una madre), a partir de sólo dos progenitores de sexo opuesto y la descendencia en organismos cuya reproducción es asexual. También se modelan diversas teorías de la fecundación y reproducción, a saber: la fecundación por doble simiente, la fecundación unigamética, la alternancia de generaciones, la reproducción vegetativa y la partenogénesis.

El capítulo 2 abunda sobre las variantes del concepto de característica heredable, a saber: los rasgos como mosaicos celulares, como atributos de cepas puras y como descriptores para los cuales existen correlaciones significativas entre la generación de ancestros y la de descendientes. De hecho, los capítulos 1 y 2 ponen de relieve los modelos que sirven de soporte a las teorías de la herencia.

En el capítulo 3 se pormenorizan aquellas concepciones inspiradas en la pangénesis darwiniana. Como se dará cuenta el lector, se trata de una amalgama de propuestas con

divergencias sustantivas. Aquí figuran, además de la pangénesis, la teoría gemular de Galton, la trasmisión hereditaria de Brooks y la pangénesis intracelular de De Vries.

El cuarto capítulo está dedicado a los aportes de Weismann relativos a la continuidad del germoplasma. En el quinto apartado se pormenorizan diversos modelos de corte mendeliano. Esto incluye los esbozos de Mendel en lo concerniente a *Pisum* y *Phaseolus*, la herencia mendeliana según Bateson y dos modelos de Yule que suponen la expresión génica en términos probabilísticos. El sexto capítulo versa sobre la ley biometrista de la herencia ancestral, y se reconstruye la formulación que hace Pearson de esta ley.

En total, los capítulos 3 a 6 ofrecen veinte modelos distintos; no agotan el caudal de explicaciones al fenómeno hereditario entre 1865 y 1902, pero sí constituyen una muestra representativa. En el capítulo 7, con base en las semejanzas inter-modélicas, se construye un espacio conceptual, en el que se posicionan las veinte modelos, y se discute los patrones de variación estructural manifiestos. Para concluir, el octavo apartado evalúa la pertinencia de semejante representación espacial. Finalmente, se incluyen dos apéndices: el primero contiene la tabla de teorías versus subestructuras, con base en la cual se ejecuta el ordenamiento del capítulo 7; el segundo muestra un cuadro explicativo de los signos matemáticos y lógicos utilizados en el presente trabajo. Además, el apéndice 2 discute ciertas nociones básicas de la teoría de categorías, tales como sección, retracción, objeto terminal, producto y suma, que le pueden ser útiles al lector.

Entidades de DVPM

I corresponde al conjunto de individuos. M representa al conjunto de machos y H el de hembras (por tanto, I es equivalente a la unión de M y H). I_h es un conjunto de conjuntos donde cada elemento incluye a los individuos que tienen la misma madre. Así, I_h viene a ser la clase de fraternidades por vía materna y, por consiguiente, es un subconjunto del conjunto potencia de los individuos, $\wp(I)$. Pa es la colección de conjuntos de padres; como puede verse, se trata de un subconjunto del conjunto potencia de los machos, $\wp(M)$. I_{psm} es un conjunto formado por pares, donde un elemento de cada pareja es un conjunto de machos y el otro es una hembra, con la siguiente restricción: el conjunto de machos corresponde al conjunto de compañeros sexuales de la hembra hasta el i -ésimo parto de ésta. Los elementos de I_{psm} son aquellas “parejas” que efectivamente tienen progenie. De este modo, la misma hembra puede figurar en varios elementos de I_{psm} , pues entre el alumbramiento f y el $f+1$ quizá haya acumulado más compañeros sexuales. Los elementos de I_{h*} son los hijos de las “parejas” sexuales de I_{psm} , es decir, son fraternidades carnales.²

Flechas de DVPM

Las flechas señaladas por el rótulo *inc* ponen de relieve la inclusión o bien el hecho de que la entidad origen es subconjunto de la entidad destino. Así, el diagrama indica que tanto los machos como las hembras están incluidos en el conjunto total de individuos. Las flechas onduladas representan estructuraciones y las operaciones que ejecutan quedan manifiestas en el punto de destino. En consecuencia, no es necesario otorgarles un rótulo específico. Así, la flecha entre el conjunto de machos y el conjunto de padres pone de realce la acción de despejar el conjunto potencia de los machos y luego aislar un

²¿Por qué se hace la distinción entre I_{h*} e I_h ? La segunda entidad rescata el concepto más primario o inmediato de fraternidad, a saber: los individuos que surgen del cuerpo de una misma hembra. De este modo, el grupo de hermanos (por parte de madre) es una entidad completamente observacional, sólo es menester registrar qué individuo surge de qué hembra, sin especulaciones respecto a las influencias recibidas por ésta para dar a luz a un determinado ser. Cabe pensar que DVPM recoge una idea antiquísima del parentesco, cuando apenas se atisbaba la cópula como evento causal de la gestación y el nacimiento. Por tanto, en DVPM la relación “padres de fulano” tiene una cierta carga teórica, o mejor dicho DVPM-teórica. En consecuencia, los hijos de las parejas sexuales, esto es los conjuntos de I_{h*} , también arrastran consigo esta carga teórica. La intención de la figura 1.1. es, entonces, presentar la noción de fraternidad desprovista de DVPM-teoricidad, como algo que antecede a DVPM (los elementos de I_h) y mostrar cómo de ella surge una nueva noción de fraternidad carnal (los elementos de I_{h*}), mediada por la relación “padres”, además de la relación “madre”.

subconjunto de éste. Por su parte, la saeta cuyos orígenes son los padres y las hembras, y cuyo destino es I_{psm} , destaca que primero se obtiene el producto de las entidades origen y luego se obtiene el subconjunto de “parejas” sexuales efectivas.

α_1 indica que todo individuo proviene de una hembra, en el sentido de que surge de ella, es expulsado de su cuerpo, es parido por ella; en otros términos: todo individuo tiene una madre. La flecha delata una función inyectiva pero no biyectiva, pues puede darse el caso de hembras que no tienen hijos y, por tanto, no son madres de nadie. α_2 pone de relieve que a todo organismo se le asigna una fraternidad; en el caso de hijos únicos, α_2 le confiere al individuo en cuestión el conjunto unitario cuyo único elemento es él mismo. Se trata de una función suprayectiva, pues todos los individuos que son hermanos (de madre) les corresponde el mismo elemento de I_h .

La paternidad viene dada por α_3 , pues indica que a todo individuo le corresponde un conjunto de padres. Ahora bien, esta flecha está dibujada en azul mientras que α_1 y α_2 figuran en verde. La distinción cromática se debe a que las últimas dos no suponen nada acerca de las demás relaciones del diagrama. α_1 y α_2 constituyen la pregunta-problema o infra-estructura sobre la cual se monta DVPM, a saber: ¿por qué los individuos surgen del cuerpo de una hembra? Son, por tanto, la parte no teórica del modelo; la porción DVPM-teórica postula el congreso sexual de machos y hembras como evento causal de la producción de hijos. Así, la relación “padres de” tiene una carga teórica, ya que pone de realce la participación masculina en dicho congreso. α_3 se dibuja en azul para representar el primer momento de la explicación dada por DVPM, el primer tramo de una vía alternativa para transitar de organismos a madres y a fraternidades. Este primer paso por un camino alternativo señala lo siguiente: para saber por qué los individuos provienen de las hembras es menester introducir una relación de paternidad. Con base en ella, es posible ejecutar un “cálculo” (segundo momento de la explicación, indicado por flechas negras) con el cual construir las “parejas” sexuales, para luego vincular estas últimas con sus vástagos (tercer paso de la vía alternativa, señalado por flechas rojas).

β_1 forma parte del tercer eslabón de la cadena explicativa brindada por DVPM, y a cada pareja le asigna un conjunto de hijos. Puesto que se trata de una función biyectiva, tiene un inverso, β_1^{-1} , que conduce de prole a progenitores. La función α_{2bis} inserta las fraternidades de I_{h^*} en las de I_h , o dicho de otro modo, señala a qué hermandad por vía

materna corresponden los grupos de hermanos carnales. Ahora bien, α_{2bis} no tiene inversa pues es suprayectiva, dado que una misma hembra puede tener hijos con el conjunto de machos A y más tarde en su vida con el grupo de machos B (aunque según los lineamientos de DVPM, $A \subset B$, debido al efecto “persistente” de la paternidad). De cualquier manera, la flecha si presenta secciones, esto es mapas que van del codominio de α_{2bis} a algunos de los elementos de su dominio, de modo que: $s\alpha_{2bis} \circ \alpha_{2bis} = id_{I_h}$, donde $s\alpha_{2bis}$ es una de estas secciones e id_{I_h} es la función de identidad del conjunto I_h (función que asigna cada elemento de I_h consigo mismo). En otras palabras, una determinada sección $s\alpha_{2bis}$ identifica ciertos conjuntos de hermanos carnales, a partir del conjunto de fraternidades de madre. Estos morfismos, así como el hecho de que existe β_1^{-1} , es lo que permiten la conmutatividad expuesta en la leyenda de la figura 1.1: los padres y la madre de un individuo x son los integrantes de la “pareja” sexual que da lugar al grupo de hermanos carnales al cual pertenece x . En términos un poco más técnicos, tales progenitores son, respectivamente, la primera y segunda proyección (π_1 y π_2) de esa “pareja”.³

³ El grafo de la figura 1.1 no destaca ningún punto o flecha indicativa de tiempo, aunque el circuito de DVPM plantea un flujo temporal que va hacia atrás, es decir de individuos a progenitores. Se podría haber incluido la entidad T –el conjunto de intervalos temporales– en la reconstrucción y plasmar las saetas como enlaces entre productos cartesianos de organismos (simples, agrupados, agrupados y apareado) y el conjunto T. Para dar un ejemplo, las flechas del diagrama tomarían las siguientes formas: $I \times t_{i+1} \xrightarrow{\alpha_1} H \times t_i$, $I \times t_{i+1} \xrightarrow{\alpha_2} I_h \times t_{i+1}$, $I \times t_{i+1} \xrightarrow{\alpha_3} Pa \times t_i$, $I_{psm} \times t_i \xrightarrow{\beta_1} I_{h*} \times t_{i+1}$, $I_{psm} \times t_i \xleftarrow{\beta_1^{-1}} I_{h*} \times t_{i+1}$. O bien, como hace Casanueva (2003), introducir una función contadora de generaciones, $\lambda: T \rightarrow \wp(I)$, y con eso representar las flechas, digamos α_1 , de la siguiente manera: $I \cap \lambda(t_{i+1}) \xrightarrow{\alpha_1} H \cap \lambda(t_i)$. El grafo resultante sería más explícito, pero más cargado de símbolos. Creo que la dimensión temporal se rescata con el flujo de información de los diagramas, y por tal motivo no he especificado una entidad T en ninguna de mis reconstrucciones. Por otra parte, en algunas teorías de la herencia que se reconstruyen en el presente trabajo, la temporalidad presenta diversas escalas. Esto ocurre en aquellos modelos donde la transmisión de características está íntimamente ligada al desarrollo ontogénico (la continuidad del germoplasma de Weismann, la pangénesis de Darwin, la pangénesis intracelular de DeVries): en ellos figuran escalas temporales para el paso de generaciones de individuos, para el paso de generaciones celulares al interior de un individuo y una temporalidad para los cambios orgánicos al interior de una célula. Aquí la introducción de una entidad T como un conjunto de intervalos temporales resulta más compleja, pues es menester especificar cosas como intervalos₃ dentro de intervalos₂ dentro de intervalos₁, donde los subíndices 1, 2 y 3 delatan distintas unidades de tiempo para los procesos macro, micro y nanoscópicos. Es factible hacerlo, el diagrama resultante ganaría en precisión pero perdería en claridad, puesto que estaría más enmarañado de puntos y flechas. Entonces, para qué complicarlo, si los múltiples niveles de temporalidad se pueden rescatar con el flujo de la información.

2. Descendencia de un padre y una madre (DPM)

DPM plantea que todo individuo tiene sólo un padre y una madre, por consiguiente, el ensamblado de esta concepción difiere en ciertos aspectos de DVPM. Quizá el más importante es tocante al aporte masculino en la producción de hijos: mientras que DVPM propone que tal aportación tiene un efecto permanente –o por lo menos a largo plazo– y, además, se funde con las influencias de otros machos, DPM niega tal fusión de contribuciones masculinas y limita su efecto al embarazo inmediato a la cópula. Como se verá en páginas posteriores (ver capítulo 2), DVPM y DPM están ligados a distintas concepciones de la fecundación. En la figura 1.2 se muestra la estructura conceptual de DPM.

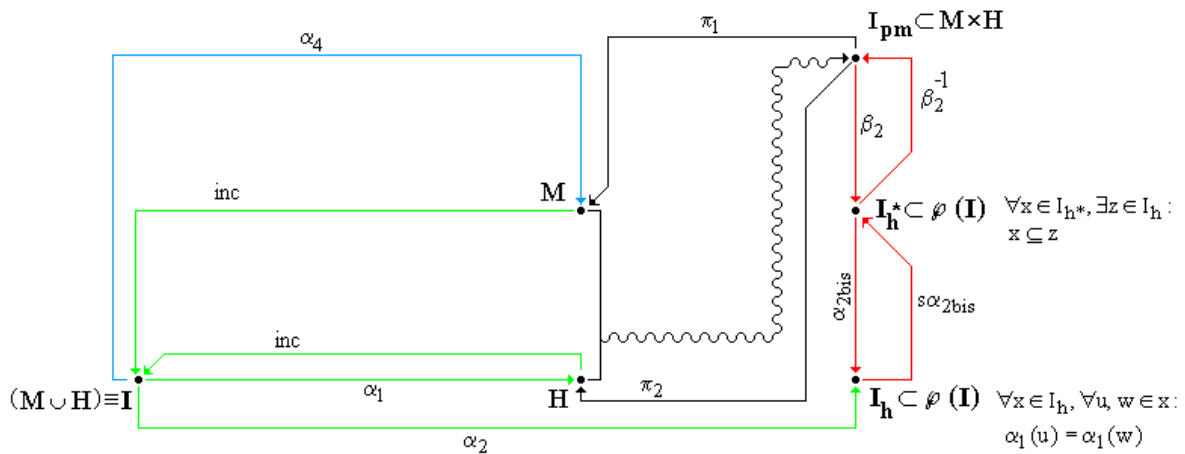


Figura 1.2 Descendencia de un padre y una madre (DPM)

$\forall x \in I, \exists$ sección de α_{2bis} ($s\alpha_{2bis}$) tal que :

$$1) \alpha_1(x) = \pi_2 \circ \beta_2^{-1} \circ s\alpha_{2bis} \circ \alpha_2(x)$$

$$2) \alpha_4(x) = \pi_1 \circ \beta_2^{-1} \circ s\alpha_{2bis} \circ \alpha_2(x)$$

Entidades de DPM

Igual que I_{psm} en DVPM, I_{pm} se refiere al conjunto de parejas sexuales efectivas, pero aquí el par está conformado por un solo macho y una hembra. Por eso no es necesario ni pertinente incluir la entidad Pa de la figura 1.1. Los demás puntos de DPM son los que aparecen en DVPM, por lo cual no es menester detenerse en ellos.

Flechas de DPM

β_2 y β_2^{-1} cumplen en mismo papel que β_1 y β_1^{-1} en DVPM: β_2 le asigna a cada pareja sexual efectiva un conjunto de hijos, y la función inversa le otorga a cada fraternidad carnal una pareja de progenitores. La función “padre de...” viene dada por α_4 . Ha sido necesario introducir esta última flecha -así como β_2 - en DPM, en lugar de conservar α_3 y β_1 de DVPM, dado que β_2 y β_1 no son la misma función –difieren en cuanto a dominio- y tampoco son la misma relación α_4 y α_3 , pues tienen destinos distintos.⁴ Las demás flechas de DPM ya han sido reseñadas en el apartado correspondiente a DVPM.

3. Descendencia en organismos con reproducción vegetativa (DORV)

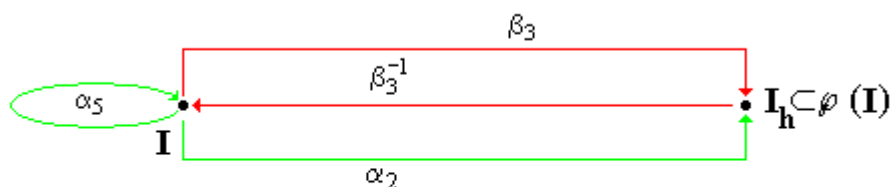


Figura 1.3. Descendencia en organismos con reproducción vegetativa (DORV)

$$\alpha_5(x) = \beta_3^{-1} \circ \alpha_2(x)$$

$$\alpha_2(x) = \beta_3 \circ \alpha_5(x)$$

La reproducción vegetativa es común en el mundo vegetal, donde a partir de un brote del cuerpo de una planta, surge otra planta. En el reino animal el fenómeno análogo se denomina apomixis. La figura 1.3 muestra la reconstrucción de DORV.

Lo distintivo de DORV son las flechas α_5 y β_3 : la primera le asigna a todo organismo x el individuo del cual nace x ; la segunda le confiere a cada espécimen un

⁴ Ciertamente, cabe imaginar DPM como una especialización de DVPM, de modo que se restringe el codominio de α_3 al conjunto de conjuntos unitarios de padres, e I_{psm} a un subconjunto del producto cartesiano del conjunto de conjuntos unitarios de padres y hembras. Así, ya no es necesario plantear α_4 e I_{pm} . Pero hay un problema: la especialización, como aquí se indica, no pone de manifiesto diferencias estructurales entre DVPM y DPM, pues ambos estaría compuestos por los mismos puntos y flechas. Por otra parte, una función restringida no es igual a su versión robusta, entonces es menester marcar la diferencia. Enfatizarla señalando que el codominio de α_3 en DPM es el conjunto de conjuntos unitarios de padres, da para un rango muy extraño. Parece más natural señalar que en DPM la función α_4 tiene por codominio al conjunto de los machos.

conjunto de hijos. Por supuesto, las distinciones de padre y de madre salen sobrando, pues la producción de vástagos es independiente del sexo y, por lo mismo, la relación “progenitor de” no se puede especificar con las flechas α_1 , α_3 o α_4 de los diagramas anteriores. Las dos ecuaciones en el margen derecho inferior del diagrama ponen de relieve dos cuestiones que básicamente vienen siendo lo mismo, a saber: el organismo que produce al individuo x es el generador de la fraternidad a la cual pertenece x , o bien dicha fraternidad corresponde a los hijos del progenitor de x .

4. Descendencia en organismos con partenogénesis (DOP)

En la partenogénesis, las hembras producen hijos a partir de óvulos no fecundados. Esta estructura es básicamente la de DORV, pero aquí es menester identificar a los individuos de sexo femenino, y sólo sobre ellos es que opera β_3 . Por otra parte, la relación “madre de” sí tiene sentido en este modelo, por lo cual es menester incluir la flecha α_1 . DOP se muestran en la figura 1.4.

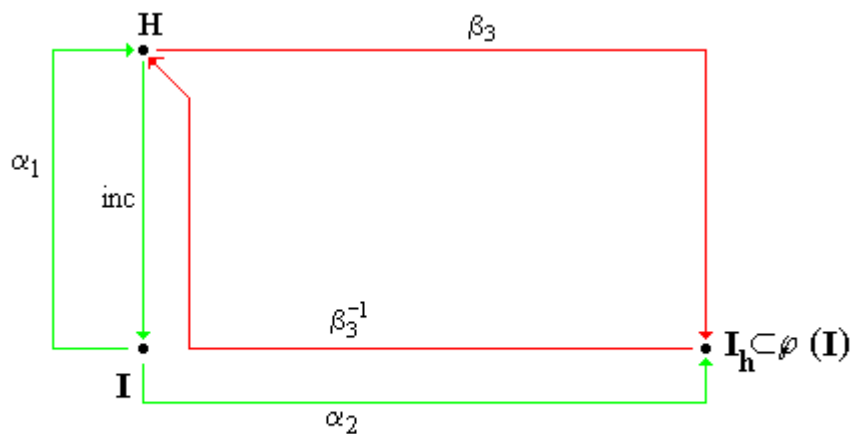


Figura 1.4 Descendencia en organismos con partenogénesis (DOP)

$$\alpha_1(x) = \beta_3^{-1} \circ \alpha_2(x)$$

$$\alpha_2(x) = \beta_3 \circ \alpha_1(x)$$

5. Fecundación por doble simiente (FDS)

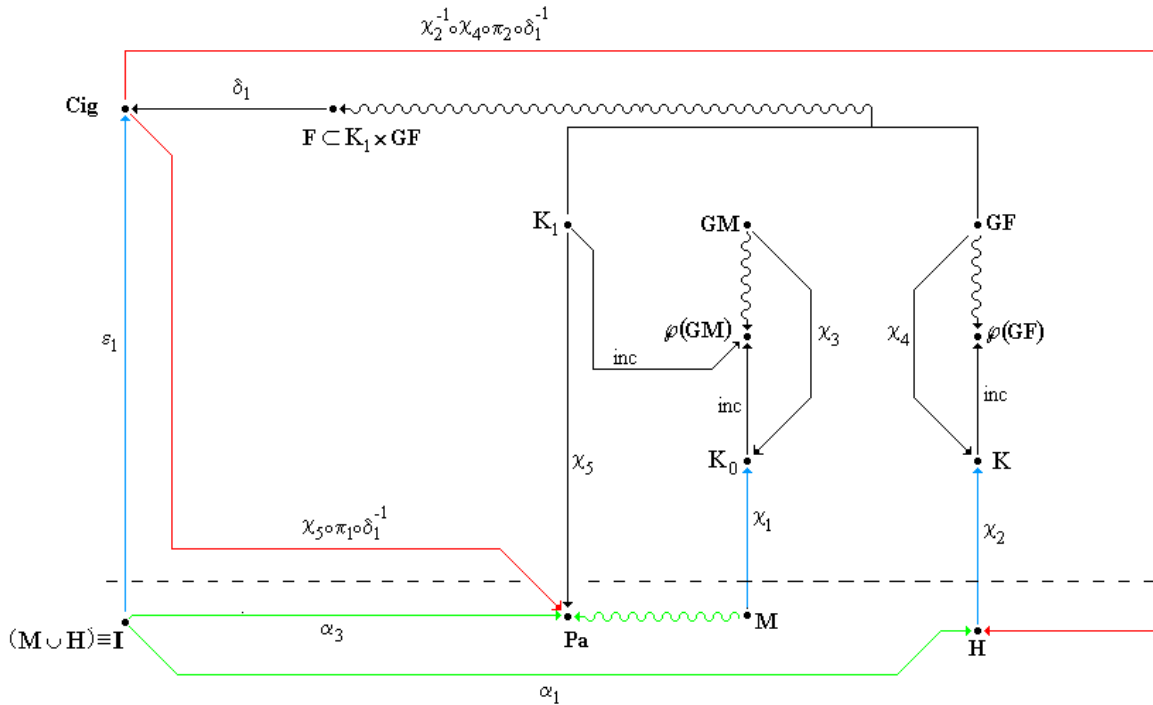


Figura 1.5 Fecundación por doble simiente (FDS)

$$\alpha_1(x) = \chi_2^{-1} \circ \chi_4 \circ \pi_2 \circ \delta_1^{-1} \circ \varepsilon_1(x)$$

$$\alpha_3(x) = \chi_5 \circ \pi_1 \circ \delta_1^{-1} \circ \varepsilon_1(x)$$

Los supuestos básicos de FDS son:

- 1) Los organismos producen gametos (las hembras producen óvulos, los machos gametos masculinos).
- 2) Uno o varios gametos masculinos fecundan un óvulo y de tal proceso surge un cigoto. Cabe la posibilidad de que los gametos masculinos que participan en una misma fecundación no provengan del mismo padre, sino de varios individuos.⁵

⁵ En realidad, el rótulo de este modelo, “fecundación por doble simiente”, no es del todo correcto, pues es el nombre de una idea hipocrática, la cual no supone la existencia de gametos ni fusiones de gametos, como si lo hace el esquema aquí presentado. En la visión atribuida a Hipócrates (por lo menos está desarrollada en un texto médico del siglo VI antes de Cristo, proveniente de Cos), la semilla que da lugar al hijo es producto de

3) Del cigoto surge un nuevo individuo.

La idea de que varios gametos masculinos fecundan un óvulo pone de relieve que FDS se construye sobre la base de DVPM (en otras palabras, puede decirse que FDS es una teorización sobre DVPM). Este modo de conceptualizar la fertilización todavía era aceptable en el siglo XIX y puede encontrarse en los textos de naturalistas tan famosos como Darwin.⁶ En la figura 1.5 se muestra la reconstrucción de FDS.

Entidades de FDS

La línea discontinua divide el grafo en su parte FDS-teórica (arriba de la línea) y no teórica. Todos los puntos que aparecen debajo de ella ya han sido reseñados en DVPM, las entidades nuevas se ubican por arriba de dicha separación. GM es la colección de gametos masculinos y $\wp(GM)$ es el conjunto potencia de GM. Así, K_0 y K_1 son subconjuntos de $\wp(GM)$: cada elemento del primero corresponde a la totalidad de gametos que produce algún macho a lo largo de su vida; en cambio, los integrantes de K_1 son grupos de gametos que fecundan alguna célula sexual femenina. Por su parte, GF es el conjunto de óvulos, su potencia es $\wp(GF)$ y K es un subconjunto de este último. Cada elemento de K corresponde al conjunto de óvulos que produce alguna hembra a lo largo de su vida. F es una relación entre K_1 y GF que representa a aquellas duplas ($\{\text{gametos masculinos}\}$ -óvulo) que efectivamente participan en una fecundación. Finalmente, Cig viene a ser la colección de cigotos.

la mezcla de fluidos seminales del padre y la madre (véase: (1978) *Hippocratic Writings*, pp. 317-346). Por supuesto, no hay mención alguna de células sexuales. De cualquier manera, se ha decidido retener el nombre para el modelo que ahora se presenta; con ello, se emula a Casanueva (2003), quien también reconstruye un esquema parecido y también lo denomina “fecundación por doble simiente”.

⁶ Véase Darwin (1883), vol. II, p. 356. En la página 361 de la obra citada, el naturalista británico sugiere que, en ciertos organismos, los gametos masculinos pueden permanecer vivos en el cuerpo de la hembra durante periodos relativamente largos. De este modo, si la hembra tiene relaciones sexuales con dos machos en momentos distintos, algunos espermatozoides supervivientes del primer compañero sexual pueden participar con los gametos del segundo compañero en la fertilización del óvulo.

Tal como ha sido el caso en diagramas anteriores, las flechas inc y π_i destacan las relaciones de inclusión e i -ésima proyección. α_1 y α_3 ya fueron abordadas en el grafo correspondiente a DVPM, pero a modo de recordatoria simbolizan, respectivamente, las relaciones “madre de” y “padres de”. Las funciones χ_1 y χ_2 corresponden a la gametogénesis, la primera a la espermatogénesis y la segunda a la ovogénesis; ambas son biyecciones (presentan inversas). χ_3 asigna a todo gameto masculino uno de los elementos de K_0 , de hecho, la función plantea que todo gameto masculino surge de algún proceso de espermatogénesis. χ_4 cumple el mismo papel, pero en relación a los óvulos y la ovogénesis. Por su parte, la suprayectiva χ_5 liga los conjuntos de gametos masculinos de K_1 a los grupos de padres. δ_1 es biyectiva e indica que los pares ($\{\text{gametos masculinos}\}$ -óvulo) de F dan lugar a cigotos, y ε_1 plantea que todo individuo proviene de un cigoto. Ahora bien, esta última relación no necesariamente es uno a uno, pues cabe la posibilidad de que dos o más organismos provengan del mismo óvulo fecundado (los gemelos idénticos, por ejemplo).

Las dos flechas rojas trazan sendos caminos de regreso a los organismos que crearon, por así decir, a un determinado cigoto. En consecuencia, la madre de un individuo x , dada por $\alpha_1(x)$, también está identificada por la ruta alternativa $\chi_2^{-1} \circ \chi_4 \circ \pi_2 \circ \delta_1^{-1} \circ \varepsilon_1(x)$. En prosa, este segundo sendero se lee así: el cigoto del cual proviene x surge de la fusión de un conjunto de gametos masculinos y un óvulo, ese óvulo pertenece al conjunto de células sexuales que produce un determinada hembra, y esa hembra es la madre de x . De manera análoga, los padres de x , $\alpha_3(x)$, se corresponden con la composición $\chi_5 \circ \pi_1 \circ \delta_1^{-1} \circ \varepsilon_1(x)$.

6. Fecundación unigamética (FU)

FU tiene por cimiento a DPM, y plantea que la fecundación ocurre a partir de la fusión de un gameto masculino y uno femenino. Así, FU es una especialización de FDS que restringe el número de participantes en la fertilización del óvulo (ver figura 1.6). El modelo

introduce la entidad F^* , un subconjunto del producto cartesiano entre GM y GF . Este cambio respecto a FDS tiene consecuencias en relación a la flecha δ , pues se ha modificado su dominio. Por consiguiente, aquí δ_2 sustituye la δ_1 de la figura 1.5. Además, quedan eliminados los puntos Pa y K_1 , así como la flecha χ_5 , pues en FU ya no juegan ningún papel. La flecha α_4 indica la relación “padre de”, tal como lo hace en DPM. Con estos ingredientes, el principio guía de FU, inscrito en la conmutatividad del grafo, mantiene que: los progenitores de un organismo x son aquellos individuos (un macho y una hembra) que producen los gametos (un espermatozoide y un óvulo) cuya fusión da origen al cigoto del cual proviene x .

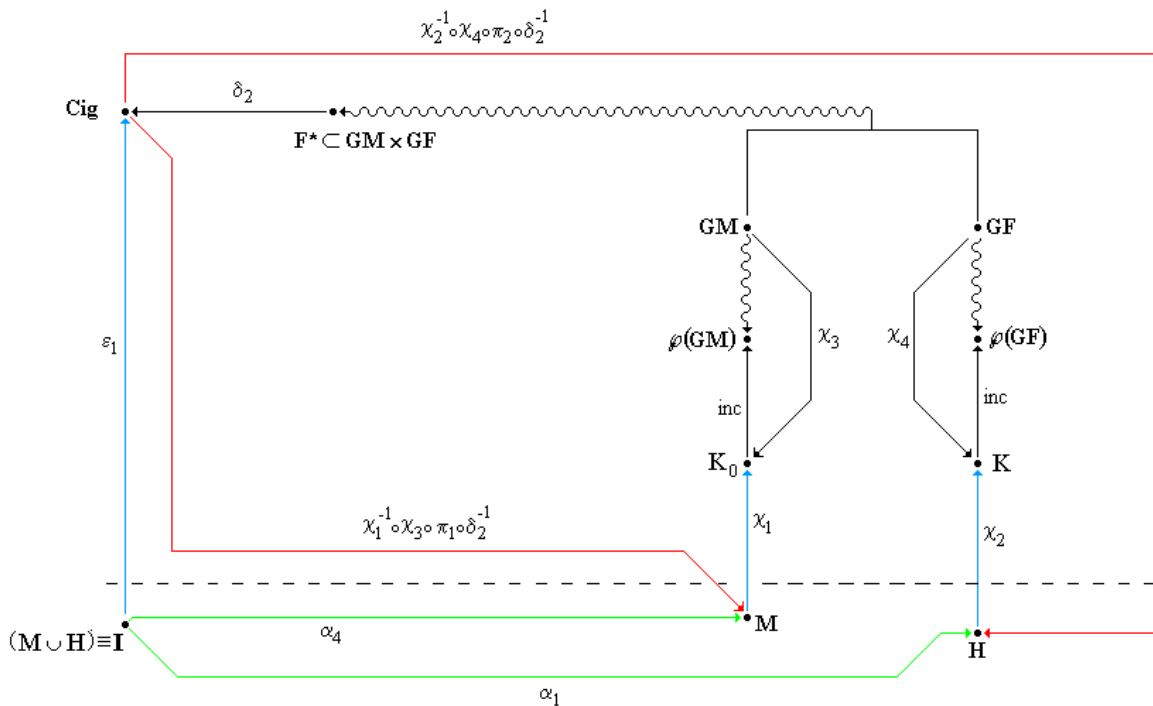


Figura 1.6 Fecundación unigamética (FU)

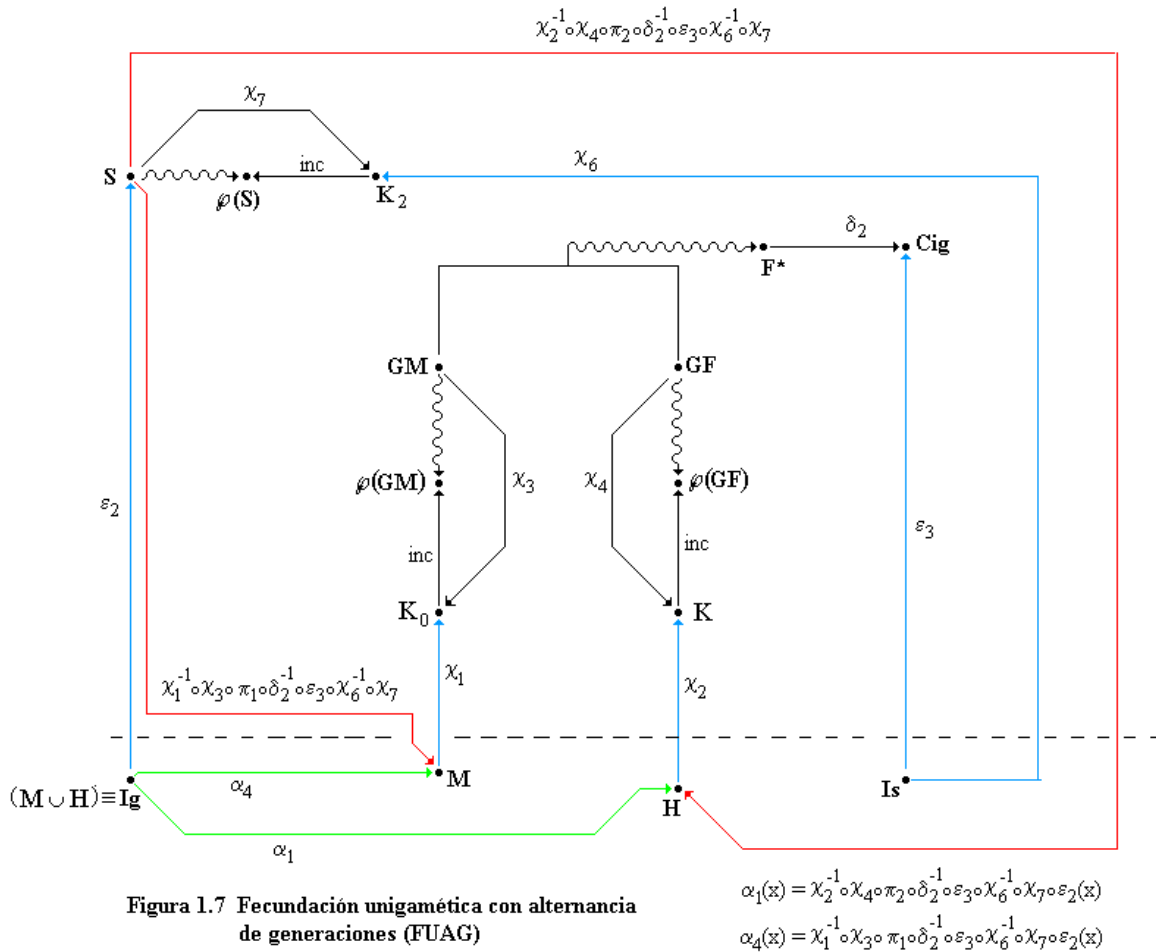
$$\alpha_1(x) = \chi_2^{-1} \circ \chi_4 \circ \pi_2 \circ \delta_2^{-1} \circ \varepsilon_1(x)$$

$$\alpha_4(x) = \chi_1^{-1} \circ \chi_3 \circ \pi_1 \circ \delta_2^{-1} \circ \varepsilon_1(x)$$

7. Fecundación unigamética con alternancia de generaciones (FUAG)

Los postulados básicos de FUAG son:

1) Los organismos se dividen en dos clases de formas de vida independiente: aquellos que presentan sexo y producen gametos (los gametofitos), y aquellos que están desprovisto de órganos sexuales, pero producen esporas (los esporofitos). Entre una generación de individuos sexuados y otra, se intercala una generación de organismos del segundo tipo.



2) La fusión de un gameto masculino con uno femenino produce un cigoto, pero el individuo que surge de tal cigoto no es un gametofito, sino un esporofito.

3) El esporofito produce y expulsa esporas; todo gametofito proviene de una espora.⁷

⁷ Los libros de texto modernos que versan sobre la reproducción vegetal ponen de relieve que el gametofito es la fase haploide del ciclo de vida, mientras que el esporofito es la fase diploide. Las esporas son resultado de divisiones meióticas que ocurren en órganos especializados del esporofito, denominados esporangia. El fenómeno de la alternancia de generaciones ya formaba parte del discurso biológico de mediados del siglo

En la figura 1.7 se presenta la estructura conceptual de FUAG; como podrá observarse, es esencialmente FU con algunos añadidos.

Entidades de FUAG

Los puntos I_g e I_s se refieren, respectivamente, a gametófitos y esporofitos. S simboliza el conjunto de esporas, $\wp(S)$ es el potencia de S y K_2 es un subconjunto de $\wp(S)$; de hecho, cada elemento de K_2 representa al conjunto de esporas que produce algún esporofito. Las demás entidades ya fueron reseñadas en la sección dedicada a FU.

Flechas de FUAG

La flecha ε_2 revela que todo gametofito proviene de una espora, y ε_3 indica que todo esporofito surge de algún cigoto. El proceso de esporogénesis está representado por χ_6 (biyectiva), mientras que χ_7 (suparyectiva) reparte las esporas entre los paquetes que producen los integrantes de I_s . La composición de ε_2 con las flechas rojas desenmascara a los gametófitos progenitores de cualquier gametofito, y de paso delata a su progenitor esporofito. En el diagrama, esto último aparece en las fórmulas composicionales de los caminos rojos; de hecho, el esporofito del cual surge un gametofito x corresponde a $\chi_6^{-1} \circ \chi_7 \circ \varepsilon_2(x)$.

8. Reproducción vegetativa o apomixis (RV).

La reproducción vegetativa consiste en la producción de un nuevo individuo a partir de un estolón, brote o espeje de la planta madre. No hay intervención de gametos ni fecundaciones, el nuevo organismo surge del tejido de otro. En animales, semejante fenómeno recibe el nombre de apomixis. En la figura 1.8 se ilustra el ensamble conceptual de este modelo. Son dos las entidades que destacan aquí y no lo hacen en los diagramas anteriores, a saber: C_{mer} y K_3 . La primera se refiere al conjunto de células no diferenciadas

XIX; sin embargo, se estableció la relación con las fases haploide-diploide del ciclo de vida en la última década del XIX y primera del XX, con el surgimiento de la teoría cromosómica de la herencia.

con potencialidad germinal; tratándose de plantas, estas unidades suelen denominarse células meristemáticas. K_3 es un subconjunto del potencia de C_{mer} ; cada elemento de K_3 viene a ser la colección de células germinales que produce algún individuo. La flecha χ_8 (biyectiva) representa dicha producción, y χ_9 distribuye los integrantes de C_{mer} en los paquetes de K_3 (por tanto, se trata de una función suprayectiva). Así, la composición $\chi_8^{-1} \circ \chi_9$ asigna cada célula meristemática al individuo que la generó. Por su parte, ε_4 especifica que todo organismo proviene de alguno de estos corpúsculos germinales.

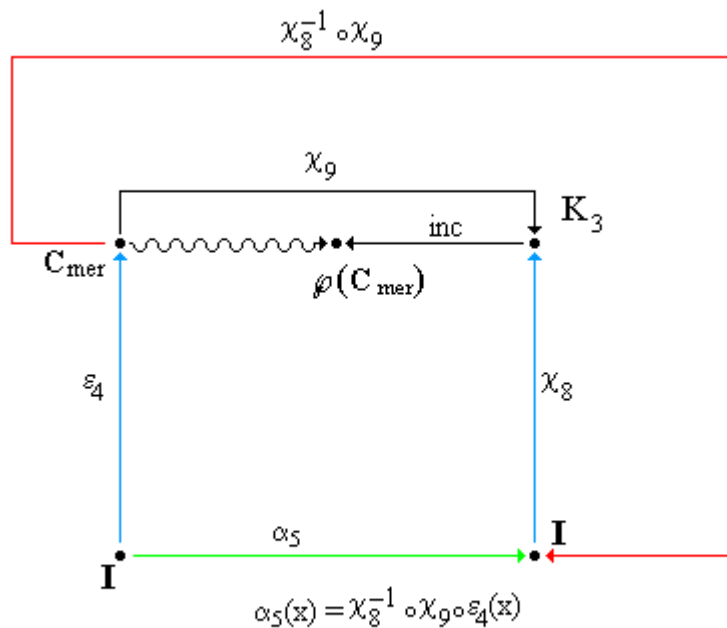


Figura 1.8 Reproducción vegetativa (RV)

RV es una teorización sobre DORV, hecho que queda de manifiesto por: 1) la inclusión de α_5 –la relación “progenitor de”- en la base de RV; y 2) la ruta alternativa $\chi_8^{-1} \circ \chi_9 \circ \varepsilon_4$ que conmuta con α_5 . De este modo, el grafo de la figura 1.8 plantea que el progenitor de un individuo x es el organismo que produce la célula germinal de la cual proviene x .

9. Partenogénesis (PAR)

En la partenogénesis, los gametos femeninos pueden desarrollarse, sin fecundación previa, en un nuevo individuo, el cual puede ser de sexo masculino o femenino. La estructura gráfica de PAR se reproduce en la figura 1.9. De hecho, PAR parece ser un recorte de DS o FU, con una función añadida, ε_5 , la cual indica que todo individuo proviene de un óvulo. Tal como está el esquema, los organismos machos no cumplen ningún papel reproductivo.

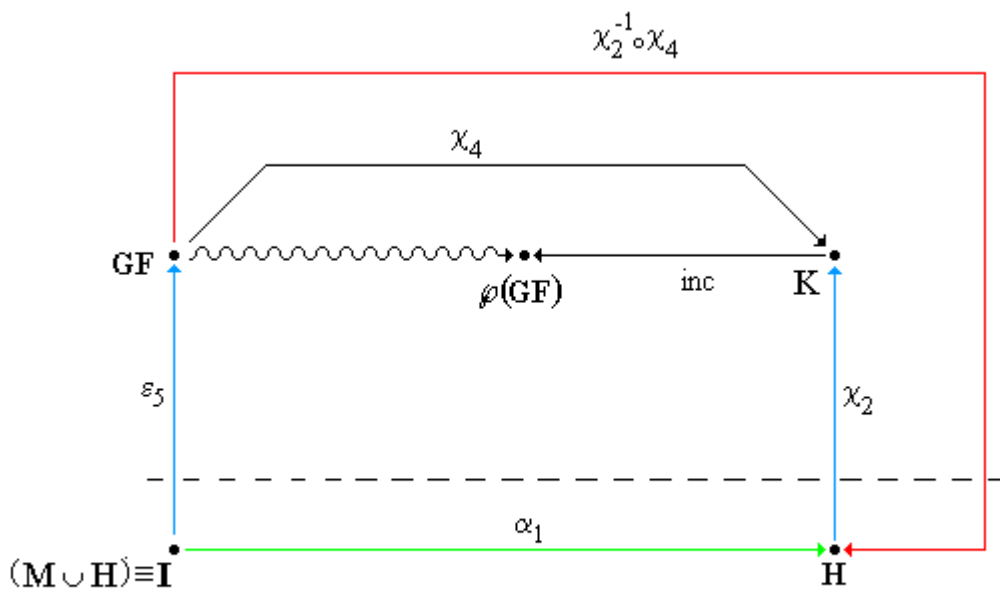


Figura 1.9 Partenogénesis (Par)

$$\alpha_1(x) = \chi_2^{-1} \circ \chi_4 \circ \varepsilon_5(x)$$

Sucede una cosa curiosa entre Par y RV: si se ignora la interpretación de flechas y puntos, los dos grafos tienen exactamente la misma forma y flujo; pero con la interpretación, no comparten ninguna flecha.

CAPÍTULO 2

INFRAESTRUCTURAS DE LAS TEORÍAS DE LA HERENCIA: CARACTERÍSTICAS HEREDABLES

1. Características como mosaicos celulares (CMC)

Diversas teorías decimonónicas de la herencia planteaban que cada rasgo hereditario se corresponde con un mosaico o conglomerado de células. Semejante idea es patente en la pangénesis de Darwin, la pangénesis modificada de Brooks, la herencia particulada de Galton, la pangénesis intra-celular de De Vries y la teoría de continuidad del germoplasma de Weismann.¹ En todas ellas, la herencia no es un fenómeno separado del desarrollo ontogénico; ambos están íntimamente entrelazados, y para dar cuenta de la transmisión de características es menester abundar en la composición celular cambiante de los individuos a lo largo de sus vidas. Los postulados de CMC son los siguientes:

- 1) Todo organismo está compuesto de células.
- 2) Toda célula proviene de otra célula.
- 3) Existen diversos tipos de células que dan lugar a diversos tipos de tejido.

¹ Cabe subrayar que la correspondencia entre grupos de células y caracteres, si bien se manifiesta en las propuestas mencionadas, no necesariamente fue la que los autores señalados hayan mantenido a lo largo de sus vidas académicas. Al respecto, el caso de Galton es sintomático, pues barajó varias concepciones de característica heredable. Ciertamente, en “A theory of heredity” (Galton, 1875), es patente la relación entre rasgos heredados y conglomerados de células. Sin embargo, en *Hereditary Genius* (Galton, 2001: la edición es una reproducción de la segunda edición de 1892, la primera edición data de 1869), carácter heredable se refiere a una disposición que se manifiesta con cierta regularidad en la genealogía; no hay alusión a la composición celular. En *Natural Inheritance* (Galton, 1997: reproducción de la primera edición que data de 1889) se trata de un atributo que puede ser medido en alguna escala numérica, y para el cual existe una relación matemática (una regresión) entre la población de progenitores y la población de hijos (ver el capítulo 6 de esta tesis). Pearson (1896) perfeccionó esta última intuición de Galton y definió carácter heredable como un rasgo medible, para el cual hay una correlación positiva entre poblaciones de ancestros y descendientes (ver el apartado 3 de este capítulo). Nada indica que Galton fuese contrario a semejante reformulación de Pearson (ver Galton, 1901-1902). De cualquier manera, estas definiciones matematizadas no constriñen la noción de carácter heredable a una cuestión tisular.

- 7) A todo individuo, en una determinada fase ontogénica, le corresponde un estado celular.
- 8) Todo estado celular o bien da lugar a otro estado celular, o bien constituye el estado terminal correspondiente al de algún individuo en el momento de su muerte.
- 9) A cualquier estado celular x le corresponde una descripción, pues el tejido vivo de x está conformado por diversos mosaicos celulares, los cuales se corresponden con las características de un determinado organismo.

Los rubros 1-3 y 7-8 ponen de relieve que CMC es un derivado de la teoría celular, pero a esta última CMC le impone unas consideraciones adicionales (incisos 4, 5, 6 y 9) que permiten aplicar la teoría celular a la cuestión de las variaciones morfológicas entre organismos y entre las distintas etapas de desarrollo de tales organismos. El grafo correspondiente a CMC se presenta en la figura 2.1.

Entidades de CMC

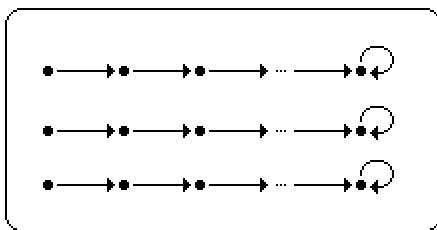
Como siempre, I se refiere al conjunto de individuos. Los FO_i de $\{FO_1, FO_2, \dots, FO_y\}$ son rótulos que indican fases ontogénicas, como lo son blástula, gástrula, embrión, etcétera, pero no se limitan al desarrollo embrionario, pues la infancia, adolescencia y vida adulta también están representadas por algún FO_i . En consecuencia, la entidad $I \times \{FO_1, FO_2, \dots, FO_y\}$ encierra individuos en diversos momentos de desarrollo o, mejor dicho, cada elemento de $I \times \{FO_1, FO_2, \dots, FO_y\}$ es un individuo en una determinada fase ontogénica. Car_i pone de realce el conjunto de características del tipo i (por ejemplo, el tipo i puede ser “color del ojo izquierdo” –suponiendo un organismo con simetría bilateral y dos ojos- y los integrantes de Car_i pueden corresponder a “azul”, “verde”, “negro”, “rojo”, etcétera).

$\bigcup_{i=1}^p Car_i$ es la unión de todas las características. Dsp comprende las descripciones, fisionomías o –en terminología moderna- fenotipos de los organismos en las diversas etapas del desarrollo ontogénico. C_i se refiere al conjunto de células del tipo i (células hepáticas, cardíacas, etcétera) y MC es un subconjunto de la colección de todos los

subconjuntos de células, más aún, MC se compone de los mosaicos de células que se corresponden con las características de los organismos. EC representa los estados celulares de los individuos en determinada fase de desarrollo. Ahora bien, en la figura 2.1, los elementos de EC se constituyen como ordenamientos de los integrantes de MC. La idea aquí es resaltar el hecho de que los estados celulares son “paquetes” de mosaicos celulares. La entidad C^* es una colección de series de células hermanas, es decir cada integrante de C^* corresponde a un tuplo de células, las cuales surgieron de la misma célula “madre”.

Flechas de CMC

La función ε_6 señala que los individuos sufren un proceso de desarrollo. En sentido estricto, la flecha pone de relieve que un par (individuo x , fase ontogénica u) se transforma en otro par (individuo x , fase ontogénica $u + 1$). φ_1 le asigna una descripción a todo par (individuo, fase ontogénica) y φ_1 transforma cada pareja de éstas en un estado celular. Cabe hacer notar que φ_1 es biyectiva. φ_4 manifiesta que todo estado celular da lugar a otro estado celular; de hecho, si se colapsa la flecha al interior de EC y esta entidad se amplía para vislumbrar su estructura interna, la imagen resultante sería algo así:



donde cada punto es indicativo de un estado, el inicial de cada serie corresponde a un cigoto (o célula germinal en el caso de organismos con reproducción vegetativa) y el bucle indica un estado terminal (el estado celular de algún individuo al momento de su muerte). El mismo tipo de diagrama interno ocurre al colapsar ε_6 al interior de $I \times \{FO_1, FO_2, \dots, FO_y\}$.

La función φ_5 establece que las células producen otras células. No necesariamente indica la mitosis, aunque dicho proceso sí tiene cabida en el significado de la flecha; φ_5

también rescata la idea darwiniana de proliferación celular, donde una célula da lugar a otra por gemación, sin que la unidad madre “muera” en el proceso. Igualmente abarca el modo en que De Vries vislumbra la división celular, un proceso conservativo donde primero se replican todos los componentes de la célula y luego ocurre la fisión que da pie a otra célula, un clon perfecto de su “madre”, la cual subsiste después de la división.² Tanto bajo la óptica de De Vries como la de Darwin, una misma célula puede producir varias otras durante su ciclo de vida. Por tal motivo, el codominio de φ_5 es un conjunto de series celulares, y estas secuencias pueden ser de distintas extensiones, pues una determinada célula puede producir dos vástagos, otra seis, etcétera. Así, la expresión $\pi_i \circ \varphi_5(x)$ identifica a la i -ésima célula que ha producido la célula x . Por supuesto que también es posible que cierta unidad no sufra proceso alguno de división o proliferación, en tal caso φ_5 la conecta con ella misma.

La flecha φ_6 conecta la producción de células con transiciones entre estados celulares. La figura 2.2 (ver abajo) ilustra el tipo de asignación que opera φ_6 , así como los vínculos de esta saeta con φ_5 y φ_4 . A la izquierda se presenta una genealogía celular, que pone de relieve el desarrollo ontogénico de un organismo hipotético. Cada glóbulo negro representa una célula, identificada por un número en rojo. El ejemplo rescata diversas ideas en torno a la proliferación, pues la célula 1 produce ocho vástagos, las células 2, 3, 4 y 5 sólo dan pie a una célula hijo cada una y las unidades 6, 7, 8 y 9 generan dos nuevos componentes orgánicos. Las flechas entre glóbulos ponen de relieve las relaciones de descendencia celular, de modo que el destino de la saeta indica la célula producida y el origen la productora. Como puede verse, todas las flechas corresponden a la función φ_5 mencionada arriba, pero compuesta con alguna proyección (π_i). Así, bajo φ_5 , la célula 1 produce 8 vástagos que conforman la serie (2,3,4,5, 12, 13, 18, 19); la primera proyección de la serie da la célula 2, la octava proyección redundante en la célula 19. En consecuencia, las flechas de dicha genealogía vienen a ser producciones particulares o puntuales, por llamarlas de alguna manera.

² Este modo de concebir la división celular está en consonancia con el importante papel hereditario que De Vries atribuía al citoplasma, pues, según él, si bien los gametos portan en sus núcleos el material genético que determinan al individuo, el óvulo porta las estructuras citoplasmáticas que corresponden al primer templado – el citoplasma del cigoto- sobre el cual actuará dicha sustancia nuclear. Este templado determinará, en cierta medida, la morfología de las subsecuentes células que se suceden durante la embriogénesis. El asunto se examinará con más detalle en el capítulo 3, donde se reconstruye la pangénesis intracelular de De Vries.

A la derecha se muestra que la genealogía antes dicha corresponde a una secuencia de 4 estados celulares; las transiciones entre ellos están mediados por φ_4 . Puesto que la función φ_6 vincula producciones de nuevas células con cambios de estado, su dominio está constituido por las flechas de la parte izquierda (o los pares origen-destino de ellas) y su contradominio por la distintas instancias de φ_4 .³

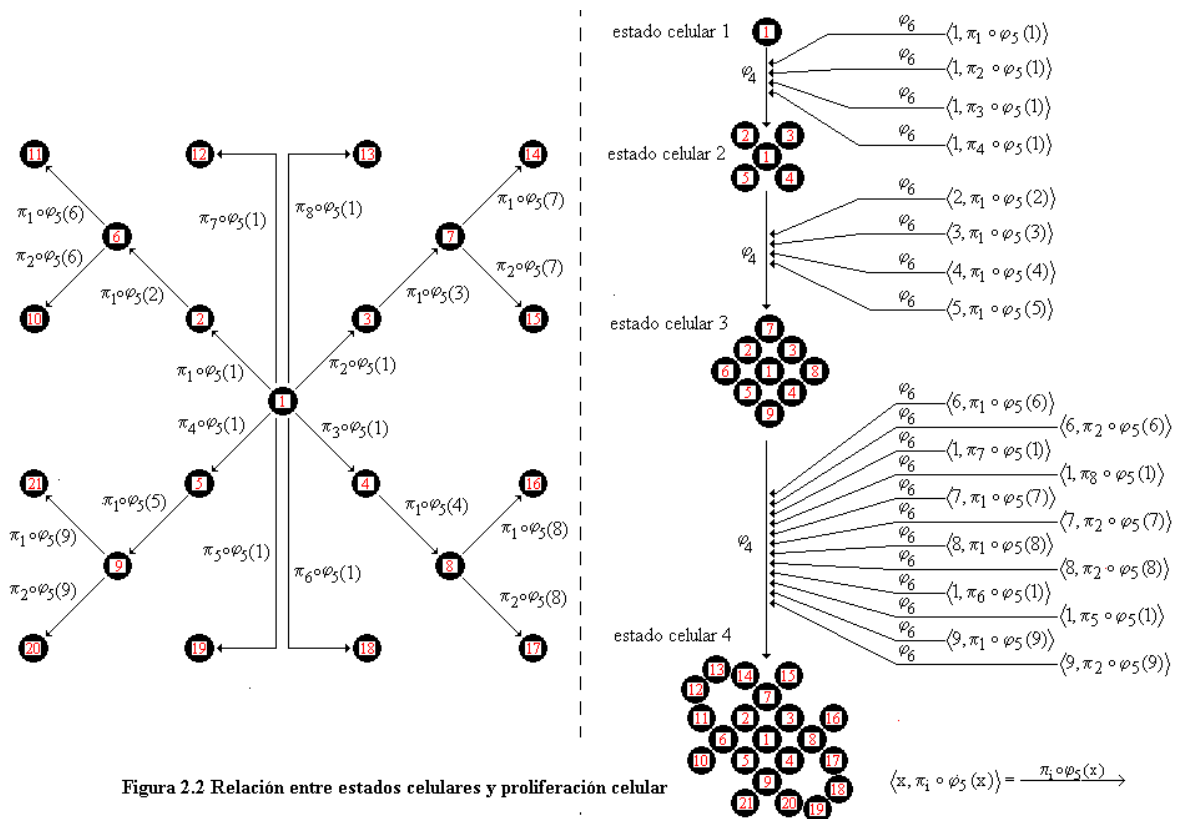


Figura 2.2 Relación entre estados celulares y proliferación celular

La acción de φ_3 consiste en transformar a los integrantes de MC en características,⁴ y φ_2 le asigna una descripción a cada elemento de EC. El principio guía de CMC contempla

³ El diagrama 2.2 revela que φ_6 se podría plantear como un morfismo entre dos objetos de la categoría de los grafos: el origen corresponde al grafo representativo de todas las genealogías celulares de todos los individuos y el destino constituye una gráfica de todos los desarrollos de estados celulares de la población. Así, φ_6 mapea flechas de las genealogías (éstas representan producciones celulares puntuales) a cambios de estado, y puntos de las primeras (que simbolizan a la células) a estados celulares. En la figura 2.1 no hay ninguna entidad explícita que ponga de relieve las genealogías, aunque éstas se pueden derivar con aplicar φ_5 , obtener proyecciones, someter estas últimas otra vez a φ_5 , y así sucesivamente.

⁴ Cabe señalar que la relación entre mosaicos celulares y características no puede ser uno a uno por varios motivos. En primer lugar, un mismo atributo –por ejemplo, “mancha roja en la piel”– puede responder a varios mosaicos celulares, pues cabe la posibilidad de que diversos individuos presenten semejante marca y,

lo siguiente: 1) el aspecto de un determinado organismo x está condicionado por la configuración celular de x ; 2) el cambio fisonómico de x a lo largo de su vida está inducido por cambios en su constitución celular; y 3) los rasgos que x presenta en algún momento de su desarrollo, están determinados por mosaicos de células que forman parte del estado celular de x en ese momento. Estas tres cuestiones se resumen en las fórmulas de composición funcional, situadas en el margen izquierdo inferior de la figura 2.1.

2. Individuos descritos por series de características mendelianas (ISCM)

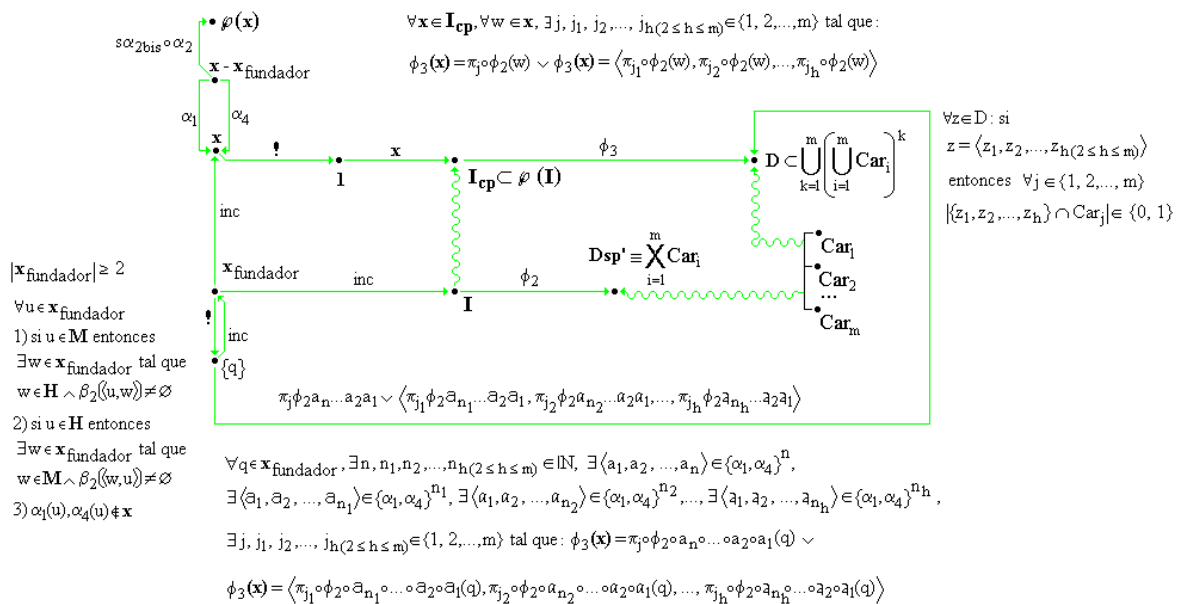


Figura 2.3 Individuos descritos por series de características mendelianas (ISCM)

A diferencia de todas aquellas teorías de la herencia que incorporan el desarrollo ontogénico en la descripción de los individuos y en el mecanismo de transmisión de rasgos, la teoría de Mendel, así como lo que al principio del siglo veinte se comenzó a denominar genética mendeliana, plantea otro escenario. La ontogenia ya no juega un papel importante en la estructura de dichos modelos, lo cual tiene implicaciones en cómo se concibe la descripción de individuos. En lugar de asignar descripciones a los organismos en sus

en consecuencia, su composición celular sea distinta para cada organismo (las células de un individuo no son las de otro individuo, aunque los tipos celulares sean los mismos). Por otra parte, si la mancha roja en la piel es un rasgo permanente de un individuo, entonces la constituyen distintos ensamblajes celulares en distintos momentos de la vida de ese organismo.

distintas fases de desarrollo, el fenotipo mendeliano viene a ser la serie de características que manifiesta el individuo a lo largo de su existencia.⁵ Se trata entonces de una descripción fija, no cambiante, aunque en ella se incluyen atributos que sólo se manifiestan en un determinado momento de la vida.

Por otra parte, las características mendelianas presentan un sello distintivo, en tanto que son derivadas de cepas puras, esto es, de linajes cuyos miembros siempre portan el mismo rasgo o serie de rasgos, y las cruces de cualesquiera dos integrantes contemporáneos de un mismo linaje producen vástagos que invariablemente presentan el atributo en cuestión (como decía Mendel, se reproducen de manera constante). Por tal razón, los caracteres mendelianos son discretos,⁶ no se conciben como una gama continua de medidas, y esto es una diferencia importante con otros esquemas de la herencia, en particular con el de la escuela biometrista inglesa de finales del siglo XIX. En la figura 2.3 se presenta el grafo de ISCM.

Entidades de ISCM

Car_i es la colección de rasgos del tipo i (por ejemplo, color de ojos), y todo integrante de Dsp' es una secuencia de m características de distinto tipo (Dsp' viene a ser el conjunto de fenotipos). I_{cp} representa la colección de cepas puras y, en consecuencia, sus integrantes son conjuntos de individuos; la entidad x es una cepa particular. El punto $x_{fundador}$ es un subconjunto de x , conformado por los fundadores de dicha cepa; $\{q\}$ es un singulete cuyo único elemento es un fundador particular, denominado q . La colección de integrantes de x , pero que no son los iniciadores de la cepa, está representada por el punto $x - x_{fundador}$.

En el diagrama, junto a $x_{fundador}$, aparece una leyenda explicativa: al menos debe haber dos fundadores –uno masculino y otro femenino-,⁷ o bien pueden ser varios más, pero

⁵ Dicho sea de paso, el término “fenotipo” se acuñó en 1909; al respecto, véase Mayr (1982), p. 783.

⁶ Dicho sea de paso, estas características no necesariamente corresponden a atributos morfológicos o histológicos. Ya desde los primeros años del siglo XX, Garrod (1902) señaló que ciertos desajustes metabólicos –en concreto, la alcaptonuria– se comportan de manera mendeliana.

⁷ Tratándose de organismos hermafroditos, cabe la posibilidad de que la cepa x sea fundada por un sólo individuo, macho y hembra a la vez. De hecho, este fue el punto de partida de Mendel: obtuvo 30 semillas de guisantes (*Pisium*, género vegetal hemafrodita), correspondientes a 4 variedades distintas, las sembró, procuró que se desarrollaran las plantas, permitió que se autopolinizaran, sembró las semillas resultantes, autopolinizó

para cada macho debe existir alguna hembra en x_{fundador} con la cual tiene hijos y viceversa, de tal suerte que los vástagos presentan los atributos que distinguen a la cepa x . La idea aquí es abarcar todos los posibles programas de cruce controlada que redunden en cepas puras. Quizá el caso más simple y directo sea aislar una pareja de hermanos carnales que se reproduzca de manera constante, cruzar los hijos entre sí, luego aparear los hijos de los hijos y así sucesivamente, pero esto no es absolutamente necesario. También cabe el siguiente escenario: se obtienen dos parejas con reproducción constante para el mismo carácter (no es forzoso que sus integrantes sean parientes cercanos), los hijos de una se cruzan con los hijos de la otra, y las subsecuentes rondas de apareamiento se realizan siempre seleccionando duetos compuestos por individuos pertenecientes a fraternidades distintas. Diversos grupos humanos que constituyen cepas puras, observan algo semejante a este último programa en sus reglas de parentesco, y así evitan el incesto entre hermanos.

La entidad D representa una colección ya sea de características aisladas o de tuplas de características de distinta clase. Puesto que la notación al respecto pudiera parecer abigarrada, no está de más examinar con detalle la constitución de D . En primer lugar, es

un subconjunto propio de $\bigcup_{k=1}^m \left(\bigcup_{i=1}^m \text{Car}_i \right)^k$. Ahora bien, $\bigcup_{i=1}^m \text{Car}_i$ es la unión de todas las

clases de atributos, que también se puede expresar como $\left(\bigcup_{i=1}^m \text{Car}_i \right)^1$. En cambio,

$\left(\bigcup_{i=1}^m \text{Car}_i \right)^2$ pone de relieve el conjunto de todos los pares de características, y si en lugar de

2 se sustituye 3, 4, ..., m en el exponente, se construyen, respectivamente, los conjuntos de

tripletes, tétradas, etcétera, hasta secuencias de m rasgos. Por tanto, $\bigcup_{k=1}^m \left(\bigcup_{i=1}^m \text{Car}_i \right)^k$ es la

unión de todas estas colecciones. Pero en la figura 2.3 aparece una leyenda adyacente a D que limita las posibilidades: si acaso la serie $\langle z_1, z_2, \dots, z_h \rangle$ es un elemento de D , entonces la intersección del conjunto $\{z_1, z_2, \dots, z_h\}$ con cualquier clase de atributo Car_j consta a lo

las plantas adultas supervivientes, y así procedió durante 2 años, para cerciorarse de la pureza de las cuatro variedades compradas originalmente. Al respecto, véase Stern y Sherwood (1973), p. 6.

mucho de un sólo integrante. En otras palabras, no se valen tuplos con más de una característica del mismo tipo. Nótese que la intersección entre $D_{sp'}$ y D no necesariamente es vacía, pues D sí admite secuencias de m caracteres distintos.

Flechas de ISCM

La saeta ϕ_2 le otorga a todo individuo una descripción o fenotipo, y el conjunto de estos últimos se estructura operando el producto de todas las clases de características entre sí (la flecha ondulada con destino en $D_{sp'}$). ϕ_3 le brinda a cada cepa pura una característica o una serie de características distintivas, de modo que todos sus miembros presentan el rasgo o la serie de atributos en cuestión. Por ejemplo, “plantas del género *Pisum* con semilla rugosa” es una cepa que utilizó Mendel en sus experimentos, pero también confeccionó líneas de chicharos que eran constantes respecto a varios caracteres (verbigracia, semilla rugosa, endospermo verde y pericarpio blanco).

En la parte izquierda superior de la figura 2.3, la inclusión de α_1 y α_4 delata que ISCM presupone a DPM; pero aquí, estas flechas se presentan con origen en $x - x_{fundador}$ y destino en x para indicar que los integrantes de x constituyen una línea de descendencia cerrada. La madre y el padre de todo individuo de la cepa también están incluidos en ella, pero dicha regla no se aplica a los organismos que integran a $x_{fundador}$, pues sus progenitores no necesariamente presentan el atributo distintivo del grupo. Por otra parte, los hermanos carnales de todo individuo que no sea fundador pero sí integrante de x , también están en x : el hecho lo manifiesta la saeta $\alpha_{2bis} \circ \alpha_2$, con fuente en $x - x_{fundador}$ y destino en el conjunto potencia de x , $\wp(x)$, el cual alberga las fraternidades de la cepa.

El sendero marcado por $x \xrightarrow{!} \mathbf{1} \xrightarrow{x} I_{cp}$ pone de relieve que x es una cepa pura. El primer tramo, $x \xrightarrow{!} \mathbf{1}$, revela que todos los miembros de x se proyectan al único elemento del conjunto $\mathbf{1}$, una especie de singulete genérico que solo consta de un punto; a continuación, $\mathbf{1} \xrightarrow{x} I_{cp}$ se encarga de nombrar o señalar al elemento de I_{cp} denominado x . Puesto que I_{cp} es el conjunto de cepas puras y x es uno de sus integrantes, entonces x es

una cepa pura.⁸ De hecho, la saeta marcada con signo de exclamación tiene propiedades peculiares: es el único morfismo entre cualquier conjunto y un “objeto terminal” de la categoría de los conjuntos, siendo estos últimos los singuletes.⁹ Corresponde, entonces, a un mapa universal, y por tal motivo se mantiene invariante, aún si cambian los dominios y codominios, con la salvedad de que los destinos de la flecha deben ser conjuntos unitarios.

Así, en la figura 2.2, la porción $x_{\text{fundador}} \xrightarrow{!} \{q\}$ proyecta todos los fundadores de la cepa x al único integrante de $\{q\}$. Y gracias a $\{q\} \xrightarrow{\text{inc}} x_{\text{fundador}}$, resulta que q es un fundador particular.

Entre $\{q\}$ y el punto D destaca una flecha que, en términos generales, apunta a una determinada característica de algún ancestro de q , o bien apunta a una tupla de atributos, cada uno de estos ostentado por algún antepasado de alguna línea genealógica de q . Ciertamente, la flecha está rotulada de una manera extraña:

$$\pi_j \phi_2 a_n \dots a_2 a_1 \vee \langle \pi_{j_1} \phi_2 a_{n_1} \dots a_2 a_1, \pi_{j_2} \phi_2 a_{n_2} \dots a_2 a_1, \dots, \pi_{j_h} \phi_2 a_{n_h} \dots a_2 a_1 \rangle,$$

⁸ La notación empleada sigue los lineamientos de Lawvere y Schanuel (1997). Sería más fácil plantear una flecha de pertenencia $x \xrightarrow{\in} I_{cp}$, pero esto tiene ciertos problemas técnicos. De hecho, la saeta anuncia la existencia de una función \in que, a todo elemento de x , le asigna un elemento de I_{cp} , y en este caso se trata de un morfismo constante, pues la asignación es la misma para todos los integrantes de x . Pero esto realmente no expresa que x es un miembro de I_{cp} : puede haber otro mapa, supóngase $x \xrightarrow{g} I_{cp}$, igualmente constante, pero que privilegia otro punto de I_{cp} . ¿Cómo distinguir que uno indica pertenencia y el otra una asignación arbitraria? Si acaso se resuelve el asunto estableciendo $\xrightarrow{\in}$ como mapa universal, siempre indicativo de pertenencia, entonces no es propiamente un morfismo en la categoría de los conjuntos. Supóngase que B es un conjunto finito simple y $b \in B$. No se vale anotar $b \xrightarrow{\in} B$, pues b no es un conjunto, es un objeto aislado; tampoco queda $\{b\} \xrightarrow{\in} B$, dado que $\{b\}$ es un subconjunto de B , y la función adecuada es $\{b\} \xrightarrow{\text{inc}} B$. En fin, a pesar de ser embrollada, la notación utilizada es precisa. Además, permite ciertos “trucos” provechosos para incluir identificaciones en las composiciones de morfismos, como se verá en los próximos párrafos.

⁹ Esto no sólo es asunto de los conjuntos: en cualquier categoría, la notación $A \xrightarrow{!} X$ indica que X es un objeto terminal, aunque la estructura de tal entidad depende de la categoría en cuestión. En la de los grafos, los objetos terminales son puntos aislados o flechas aisladas; en la de los sistemas dinámicos (conjuntos con mapas internos, indicativos de cambios de estado) los objetos terminales son conjuntos unitarios con una flecha interna, cuyo origen y destino es el mismo elemento del singulete.

En aras de aclarar la notación, conviene primero fijar la atención en la composición a la izquierda del signo disyuntivo. Imagínese que se pretende destacar a la madre del abuelo materno de q ; esto se consigue con la expresión: $\alpha_1 \circ \alpha_4 \circ \alpha_1(q)$. Así, $\phi_2 \circ \alpha_1 \circ \alpha_4 \circ \alpha_1(q)$ revela el fenotipo de la bisabuela en cuestión, y la composición $\pi_j \circ \phi_2 \circ \alpha_1 \circ \alpha_4 \circ \alpha_1(q)$ brinda el j -ésimo atributo de dicho pariente. El artificio utilizado en el diagrama para poner en términos completamente genéricos que, por alguna línea de la ascendencia de q , existe un pariente específico con un determinado carácter, es plantear un número n y una tupla de funciones $\langle a_1, a_2, \dots, a_n \rangle \in \{\alpha_1, \alpha_4\}^n$ -de modo que cada miembro de la serie es α_1 o es α_4 , pero en un orden preciso- y luego establecer la composición: $\pi_j \circ \phi_2 \circ a_n \circ \dots \circ a_2 \circ a_1(q)$. Para ganar espacio, en la figura 2.3 se han omitido los signos de concatenación (\circ) en el rótulo de la saeta entre $\{q\}$ y D.

La parte $\langle \pi_{j_1} \phi_2 a_{n_1} \dots a_2 a_1, \pi_{j_n} \phi_2 a_{n_2} \dots a_2 a_1, \dots, \pi_{j_h} \phi_2 a_{n_h} \dots a_2 a_1 \rangle$ de esta flecha conduce a un tuplo de características de diverso tipo, no necesariamente poseídas todas por algún ancestro de q , sino posiblemente dispersas entre varios antepasados que pueden estar ubicados en ramas genealógicas diferentes y a distinta lejanía generacional de q . De este modo, las secuencias $a_{n_h} \dots a_2 a_1$, $a_{n_2} \dots a_2 a_1$ y $a_{n_1} \dots a_2 a_1$, todas ellas indicativas de series conformadas por las funciones α_1 y/o α_4 , no tienen por qué guardar el mismo orden ni la misma cantidad de elementos (por eso se han representado con tipografías y subíndices terminales diferentes). Tampoco es el caso que $\pi_{j_h} \phi_2$, $\pi_{j_2} \phi_2$ y $\pi_{j_1} \phi_2$ se refieran a la misma clase de rasgo.

La leyenda en la parte inferior del diagrama 2.3 le da más sentido a la flecha entre $\{q\}$ y D. Ahí se establece que si x es una cepa pura, distinguida por un solo atributo r , y se identifica a cualquiera de los fundadores de x , este individuo tiene algún ancestro, no incluido en la cepa, que presenta r ; o bien, si la cepa en cuestión se distingue porque todos sus integrantes presentan la serie de características $abcd$, entonces estos rasgos están presentes en algunos antepasados del fundador en cuestión (pueden estar reunidos en un solo antecesor, o dispersos entre varios ascendentes), no incluidos en la cepa. Semejante principio es extensivo a todos los fundadores de la cepa, aunque las líneas genealógicas conducentes a los ancestros poseedores de las características seleccionadas, pueden ser muy

distintas en cada caso. Así, ISCM plantea el precepto con el cual elaborar programas de cruza y selecciones selectivas, a partir de cualquier individuo, de tal suerte que luego de varias generaciones se obtiene una línea de descendencia cerrada, cuyos integrantes muestran el mismo rasgo.

El color verde de todas las saetas indica que ISCM no introduce términos ISCM-teóricos y, por tanto, no constituye una mini-teoría, como sí lo es CMC (ver arriba). Con las entidades y relaciones de la descendencia, aunado a ciertas definiciones que se pueden extraer de ellas (por ejemplo, cepa pura), más el hecho evidente de que los individuos presentan rasgos, se tiene todo el aparato de la figura 2.3. Quizá se podría argumentar que la asignación de fenotipos, ϕ_2 , es ISCM-teórica, pero parece exagerado. La percepción humana cuenta con los suficientes recursos propios para distinguir fisionomías, sin tener que recurrir a teorías sobre la forma, el color, etcétera (y aún si tuviese que recurrir a ellas, no presuponen la validez de ISCM). Sin embargo, se podría argüir que los caracteres de los fenotipos mendelianos son especiales, no se trata de cualquier rasgo, sino que deben ser los de alguna cepa pura, y esto ya le da un aire de ISCM-teoricidad a ϕ_2 . Pero la noción de línea de descendencia cerrada es una mera definición, obtenida a partir de las entidades y relaciones de DPM. Constatar que los integrantes de alguna de estas líneas presentan todos un atributo en común es un simple registro de observaciones.

Hay otro aspecto de los fenotipos mendelianos que vale la pena mencionar y que no está representado en el diagrama 2.3, a saber: ciertos atributos en realidad corresponden a la combinación de otras dos características, por ejemplo, “flor de color rosa” equivale a la dupla (“flor roja”, “flor blanca”), y este carácter rosa es propio de un híbrido, surgido de la cruce de un individuo de flor blanca y otro de flor roja. Semejante modo de concebir las descripciones es inherente al modelo mendeliano de co-dominancia génica, e implica algunos cambios en el grafo ISCM, en particular la inclusión de características compuestas en los fenotipos. Desígnese ISCMCC a esta forma alternativa, su diagrama se muestra en la figura 2.4.

Como puede verse, las series que describen a los individuos pueden estar conformadas por rasgos simples o pares de características del mismo tipo. La abreviatura $\Delta(\text{Car}_i)^2$ significa que no hay elementos repetidos en ningún par, es decir, si a es elemento de Car_i entonces (a, a) no tiene sentido en la descripción. Además, si la clase incluye los

rasgos a y b , los pares (a, b) y (b, a) denotan el mismo atributo compuesto, o sea no hay fenotipos que presenten las dos parejas como caracteres distintivos. En términos más técnicos, $\Delta(\text{Car}_i)^2$ es la mitad inferior o superior a la diagonal principal del producto cartesiano $\text{Car}_i \times \text{Car}_i$. Puesto que el conjunto de fenotipos en la figura 2.4 (Dsp'') es distinto al del esquema 2.3 (Dsp'), la relación entre individuos y descripciones también se modifica y por tal razón aquí la flecha ϕ_4 sustituye a ϕ_2 .

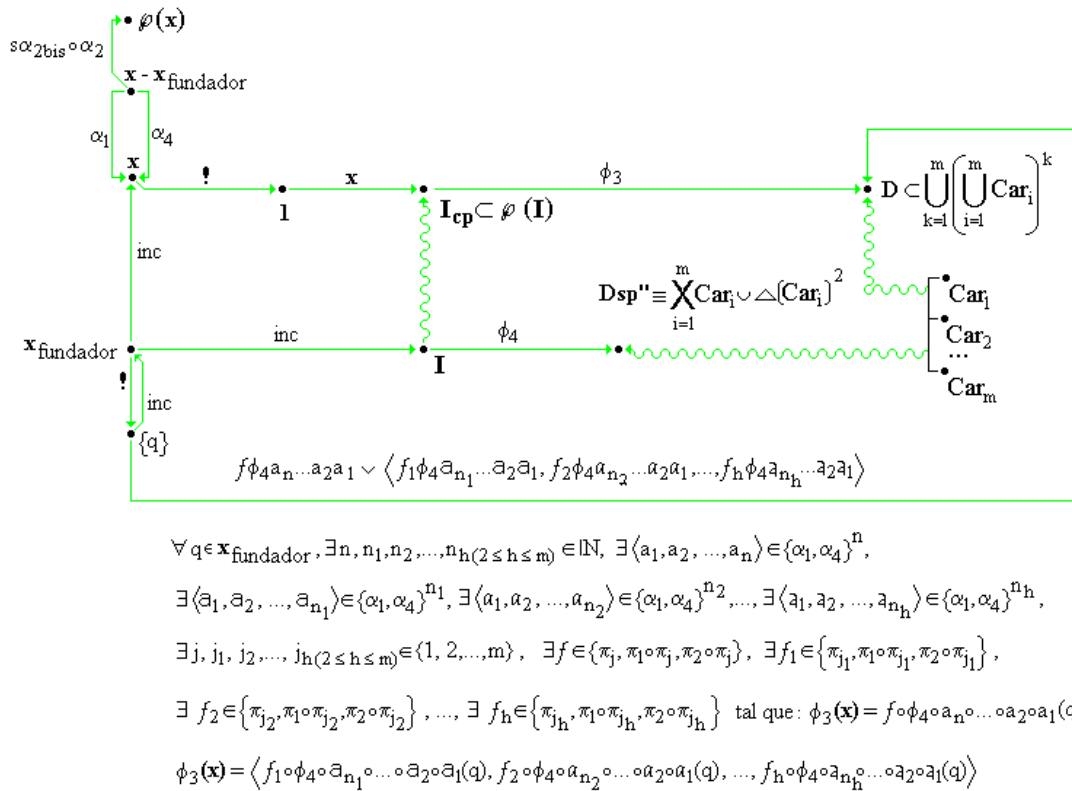


Figura 2.4 Individuos descritos por series de características mendelianas con características compuestas (ISCMCC)

En ISCMCC las cepas puras siguen identificándose con un carácter simple o una serie de caracteres de distinto tipo. Pero conviene señalar que los rasgos compuestos no pertenecen al codominio de ϕ_3 , pues se manifiestan en organismos híbridos, los cuales no se reproducen de manera constante.¹⁰ Finalmente, la flecha entre x_{fundador} y D revela una

¹⁰ Aunque Mendel sí consideró la posibilidad de que un rasgo compuesto pueda convertirse en uno “permanente”, por llamarlo de alguna forma. En el modelo de la co-dominancia, la aparición de un carácter combinado (a, b) se debe a que el gen (Mendel nunca utilizó este término) que causa a y el gen que causa b se expresan sin interferencia, a no opaca a b ni b inhibe a a . Mendel contempló la contingencia de que los

característica (o una serie de ellas) particular de algún ancestro de q , pero ésta puede (o pueden) figurar en el ascendente como parte de un atributo compuesto, por eso la fórmula de la flecha presenta los símbolos $f, f_1, f_2,$ y f_h , indicativos de ya sea una proyección o una concatenación de proyecciones. Para ilustrar, supóngase que la cepa x se distingue por el rasgo w , que a su vez es del j -ésimo tipo. Sea $\phi_{4a_n \dots a_2 a_1}(q)$ la descripción del antepasado de q que presenta el atributo w . Ahora bien, la j -ésima posición del fenotipo de dicho ancestro puede estar ocupado por w como característica simple o bien por un par de características, una de las cuales es w . Al estipular que $f\phi_{4a_n \dots a_2 a_1}(q) = w$ y que f es un elemento particular del conjunto $\{\pi_j, \pi_1 \circ \pi_j, \pi_2 \circ \pi_j\}$, se cubren todas las posibilidades del caso.

3. Individuos descritos por series de características biometristas (ISCB)

En un artículo clásico del biometrismo, intitulado “Heredity, Panmixia, and Natural Selection”, Pearson (1896) sostiene que una característica heredable es aquella para la cual existe una correlación positiva entre una población de individuos de la misma generación y la población de sus respectivos i -ésimos ancestros.¹¹ Esto supone todo un protocolo de investigación particular que, a grandes rasgos, es como sigue: se identifica una población de individuos, todos de la misma generación, y se registra qué valor acusa el rasgo A para cada uno de ellos, luego se identifica la población de ancestros de dichos individuos, de tal modo que los ascendentes tienen el mismo estatus de parentesco con los individuos en cuestión (por ejemplo, sus padres, sus madres, los padres de sus abuelas paternas, etcétera). Para cada uno de estos ancestros también se anota el valor que acusa la característica.

Así, se obtienen dos listados de números, tal que los valores que aparecen en la posición i de ambos, corresponden a la medida del atributo A en el i -ésimo individuo (lista 1) y a la medida de A en el ancestro de ese sujeto (lista 2). La correlación viene a ser un índice de “proximidad” entre los dos vectores; en los modernos libros de estadística se define como el coseno del ángulo entre ellos, y usualmente recibe el nombre de coeficiente

factores hereditarios causantes de (a, b) pueden “fusionarse” para dar un nuevo gen, el cual expresa un nuevo rasgo c .

¹¹ Ver Pearson (1896), p. 259.

de Pearson. Sin embargo, el biometrista, en su trabajo de 1896, definió a la correlación como un parámetro de una distribución bi-variada, cuyo valor indica la intensidad de la herencia, respecto a una característica determinada, entre dos poblaciones, una de descendientes y otra de ancestros. Pearson propuso el índice que hoy lleva su nombre como fórmula para estimar dicho parámetro.

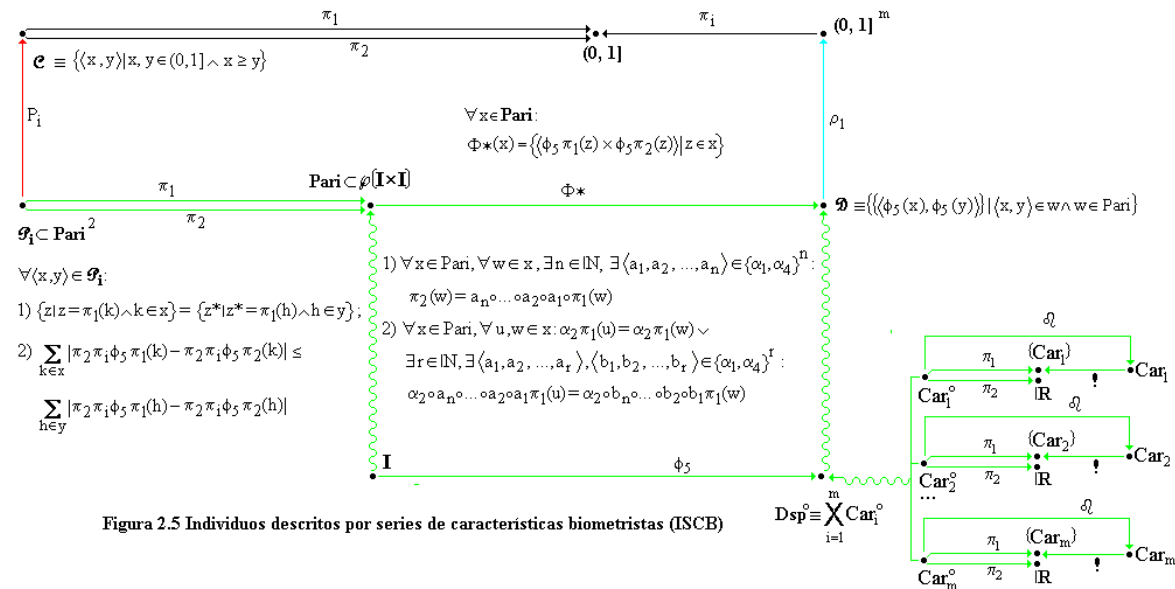


Figura 2.5 Individuos descritos por series de características biométricas (ISCB)

En fin, la idea de correlación le da un cariz particular a la noción de característica heredable y al modo en que se conciben las descripciones de los organismos con base en tales caracteres. Esto quedará más claro con la exposición que sigue, pero en líneas generales la noción biometrista no privilegia rasgos discretos, como sucede con los mendelianos, sino atributos susceptibles a ser medidos en escalas continuas. Supone que hay grados de intensidad en la relación hereditaria, los cuales dependen del atributo particular y de la relación de parentesco. Más aún, tales propensiones se expresan a nivel poblacional. Por ejemplo, en lo concerniente a la estatura humana, los hijos (de ambos sexos) se asemejan más a sus padres que a sus madres -reciben un mayor aporte del lado paterno que del materno-, pero dicha tendencia no se manifiesta en casos aislados, sino al comparar gran número de progenitores y vástagos. Cotejar amplias muestras de ancestros y descendientes, de acuerdo con el método biométrico, exige fijar a ambos grupos en el mismo estadio del ciclo de vida, según el atributo del cual se trate: si es la estatura humana,

las medidas corresponden a la fase adulta. Así, en ISCB, las descripciones de los individuos son totalizadoras: reúnen características surgidas en diversos puntos del trayecto entre el nacimiento y la muerte. En este aspecto, el modelo se asemeja a las propuestas mendelianas de arriba. La figura 2.5 muestra su armazón conceptual.

Entidades de ISCB

Cada integrante de Car_i° está constituido por la clase de rasgo en cuestión y una medida en alguna escala continua, de tal suerte que toma la forma del par $(\{Car_i\}, x)$. Ahora bien, Car_i es la colección de descriptores en estado bruto, en el sentido de que no presuponen medición alguna, si acaso se diferencian unos de otros por comparaciones rudimentarias (i.e., “alto”, “mediano”, “bajo” y cosas por el estilo) El conjunto unitario $\{Car_i\}$ viene a ser equivalente a señalar sólo el rótulo “característica del tipo i”. Así, Car_i° contiene todas las posibles mediciones (en una determinada escala) asociadas a ese carácter. Ciertas variaciones se prestan muy bien a semejante concepción, por ejemplo, la estatura humana. Otras son un tanto más resistentes, pero los biometristas encontraron medios para someterlas. Considérese el caso del color de ojos, aquí Car_i incluye los términos discretos “negro”, “azul”, “verde”, “marrón”, “gris”, etcétera; los componentes de Car_i° son duplas (“color de ojos”, medida) donde el segundo integrante del par corresponde a una tonalidad -expresada por cierto valor numérico- de un gradiente que va de claro a oscuro. De hecho, esto fue justamente lo que propuso Galton (1997 [1889]) al tratar la herencia del color de los ojos. El motivo de semejantes conversiones obedece a que los biometristas estaban interesados en plantear la teoría de evolución darwiniana en términos matemáticos, pues albergaban la esperanza de construir un aparato conceptual que, en palabras de Galton, permitiera “descubrir cambios evolutivos incipientes, demasiado pequeños para ser aparentes por otros medios”,¹² y la estadística parecía ser una de las herramientas más prometedoras para dicho objetivo. Así, las infinitésimas variaciones sobre las que actúa la selección natural, tan caras para el gradualismo darwinista, fueron traducidas a cantidades continuas.

¹² Galton (1901-1902), p. 8.

Dsp^o constituye una colección de n-adas de pares (característica, medida) y cada serie corresponde a la descripción de un individuo. Pari es una entidad complicada; a grandes rasgos, constituye la colección de conjuntos de relaciones de descendencia, para cada generación de individuos. Cada elemento x de Pari es un conjunto de pares de individuos, de modo que el segundo miembro de la pareja es un ancestro específico del primero, y todas las duplas de x expresan el mismo lazo sanguíneo. O son nieto-abuelo paterno, o hijo-padre, o bisnieto-bisabuela materna u otras cosas por el estilo, pero queda excluida la posibilidad de que en x figure un par hijo-padre y otro nieto-abuelo paterno. Por otra parte, todos los primeros miembros de los pares de x son de la misma generación (en consecuencia, todos los segundos miembros también son co-generacionales). En la figura 2.5, debajo del punto correspondiente a Pari, hay una leyenda bastante extensa que lo caracteriza en términos conjuntistas.

ISCB supone la descendencia del tipo DPM (ver capítulo 1) y esto queda de manifiesto en la constitución de Pari. La idea de generación se construye con base en las relaciones de “padre” (α_4), “madre” (α_1) y pertenencia a la misma fraternidad (α_2 ; de hecho, la misma fraternidad por parte de madre). Entonces, si x es un elemento de Pari y las parejas (r, s) y (r^*, s^*) pertenecen a x , pueden suceder dos cosas: o bien r y r^* son hermanos, o bien tienen ancestros, a la misma “distancia genealógica”, que son hermanos (v.g., uno de los tatarabuelos de r es hermano de uno de los tatarabuelos de r^*).

La entidad \mathcal{P}_i es un subconjunto del producto cartesiano de Pari, restringido a los siguientes lineamientos: 1) cualquier pareja de \mathcal{P}_i pone de relieve dos tipos de relaciones de descendencia, pero desde la perspectiva de la misma generación de individuos; 2) en términos generales y en atención a la i -ésima característica, el parecido entre descendientes y ancestros en lo tocante al primer miembro de la pareja es mayor o igual a la similitud general en el segundo componente del par. Quizá convenga ejemplificar la cuestión, en aras de la claridad. Sea x la relación “padre de individuo perteneciente a la generación k ”, de modo que si $\langle Juan, Pedro \rangle$ figura en x , $Pedro$ es el padre de $Juan$, y $Juan$ pertenece a la generación k . Por su lado, sea y la relación “abuelo materno de individuo perteneciente a la generación k ”, de tal suerte que $\langle Juan, David \rangle$ está incluido en y ($David$ es el abuelo materno de $Juan$) y $Juan$ es el mismo sujeto que el $Juan$ de la dupla $\langle Juan, Pedro \rangle$ en x . Supóngase además que, en lo relativo a la i -ésima característica, los individuos de la

generación k se parecen más a sus padres que a sus abuelos maternos. Dadas estas circunstancias, tanto x como y pertenecen a Pari y la pareja $\langle x, y \rangle$ pertenece a \mathcal{P}_i . La idea de parecido general recibe un tratamiento peculiar en el grafo ISCB: en lugar de una similitud se trata como una diferencia; además, es un asunto poblacional, no individual. Allí se indica que, para todo par $\langle x, y \rangle$ en \mathcal{P}_i , la suma de los valores absolutos de las diferencias entre descendientes y ancestros reunidos en x (diferencias en cuanto a valores numéricos asignados a la i -ésima característica) es menor o igual a esa suma entre los descendientes y ancestros agrupados en la relación y .

El punto \mathcal{D} es el análogo de Parí , pero en lo referente a fisonomías: aquí los elementos son conjuntos de pares de descripciones, una corresponde al descendiente y la otra al ancestro. El punto $(0,1]^m$ pone de relieve un conjunto de vectores con m posiciones cada uno, donde toda casilla está ocupada por un número en el intervalo de $(0, 1]$. Estas tuplas corresponden a series de correlaciones (una correlación para cada tipo de característica) entre poblaciones de descendientes y poblaciones de ancestros. \mathcal{C} es una colección de pares de números, mayores a cero y menores o iguales a 1, de tal suerte que el primer miembro de la dupla es mayor o igual al segundo componente del par. De hecho, se trata de parejas de correlaciones relativas a la característica Car_i° , pero esto quedará más claro al explicar la flecha P_i .

Flechas de ISCB

Las flechas del tipo $\text{Car}_i \xrightarrow{!} \{\text{Car}_i\}$, en la parte inferior derecha de la figura 2.5, proyectan los elementos constitutivos de Car_i al único miembro de $\{\text{Car}_i\}$, con este movimiento se pretende resaltar sólo el título de la clase en cuestión.¹³ También en esa región del diagrama aparecen varias saetas rotuladas con el símbolo $\delta_{\mathcal{Q}}$; de hecho,

¹³ Dada una categoría X , la flecha $\xrightarrow{!}$ es un morfismo universal, puesto que es el único mapa entre cualquier objeto de X y un “objeto terminal” de X . En la categoría de los conjuntos, los objetos son conjuntos y los objetos terminales son singuletes (véase Lawvere y Schanuel, 1997, p. 213, 225). Por eso, $x \xrightarrow{!} \mathbf{1}$ puede aparecer en la figura 2.3 y $\text{Car}_i \xrightarrow{!} \{\text{Car}_i\}$ puede utilizarse aquí, pues tanto $\mathbf{1}$ como $\{\text{Car}_i\}$ sólo constan de un elemento.

corresponden a la misma función $\delta\mathcal{L} : \bigcup_{i=1}^m \text{Car}_i^\circ \rightarrow \bigcup_{i=1}^m \text{Car}_i$ que vincula las características

continuas del tipo i con las discretas del mismo tipo. Considérese el caso de color de ojos mencionado arriba: visto como variable continua, se trata de un gradiente de claro a oscuro (isomorfo con algún segmento de los reales) donde cada tonalidad está representada por un número; como clase discreta, el color de ojos incluye las locuciones “azul”, “verde”, etcétera. En este caso, $\delta\mathcal{L}$ asigna tonalidades a colores; si se tratara de estaturas, $\delta\mathcal{L}$ convierte estaturas medidas en alguna escala a descriptores como “alto”, “intermedio” y “bajo”, o cosas por el estilo.¹⁴ Con base en semejantes ejemplos, puede verse que $\delta\mathcal{L}$ es suprayectiva.

ϕ_5 dota a los organismos de una descripción, entendida como serie de valores que adoptan las diversas características continuas. La flecha Φ^* , entre Pari y \mathcal{D} , indica lo siguiente: se identifica o aísla cualquier integrante de Pari y a sus elementos se les aplica la función $\langle \phi_5 \times \phi_5 \rangle$. Puesto que cada elemento en cuestión es un conjunto de pares de individuos, $\langle \phi_5 \times \phi_5 \rangle$ significa obtener las descripciones de los dos miembros de cada pareja (lo cual resulta en una dupla de fisonomías).¹⁵ La saeta ρ_1 pone de relieve las correlaciones –para los m tipos de características– entre las descripciones de ancestros y las de descendientes. Supóngase que para un determinado rasgo, la correlación es de 1; en este caso, la distribución del atributo en la población de ascendentes es idéntica a la de los descendientes; pero si el resultado es 0, no hay ninguna tendencia sistemática entre los dos grupos y, por consiguiente, la influencia hereditaria es nula. Por eso el codominio de ρ_1

¹⁴ $\delta\mathcal{L}$ transforma conceptos métricos a conceptos clasificatorios. En la figura 2.5, esta función se incluye para resumir, a muy grandes trazos, las conversiones que hacían los biometristas. En realidad operaban al revés: a partir de clasificaciones, elaboraban conceptos comparativos que luego transformaban a conceptos métricos (en los capítulos 4 y 6 de Díez y Moulines, 1999, se discuten las estructuras formales generales de los tres tipos de conceptos, así como las condiciones generales de la metrización). Los biometristas suponían que a todo rasgo hereditario subyace algún factor fisiológico cuantitativo: por ejemplo, el color de ojos depende de la concentración de diversos pigmentos en las células del iris. No siempre se puede identificar ese factor fisiológico, pero quizá se puede construir una escala que lo exprese, o que lo exprese de manera aproximada. Pearson (1900) discute estas cuestiones e ilustra el modo de proceder para los casos del color de pelambre de caballos y color de ojos humanos; en un artículo posterior (Pearson, 1904) elabora escalas para facultades mentales humanas.

¹⁵ Conviene distinguir las notaciones $\langle f, g \rangle$ y $\langle f \times g \rangle$, donde f y g son funciones. En el primer caso, el dominio es un conjunto simple y el codominio es un producto; en el segundo, ambos, dominio y codominio, son productos. Supóngase la siguiente situación: $A \xrightarrow{f} B$ y $A \xrightarrow{g} C$; por tanto, $A \xrightarrow{\langle f, g \rangle} B \times C$ mientras que $A \times A \xrightarrow{\langle f \times g \rangle} B \times C$.

debe estar restringido a $(0,1]^m$, pues el modelo ISCB versa sobre características heredables.¹⁶

Como ya se ha dicho, la flecha P_i asigna pares de correlaciones -relativas al tipo de característica Car_i° - a los integrantes del conjunto \mathcal{P}_i . De hecho, P_i no es un primitivo, sino que se construye a partir de Φ^* y ρ_1 , como se indica a continuación:

$$P_i(\langle x, y \rangle) = \langle \pi_i \circ \rho_1 \circ \Phi^*(x), \pi_i \circ \rho_1 \circ \Phi^*(y) \rangle.$$

Por tanto, ISCB plantea las siguientes rutas conmutativas:

$$\pi_1 P_i(\langle x, y \rangle) = \pi_i \circ \rho_1 \circ \Phi^*(x)$$

$$\pi_2 P_i(\langle x, y \rangle) = \pi_i \circ \rho_1 \circ \Phi^*(y),$$

las cuales son una forma resumida de indicar lo siguiente:

$\forall x, y \in \text{Pari} :$

$$\text{Si } \{ z \mid z = \pi_i(k) \wedge k \in x \} = \{ z^* \mid z^* = \pi_i(h) \wedge h \in y \} \wedge$$

$$\sum_{k \in x} |\pi_2 \pi_i \phi_5 \pi_1(k) - \pi_2 \pi_i \phi_5 \pi_2(k)| \leq \sum_{h \in y} |\pi_2 \pi_i \phi_5 \pi_1(h) - \pi_2 \pi_i \phi_5 \pi_2(h)|$$

entonces

$$\pi_i \circ \rho_1 \circ \Phi^*(x) \geq \pi_i \circ \rho_1 \circ \Phi^*(y).$$

¹⁶ Pearson (1896) derivó un coeficiente de correlación que varía entre -1 y 1 : los valores negativos indican tendencias contrarias en las distribuciones poblacionales de un determinado atributo. En lo tocante a la herencia, semejante efecto ocurriría si, por ejemplo, una población de padres gigantes diera lugar a una población de hijos enanos. Quizá hubiera sido más correcto estipular el codominio de ρ_1 como $([-1, 1] - \{0\})^m$, pero los reportes biometristas que utilizan semejante índice, destacan correlaciones positivas, cuando tratan de la herencia de características del mismo tipo. No obstante, en lo concerniente a rasgos distintos –por ejemplo, ancho de hombros en los padres y sensibilidad artística en los hijos–, Pearson sí encontró correlaciones negativas. El modelo que se expone aquí (ISCB) y el de herencia ancestral (LHAP), reseñado en el capítulo 6, no tocan las denominadas correlaciones cruzadas, pues incluirlas hubiera complicado excesivamente la reconstrucción.

En palabras llanas, si una determinada población X de organismos de la misma generación es más parecida –en lo tocante a la característica del tipo Car_i° - a la población de sus ancestros, con los cuales mantiene una relación de parentesco S, que a la población de ancestros con los cuales mantiene un vínculo familiar S^* , entonces la correlación (respecto a Car_i°) entre X y sus ancestros S es mayor que la correlación entre X y sus ancestros S^* . Esto significa que, en términos generales, X hereda la característica del tipo Car_i° de sus parientes S con mayor intensidad de la que la hereda de sus parientes S^* .

CAPÍTULO 3

SUPRA-ESTRUCTURA DE LAS TEORÍAS DE LA HERENCIA: LA FAMILIA DE LA PANGÉNESIS

El término supra-estructura se refiere a articulaciones conceptuales que se erigen sobre la descendencia, la reproducción, la caracterización de individuos como mosaicos de rasgos heredables, o sus combinaciones. En este capítulo se presentan los modelos allegados a la hipótesis darwiniana de la pangénesis.

1. Pangénesis de Darwin para organismos con reproducción sexual (PDRS)

A grandes rasgos, PDRS supone que todas las células de un organismo producen y liberan unas partículas, que Darwin denominó gémulas, sobre las cuales descansa la transmisión de características de una generación a otra. Dichas entidades migran a los órganos reproductores y se reúnen en los gametos. Luego de ocurrir la fecundación, las gémulas se desarrollan y se convierten en células y así surge un nuevo individuo. PDRS se finca sobre la fecundación por doble simiente y sobre la descripción de individuos y sus rasgos particulares como mosaicos celulares. Los puntos más destacados del modelo son los siguientes:

- 1) Los organismos se componen de células.
- 2) Las células crecen y se multiplican por autodivisión o proliferación, es decir, una o varias partes se escinden de ellas y dan lugar a nuevas células. Por tanto, es posible que una célula de pie a varias más sin consumirse.
- 3) Si bien los organismos se componen de células, existen entidades aún más simples denominadas gémulas, las cuales tienen el poder de crecer y reproducirse en condiciones adecuadas de nutrición.
- 4) Existen diversos tipos de gémulas, tantos como tipos de células.

5) Las células de un determinado tipo producen gémulas de cierta clase. Ahora bien, una célula puede generar una o varias gémulas.

6) La producción de gémulas está influida por las condiciones de vida y las actividades que realiza la célula productora. La misma unidad orgánica puede engendrar más o menos gémulas si cambia su ambiente, o bien puede producir gémulas modificadas, aunque siguen siendo del mismo tipo (por ejemplo, una célula hepática no produce gémulas propias del tejido cardíaco, por mucho que cambien las condiciones de vida).

7) Una vez producidas, las gémulas se difunden por todo el cuerpo y finalmente llegan a los gametos. Éstos son portadores de gémulas y no hay diferenciación alguna en cuanto a los tipos que portan los espermatozoides y los óvulos.¹

8) La herencia se debe a la transmisión de gémulas de padres a hijos. En el cigoto se reúnen las gémulas portadas por los espermatozoides y el óvulo que participaron en la fecundación (cabe señalar que para Darwin es posible que varios espermatozoides –sean del mismo o de diferentes padres- fertilicen un óvulo). La constitución del hijo está determinada por el desarrollo de las gémulas que ha recibido de sus progenitores.

9) Al desarrollarse, las gémulas se convierten en células, pero semejante transformación no es directa. Deben impregnar una célula naciente y así imprimirle un carácter particular. De este modo, una célula del tipo i es penetrada por gémulas del tipo j para dar lugar a un

¹ A partir de la última década del siglo XIX, la citología arroja evidencia contraria a esta aseveración tocante a la igualdad de gametos masculinos y femeninos, en cuanto a tipos de factores hereditarios que portan. En 1891, Henking reporta que algunos espermatozoides de la avispa *Pyrhocoris* presentan un cuerpo cromático adicional; lo denominó elemento X. En 1902, McClung sugiere que el cromosoma adicional, observado en Hemiptera y Orthoptera, es portador de cualidades determinantes del sexo masculino. Tres años más tarde, Stevens encuentra que machos y hembras del escarabajo *Tenebrio* presentan diferencias en un par de cromosomas: en el caso de las hembras, los miembros de la pareja son del mismo tamaño, mientras que en los machos, uno de los integrantes del par corresponde a la clase observada en hembras, pero el otro es de un tamaño menor. Ya para 1910, Wilson acuña la simbología XX y XY para designar los pares cromosómicos que distinguen a hembras de machos. Para una historia resumida en torno a la teoría cromosómica y la determinación del sexo, véase Carlson (2004) pp. 79-98.

célula del tipo j. Tal “fecundación gemular” –por llamarla de alguna manera- constituye la base de la diferenciación celular en el esquema darwiniano.

10) Por tanto, el desarrollo ontogénico está pautado por una secuencia precisa de fecundaciones gemulares.

11) Ahora bien, no todas las gémulas que aportaron los progenitores se expresan en el vástago, algunas de ellas quedan latentes y pueden pasar a los gametos del hijo, donde se juntan con las gémulas que ha producido este hijo. Dicha latencia sirve para explicar la aparición de atavismos y reversiones.

Los siguientes pasajes, tomados del capítulo 27 de *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, ponen de relieve los once puntos recién expuestos. En lo referente al aporte igualitario de gametos masculinos y femeninos, el autor señala:

...los óvulos y el elemento masculino tienen el mismo poder en cuanto a la transmisión de cada carácter que posee cualquiera de los padres al hijo...Es un error suponer que el macho transmite ciertas características y la hembra otras...²

Más adelante, Darwin expone la relación entre gémulas, células y gametos así:

De manera universal se admite que las células o unidades del cuerpo aumentan por auto-división o proliferación y retienen su misma naturaleza; que ulteriormente se convierten en los diversos tejidos y sustancias del cuerpo. Pero además de este medio de incremento, propongo que tales unidades emiten diminutos gránulos, los cuales se dispersan por todo el sistema; que si a estos gránulos se les proporciona los nutrientes adecuados, se multiplican por auto-división, y posteriormente se desarrollan en unidades similares a las que les dieron origen. Estos gránulos pueden denominarse gémulas. Se colectan de todas las partes del sistema para constituir los elementos sexuales, y su

² Darwin (1883), vol. II, p. 353

desarrollo en la siguiente generación forma un nuevo ser; pero igualmente son susceptibles de ser transmitidas en estado latente a generaciones futuras y entonces desarrollarse. El desarrollo [de las gémulas] depende de su unión con otras células nacientes o parcialmente desarrolladas que las preceden en el curso regular del crecimiento... Se supone que las gémulas son emitidas [*thrown off*] por cada unidad, no sólo durante el estado adulto, sino durante cada fase del desarrollo de todo organismo; pero no necesariamente durante toda la existencia continua de la misma unidad...³

Las locuciones “auto-división” y “proliferación”, utilizadas en las primeras líneas del pasaje para referirse al aumento del número de células, despiertan la duda en el lector moderno si acaso estas dos voces denotan procesos distintos. No es del todo claro, pero se desprenden algunas pistas cuando Darwin aborda la reproducción asexual:

[La reproducción asexual] se efectúa de muchas maneras –mediante la formación de gemas de diversos tipos y mediante la generación fisipara [*fissiparous generation*], esto es, mediante la división espontánea o artificial. Es notorio que algunos animales inferiores, al ser cortados en muchos pedazos, se reproducen en tantos individuos perfectos. Lyonnet seccionó un Nais o gusano de agua dulce en casi cuarenta pedazos, y todos ellos reprodujeron animales perfectos. Es probable que la segmentación pueda ser mayor en algunos protozoa; y en algunas plantas inferiores cada célula puede reproducir la forma parental. Johannes Müller pensaba que existe una distinción importante entre la gemación y la fisión, pues en la segunda, la porción dividida, no importa cuán pequeña, está más desarrollada que una gema, la cual es una formación más joven [*a younger formation*]; pero la mayoría de los fisiólogos ahora están convencidos de que los dos procesos son esencialmente afines. El profesor Huxley afirma ‘la fisión no es más que un modo peculiar de gemación’, y el

³ *ibid*, p. 369-370.

profesor H. J. Clark muestra con sumo detalle que a veces se da ‘un compromiso entre la autodivisión y la gemación’.⁴

Ciertamente, el autor está reflexionando sobre la propagación asexual de organismos multicelulares y no de células aisladas. Sin embargo, es bien claro que en esta cita figura el término “autodivisión”, y el proceso al cual alude no se distingue por completo de la gemación. Cabe suponer que Darwin extrapola estas nociones al tratar la multiplicación celular, y así la proliferación es equivalente o análogo a la gemación. Nada en el capítulo 27 de *Variation* sugiere lo contrario. De cualquier manera, el británico se suscribe a la sentencia “toda célula proviene de otra célula”, y su idea de propagación celular permite el desprendimiento de varias células hijas, a partir de una unidad madre, sin que dicha progenitora “muera” en el proceso.

Darwin justifica la idea de fecundación gemular, mencionada en el rubro 9 de arriba, con el siguiente detalle:

Se ha supuesto que el desarrollo de cada gémula depende de su unión con otra célula o unidad que justo ha comenzado su desarrollo, y que es precedente en el orden del crecimiento. El hecho de que la materia formativa al interior del polen de plantas, que por nuestra hipótesis consiste de gémulas, puede unirse con y modificar las células parcialmente desarrolladas de la planta madre, ya lo hemos visto claramente en la sección dedicada a este tema. Puesto que, hasta donde se sabe, el tejido de plantas se forma sólo por la proliferación de células pre-existentes, debemos concluir que las gémulas derivadas del polen extraño no se desarrollan en nuevas células separadas, sino que penetran y modifican las células nacientes de la planta madre. Este proceso se puede comparar con lo que sucede en el acto de la fertilización ordinaria, durante el cual los contenidos de los tubos polínicos penetran el saco embrionario cerrado al interior del óvulo y determinan el desarrollo del embrión. De acuerdo con este punto de vista, se puede decir que las células de la planta madre son casi literalmente fertilizadas por las gémulas derivadas del polen extraño. En este caso y en todos los otros,

⁴ *Ibid*, p. 351.

las gémulas precisas [*proper gemules*] deben combinarse de manera ordenada con las pre-existentes células nacientes, debido a sus afinidades electivas...⁵

El pasaje anterior menciona una sección relativa a la unión de polen con células de la planta madre que, por lo visto, no corresponden a los óvulos. Unas páginas antes, el naturalista británico recapitula lo dicho en el capítulo 11 de *Variation* –la sección aludida- y dice lo siguiente:

En el onceavo capítulo se dieron abundantes evidencias de que el polen extraño afecta de manera directa a la planta madre. Así, cuando Gallesio fertilizó las flores de un naranjo con polen de un limón, las frutas presentaron bandas típicas de la cáscara de limón. En cuanto a guisantes, diversos observadores han visto que el color del pericarpio [*seed coat*], incluso el de la vaina, son afectados directamente por el polen de una variedad distinta. Lo mismo sucede con el fruto del manzano, el cual consiste del cáliz y la parte superior del pedúnculo de la flor, ya modificados. En la mayoría de los casos, estas partes están formadas por completo por la planta madre. Vemos aquí que los elementos formativos incluidos dentro del elemento masculino o polen de una variedad pueden afectar e hibridizar no [sólo] la parte para la cual están adaptados a afectar, los óvulos, sino [además] el tejido parcialmente desarrollado de una variedad o especie distinta...⁶

La figura 3.1 muestra la arquitectura conceptual de PDRS. Como puede verse, el diagrama es un tanto complejo, pues la pangénesis engarza herencia con ontogenia y fecundación.

⁵ *Ibid*, p. 375.

⁶ *Ibid*, p. 360-361.

Entidades de PDRS

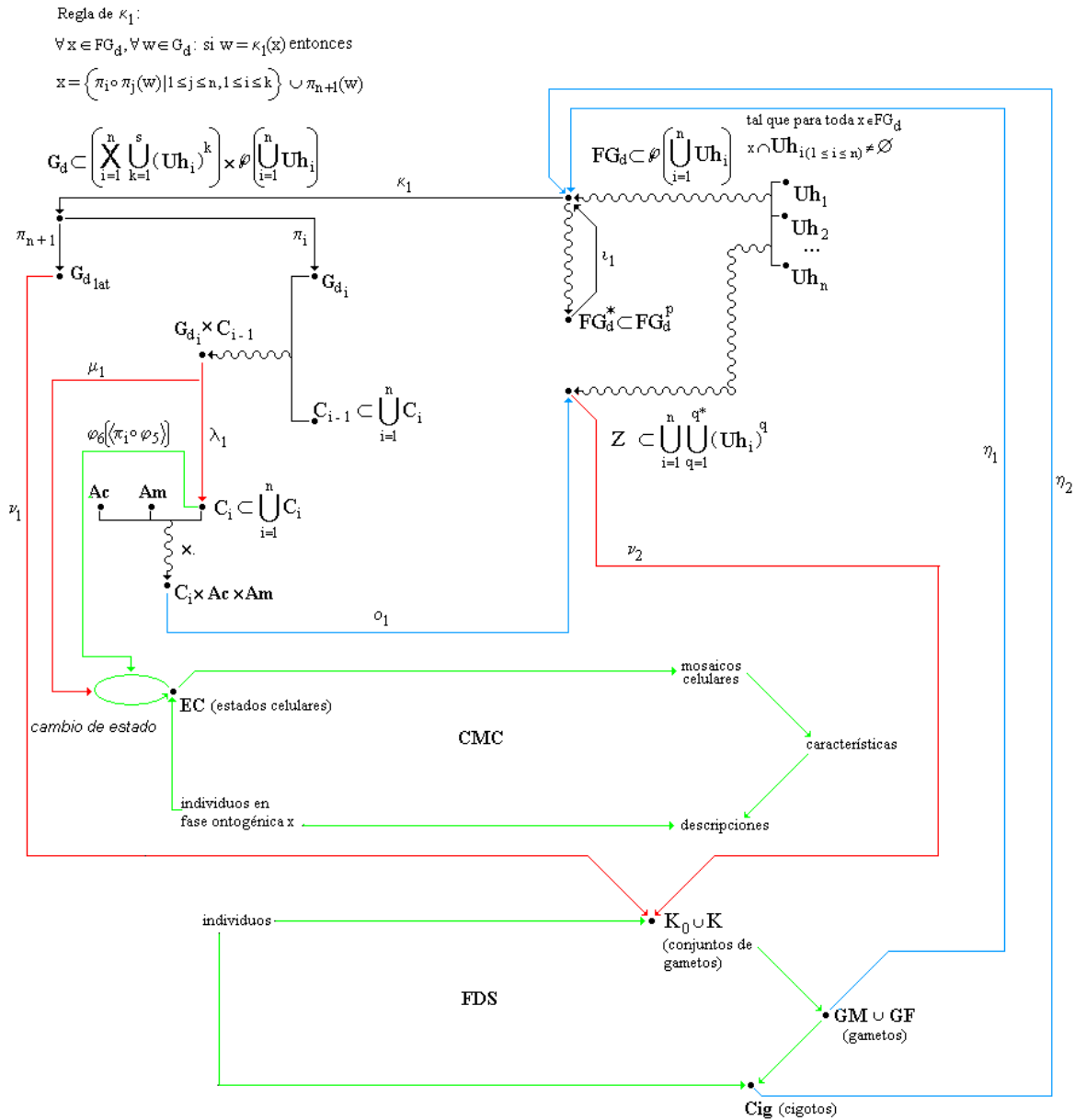


Figura 3.1 Modelo de la pangénesis de Darwin con base en la reproducción sexual (PDRS)

U_{h_i} se refiere al conjunto de gémulas del tipo i (la sigla U_h sustituye la voz “unidad de la herencia”).⁷ Los puntos FG_d , FG_d^* , G_d y Z corresponden a diversas estructuraciones

⁷Conviene aclarar ahora que en las demás reconstrucciones de este trabajo se utilizan las siglas U_h para designar entidades causales de los rasgos hereditarios, llámense éstas “alelormorfos”, “bióforos”, “gémulas”,

de tales unidades básicas. FG_d representa al conjunto de fórmulas gaméticas, es decir, los conjuntos de gémulas que portan los gametos. Nótese que cada fórmula presenta al menos una gémula de cada tipo, pero es posible que presente r elementos de un tipo, q elementos de otro, etcétera. Darwin no fue explícito al respecto y dejó abierta la posibilidad de que los gametos incluyan múltiples gémulas de una cierta clase.

Los elementos del conjunto $FG_d^* \subset FG_d^p$ son tuplos de p fórmulas gaméticas, la unión de estas p corresponde al contenido “gemular” de los cigotos, pues son p gametos los que participan en la fecundación, $p - 1$ espermatozoides y un óvulo. Los integrantes de G_d también corresponden a contenidos gemulares que los organismos heredan de sus padres, pero reorganizados en gémulas activas –es decir, que se expresan en el desarrollo ontogénico- y gémulas latentes, las cuales no participan en tal desarrollo y ulteriormente pasan a formar parte de los gametos del individuo que surge del cigoto en cuestión.⁸ Cada elemento de G_d es una secuencia de series de factores hereditarios, donde las primeras n series se componen de gémulas del mismo tipo –esto es, la i -ésima serie está constituida por gémulas del tipo i , la j -ésima serie consta de gémulas del tipo j , etcétera- y el último elemento de la secuencia es un conjunto de gémulas -de diversos tipos- que permanecen latentes. G_{d_i} es un conjunto de series de gémulas activas del tipo i y $G_{d_{lat}}$ es la colección de conjuntos de gémulas latentes. Z también es un conjunto de series de gémulas, pero se diferencia de los ya descritos en tanto que los integrantes de Z son series de gémulas producidas por las células.

“genes”, “pangenes”, etcétera. Puesto que la finalidad es comparar los diversos modelos entre sí y, más aún, establecer grados de cercanía entre sí, no es conveniente cargarse de primitivos, pues introduce una especie de incomensurabilidad artificial. De otro modo, sería menester señalar que el mendelismo de Bateson es completamente distinto al mendelismo de Mendel, en cuanto a los factores causales de la herencia, porque el primero los nombró “alelomorfos” y el segundo los llamó “elementos”. Sin duda es una exageración. Lo que diferencia, por ejemplo, el concepto gen del concepto gémula no es una cualidad intrínseca, sino las relaciones que mantienen con otras entidades, tales como “características”, “gametos”, “células”, etcétera.

⁸ G_d y la flecha que le da origen, κ_1 , son los artefactos más difíciles de justificar en la reconstrucción de PDRS, pues en el texto de Darwin no hay una alusión explícita a la reorganización gemular, una vez dada la fecundación. Sin embargo, no se puede entender la idea de fecundaciones gemulares secuenciadas y la de latencia de gémulas –cosas que sí explicita el texto- sin tal reorganización. La fecundación funde todos los elementos aportados por los gametos en una sola unidad, el cigoto; pero la sola fusión no basta para dar cuenta, en términos darwinianos, del desarrollo ontogénico. Es menester que vaya acompañada de una reconfiguración de tales elementos.

Los puntos C_i y C_{i-1} corresponden a dos clases distintas de células; las C_{i-1} anteceden a las C_i en el desarrollo ontogénico. Por su parte, A_c y A_m denotan, respectivamente, conjuntos de actividades y ambientes.

Flechas de PDRS

Las flechas η_1 y η_2 señalan, respectivamente, que gametos y cigotos portan fórmulas gaméticas. El nexa entre FG_d^* y FG_d , operado por ι_1 , representa la fecundación, en términos gemulares: p son los gametos involucrados en cada evento fertilizador, y el resultado es la reunión, en el cigoto, de todas las gémulas de los participantes. Ciertamente, la pangénesis de Darwin no hace una diferenciación cualitativa de los contenidos gemulares pre y post fecundación. Así, puede darse el caso de que haya cigotos y gametos que tengan idéntico porte de factores hereditarios; claro está que si semejante fenómeno sucede, los cigotos en cuestión no son producto de la fusión de las células sexuales en cuestión. Lo representado por ι_1 se reduce, entonces, al siguiente lema: el producto de fórmulas gaméticas da lugar a otras fórmulas gaméticas.

Ocurrida la fecundación, el material gemular se reorganiza, tal es sentido de κ_1 . Al operar la proyección π_i , se despeja o identifica el i -ésimo elemento de este material reconfigurado, el cual corresponde a una serie de gémulas activas del tipo i . En cambio, π_{n+1} destaca la parte latente del contenido hereditario. La diferenciación está indicada por λ_1 , pues dicha función convierte una célula de cierto tipo, ya fecundada por un grupo de gémulas, en una célula del tipo siguiente en el orden ontogénico. Tal diferenciación media la transición de un estado celular a otro, como lo indica la flecha μ_1 . Igualmente, la composición $\varphi_6(\langle\pi_i \circ \varphi_5\rangle)$ –relativa a la proliferación celular y ya reseñada en el apartado 1 del capítulo 2 (CMC)- induce una transición entre estados. σ_1 señala que las células, en ambientes determinados y realizando actividades particulares, producen secuencias específicas de gémulas. Finalmente, ν_1 y ν_2 ponen de relieve que las gémulas latentes y las producidas pasan a los gametos. Así, la composición gemular de los gametos de un individuo x proviene de dos fuentes: una porción de las gémulas que x heredó de sus

progenitores, pero que permanecieron latentes en el desarrollo ontogénico de x ; y las gémulas generadas por las células que constituyen (o en algún momento constituyeron) a x .

Ahora bien, el texto de Darwin no ofrece ninguna regla que revele la repartición de gémulas (sean latentes o producidas) en cada una de las células sexuales de un organismo. Por eso conviene dejar las flechas v_1 y v_2 en términos tan generales, es decir, con destino en la totalidad de gametos que genera dicho individuo a lo largo de su vida. Una posible interpretación de semejante arreglo es que todos los gametos de un sujeto presentan el mismo contenido gemular, pero ésta no parece haber sido la posición de Darwin. El siguiente pasaje apunta hacia la diferenciación de contenidos con la edad:

Puedo agregar aquí que aun cuando en la mayoría de las hembras animales es posible detectar óvulos a una edad muy temprana, no hay razón para dudar que gémulas derivadas de partes modificadas durante la madurez puedan pasar a los óvulos...⁹

El principio guía de PDRS se resumen en la siguiente fórmula:

$$\begin{aligned} &\forall x \in I, \forall z \in \{FO_1, FO_2, \dots, FO_y\}, \exists ! o \in \chi_2 \circ \alpha_1(x), \\ &\exists ! \{e_1, e_2, \dots, e_{p-1}\} \in K_1 : \chi_5(\{e_1, e_2, \dots, e_{p-1}\}) = \alpha_3(x), \\ &\exists ! B_1 \in \wp(C_1), \exists ! B_2 \in \wp(C_2), \dots, \exists ! B_n \in \wp(C_n), \\ &\exists A_1, A_2, \dots, A_m \subset \bigcup_{j=1}^n B_j \text{ tal que :} \\ &1) \eta_2 \circ \varepsilon_1(x) = \iota_1(\langle \eta_1(o), \eta_1(e_1), \eta_1(e_2), \dots, \eta_1(e_{p-1}) \rangle) \\ &2) s_1 = \pi_1 \circ \kappa_1 \circ \eta_2 \circ \varepsilon_1(x) \wedge t_1 = \pi_1 \circ \varphi_5 \circ \varepsilon_1(x) \wedge \lambda_1(\langle s_1, t_1 \rangle) \in B_1 \\ &3) \forall w \in B_1, w \neq \lambda_1(\langle s_1, t_1 \rangle) : \exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q \in \{\pi_1 \circ \varphi_5, \pi_2 \circ \varphi_5, \dots, \pi_w \circ \varphi_5\} \text{ tal que:} \\ &w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \lambda_1(\langle s_1, t_1 \rangle) \\ &4) \exists ! t_2 \in B_1 \text{ tal que: } \lambda_1(\langle s_2, t_2 \rangle) \in B_2 \wedge s_2 = \pi_2 \circ \kappa_1 \circ \eta_2 \circ \varepsilon_1(x) \end{aligned}$$

⁹ *ibid*, p. 381

4.1) $\forall w \in B_2, w \neq \lambda_1(\langle s_2, t_2 \rangle): \exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q \in \{\pi_1 \circ \varphi_5, \pi_2 \circ \varphi_5, \dots, \pi_w \circ \varphi_5\}$ tal que:

$$w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \lambda_1(\langle s_2, t_2 \rangle)$$

5) $\exists! t_n \in B_{n-1}$ tal que: $\lambda_1(\langle s_n, t_n \rangle) \in B_n \wedge s_n = \pi_n \circ \kappa_1 \circ \eta_2 \circ \varepsilon_1(x)$

5.1) $\forall w \in B_n, w \neq \lambda_1(\langle s_n, t_n \rangle): \exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q \in \{\pi_1 \circ \varphi_5, \pi_2 \circ \varphi_5, \dots, \pi_w \circ \varphi_5\}$ tal que:

$$w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \lambda_1(\langle s_n, t_n \rangle)$$

6) $\langle A_1, A_2, \dots, A_m \rangle = \varphi_1(\langle x, z \rangle) \wedge \varphi_3 \circ \pi_k \circ \varphi_1(\langle x, z \rangle) = \pi_k \circ \phi_1(\langle x, z \rangle)$

En este espantajo conjuntista, x es un individuo, z es una fase ontogénica, o es un óvulo particular de la madre de x y los e_i son los espermatozoides de los padres de x que participan en la fecundación de o . Los B_j corresponden a los diversos tejidos que conforman a x a lo largo de su vida, la unión de dichos B_j brinda la totalidad de células de x , y las entidades A_i son algunos subconjuntos de este gran total. La ecuación $\eta_2 \circ \varepsilon_1(x) = \iota_1(\langle \eta_1(o), \eta_1(e_1), \eta_1(e_2), \dots, \eta_1(e_{p-1}) \rangle)$ significa que el contenido gemular del cigoto del cual proviene x es igual a la fusión de los contenidos gemulares de los gametos que dieron lugar a ese cigoto. Considérese ahora la anatomía particular de B_1 : t_1 es la primera célula que, por autodivisión o proliferación, se desprende del cigoto; s_1 delata a la primera serie de gémulas del cigoto, una vez que el porte gemular de éste se haya reorganizado en una tupla de series; y $\lambda_1(\langle s_1, t_1 \rangle)$ representa a la célula en la cual se transforma t_1 , luego de haber sido impregnada por los gérmenes de s_1 . Es de suponer que $\lambda_1(\langle s_1, t_1 \rangle)$ prolifera, y no sólo prolifera ella sino también sus descendientes y los vástagos de éstos y así sucesivamente hasta llegar a un tope. Antes de proseguir, conviene recordar que la función φ_5 -reseñada ya en el primer apartado del capítulo 2 (CMC)- asigna a cada célula la serie de sus “hijos”. Por consiguiente, $\pi_i \circ \varphi_5 \circ \lambda_1(\langle s_1, t_1 \rangle)$ identifica al i -ésimo “hijo” de $\lambda_1(\langle s_1, t_1 \rangle)$; la composición $\pi_i \circ \varphi_5 \circ \pi_i \circ \varphi_5 \circ \lambda_1(\langle s_1, t_1 \rangle)$ destaca al i -ésimo “hijo” del i -ésimo “hijo” de $\lambda_1(\langle s_1, t_1 \rangle)$. Gracias a la noción de proliferación celular, la secuencia $\pi_5 \circ \varphi_5 \circ \pi_2 \circ \varphi_5 \circ \pi_1 \circ \varphi_5 \circ \lambda_1(\langle s_1, t_1 \rangle)$, indicativa del quinto “hijo” del segundo “hijo” del

primer “hijo” de $\lambda_1(\langle s_1, t_1 \rangle)$, también es una posibilidad viable. En fin, los incisos 2 y 3 de la ley fundamental ponen de relieve que toda célula incluida en B_1 es del mismo tipo que $\lambda_1(\langle s_1, t_1 \rangle)$ y, además, descende de $\lambda_1(\langle s_1, t_1 \rangle)$.

El surgimiento de B_2 ocurre mediante un proceso similar, luego de que un integrante de B_1 -designese t_2 - es fecundado por s_2 , la segunda serie de gémulas del cigoto. En resumen, todos los demás tejidos emergen vía la metamorfosis y posterior propagación de células precedentes en el desarrollo ontogénico. Finalmente, el principio guía establece que

existen grupos de unidades morfológicas, subconjuntos de $\bigcup_{j=1}^n B_j$, cuyo ordenamiento

corresponde al estado celular de x en la fase ontogénica z y, más aún, cada uno de esos grupos representa una característica de x en esa fase. Nótese que dichas colecciones no necesariamente son uniformes, en cuanto al tipo histológico de sus miembros, pues un rasgo puede estar constituido por células de distintos tejidos.

Al ir desarrollando su idea de la pangénesis, Darwin menciona ocasionalmente la partenogénesis y señala que su teoría de las gémulas también se aplica en este caso. Sin embargo, es menester acomodar algunas cosas de PRDS, lo cual brinda otro modelo de la herencia (que en adelante se denominará PDP). El precepto rector de PDP se simplifica a:

$$\forall x \in I, \forall z \in \{FO_1, FO_2, \dots, FO_y\}, \exists ! o \in \chi_2 \circ \alpha_1(x), \quad \exists ! B_1 \in \wp(C_1), \quad \exists ! B_2 \in \wp(C_2), \quad \dots,$$

$$\exists ! B_n \in \wp(C_n), \exists A_1, A_2, \dots, A_m \subset \bigcup_{j=1}^n B_j \text{ tal que :}$$

$$1) s_1 = \pi_1 \circ \kappa_1 \circ \eta_1(o) \wedge t_1 = \pi_1 \circ \varphi_5(o) \wedge \lambda_1(\langle s_1, t_1 \rangle) \in B_1$$

$$2) \forall w \in B_1, w \neq \lambda_1(\langle s_1, t_1 \rangle): \exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q \in \{\pi_1 \circ \varphi_5, \pi_2 \circ \varphi_5, \dots, \pi_w \circ \varphi_5\} \text{ tal que:}$$

$$w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \lambda_1(\langle s_1, t_1 \rangle)$$

$$3) \exists ! t_2 \in B_1 \text{ tal que: } \lambda_1(\langle s_2, t_2 \rangle) \in B_2 \wedge s_2 = \pi_2 \circ \kappa_1 \circ \eta_1(o)$$

$$4.1) \forall w \in B_2, w \neq \lambda_1(\langle s_2, t_2 \rangle): \exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q \in \{\pi_1 \circ \varphi_5, \pi_2 \circ \varphi_5, \dots, \pi_w \circ \varphi_5\} \text{ tal que:}$$

$$w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \lambda_1(\langle s_2, t_2 \rangle)$$

Regla de κ_1 :

$\forall x \in FG_d, \forall w \in G_d$: si $w = \kappa_1(x)$ entonces

$$x = \left\{ \pi_i \circ \pi_j(w) \mid 1 \leq j \leq n, 1 \leq i \leq k \right\} \cup \pi_{n+1}(w)$$

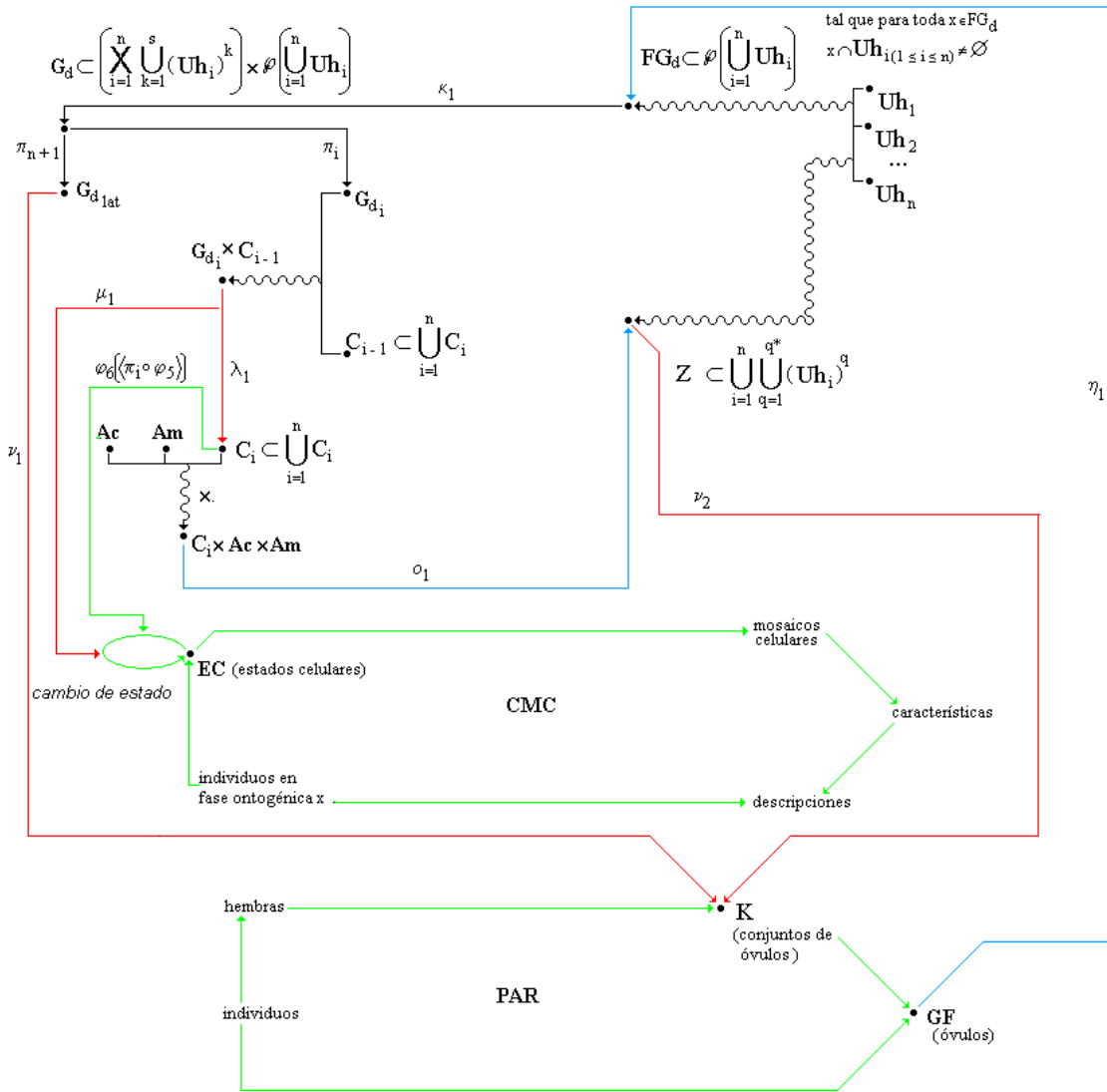


Figura 3.2 Modelo de la pangénesis de Darwin con base en la partenogénesis (PDP)

5) $\exists ! t_n \in B_{n-1}$ tal que: $\lambda_1(\langle s_n, t_n \rangle) \in B_n \wedge s_n = \pi_n \circ \kappa_1 \circ \eta_1(o)$

5.1) $\forall w \in B_n, w \neq \lambda_1(\langle s_n, t_n \rangle) : \exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q \in \{ \pi_1 \circ \varphi_5, \pi_2 \circ \varphi_5, \dots, \pi_w \circ \varphi_5 \}$ tal que:

$$w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \lambda_1(\langle s_n, t_n \rangle)$$

6) $\langle A_1, A_2, \dots, A_m \rangle = \varphi_1(\langle x, z \rangle) \wedge \varphi_3 \circ \pi_k \circ \varphi_1(\langle x, z \rangle) = \pi_k \circ \varphi_1(\langle x, z \rangle)$

En la figura 3.2 se muestra el grafo asociado y, como puede verse, es prácticamente igual a PDRS, salvo algunos detalles. La base del diagrama ya no es la fecundación por doble simiente, sino la partenogénesis. Esto tiene consecuencias en el andamiaje de la parte superior –la supraestructura teórica-, pues aquí sólo los óvulos portan fórmulas gaméticas y no hay fecundación. Por consiguiente, se eliminan la flecha ι_1 y el punto FG_d^* , y es menester subrayar que v_1 y v_2 sólo operan para organismos femeninos.

2. Pangénesis modificada por Galton, con base en la fecundación unigamética (PGFU).

Galton (1875) propone una modificación de la pangénesis que consta de cuatro puntos principales:

- 1) La teoría de la fecundación sobre la cual se monta el aparato galtoniano es la fecundación unigamética.
- 2) La conversión de gémulas a células es directa, sin la mediación de fecundaciones gemulares (por lo menos, no se mencionan para nada en el artículo de 1875).
- 3) En el cigoto, las gémulas aportadas por los padres –conjunto al que Galton denominó *stirp*- sufren un acomodo espacial, y es este arreglo el que determina cuáles gémulas se expresan y cuáles no. Pero esto no significa que la secuencia de metamorfosis gémula-célula está programada desde el inicio del desarrollo ontogénico. De hecho, cuando una gémula se transforma, el resto de gérmenes que aún no se expresan sufren una reconfiguración, la cual plantea nuevas condiciones de latencia y actividad. Al respecto, Galton señala:

Dados los rápidos cambios visibles en la sustancia de un óvulo recién fertilizado, es cierto que los gérmenes del *stirp* están en búsqueda ansiosa de nuevas posiciones de equilibrio orgánico debido, suponemos, a las desiguales

tasas de desarrollo de los gérmenes mejor alimentados. Vemos que ocurren tanto segregaciones como agregaciones y es razonable suponer que concurren tanto repulsiones como afinidades para producir estos movimientos. Hasta ahora no sabemos nada de la naturaleza de estas repulsiones y afinidades, pero no parece posible dar cuenta de tal estado de cosas con base en la hipótesis de un desarrollo paso a paso como el que se propone en la pangénesis [de Darwin], donde B sigue a A, C sigue a B y así sucesivamente. Resulta difícil suponer que las direcciones de influencia mutua entre gérmenes se reduzcan a líneas, como aquellas que causan que los corpúsculos sanguíneos se adhieran cara a cara, en largas hileras, al comienzo de la coagulación; tampoco podemos suponer que se limitan a planos, como aquellos que gobiernan las armoniosas agrupaciones de flora y fauna sobre la faz terrestre en estado natural; en lugar de esto debemos esperar que actúan sobre muchos lados, en un espacio tridimensional, como las preferencias e inapetencias de un individuo en una parvada determinan la posición que ocupa. Cada germen presenta varios vecinos: una esfera rodeada de otras esferas de la misma magnitud, como una bala de cañón en el medio de una pila que, cuando se disponen en la forma más compacta, hace contacto con otros doce proyectiles. Debemos, por tanto, estar seguros que los gérmenes están afectados por numerosas fuerzas en todas direcciones, las cuales varían con los cambios de posición, y que estos gérmenes ocupan muchas posiciones de equilibrio transitorio, que experimentan largos periodos sin reposo estable hasta ocupar las posiciones para las cuales están mejor adaptados.¹⁰

Según el autor, es mucho más abundante la fracción latente; sólo una porción muy menor de las gémulas heredadas llega a transfigurarse en las unidades fundamentales del tejido vivo. Así, el cigoto viene a ser una especie de reservorio gemular que persiste a lo largo de la ontogenia: su función es proveer nuevos tipos de células al organismo en desarrollo, pero una vez generadas, proliferan por gemación sin el concurso de gémulas.

¹⁰ Galton (1875), p. 335.

4) Las gémulas no circulan libremente por el organismo; los gametos se componen principalmente de aquéllas que el individuo heredó de sus padres, pero que permanecieron latentes durante el desarrollo ontogénico de éstos. Ante la pregunta, ¿cómo es que llegan los gérmenes a los órganos de reproducción?, la respuesta de Galton es un poco ambigua. Sugiere que el reservorio gemular (el remanente del cigoto, *qua* saco de gémulas) va ocupando los intersticios entre células, y la misma dinámica del desarrollo lo orilla a la región que da lugar al aparato reproductivo. De cualquier manera, el artículo no pormenoriza el reparto de gémulas entre los gametos, ni el proceso por el cual surgen estos últimos. El modelo galtoniano de la pangénesis se presenta en la figura 3.3.

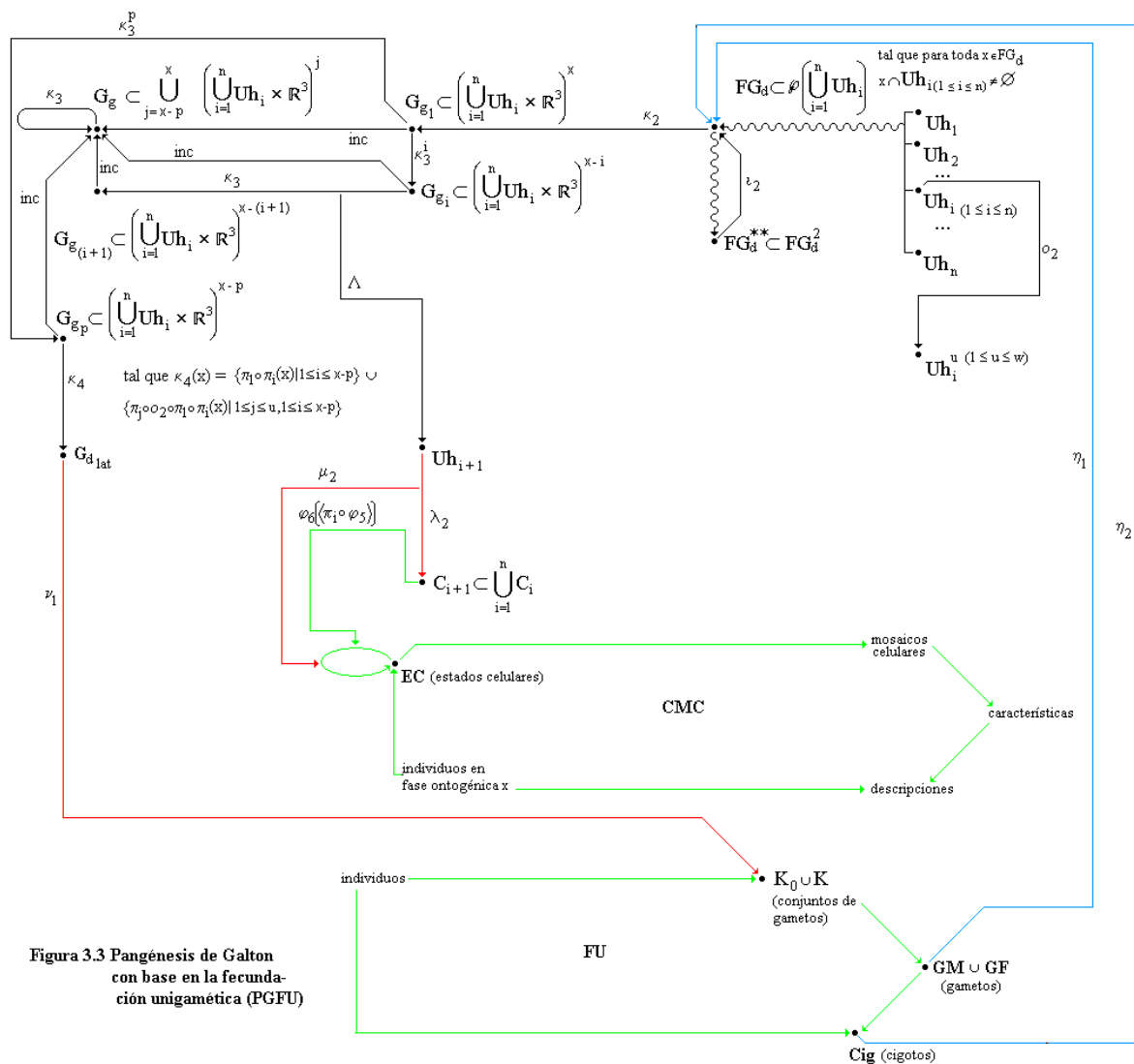


Figura 3.3 Pangénesis de Galton con base en la fecundación unigámica (PGFU)

Entidades de PGFU

Como puede verse, las únicas entidades nuevas respecto a la versión darwiniana son FG_d^{**} y G_g (así como subconjuntos de esta última –indicados por G_{g_i} , $G_{g_{(i+1)}}$, etcétera). FG_d^{**} está formado por pares de fórmulas gaméticas, en consonancia con el hecho de que, en este modelo, son dos células sexuales las que se fecundan. G_g es un conjunto de configuraciones gemulares tri-dimensionales que Galton denominó *stirp*; no sólo alberga los empaquetamientos que portan los cigotos recién formados, sino también los paquetes que van sobrando cada vez que se expresa una gémula. Así, el subconjunto G_{g_1} pone de relieve las constelaciones de gémulas que portan los cigotos justo después de la fecundación, G_{g_i} comprende las configuraciones después de que i número de gémulas se hayan transformado en células y G_{g_p} representa los arreglos terminales o sobrantes de gérmenes no expresados.

Flechas de PGFU

La función σ_2 pone de relieve que las gémulas se multiplican, o bien tienen la capacidad de proliferar. Semejante idea también la manejaba Darwin, aunque no juega un papel muy importante en su modelo, pues ahí son las células quienes se encargan del reabastecimiento gemular (por eso, en PDRS y PDP no se incluyó σ_2). Pero en el esquema de Galton, este potencial multiplicativo adquiere una importancia de primer orden, ya que a falta de células productoras de gémulas, es menester algún mecanismo que contrarreste la erosión del material hereditario a lo largo de las generaciones. ν_2 juega el mismo papel que ν_1 en PDRS, pero su dominio está restringido a pares de fórmulas gaméticas. κ_2 opera un reordenamiento espacial sobre las gémulas contenidas en los cigotos. Ahora bien, tales arreglos dan lugar a otras configuraciones de menor cuantía gemular, debido a la expresión secuenciada de unidades hereditarias. Esta cascada de disposiciones espaciales está indicada por la saeta κ_3 , y en cada cambio de constelación se libera una gémula, evento

indicado por Λ . La ruta $G_{g_1} \xrightarrow{\kappa_3^i} G_{g_i}$ plantea que a cada configuración gemular de un cigoto recién formado, se le asigna una configuración que cuenta con i gérmenes de menos, luego de i aplicaciones de κ_3 . Esto no significa que las disposiciones espaciales de las gémulas no expresadas sigan siendo las mismas, pues cada cambio de estado no es simplemente una sustracción de componentes, implica además una re-organización de aquellos que permanecen. Sin embargo, la reiteración de κ_3 tiene un límite, hay configuraciones terminales –por así llamarlas– que no cambian al ser sometidas a dicha función. Tales arreglos finales están insertos en el conjunto G_{g_p} .

La conversión de gémulas en células está indicada por λ_2 ; por su parte, μ_2 destaca que semejante metamorfosis participa en el cambio de un estado celular a otro. Resulta evidente que estas dos funciones juegan, respectivamente, el mismo papel que λ_1 y μ_1 en la versión darwiniana de la pangénesis. La flecha κ_4 convierte los *stirps* terminales en los conjuntos efectivos de unidades que se distribuyen entre los gametos, colecciones que incluyen a los gérmenes del *strip* correspondiente, más las gémulas que generan por auto-multiplicación. Así, κ_4 es una función que depende de o_2 . La leyenda en el diagrama quizá sea engorrosa, por lo cual merece una disección: x es una determinada configuración de G_{g_p} , $\{\pi_1 \circ \pi_i(x) \mid 1 \leq i \leq x - p\}$ es el conjunto de gémulas que conforman a x , y $\{\pi_j \circ o_2 \circ \pi_1 \circ \pi_i(x) \mid 1 \leq i \leq x - p, 1 \leq j \leq u\}$ es la colección de gérmenes producidos por las unidades hereditarias que integran a x . La unión de los dos conjunto da el elemento de $G_{d_{lat}}$ equivalente a $\kappa_4(x)$. La ley fundamental de PGFU queda como sigue:

$$\forall x \in I, \forall z \in \{FO_1, FO_2, \dots, FO_y\}, \exists ! o \in \chi_2 \circ \alpha_1(x), \exists ! e \in \chi_1 \alpha_4(x),$$

$$\exists ! B_1 \in \wp(C_1), \exists ! B_2 \in \wp(C_2), \dots, \exists ! B_n \in \wp(C_n),$$

$$\exists A_1, A_2, \dots, A_m \subset \bigcup_{j=1}^n B_j \text{ tal que :}$$

$$1) \eta_2 \circ \varepsilon_1(x) = \iota_2(\langle \eta_1(o), \eta_1(e) \rangle)$$

$$2) s_1 = \kappa_1 \circ \eta_2 \circ \varepsilon_1(x), s_2 = \kappa_3(s_1) \wedge \lambda_2 \circ \Lambda(\langle s_1, s_2 \rangle) \in B_1$$

$$3) \forall w \in B_1, w \neq \lambda_2 \circ \Lambda(\langle s_1, s_2 \rangle): \exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q \in \{ \pi_1 \circ \varphi_5, \pi_2 \circ \varphi_5, \dots, \pi_w \circ \varphi_5 \}$$

$$\text{tal que: } w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \lambda_2 \circ \Lambda(\langle s_1, s_2 \rangle)$$

$$4) s_3 = \kappa_3(s_2) = \kappa_3^2(s_1) \text{ tal que: } \lambda_2 \circ \Lambda(\langle s_2, s_3 \rangle) \in B_2$$

$$4.1) \forall w \in B_2, w \neq \lambda_2 \circ \Lambda(\langle s_2, s_3 \rangle): \exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q \in \{ \pi_1 \circ \varphi_5, \pi_2 \circ \varphi_5, \dots, \pi_w \circ \varphi_5 \}$$

$$\text{tal que: } w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \lambda_2 \circ \Lambda(\langle s_2, s_3 \rangle)$$

$$5) s_n = \kappa_3(s_{n-1}) = \kappa_3^{n-1}(s_1) \text{ tal que: } \lambda_2 \circ \Lambda(\langle s_{n-1}, s_n \rangle) \in B_n$$

$$5.1) \forall w \in B_n, w \neq \lambda_2 \circ \Lambda(\langle s_{n-1}, s_n \rangle): \exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q \in \{ \pi_1 \circ \varphi_5, \pi_2 \circ \varphi_5, \dots, \pi_w \circ \varphi_5 \}$$

$$\text{tal que: } w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \lambda_2 \circ \Lambda(\langle s_{n-1}, s_n \rangle)$$

$$6) \langle A_1, A_2, \dots, A_m \rangle = \varphi_1(\langle x, z \rangle) \wedge \varphi_3 \circ \pi_k \circ \varphi_1(\langle x, z \rangle) = \pi_k \circ \phi_1(\langle x, z \rangle)$$

El modelo de Galton se puede modificar para dar cabida a la herencia en organismos partenogénicos. No tiene mucho caso reproducir todo el diagrama, basta con indicar los cambios requeridos, que son los mismos para convertir PDRS a PDP (ver arriba). En primer lugar, sustituir la base de fecundación unigamética (FU) por el grafo correspondiente a la partenogénesis (PAR). Además, eliminar la flecha η_2 , pues ya no tiene sentido, restringir el dominio de η_1 al conjunto de gametos femeninos, así como acotar el codominio de v_1 a la colección de conjuntos de óvulos y, finalmente, desechar la entidad FG_d^{**} y la saeta ι_2 . En el principio guía se debe eliminar toda referencia a gametos masculinos, y estipular que $s_1 = \kappa_2 \circ \eta_1 \circ \chi_2(o)$. Denomínese el esquema resultante con las siglas PGP (pangénesis de Galton con base en la partenogénesis).

4. Teoría de la herencia de Brooks (THB)

Brooks (1883) propuso un modelo que retoma mucho de la pangénesis darwiniana, pero introduce algunas cuestiones originales, incluso contrarias a cómo Darwin vislumbraba el problema. Si bien Brooks se adhería a la idea de que herencia y variación son dos caras de la misma moneda, el autor planteaba una separación fisiológica de estos

dos aspectos: los componentes orgánicos que dan cuenta de la variación son distintos a aquellos que transmiten las características de una generación a otra, aunque ambos están íntimamente ligados. Los puntos más destacados de la propuesta son los siguientes:

- 1) Hay una diferencia funcional profunda entre gametos masculinos y femeninos.
- 2) Existen dos tipos de factores hereditarios: las gémulas, que son portadoras de la variabilidad, y los elementos o partículas (no les otorga un nombre distintivo) que encierran las características constantes de la raza o especie.
- 3) Las gémulas son producidas por todas las células del organismo ante cambios en las condiciones de vida, y se dispersan por todo el cuerpo; sin embargo, dichos gérmenes se acumulan en los gametos masculinos. Igual que en la pangénesis darwiniana, las células de un cierto tipo producen gémulas de una determinada clase
- 4) Los denominados elementos constantes residen en el óvulo y tienen la capacidad de transformarse en células; las gémulas por si solas no tienen tal propiedad. Por consiguiente, la masculinidad es portadora de la variación, mientras que la feminidad brinda la constancia. Las partículas de un determinado tipo dan lugar a células de un determinado tipo.
- 5) Durante la fecundación, las gémulas se funden con los elementos del óvulo y modifican la estructura de estos últimos; el resultado es una nueva partícula femenina. En palabras de Brooks, la cuestión se plantea así:

Cuando se fertiliza el óvulo, cada germen o gémula se une a, se conjuga con, o bien impregna aquella partícula del óvulo que está destinada a dar lugar, en el vástago, a la célula que se corresponde con la cual produjo la gémula...¹¹

¹¹ Brooks (1885), p.82.

Ahora bien, la partícula modificada da a luz una célula ligeramente alterada –si bien es del mismo tipo de aquella que produjo la gémula impregnadora- y ésta, en el vástago, tenderá a generar gémulas.

6) Puesto que las células del cuerpo femenino también producen gémulas, ocasionalmente algunas de éstas pueden migrar a los óvulos y fundirse con las partículas correspondientes. De cualquier manera, semejante fenómeno es de importancia secundaria en lo concerniente a la trasmisión de variaciones.

7) El óvulo fecundado sufre una serie de divisiones a lo largo del desarrollo ontogénico, y de ellas surgen las células diferenciadas que dan pie a los tejidos del organismo. El primer ejemplar de un nuevo tipo celular provienen directamente del óvulo, pero este primer representante tiene la capacidad de multiplicación, y de ahí devienen las demás unidades del tejido. Por consiguiente, todo indica que el óvulo se conserva a lo largo de la ontogenia, y el nacimiento de una célula a partir de él parece darse mediante un proceso de gemación.

8) Existe una línea de descendencia directa entre el óvulo fecundado y los óvulos que produce el vástago hembra, de tal manera que los segundos tendrán la misma composición de partículas hereditarias que el primero.

Llama la atención que el material interior del óvulo fertilizado se trasmite a los gametos femeninos de la hija, y así se asegura la continuidad de la sustancia genética de una generación a otra. Sin embargo, el texto no aclara si las células somáticas que surgen de dicho óvulo también conservan las partículas hereditarias de éste. Es inútil especular al respecto, pues Brooks mantiene silencio sobre el asunto. Claro que en lo tocante a la formación de gametos masculinos el autor sí toma una postura definida: tales unidades también provienen del óvulo (Brooks no señala ninguna fuente alternativa), pero carecen de las partículas que aquél sí contiene.

El texto también esquiva los pormenores de la diferenciación celular: si bien es cierto que las partículas contenidas en el óvulo son los factores causales de los tipos celulares que componen al organismo, el lector no tiene modo de saber si acaso el óvulo

expulsa una de tales partículas y ésta luego se convierte en una célula de tipo específico; o si acaso la partícula se manifiesta al interior del óvulo y luego, por gemación, nace una célula ya diferenciada; o bien si hay algún otro mecanismo regulador de la división-diferenciación.

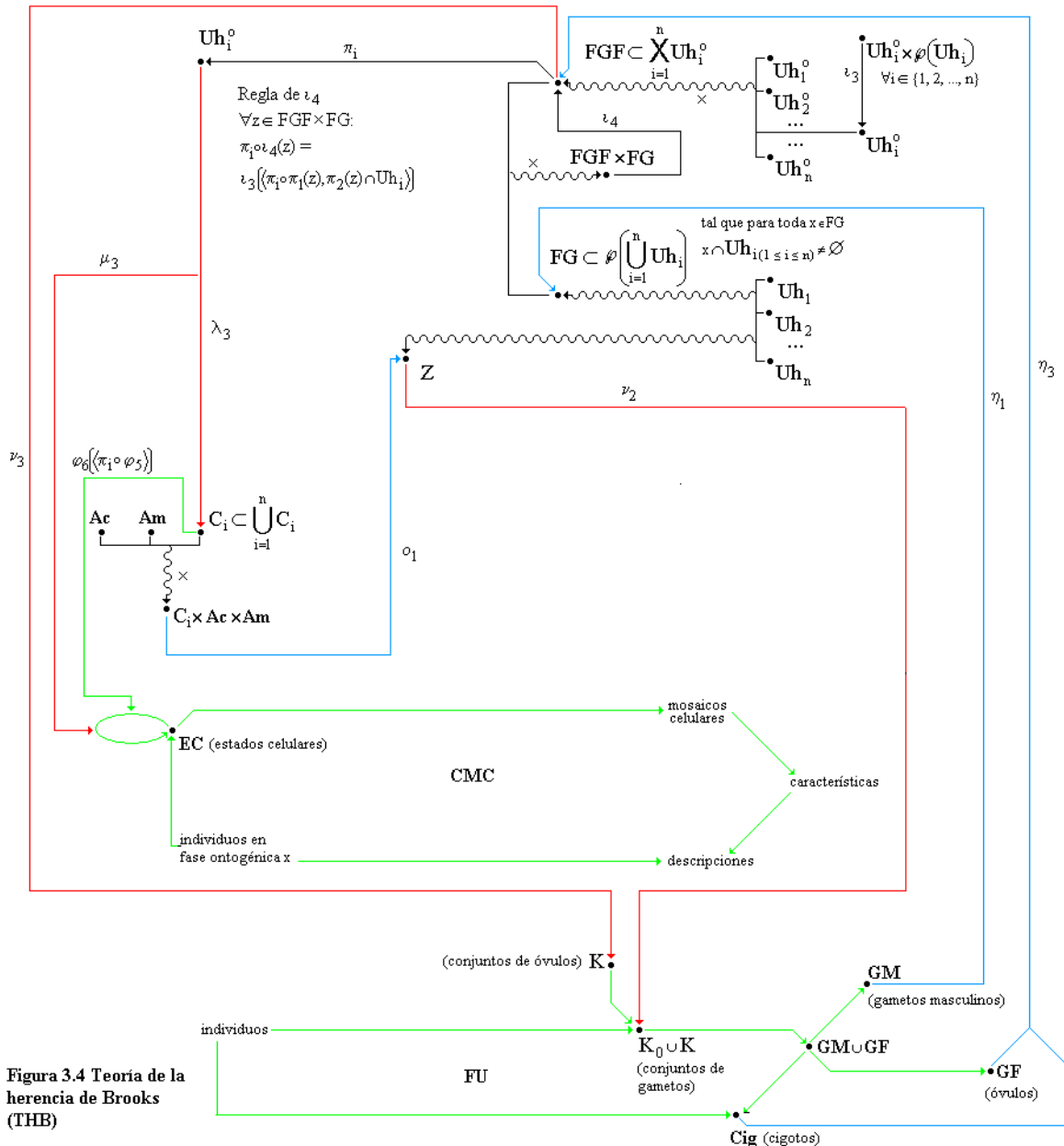


Figura 3.4 Teoría de la herencia de Brooks (THB)

Brooks fundamenta su propuesta con varios argumentos. En primer lugar, sostiene que la imagen del óvulo como elemento suficiente para dar pie a un nuevo ser está

confirmada por la existencia de la partenogénesis. Por otra parte, apela a ciertas peculiaridades de la hibridación. Según el autor, el híbrido de primera generación, aquél que surge cuando se cruzan padres de razas distintas, presenta menos variaciones que los hijos de ese híbrido (o híbridos producidos por la cruce de híbridos). La razón de esto es que los híbridos son mas proclives a soltar gémulas, puesto que el organismo alberga células de origen paterno y materno en proximidad y ocurre una suerte de acople desajustado entre ellas. Por tanto, las condiciones micro-ambientales a las cuales están sujetas son muy peculiares y, en consecuencia, hay gran producción de gémulas. Además, Brooks afirma que la cruce entre un organismo híbrido femenino y un organismo puro masculino da un producto con menor variabilidad que aquél surgido de la cruce entre un organismo híbrido masculino y un organismo puro femenino. La propuesta del autor, ya en formato de grafo, se muestra en la figura 3.4.

Entidades de THB

Las únicas entidades nuevas, respecto a la reconstrucción de la pangénesis de Darwin, son los puntos marcados Uh_i° (con i entre 1, y n) y FGF. El primero alude a las partículas hereditarias del óvulo, el subíndice i destaca que este punto en particular corresponde al conjunto de partículas del tipo i . Por su parte, FGF pone de realce las fórmulas gaméticas femeninas, esto es, las series de partículas contenidas en las células sexuales de las hembras. El producto $FGF \times FG$ viene a ser algo así como una radiografía de la fecundación, en términos de materiales genéticos. Z ya fue reseñado en el apartado 1 de este capítulo (véase PDRS), pero vale un recordatorio: abarca las series de gémulas producidas por las células, cuando éstas realizan una determinada actividad y se desarrollan en un cierto ambiente.

Flechas de THB

La flecha η_3 pone de relieve que tanto óvulos como cigotos (por cierto, Brooks nunca utiliza este término, siempre alude a óvulos fecundados) portan fórmulas gaméticas femeninas, es decir, series de las llamadas partículas hereditarias. Por su parte, η_1 de la

pangénesis darwiniana sufre una restricción aquí: su dominio se limita exclusivamente al conjunto de gametos masculinos. ι_3 destaca la fusión de gémulas y partículas para dar nuevas partículas; con base en semejante relación, ι_4 indica el amalgamiento de fórmulas gaméticas femeninas y masculinas para dar nuevos tuplos femeniles, representativos de las sustancias genéticas de los cigotos. Visto con lupa, supóngase que un determinado óvulo x es fertilizado por un cierto espermatozoide w ; las gémulas del tipo i , portadas por w , impregnan la partícula uh_{ik}° -la partícula específica k de la clase i - que x lleva en su interior, modifican su estructura y se produce una nueva partícula, llámese uh_{ih}° . Esta última también es de la clase i , pero tiene una composición ligeramente diferente a la de uh_{ik}° , y esto tiene consecuencias pues uh_{ik}° se “traducirá” en una célula distinta a la que da uh_{ih}° , aunque ambas células sean de la misma clase de tejido. La conversión de partículas a células está indicada por la función λ_3 , y el hecho de que semejante transformación implica un cambio de estado celular queda resumido en la saeta μ_3 . Nótese que estas dos flechas juegan el mismo papel que λ_2 y μ_2 en PGP, pero al reconstruir la propuesta de Brooks no es posible insertar λ_2 y μ_2 , pues están definidas para gémulas y no para partículas. Finalmente, ν_3 le asigna un conjunto de óvulos a cada fórmula gamética femenina: la idea aquí es resaltar que el contenido genético *inicial* de los óvulos producidos por una hembra es idéntico al contenido del cigoto del cual surgió dicha hembra. Resulta necesario hacer hincapié en la palabra “inicial”, pues la composición particular de un gameto femenino puede variar a lo largo de su vida, si acaso una gémula –proveniente del mismo cuerpo del organismo- penetra en ese óvulo y modifica alguno de sus elementos hereditarios (dado que opera ι_2). Si bien Brooks consideró poco probables tales migraciones, no las descuenta del todo y es menester señalarlas. Por eso se mantiene la función ν_2 de PDRS. El principio guía o ley fundamental de la herencia brooksiana es:

$$\forall x \in I, \forall z \in \{FO_1, FO_2, \dots, FO_y\}, \exists ! o \in \chi_2 \circ \alpha_1(x), \exists ! e \in \chi_1 \alpha_4(x),$$

$$\exists ! B_1 \in \wp(C_1), \exists ! B_2 \in \wp(C_2), \dots, \exists ! B_n \in \wp(C_n),$$

$\exists A_1, A_2, \dots, A_m \subset \bigcup_{j=1}^n B_j$ tal que :

$$1) \eta_3 \circ \varepsilon_1(x) = \iota_4(\langle \eta_3(o), \eta_1(e) \rangle)$$

$$2) \pi_1 \circ \lambda_3 \circ \iota_4(\langle \eta_3(o), \eta_1(e) \rangle) \in B_1$$

$$3) \forall w \in B_1, w \neq \pi_1 \circ \lambda_3 \circ \iota_4(\langle \eta_3(o), \eta_1(e) \rangle):$$

$$\exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q \in \{\pi_1 \circ \varphi_5, \pi_2 \circ \varphi_5, \dots, \pi_w \circ \varphi_5\}$$

$$\text{tal que: } w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \pi_1 \circ \lambda_3 \circ \iota_4(\langle \eta_3(o), \eta_1(e) \rangle)$$

$$4) \pi_2 \circ \lambda_3 \circ \iota_4(\langle \eta_3(o), \eta_1(e) \rangle) \in B_2$$

$$4.1) \forall w \in B_2, w \neq \pi_2 \circ \lambda_3 \circ \iota_4(\langle \eta_3(o), \eta_1(e) \rangle):$$

$$\exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q \in \{\pi_1 \circ \varphi_5, \pi_2 \circ \varphi_5, \dots, \pi_w \circ \varphi_5\}$$

$$\text{tal que: } w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \pi_2 \circ \lambda_3 \circ \iota_4(\langle \eta_3(o), \eta_1(e) \rangle)$$

$$5) \pi_n \circ \lambda_3 \circ \iota_4(\langle \eta_3(o), \eta_1(e) \rangle) \in B_n$$

$$5.1) \forall w \in B_n, w \neq \pi_n \circ \lambda_3 \circ \iota_4(\langle \eta_3(o), \eta_1(e) \rangle):$$

$$\exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q \in \{\pi_1 \circ \varphi_5, \pi_2 \circ \varphi_5, \dots, \pi_w \circ \varphi_5\}$$

$$\text{tal que: } w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \pi_n \circ \lambda_3 \circ \iota_4(\langle \eta_3(o), \eta_1(e) \rangle)$$

$$6) \langle A_1, A_2, \dots, A_m \rangle = \varphi_1(\langle x, z \rangle) \wedge \varphi_3 \circ \pi_k \circ \varphi_1(\langle x, z \rangle) = \pi_k \circ \phi_1(\langle x, z \rangle)$$

Puesto que Brooks también concibió su propuesta para dar cuenta de la herencia en organismos partenogénicos, es menester adecuar el grafo THB a este fenómeno. Para ello se requiere sustituir la base relativa a la fecundación unigamética por la partenogénesis y eliminar FG, FGF \times FG, η_1 y ι_4 . Además, es menester ajustar los B_i de la ley fundamental, de modo que:

$$\pi_i \circ \lambda_3 \circ \iota_4(\eta_3(o)) \in B_i \ \& \ \forall w \in B_2, w \neq \pi_i \circ \lambda_3 \circ \iota_4(\eta_3(o)):$$

$$\exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q \in \{\pi_1 \circ \varphi_5, \pi_2 \circ \varphi_5, \dots, \pi_w \circ \varphi_5\}$$

$$\text{tal que: } w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \pi_i \circ \lambda_3 \circ \iota_4(\eta_3(o)),$$

y eliminar la referencia a gametos masculinos. El modelo resultante se designará con las siglas THBP para hacer la distinción.

4. Pangénesis intra-celular de De Vries (PIV)

En la introducción a su obra, *Intracellulare Pangenesis*,¹² Hugo De Vries señala que la teoría darwiniana de la pangénesis presenta dos partes: 1) una donde se plantea que las células germinales (gametos) portan el total de cualidades hereditarias del individuo, representadas por partículas diminutas denominadas gémulas; y 2) otra que versa sobre la producción de gémulas en todas las células del individuo y el transporte de dichas gémulas a los gametos. Según De Vries, la segunda parte - que él llama la hipótesis del transporte - es de importancia secundaria y, de hecho, había sido puesta en duda por varios autores (De Vries menciona específicamente a Weismann). Ahora bien, rechazar este segundo inciso no le resta validez al primero, incluso lo resalta y le brinda un peso más significativo para dar cuenta del fenómeno hereditario. Es precisamente esto lo que De Vries se propone hacer en *Intracellulare Pangenesis*, y lo anuncia con toda claridad en la introducción:

Mi problema en las siguientes páginas será desarrollar el concepto fundamental de la pangénesis, independientemente de la hipótesis del transporte, y conectarlo con los nuevos hechos que la doctrina de la fertilización y la anatomía celular han puesto de relieve.¹³

Los incisos a continuación ponen de relieve los postulados de la pangénesis intracelular:

1) Las partículas mínimas de la materia viva son los pangenes, y existen diversos tipos de ellos.

¹² Publicada originalmente en alemán, en 1889; para el presente trabajo se consultó la traducción al inglés, de C. Stuart Gager, publicada en 1910.

¹³ De Vries (1910) p. 6.

2) Todo el protoplasma de la célula se compone de pangenes, por tanto, los organelos – vacuolas, cloroplastos, etcétera-, son constelaciones de estas unidades, sea que se ensamblan a partir de pangenes del mismo tipo, o bien son conglomerados de pangenes de distintas clases.

4) Los pangenes crecen hasta un determinado tamaño y luego se dividen, pero no necesariamente lo hacen de manera coordinada: cada pangen puede crecer y fisionarse independientemente de los otros, aunque en determinados momentos –por ejemplo, durante la división celular- si es menester una coincidencia temporal en los procesos de “división pangénica”. Esta última consiste en una bipartición equitativa, de modo que, en última instancia, todo pangen produce dos pangenes. Por lo general, los productos suelen ser del mismo tipo que el del pangen-madre; sin embargo, cabe la posibilidad de divisiones anómalas, de tal suerte que uno o ambos “hijos” no sean ya del mismo tipo que el pangen-madre, incluso tales accidentes pueden redundar en un nuevo tipo de pangen. Para De Vries, las divisiones anómalas son fuente de variabilidad.

5) La división celular, por tanto, resulta de la división de los pangenes. Así, cuando una célula se divide, todos sus pangenes también lo hacen y, por consiguiente, la célula hija está provista de los mismos tipos de organelos. El autor denomina el proceso como división panmerística.

6) El núcleo de las células sexuales porta una serie de pangenes, de tal modo que cada tipo de pangen de la especie está representada en dicha serie, sea por una o varias unidades.

7) La fecundación es unigamética y consiste en la fusión de los núcleos del óvulo y del espermatozoide; el núcleo del cigoto resultante porta las series (nucleares) maternas y paternas de pangenes. Ahora bien, aquí hay una sutileza en el modelo de la pangénesis intracelular: la carga hereditaria del núcleo del cigoto no es dos veces mayor que la de los núcleos de los gametos constituyentes, más bien parece que los pangenes homólogos del espermatozoide y del óvulo se funden para dar otros pangenes del mismo tipo. De este modo, si el óvulo porta n pangenes de la clase i y el espermatozoide también carga consigo

n elementos de ese tipo, el cigoto no acumula $2n$ factores i , sino n unidades de esta clase, las cuales resultan de la fusión de los pangenes respectivos de los gametos.

8) Todas las células que deriven del cigoto y que constituyen al organismo hijo, portan la misma serie de pangénes en sus núcleos, esto es, todas cargan el mismo “pangenotipo”.¹⁴

9) La diferenciación celular ocurre porque el pangenotipo emite uno o varios pangenes, los cuales migran al citoplasma, ahí se replican de manera profusa e invaden una estructura citoplasmática ya existente, inducen una reconfiguración de pangenes y, por consiguiente, le imprimen un nuevo carácter al organelo en cuestión. Por ejemplo, operan la transformación de un cromoplasto en un cloroplasto.

10) La emisión de partículas del núcleo no altera la composición del pangenotipo, simplemente ciertas unidades de él se dividen y uno de los productos de la división migra al citoplasma. Por otra parte, la emisión es diferencial, según el momento particular del desarrollo ontogénico: si una célula se diferencia en el tipo tisular X y otra se diferencia en el tipo Y, el núcleo de la primera arroja al citoplasma pangenes distintos que los emanados por el núcleo de la segunda.

11) Puesto que las estructuras citoplasmáticas existentes son el templado sobre el cual actúan los pangenes que provienen del núcleo, el carácter que se le imprime a la célula también está modulado por el citoplasma heredado de la célula madre.

12) Lo anterior, aunado al hecho de que el desarrollo ontogénico parte del cigoto, y a la noción de que la división celular implica la replicación de todos los organelos, pone de realce que el citoplasma del óvulo que participó en la fecundación ejerce cierta influencia en las características de las células que se producen durante la ontogenia. En varios pasajes de su obra, De Vries hace hincapié en la herencia citoplasmática.

¹⁴ Este último término es invención del reconstructor, De Vries no le asignó un rótulo preciso a las series pangénicas de los núcleos de las células somáticas, aunque en ciertos pasajes de su *Pangénesis intracelular* las denomina germoplasma. De cualquier manera, la voz “pangenotipo” es la que se usará en lo siguiente.

13) El organismo es un conjunto estructurado de células, producto de un linaje celular que se remonta al cigoto. Cada característica que describe al individuo es una sección de dicho conjunto y, por ende, es una constelación celular. Puesto que los pangenes determinan la estructura de las células, la transmisión de características de padres a hijos se reduce a la transmisión de pangenes.

El inciso 7 merece comentarse más a fondo, pues la fusión de factores hereditarios homólogos durante la fecundación, para que al final quede el mismo número de tales factores como los que porta cada gameto, parece un tanto extraña para el lector moderno, imbuido de una cultura mendeliana. Es menester señalar que *Intracellulare Pangenesis* no plantea la cuestión de una manera tan explícita, pero varios pasajes de la obra dan evidencias suficientes para llegar a tal interpretación.

En el capítulo 3, sección B de la primera parte,¹⁵ el autor expone otras teorías de la herencia, particularmente las de Spencer, Weismann y Nägeli. Si bien todas proponen factores materiales de ésta -lo cual aplaude De Vries-, todos suponen la unión rígida de los elementos hereditarios más simples en paquetes independientes que constituyen un nivel organizativo intermedio entre los factores individuales y todo el complemento genético del organismo. Cuando el texto abunda sobre la teoría de Weismann arremete contra la idea que éste tiene acerca de la división reductora durante la gametogénesis, división que garantiza la proporción 2 a 1 del germoplasma en cigotos y gametos. De Vries sostiene que esta reducción es completamente innecesaria, es una hipótesis ancilar que se desprende de agrupar los factores hereditarios en paquetes mayores,¹⁶ y cuyo cometido es prevenir contra la acumulación continua de dichas unidades rígidas en las células sexuales y óvulos fecundados de la descendencia. Conviene citar a De Vries al respecto:

...Si descartamos la agrupación de elementos en unidades o plasmata ancestrales, tal reducción se vuelve superflua, puesto que los elementos individuales pueden

¹⁵ *Intracellulare Pangenesis* está organizado en dos partes, las cuales a su vez están divididas en secciones y éstas en capítulos.

¹⁶ Aunque De Vries no los llama por su nombre, es de suponer que se refiere a los determinantes e ids de Weismann, ver el capítulo 4 del presente trabajo.

disponerse, después de la fertilización del huevo, de un modo similar como lo estaban previamente en el óvulo y la célula espermática...¹⁷

Varias páginas más adelante (capítulo 2 de la parte IIB), De Vries escribe sobre la regeneración de los cuerpos del citoplasma (vacuolas, cloroplastos, etcétera) ; aquí menciona la fusión de parte homólogas de un plasto dañado como mecanismo de reparación. Al respecto dice:

Hasta donde sabemos, sólo se requiere el simple contacto para que se de la fusión, además de un cierto grado de homogeneidad. Podemos considerarla, por tanto, como un proceso mecánico...¹⁸

En resumen, el texto niega la necesidad de la división reductora de Weismann, pero a la vez no sugiere una acumulación continua de material genético en las células sexuales y cigotos de las generaciones futuras. Por otro lado, versa sobre la fusión de partes homólogas en la regeneración de cuerpos citoplasmáticos, estructuras que están constituidas por pangenes. Las tres cuestiones apuntan hacia la fusión de pangenes concordantes –es decir, del mismo tipo- durante la fecundación, aunque De Vries no la anuncia con toda precisión. En la figura 3.5 se presenta la estructura conceptual de la pangénesis intracelular.

Entidades de PIV

Los puntos O_1, O_2, \dots, O_{n^*} corresponden a conjuntos de organelos del citoplasma (vacuolas, cloroplastos, etcétera), de modo que los incluidos en la colección O_i son todos del tipo i . Como puede verse, cada organelo se define como una configuración espacial de pangenes (los elementos de \mathbb{R}^3 juegan el papel de coordenadas en tres dimensiones). Las entidades $Cit_{i(1 \leq i \leq n^{**})}$ indican conjuntos de citoplasmas; de nuevo los subíndices marcan aquellos que corresponden a una determinada clase (los citoplasmas de las células de un tejido especializado). En cuanto a $O_{i^*}, O_{j^*}, Cit_{i^{**}}, Cit_{j^{**}}, C_{i^{**}}$ y $C_{j^{**}}$, la idea es representar

¹⁷ De Vries (1910) p. 60.

¹⁸ *Ibid*, p. 139.

organelos, citoplasmas y células de clases indeterminadas o variables, aunque disyuntas en cada nivel citológico (es decir, $O_{i*} \cap O_{j*} = \emptyset$, etcétera). Hay un asunto relativo a los subíndices que vale la pena resaltar: en los modelos anteriores de la pangénesis, el número de tipos de factores hereditarios es igual al número de clases de células, ya que factores de un tipo producen –o bien coadyuvan a generar– unidades morfológicas de una determinada categoría, y éstas a su vez fabrican a los primeros. Aquí no sucede esto, pues los pangenes no son especialmente afines a determinados tipos celulares, ni se conciben como “células embrionarias” o eyecciones de tejidos diferenciados. En consecuencia, n , n^* y n^{**} no necesariamente indican el mismo número.

La entidad N pone de relieve la colección de núcleos, que si bien son organelos especiales, conviene presentarlos de manera aparte. El término FG^o se refiere a las fórmulas gaméticas como las imagina De Vries, a saber: series de unidades hereditarias ordenadas, de modo que varios ejemplares de un mismo tipo pueden figurar en una misma fórmula.

Flechas de PIV

La función biyectiva θ_3 le asigna un núcleo a toda célula; en consecuencia, los gametos y cigotos también están provistos de tales estructuras. El hecho de que los núcleos portan fórmulas gaméticas está señalado por η_4 ; recuérdese que De Vries no hace distinciones –en cuanto a número de elementos– entre contenidos nucleares de células somáticas y sexuales. La idea de que los pangenes se dividen está representada en la saeta σ_3 ; si bien el producto de tal división es, usualmente, dos factores del mismo tipo que el del factor progenitor, puede ocurrir que no lo sean, o por lo menos uno de ellos no lo sea. Semejante contingencia está contemplada en el destino de σ_3 , entidad que deja abierta diversas posibilidades para los “hijos” de un pangen del tipo i . La función ι_5 es de alguna manera contraria a σ_3 , más no es su inversa: pone de relieve que dos pangenes homólogos se pueden unir y el resultado es otro factor de la misma clase. En sentido afín, ι_6 convierte los pares de fórmulas gaméticas en fórmulas simples; la intención aquí es poner de relieve lo mencionado en el inciso 7 de arriba, a saber, la fusión de pangenes homólogos durante la fecundación. Así, ι_6 depende de ι_5 .

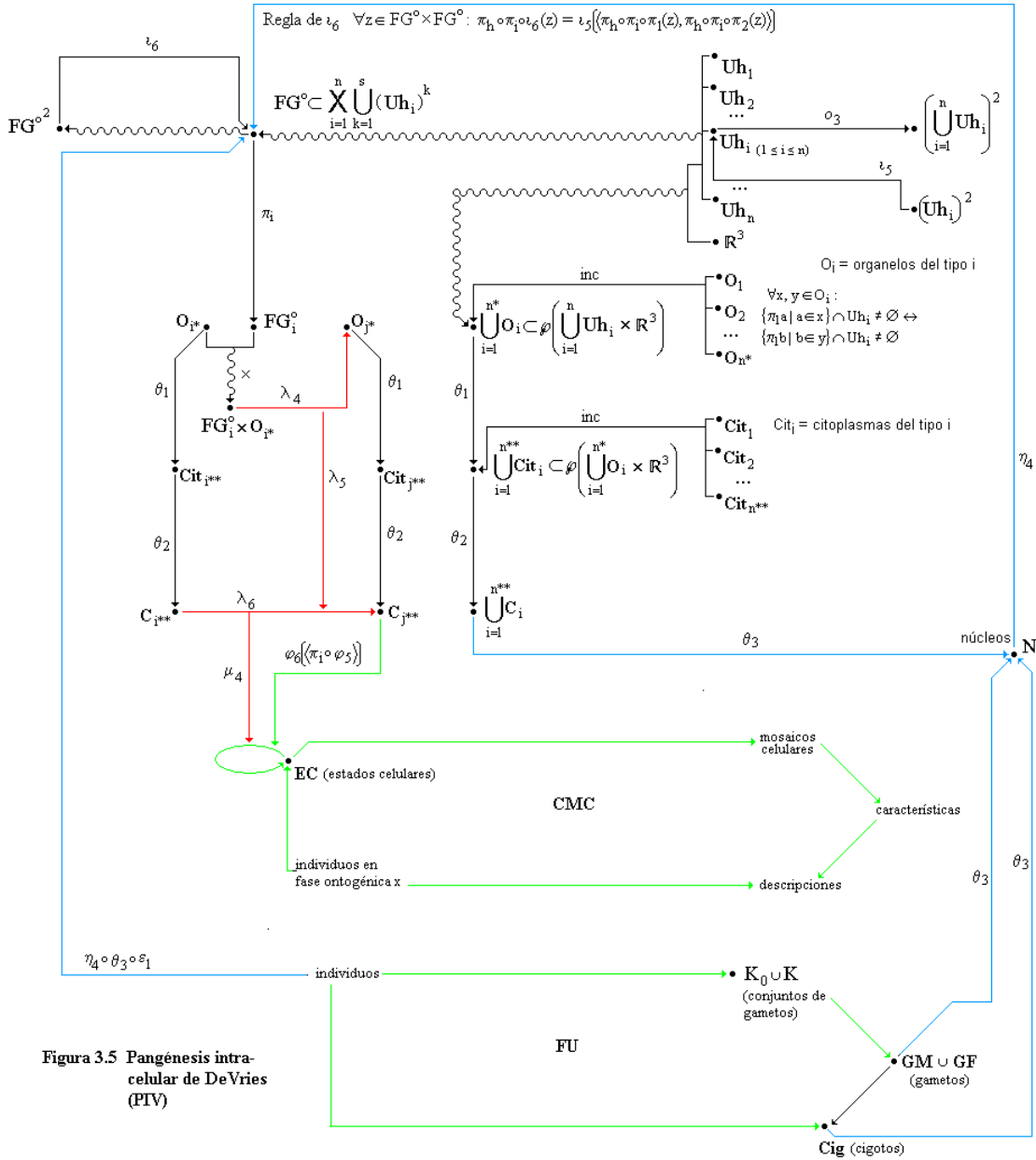


Figura 3.5 Pángenes intra-celular de DeVries (PTV)

La ubicación de organelos en citoplasmas viene dada por θ_1 , y θ_2 asigna los segundos a células; la primera función es suprayectiva, la segunda biyectiva. Según De Vries, un organelo se transforma en otro – el ejemplo que más usa es la conversión de cromoplasto en cloroplasto- cuando pangenes liberados del núcleo llegan a ese organelo (quizá en su camino proliferan de manera copiosa), lo invaden y promueven una re-estructuración. Este es el significado de la flecha λ_4 : el par formado por los pangenes liberados y el organelo blanco da lugar a un nuevo cuerpo citoplasmático. Pequeñas

transformaciones de esta naturaleza se acumulan y provocan (λ_5) la conversión de una célula de una determinada clase a otra de tipo distinto (λ_6), lo cual induce el tránsito de un estado celular a otro (μ_4). Finalmente, $\eta_4 \circ \theta_3 \circ \varepsilon_1$ asocia organismos con fórmulas gaméticas, en el entendido de que la constitución material de un individuo está regulada por una determinada fórmula, pues prácticamente todas las células que componen a dicho criatura portan la misma fórmula en sus núcleos.

Nótese el pequeño margen de imprecisión en la frase anterior: insiste en que la composición pangénica de los núcleos regula –más no determina por completo- la expresión del individuo, y por otra parte señala que prácticamente todas las células del organismo –más no todas por necesidad- portan la misma secuencia de pangenes en sus núcleos. Las razones de tan cauteloso lenguaje son dos. Por una parte, De Vries acepta el surgimiento de accidentes en la división de los pangenes, de tal modo que puedan surgir factores hereditarios variantes. Cabe, entonces, la posibilidad de que algunas células no carguen exactamente la misma serie de pangenes en sus núcleos. Por otro lado, la herencia citoplasmática también juega un papel importante en la propuesta de De Vries; así, el citoplasma del cigoto –propriadamente una herencia materna- también influye en la expresión material del individuo. El principio guía de PIV se presenta a continuación:

$$\forall x \in I, \forall z \in \{FO_1, FO_2, \dots, FO_y\}, \exists ! o \in \chi_2 \circ \alpha_1(x), \exists ! e \in \chi_1 \alpha_4(x),$$

$$\exists ! B_1 \in \wp(C_1), \exists ! B_2 \in \wp(C_2), \dots, \exists ! B_n \in \wp(C_n),$$

$$\exists A_1, A_2, \dots, A_m \subset \bigcup_{j=1}^n B_j \text{ tal que :}$$

Parte 1

$$1) \eta_4 \circ \theta_3 \circ \varepsilon_1(x) = \iota_6(\langle \eta_4 \circ \theta_3(e), \eta_4 \circ \theta_3(o) \rangle)$$

$$2) \lambda_6 \circ \pi_1 \circ \varphi_5 \circ \varepsilon_1(x) \in B_1$$

$$2.1) \forall w \in B_1, w \neq \lambda_6 \circ \pi_1 \circ \varphi_5 \circ \varepsilon_1(x)$$

$$\exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q \in \{\pi_1 \circ \varphi_5, \pi_2 \circ \varphi_5, \dots, \pi_w \circ \varphi_5\}$$

tal que: $w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \lambda_6 \circ \pi_1 \circ \varphi_5 \circ \varepsilon_1(x)$

3) $\lambda_6 \circ \pi_2 \circ \varphi_5 \circ \varepsilon_1(x) \in B_2$

3.1) $\forall w \in B_2, w \neq \lambda_6 \circ \pi_2 \circ \varphi_5 \circ \varepsilon_1(x)$

$\exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q \in \{\pi_1 \circ \varphi_5, \pi_2 \circ \varphi_5, \dots, \pi_w \circ \varphi_5\}$

tal que: $w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \lambda_6 \circ \pi_2 \circ \varphi_5 \circ \varepsilon_1(x)$

4) $\exists! c \in B_1 \cup B_2$ tal que $\lambda_6(c) \in B_3$

4.1) $\forall w \in B_3, w \neq \lambda_6(c),$

$\exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q \in \{\pi_1 \circ \varphi_5, \pi_2 \circ \varphi_5, \dots, \pi_w \circ \varphi_5\}$

tal que: $w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \lambda_6(c)$

5) $\exists! c^* \in B_1 \cup B_2 \cup \dots \cup B_{n-1}$ tal que $\lambda_6(c^*) \in B_n$

5.1) $\forall w \in B_n, w \neq \lambda_6(c^*),$

$\exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q \in \{\pi_1 \circ \varphi_5, \pi_2 \circ \varphi_5, \dots, \pi_w \circ \varphi_5\}$

tal que: $w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \lambda_6(c^*)$

6) $\langle A_1, A_2, \dots, A_m \rangle = \varphi_1(\langle x, z \rangle) \wedge \varphi_3 \circ \pi_k \circ \varphi_1(\langle x, z \rangle) = \pi_k \circ \varphi_1(\langle x, z \rangle)$

Parte 2

$\forall c, c^* \in \bigcup_{i=1}^n B_i, \exists or \in O_h, \exists or^* \in O_i, \exists f \in \{1, 2, \dots, n\}:$

7) si $\lambda_6(c \in B_j) = c^* \in B_k \wedge \theta_1(or) = \theta_2^{-1}(c) \wedge \theta_1(or^*) = \theta_2^{-1}(c^*)$ entonces

$or^* = \lambda_4(\langle \pi_f \circ \eta_4 \circ \theta_3(c), or \rangle);$

8) $\eta_4 \circ \theta_3(c) = \eta_4 \circ \theta_3(c^*) = \iota_6(\langle \eta_4 \circ \theta_3(o), \eta_4 \circ \theta_3(e) \rangle) = \eta_4 \circ \theta_3 \circ \varepsilon_1(x)$

La primera parte guarda cierto parecido a las leyes fundamentales de los otros modelos de la pangénesis, aunque con sus salvedades. B_1 y B_2 son, respectivamente, tejidos que se desarrollan a partir de la primera y segunda célula hija del cigoto. Los demás B_i surgen de capas tisulares previamente establecidas, pero a diferencia del esquema

darwiniano, en PIV el orden de transformaciones se deja un tanto abierto. Hasta aquí, solamente se indica que las células se diferencian y su descendencia es de ese nuevo tipo histológico, siempre y cuando no haya otro episodio diferenciador. Además, se establece que existen subconjuntos de la unión de los B_j que, puestos en serie, corresponden al estado celular del individuo x en la fase z . Pero no se dice nada del papel jugado por los pangenes en la emergencia de nuevos tejidos; sobre esto versa la segunda parte del principio rector de PIV. La función diferenciadora de célula a célula es λ_6 ; sin embargo, para que ésta opere es menester alguna transformación subcelular. Aquí es donde intervienen los pangenes: el enunciado $or^* = \lambda_4(\langle \pi_f \circ \eta_4 \circ \theta_3(c), or \rangle)$ pone de relieve que alguna secuencia de ellos – representada por $\pi_f \circ \eta_4 \circ \theta_3(c)$ (la f -ésima proyección del contendio “pangénico” del núcleo de la célula c)- “invade” y reconfigura algún organelo or (asalto y recomposición operados por λ_4) para dar lugar al organelo or^* . Y tal evento induce la transición de la célula c , de tipo B_j , a la célula c^* , perteneciente a la clase tisular B_k .

Finalmente, el último renglón de la ley fundamental plantea que la fórmula gamética asociada al individuo x , mediante la flecha $\eta_4 \circ \theta_3 \circ \varepsilon_1$, es la misma portada por los núcleos de c , c^* y el cigoto del cual proviene x (y para el caso, de todas la células de x). Además, equivale a la fusión de fórmulas contenidas en los núcleos de los gametos que dieron pie dicho organismo. Siendo así las cosas, PIV obliga a las células sexuales de un organismo portar todas la misma fórmula. De hecho, *Intracellulare Pangenesis* no menciona en absoluto segregaciones diferenciales sistemáticas de los pangenes durante la gametogénesis. Pero cabe reiterar que el modelo de DeVries contempla situaciones excepcionales: bien pueden ocurrir divisiones celulares defectuosas, y así existir unidades morfológicas anómalas en cuanto a sus contenidos pangénicos. Así, lo estipulado en la última línea del principio guía constituye más bien una tendencia general que no siempre se cumple.

Intracellulare Pangenesis también pone de relieve otro modelo para plantas que pueden reproducirse sexual y asexualmente; llámese PIVRV (las siglas RV indican reproducción vegetativa). De hecho, semejante estructura resulta al incrustar el grafo RV (ver capítulo 2) en el ensamblado de PIV. Así, la relación entre individuos y “pangenotipos” puede darse por dos vías, a saber: $\eta_4\theta_3\varepsilon_1$ o $\eta_4\theta_3\varepsilon_4$. La ley fundamental

de PIVRV incluiría, además de lo establecido en la ley de PIV, cuestiones análogas pero referidas a la célula meristemática de la cual pueda surgir un individuo.

CAPÍTULO 4

SUPRA-ESTRUCTURA DE LAS TEORÍAS DE LA HERENCIA: LA TEORÍA DE LA CONTINUIDAD DEL GERMOPLASMA

La teoría de Weismann sobre la continuidad del germoplasma es quizá la más compleja y rutilante de las propuestas tocantes a la herencia biológica, que surgieron en el siglo XIX y principios del XX. El modo tan intrincado en que plantea la organización del material genético no tiene parangón en ningún otro modelo de la época. Posiblemente el más cercano sea la pangénesis intracelular de DeVries, aunque hay diferencias importantes y no en balde los dos investigadores mantuvieron una polémica. A continuación, se pormenorizan diversas modalidades de la concepción weismanniana.

1. Teoría de la continuidad del germoplasma de Weismann con base en la fecundación unigamética (TCGWFU)

Conviene hacer una presentación preliminar de TCGWFU a modo de un listado de aforismos, con el fin de familiarizar al lector con la terminología de Weismann y con el mecanismo hereditario que él proponía. Sin mayor preámbulo, los puntos más destacados del modelo son:

- 1) El material hereditario se organiza en un complejo denominado germoplasma, y es la transmisión de esta sustancia, de una generación a otra, lo que determina la anatomía y fisiología de los seres vivos.
- 2) Los organismos se describen como secuencias de características heredables, y cada una de estas últimas se corresponde con un mosaico de células. Dicho en otros términos, son los conglomerados de células los que le brindan al individuo sus atributos.
- 3) La división celular es por fisión, la cual resulta en dos unidades hijas. Cabe señalar que Weismann no parece compartir la idea panmerística extrema de DeVries, donde todos los organelos de la célula se replican y luego ocurre la división. Más bien, hay una repartición de

éstos en las hijas y luego éstas generan el complemento de organelos faltante. Otra disimilitud con DeVries es que Weismann subraya la diferencia estructural entre células sexuales y somáticas.

4) El germoplasma se ubica en el núcleo de los gametos. Weismann también utiliza el término de ideoplasma para designar al contenido nuclear de las células en general; sin embargo, el de las unidades somáticas no necesariamente es igual al de las células sexuales (ver inciso 7, abajo). Así, todo germoplasma es un ideoplasma, pero la conversa no es cierta. Morfoplasma es otro vocablo del glosario weismanniano, y se refiere a la sustancia comprendida entre la membrana celular y el núcleo: equivale a lo que hoy se denomina citoplasma.

5) Ciertas macromoléculas orgánicas, denominadas bióforos, constituyen las unidades mínimas del germoplasma; tienen la capacidad de replicarse, y existen diversos tipos de ellas. Los bióforos se estructuran en paquetes mayores, llamados determinantes, de los cuales hay varias clases. A su vez, éstos se agrupan y forman conglomerados llamados ids. Finalmente, los ids se articulan en series denominadas idants; cada idant se corresponde con un cromosoma.

6) Puesto que los bióforos se replican, también lo hacen determinantes, ids e idants, pues todos éstos son, en realidad, constelaciones de aquellos.

7) Durante la fecundación, se fusionan el núcleo de un gameto masculino y el núcleo de un gameto femenino. El cigoto resultante contiene a los germoplasmas materno y paterno, fusionados en un solo complejo, que también recibe el nombre de germoplasma.

8) La expresión del germoplasma da pie al desarrollo ontogénico; sin embargo, tal despliegue también implica una degradación progresiva del ideoplasma (sobre esto se abundará en los incisos siguientes). En consecuencia, antes de que el cigoto se divida, su germoplasma se duplica. Un integrante del duplo constituye plasma activo y el otro material hereditario

latente. Este último finalmente irá a parar a los gametos del individuo que deviene de dicho cigoto.

9) Conforme transcurre la ontogenia, el germoplasma se fracciona durante la división celular, de modo que las dos células hijas obtienen porciones distintas de él. Sin embargo, cada célula del “tracto germinal” (la genealogía tisular que redundará en la producción de gametos) porta el germoplasma latente, además de la parte activa que codifica sus características de célula somática. Al final del tracto, ya cuando se producen gametos efectivos, hay una división reductora, de modo que las células hijas contienen la mitad de los idantes de la unidad madre.

10) Cada bióforo es factor causal para una determinada subestructura celular, Weismann denomina bióforos homólogos a aquellos que generan el mismo tipo de organelo. En un sólo determinante puede haber varios bióforos de igual tipo, y también pueden estar dispersos entre diversos determinantes del mismo núcleo

11) La diferenciación de una célula sucede cuando ciertos bióforos migran del núcleo al citoplasma y ahí coordinan el surgimiento de nuevas subestructuras celulares.¹ Tal migración supone la descomposición de los determinantes en los cuales se encontraban originalmente.

12) Al descomponerse los determinantes en sus partículas constituyentes y al migrar éstas al citoplasma, puede haber miles de bióforos que generan el mismo tipo de subestructura. Estos bióforos homólogos luchan entre sí para ganar supremacía e imprimirle un carácter particular al organelo en cuestión. El resultado de la batalla está en función de factores cualitativos y cuantitativos: hay bióforos que intrínsecamente son más robustos que otros, es decir, presentan mayores tasas de asimilación de nutrientes y multiplicación; también cabe la posibilidad de que un mismo tipo de bióforo esté más representado que otros, y tal superioridad numérica le permite neutralizar a los demás.

¹ Uno podría pensar que hay cierto micro-preformismo en la teoría de Weismann (como sucede en la pangénesis intracelular de DeVries), pero el autor no necesariamente se casa con la idea. Más bien supone que el bióforo organiza materiales disueltos en el citoplasma (morfoplasma en terminología weismanniana) para dar una determinada subestructura.

13) Ciertos cambios en el entorno físico-químico pueden alterar la estructura molecular del bióforo y así convertirlo en otro bióforo. Si acaso la metamorfosis ocurre en el núcleo de una célula sexual, la variación se trasmite a la siguiente generación.²

14) Potencialmente, cada determinante le imprime a una célula (o un grupo de células que varían de manera independiente) el total de sus características citoplasmáticas. Por ejemplo, un cierto determinante puede codificar el carácter de leucocito para todos los leucocitos de un mamífero.

15) En el germoplasma suelen coexistir muchos determinantes de la misma clase (homólogos) y todos ellos intervienen en la conformación de una célula o grupo de células que varían de manera independiente. Dos entes homólogos pueden ser homodinámicos –esto es, imprimen el mismo carácter a esa célula -, o heterodinámicos –le imprimen caracteres diferentes. El rasgo que finalmente adopta la célula en cuestión depende de las adecuaciones intrínsecas (asimilación de nutrientes, crecimiento, etcétera) y las proporciones numéricas de los determinantes homólogos que luchan entre sí. Weismann abunda más en lo último para dar cuenta del resultado de la lucha. Al respecto, plantea tres posibles escenarios que se resumen en los siguientes ejemplos hipotéticos:

a) Sea $\langle D_{a1_i}, D_{a1_j}, D_{a1_k}, D_{a1_l}, D_{a1_m}, D_{a2_i}, D_{a2_j}, D_{a2_k}, D_{a2_l}, D_{a2_m} \rangle$ la serie de determinantes homólogos que van a imprimir el carácter a las células del tejido C_a , las cuales pueden presentar micro-variaciones a_1, a_2, \dots, a_n . Por ejemplo, unas contienen pigmentos rojos, otras azules, etcétera. D_{a1} y D_{a2} son dos sub-clases de la colección de determinantes de la clase D_a ; los integrantes del primer subconjunto difieren ligeramente, en cuanto al tipo de composición biófora, de aquellos en el segundo grupo. Supóngase que los del primero imprimen el carácter a_1 y los del segundo el atributo a_2 . En la serie, hay un número igual de determinantes D_{a1} y D_{a2} ; si la adecuación intrínseca de ambos es similar, entonces cabe

² Este es el mecanismo de surgimiento de variaciones que propone Weismann. Como puede verse, permite cierta posibilidad de adquirir micro-características, a raíz de un estímulo ambiental. Mayr (1982) y otros autores han argumentado que Weismann fue campeón de la llamada herencia dura, es decir negaba la posibilidad de la transmisión de caracteres adquiridos. Sin embargo, la concepción de Weismann no es “absolutamente dura”.

esperar una célula con carácter intermedio al de a_1 y a_2 . Merece comentarse la razón de incluir sub-subíndices: ponen de relieve que los entes de la series son complejos orgánicas singulares, distintos entre sí, de manera análoga como las moléculas de agua de un vaso lleno del líquido son diferentes, aunque todas se compongan de dos átomos de hidrógeno y uno de oxígeno.

b) Si la serie es $\langle D_{a1_i}, D_{a1_j}, D_{a1_k}, D_{a1_l}, D_{a1_m}, D_{a1_n}, D_{a1_o}, D_{a2_i}, D_{a2_j}, D_{a2_k} \rangle$ el número de determinantes D_{a1} es superior y, en consecuencia, las células tendrán la característica a_1 .

c) Si la secuencia es $\langle D_{a1_i}, D_{a1_j}, D_{a1_k}, D_{a1_l}, D_{a2_m}, D_{a2_n}, D_{a2_o}, D_{a3_i}, D_{a3_j}, D_{a3_k} \rangle$ las unidades de la subclase D_{a1} goza de la mayoría relativa, por tanto se expresarán las células a_1 .

16) Todo id de un gameto alberga un determinante de cada tipo y, en consecuencia, contiene el material genético para todas las características de la especie.³ Esto no necesariamente ocurre en las células somáticas, donde pueden figurar ids “degenerados”, debido a la descomposición de determinantes y el fraccionamiento del material nuclear durante la ontogenia, procesos que van reduciendo el contenido de los ids.

Tabla 4.1				
	Determinante a	Determinante b	Determinante c	
Idant 1	D_{a1_i}	D_{b1_i}	D_{c1_i}	Id 1
	D_{a2_i}	D_{b2_i}	D_{c2_i}	Id 2
Idant 2	D_{a3_i}	D_{b3_i}	D_{c3_i}	Id 3
	D_{a4_i}	D_{b4_i}	D_{c4_i}	Id 4

³ Esto supone que de un solo id se podría obtener un organismo completo. Pero no significa que el id constituye la totalidad del ideoplasma contenido en el núcleo celular, pues puede haber muchos ids en el núcleo.

Tabla 4.2		
Célula hija 1		
	Determinante a	
Idant 1a	D_{a1_i}	Id 1a
	D_{a2_i}	Id 2a
Idant 2a	D_{a3_i}	Id 3a
	D_{a4_i}	Id 4a

Tabla 4.3			
Célula hija 2			
	Determinante b	Determinante c	
Idant 1b	D_{b1_i}	D_{c1_i}	Id 1b
	D_{b2_i}	D_{c2_i}	Id 2b
Idant 2b	D_{b3_i}	D_{c3_i}	Id 3b
	D_{b4_i}	D_{c4_i}	Id 4b

Pareciera ser que el germoplasma de Weismann se organiza conforme a una matriz (o mejor dicho, un arreglo matricial se adecua bien a la idea de Weismann). Para ilustrar, la tabla 4.1 muestra la organización de un germoplasma que consta de dos idants, cada uno compuesto de dos ids y cada uno de estos conformado por tres determinantes. Así, el idant 1 contiene los ids 1 y 2 -el primero de ellos encapsula los determinantes D_{a1_i} , D_{b1_i} y D_{c1_i} ; y el segundo encierra a D_{a2_i} , D_{b2_i} y D_{c2_i} . Nótese que las columnas de la tabla ponen de relieve series de determinantes homólogos, heterodinámicos. Ahora imagínese que la célula que porta este material se divide de tal modo que las unidades hijas presentan los ideoplasmas de las tablas 4.2 y 4.3. Así, en la progenie, los ids están degenerados respecto a los ids de la madre.

17) La división reductora que precede a la formación de células sexuales consiste en una doble división, antecedida por una duplicación de idants; la segregación de estos últimos en los gametos es completamente al azar. Para ilustrar, supóngase que al final de alguna rama del tracto germinal figura una célula somática que consta de cuatro idants, A, B, C, D. La entidad está a punto de sufrir una división reductora y, por tanto, los idants portan puro germoplasma latente, más los determinantes que le conferirán el carácter de óvulo o espermatozoide a los productos de la división. Los gametos que se generan sólo pueden portar dos idants, pero cualquiera de los siguientes pares es posible: AB, AC, AD, BC, BD, CD, AA, BB, CC, DD. Esto es así gracias a la previa duplicación de idants y a la segregación azarosa.

18) Los incisos anteriores dejan entrever que, en el modelo de Weismann, hay varias posibilidades en lo tocante a la división o replicación del ideoplasma. Para no dejar lugar a dudas, conviene presentarlas con todo detalle:

a) En el óvulo recién fecundado, se duplican los ids, sin que haya partición de idants (por partición, entiéndase corte o desgajamiento de un idant en dos pedazos, no una partición del conjunto de idants);

b) En la división celular que da pie a dos líneas histológicas divergentes, hay una partición de idants que fracciona a los ids del germoplasma activo, de modo que las células hijas presentan la misma cantidad de idants y de ids, pero difiere el contenido determinamental de estos últimos. Ahora bien, en lo tocante a divisiones de células del tracto germinal, donde una de las hijas da lugar a una línea somática, mientras que la otra sigue en el tracto, la segunda presenta mayor número de ids que la primera, pues porta el germoplasma latente. De cualquier manera, ambas cargan la misma cantidad de ids de la fase activa, aunque con distintos determinantes.

c) En tejidos ya diferenciados, la célula que se divide sufre la duplicación de ids, seguida de una partición de idants, de modo que los vástagos presentan las mismas cantidades de idants e ids, y la composición de determinantes es análoga en uno y otro hijo. Por otra parte, si la célula naciente va, a su vez, producir unidades de ese tipo histológico, entonces sufre la duplicación de los determinantes que la gobiernan o imprimen su carácter. Un juego se desarticula y los bióforos liberados migran al citoplasma a ejercer sus acciones; el otro juego queda de reservorio para ser transmitido a la progenie de dicha célula. En tejidos diferenciados y culminantes -esto es, que no dan lugar a otra clase tisular-, el ideoplasma contiene determinantes de una sola especie, los demás se han ido perdiendo en el desarrollo embrionario previo. Esto equivale a que los ids albergan solamente un elemento, como en la célula hipotética de la tabla 4.2 .

d) Durante la gametogénesis ocurre una duplicación de idants seguida de una doble fisión del contenido nuclear, de modo que el número de idants en las células hijas es la mitad de aquél en la célula madre.

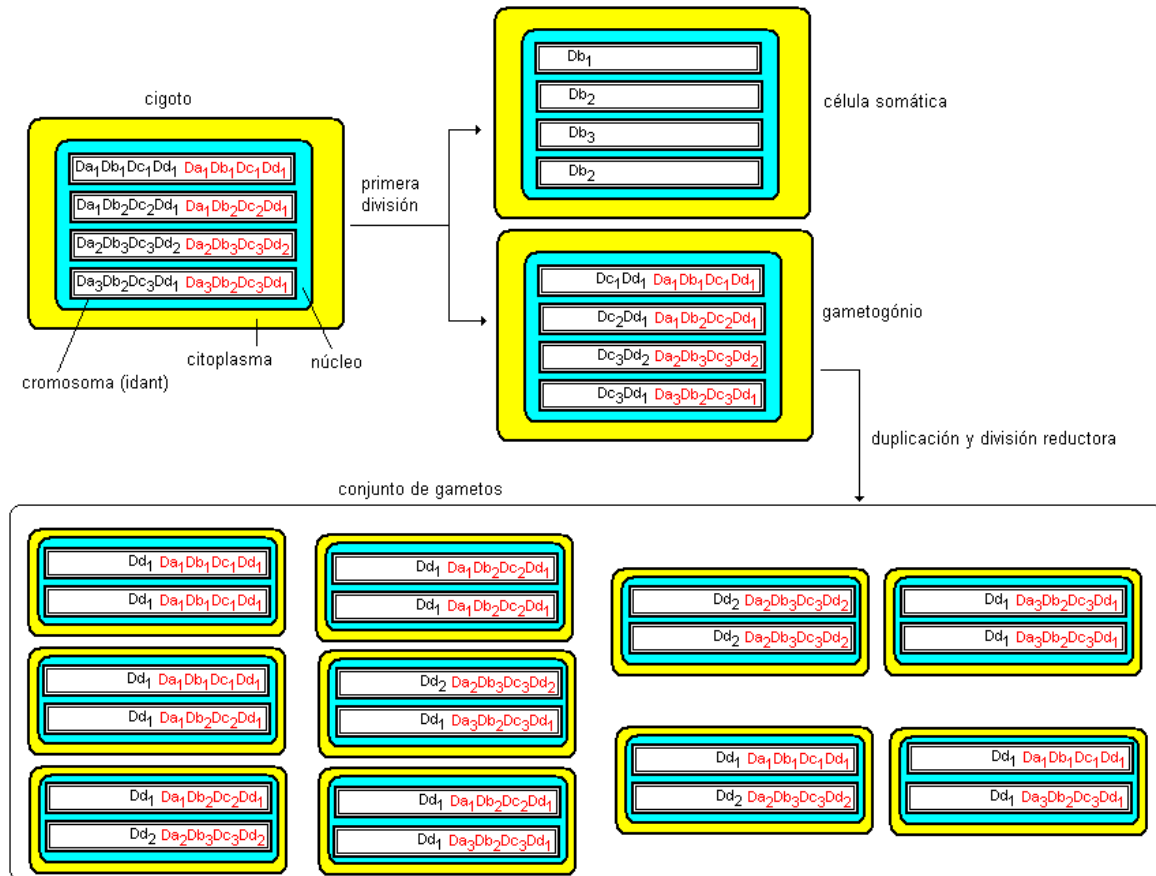
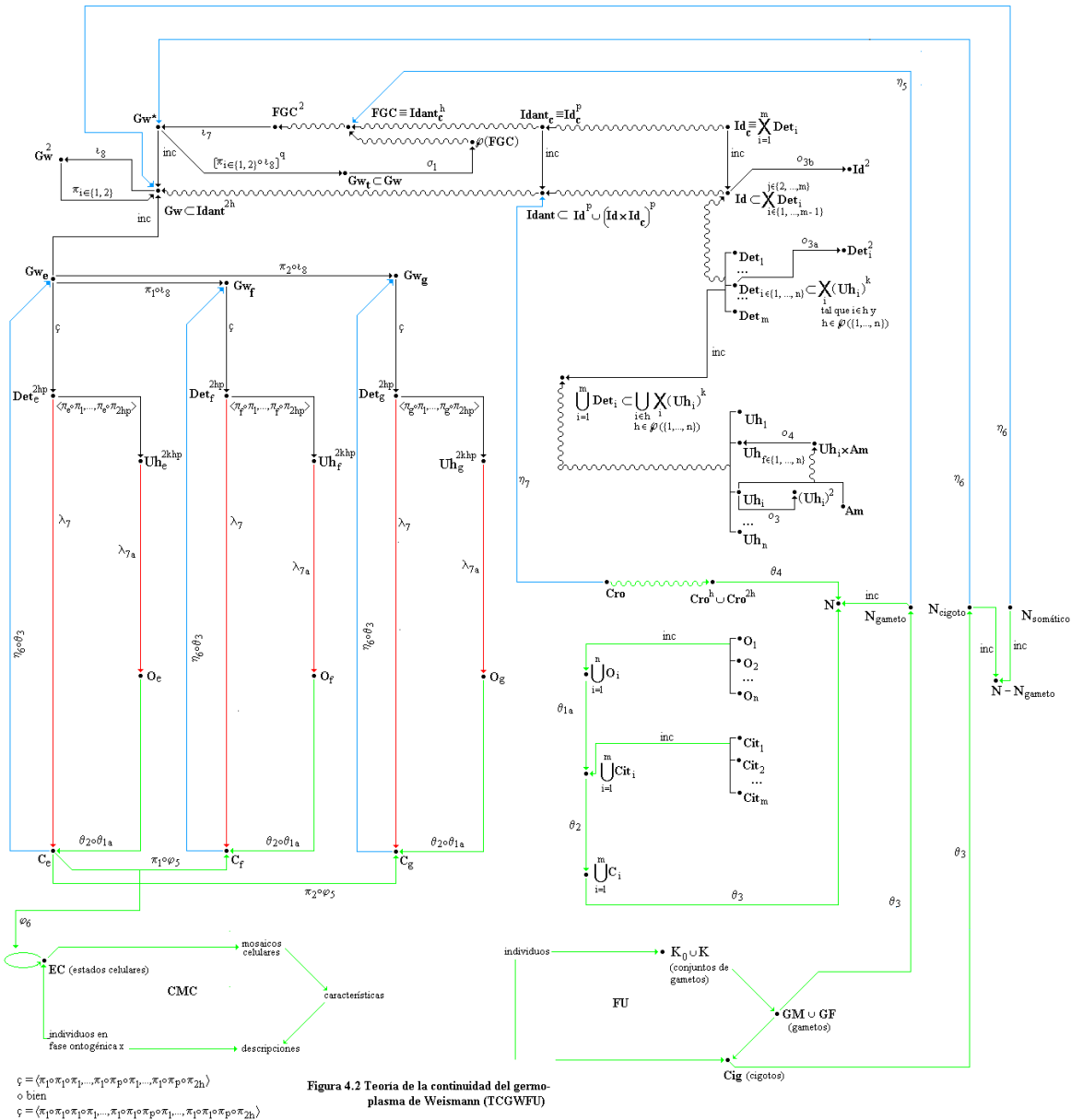


Figura 4.1 Desarrollo embrionario, según el modelo TCGW, para un organismo hipotético

La figura 4.1. muestra cómo se comporta el ideoplasma durante el desarrollo ontogénico, para un organismo imaginario, cuyo cigoto da pie a una célula somática y un gametogonio (célula productora de gametos). Las células diploides del organismo constan de cuatro idants que, en el cigoto, presentan cada uno de ellos dos ids completos (uno réplica del otro), en la célula somática presentan un id degenerado y en el gametogonio dos ids, uno de ellos incompleto.



Las letras rojas representan al germoplasma latente, la serie de determinantes Da_i se consume durante el ciclo de vida del cigoto con el fin de generar las subestructuras necesarias en la fase tardía de esta célula. La serie Db_i contiene esos determinantes homólogos que al descomponerse generan y organizan los organelos propios de la célula somática. Por su parte, los determinantes del tipo Dc_i dan pie a las micro-características del gametogonio, y finalmente los del tipo Dd_i le confieren a los gametos las estructuras necesarias para que puedan realizar su labor de células sexuales. La figura 4.2 luce la arquitectura completa de TCGWFU, pero dada la complejidad del grafo, conviene amplificar algunas partes para

apreciar los detalles. Esto se hace en los diagramas 4.3, 4.4 y 4.5, donde además se añaden leyendas indicativas de las restricciones que se ciernen sobre ciertas entidades.

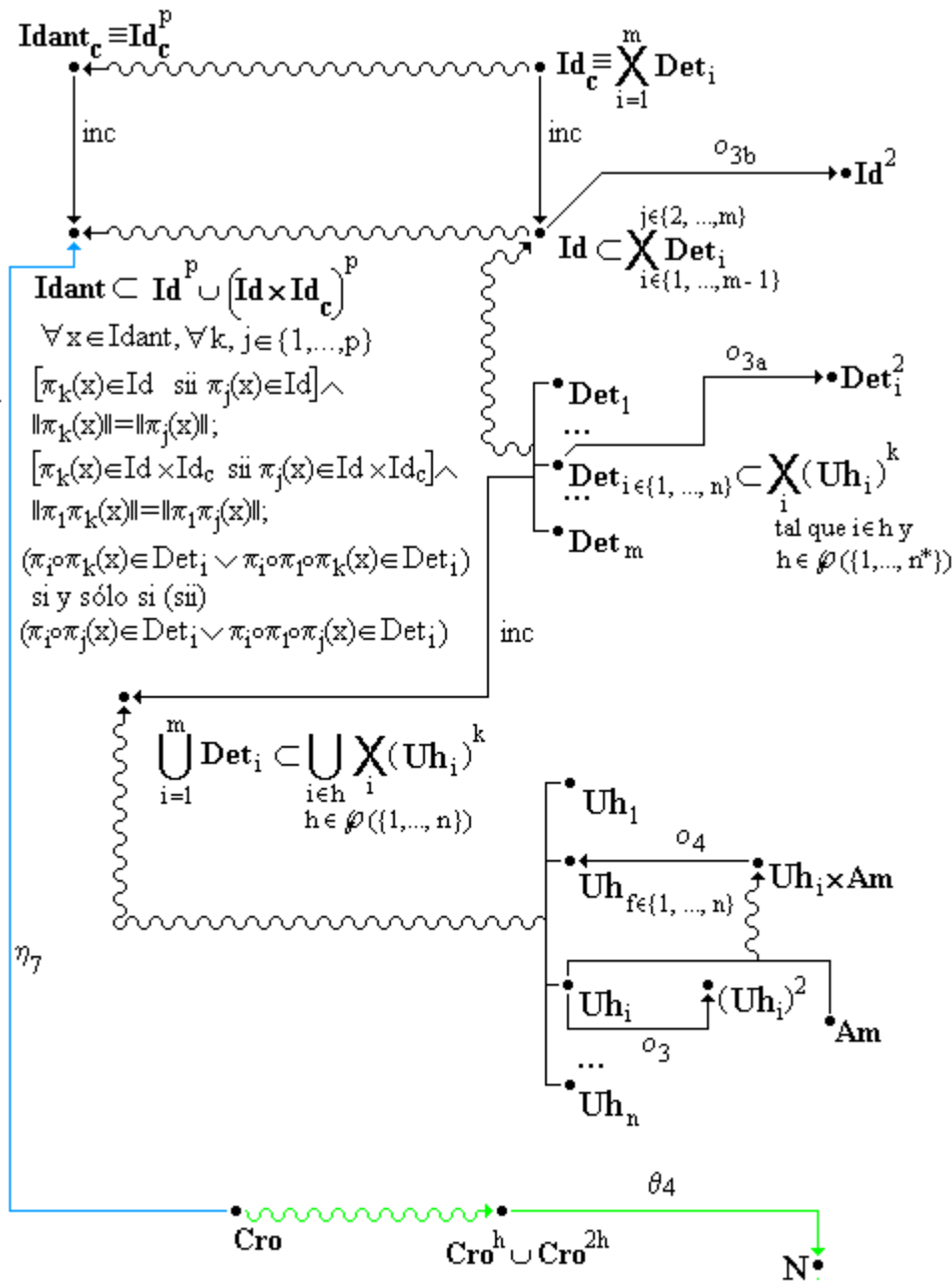
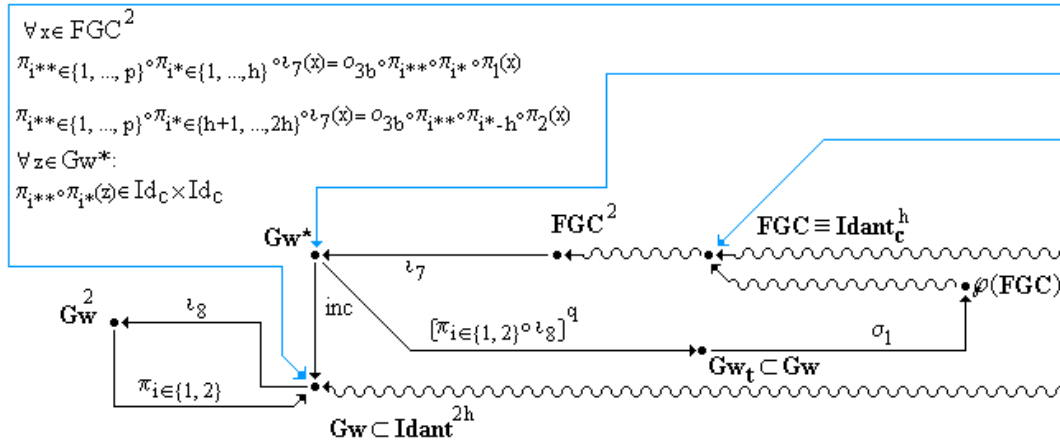


Figura 4.3 Detalle de las relaciones entre bióforos, determinantes, ids e idants

Como siempre, U_h es la colección de factores hereditarios del tipo i que, en términos weismanianos, corresponden a la i -ésima clase de bióforos. Det_i indica los determinantes de la especie i , los cuales no son más que ordenamientos de bióforos. Cro es el conjunto de cromosomas e Id es la colección de entidades del mismo nombre;⁴ nótese que los ids pueden estar conformados por cualquier número de determinantes entre 1 y m . Esto responde a lo dicho en los incisos 8, 16 y 18 de arriba, relativos a la descomposición de material hereditario conforme avanza la embriogenia. Por consiguiente, en las células de un mismo organismo, puede haber unas cuyos ids se componen de k determinantes y otras en donde estas unidades constan de $k-h$ componentes. Id_c es el subconjunto de Id donde cada id contienen series “completas” de determinantes, uno de cada tipo. Los elementos de Id_{ant} son p tuplas de ids o pares de ids ; Id_{ant_c} es una subagrupación cuyos integrantes son p series de elementos de Id_c .

Aparece una leyenda bajo el punto Id_{ant} del grafo (ver figura 4.3) que impone ciertas restricciones a los integrantes de ese conjunto. Dado un id_{ant} , o es una secuencia de ids singulares o bien es una serie de pares de ids . En el primer caso, cualesquiera dos ids del id_{ant} contienen el mismo número de determinantes, y el orden de tipos de determinantes es el mismo. En el segundo caso, todos los primeros miembros de las parejas constan de la misma cantidad de determinantes y el ordenamiento de tipos es el mismo; igualmente sucede con los segundos miembros (cosa garantizada por el hecho de que pertenecen a Id_c). Pero los primeros miembros pueden contener menor cantidad de determinantes que los segundos miembros. La idea es agrupar en la entidad Id_{ant} todos los posibles id_{ants} , dado el fraccionamiento del ideoplasma durante la ontogenia.

⁴ Durante la segunda mitad del siglo XIX hay importantes avances en la fabricación de lentes para microscopio y de micrótomos que permiten cortes muy finos de tejido. A partir de los años setenta, se desarrolla la tecnología de la tinción microscópica y se producen diversas anilinas sintéticas. Esto tuvo un enorme impacto en la citología, pues permitió estudiar los contenidos de las células, y con ello se puso de relieve el comportamiento del núcleo y los cromosomas durante la división celular y la fecundación. Dicho comportamiento sugería la importancia de estas estructuras en la transmisión de características, y Weismann es uno de los primeros investigadores en incorporarlas a una explicación de la herencia. En lo concerniente a fuentes donde el lector pueda encontrar una sinopsis del desarrollo de la citología durante el siglo XIX y principios del XX, Casanueva (2003) presenta una cronología de eventos en derredor al tema; en Carlson (2004) hay una cronología similar, y el autor dedica un capítulo al desarrollo de la citología y el efecto que tuvo sobre la genética; en Mayr (1982) también hay un apartado de la misma naturaleza. Aunque diste de ser un resumen, vale la pena mencionar el tratado clásico de Wilson (1900) sobre la célula, el desarrollo y la herencia.



$\forall x \in Gw, \forall k, j \in \{1, \dots, 2h\}, \forall i \in \{1, \dots, p\}, \forall g (1 \leq g \leq m):$
 $((\pi_i \pi_k(x) \in Id \text{ s\u00ed } \pi_i \pi_j(x) \in Id) \wedge (\|\pi_i \pi_k(x)\| = \|\pi_i \pi_j(x)\|) \wedge (\pi_g \pi_i \pi_k(x) \in Det_e \text{ s\u00ed } \pi_g \pi_i \pi_j(x) \in Det_e)) \vee$
 $((\pi_i \pi_k(x) \in Id \times Id_c \text{ s\u00ed } \pi_i \pi_j(x) \in Id \times Id_c) \wedge (\|\pi_i \pi_k(x)\| = \|\pi_i \pi_j(x)\|) \wedge (\pi_g \pi_i \pi_k(x) \in Det_e \text{ s\u00ed } \pi_g \pi_i \pi_j(x) \in Det_e))$

Figura 4.4 Detalle de las relaciones entre ideoplasmas

FGC viene a ser la colecci\u00f3n de f\u00f3rmulas gam\u00e9ticas, pero estructuradas con base en idants, los cuales presentan ids completos (con un determinante de cada tipo). FGC^2 est\u00e1 conformado por pares de tales f\u00f3rmulas; imag\u00ednese cada elemento como una radiograf\u00eda de gametos conjugados al momento de la fecundaci\u00f3n, que s\u00f3lo revela sus materiales hereditarios. Todo miembro de Gw es un ideoplasma y consiste en una $2h$ tupla de idants; no obstante, hay ciertas restricciones que se indican en la leyenda inferior de la figura 4.4. En un lenguaje m\u00e1s familiar, plantea que: dado un ideoplasma x , sus idants son series de ids singulares, conformados por el mismo n\u00famero y los mismos tipos de determinantes; o bien sus idants est\u00e1n constituidos por series de pares de ids, de modo que todos los primeros miembros de las parejas presentan el mismo tipo de composici\u00f3n determinamental (cosa que tambi\u00e9n sucede con los segundos miembros, dada su adscripci\u00f3n a Id_c). Esto, aunado a la leyenda bajo el punto $Idant$, pone de relieve que la organizaci\u00f3n del material gen\u00e9tico es b\u00e1sicamente matricial, como se ilustra en el ejemplo hipot\u00e9tico de las tablas 4.1 a 4.3. Por tanto, Gw agrupa todos los posibles ideoplasmas, en todas los posibles estados del desarrollo ontog\u00e9nico.

Gw^* es un subconjunto de Gw , donde los idants constituyen p series de pares de ids. Gw^* corresponde a los estados de organizaci\u00f3n del germoplasma en el cigoto, una vez que dicho plasma se ha duplicado en una fracci\u00f3n activa y otra latente (ver inciso 7, arriba). Gw^2

está conformado por pares de elementos de Gw , los cuales representan las fracciones del ideoplasma al momento de la división celular.

$$\forall b \in \{e, f, g\}, \forall x, z \in Gw_b : ((\pi_j \pi_k(x) \in Id \text{ ssi } \pi_j \pi_k(z) \in Id) \wedge (\|\pi_j \pi_k(x)\| = \|\pi_j \pi_k(z)\|) \wedge (\pi_i \pi_j \pi_k(x) \in Det_i \text{ ssi } \pi_i \pi_j \pi_k(z) \in Det_i)) \vee ((\pi_j \pi_k(x) \in Id \times Id_c \text{ ssi } \pi_j \pi_k(z) \in Id \times Id_c) \wedge (\|\pi_1 \pi_j \pi_k(x)\| = \|\pi_1 \pi_j \pi_k(z)\|) \wedge (\pi_1 \pi_i \pi_j \pi_k(x) \in Det_i \text{ ssi } \pi_1 \pi_i \pi_j \pi_k(z) \in Det_i))$$

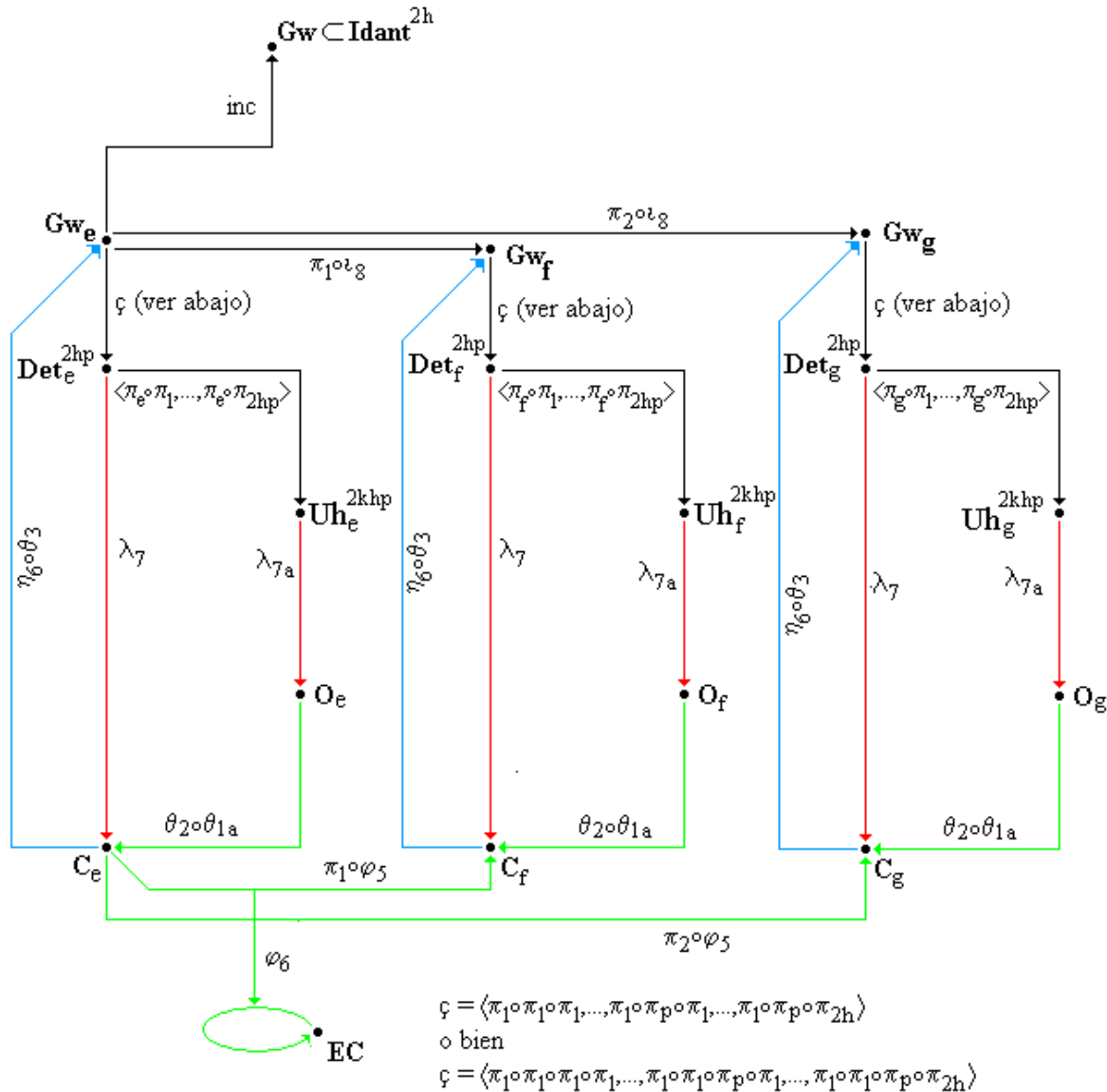


Figura 4.5 Detalle de la relación entre determinantes y células

Las entidades Gw_e , Gw_f y Gw_g son subconjuntos de Gw , pero cabe señalar que, en cada caso, sus miembros son ideoplasmas en el mismo estado ontogénico. Es decir, los ids de

los idants corresponden a secuencias de determinantes de la misma extensión, y el que ocupa la posición x de un id Z de un ideoplasma Y es del mismo tipo que el de la posición x de un id Z' de un ideoplasma Y' (en el diagrama 4.5 se aprecia una leyenda indicativa de esto). Por su parte, Det_e^{2hp} , Det_f^{2hp} y Det_g^{2hp} son conjuntos de $2hp$ -tuplas de determinantes de las clases e, f y g , respectivamente. Para ilustrar, imagínese que los elementos de Gw_e se representan a modo de la tabla 4.1 (ver arriba), Det_e^{2hp} corresponde, entonces, al conjunto de las columnas Det_e de dichos elementos. Finalmente, Uh_e^{2khp} , Uh_f^{2khp} y Uh_g^{2khp} simbolizan colecciones de $2khp$ -tuplas de bióforos de las clases e, f y g , respectivamente. C_e, C_f y C_g representan a las colecciones de células rotuladas por la letra del subíndice; N es el conjunto de núcleos y $N_{\text{gameto}}, N_{\text{cigoto}}, N_{\text{somático}}$ son las subcategorías nucleares para gametos, cigotos y células somáticas (no cigotas); O_i reúne a los organelos del tipo i y Cit_i es el emblema de los citoplasmas de la i -ésima clase.

Flechas de TCGWFU

Vincular los núcleos de las células sexuales con fórmulas gaméticas cromosómicas es tarea de η_5 . El cometido de η_6 es asignar ideoplasmas a los núcleos de unidades somáticas, incluidos los cigotos, pero en este caso η_6 los aterriza en germoplasmas duplicados, activos-latentes. La flecha θ_4 pone de realce que los núcleos albergan conjuntos de cromosomas, y η_7 señala que el “esqueleto” de un cromosoma es un idant. Repartir organelos entre citoplasmas es la labor de θ_{1a} , morfismo hermanado con θ_1 de PIV, la pangénesis intracelular de DeVries (ver capítulo 3). Ahora bien, no es exactamente la misma función, pues Weismann no concibe las subestructuras celulares del mismo modo como lo hace DeVries. En ningún lugar de su obra se subraya que éstas son conglomerados de unidades hereditarias, como lo afirma PIV.

ι_7 convierte los pares de fórmulas gaméticas en elementos de Gw^* , operando una duplicación de ids, sin duplicar los idants. Es el proceso que ocurre en el óvulo fecundado, cuando se multiplica el germoplasma y el producto consta de un componente activo y su réplica latente. ι_8 expone la partición (o multiplicación, según el caso) del material genético durante la fisión: los pares del codominio corresponden a las fracciones asignadas a las células hijas, de aquel complejo madre en el dominio de ι_8 . $(\pi_{i \in \{1,2\}} \circ \iota_8)^q$ juega el papel de

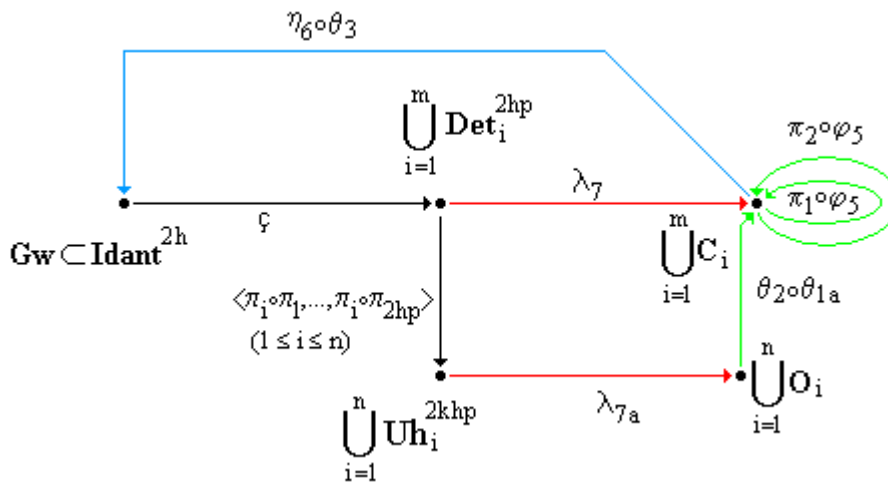
imagen “ideoplásmica” del tracto germinal (ver inciso 9, arriba) hasta llegar al germoplasma latente (Gw_l) que, por división reductora (σ_1), da lugar a un conjunto de fórmulas gaméticas. Cabe destacar que $(\pi_{i \in \{1,2\}} \circ \iota_8)^q$ describe un árbol más que una ruta fija, pues es posible que el tracto germinal desemboque en n gametogonios -no en uno solo. Presumiblemente, si tal es el caso, habrá duplicaciones del ideoplasma en algunos momentos del trayecto.

La flecha ζ es en realidad una tupla de proyecciones cuyo cometido es despejar algún conjunto de series de determinantes homólogos. Sea x un elemento de Gw , todas las primeras proyecciones de todos los ids de todos los idants de x dan determinantes de la misma clase, la serie de ellos es la que va imprimir el carácter de la célula que porta a x (en el caso de ids dobles, en tanto que un miembro de la dupla es un id activo y el otro un id latente, entonces todas las primeras proyecciones de las primeras proyecciones de los ids dobles da lugar a la serie de determinantes que gobierna la célula en cuestión).⁵ Semejante imposición de carácter está representada por λ_7 . Cada tupla de determinantes homólogos contiene n -adas de bióforos homólogos, esto es, que confeccionan un mismo tipo de organelo, y tal relación queda plasmada en λ_{7a} .

En los diagramas 4.2 y 4.5, se muestra que al dividirse las células del conjunto C_e surgen las unidades de los conjuntos C_f y C_g . Aquí conviene cierta precaución: no necesariamente es el caso de que las tres colecciones representen tres tipos tisulares distintos. En tejidos ya diferenciados y estables, la división deviene en unidades de la misma clase que la de la progenitora. No obstante, en el desarrollo ontogénico hay momentos en que la fisión da lugar a células hijas de distintos tipos –entre sí y con respecto a su madre. Lo interesante del modelo de Weismann es que no hay una función diferenciadora *per se*, como, por ejemplo, la λ_6 en PIV (pangénesis intracelular, ver capítulo 3). En TCGWFU, la diferenciación se da en aquellas divisiones donde las hijas presentan ideoplasmas degenerados respecto al de la madre, o dicho de otro modo, presentan porciones distintas del ideoplasma materno.

Existe un modo alternativo, más general y abreviado, de representar los morfismos del subgrafo resaltado en la figura 4.5, a saber:

⁵ Ciertamente Weismann no especificó que a fuerza es la secuencia de todos los primeros determinantes de los ids la que gobierna a la célula, pero para fines de la reconstrucción, el planteamiento facilita las cosas y no se contrapone con algo que diga Weismann.



Definitivamente, esta variante economiza el espacio de TCGWFU, sin embargo, los pormenores tocantes al fraccionamiento del ideoplasma y la consecuencia que esto tiene en cuanto al surgimiento de nuevos tipos celulares sólo quedan implícitos. La presentación por la cual se optó, donde Gw_e , Gw_f y Gw_g sólo juegan un papel ejemplarizador, de alguna manera es más ilustrativa de las conexiones entre los vericuetos del ideoplasma y la división y diferenciación celular.

Arriba, en el inciso 15, se mencionó el asunto tocante a determinantes homólogos que bien pueden ser homo o heterodinámicos. La figura 4.6 reconstruye la cuestión con el aparato de punto y flechas. Det_{e1} y Det_{e2} son subconjuntos de una clase determinamental particular, denominada Det_e , cuyos miembros son todos homólogos. Sin embargo, la intersección entre los dos subconjuntos es vacía. Junto a Det_{e1} aparece una leyenda indicativa de que los integrantes de dicha colección conforman una suerte de linaje (igualmente destaca una aclaración similar, cerca del punto Det_{e2}). El fundador es un determinante que surgió en algún momento de la evolución de la vida y, en el desarrollo subsecuente de ésta, se replicó, así como también lo hicieron sus descendientes, hasta conformar una población de unidades estructuralmente similares. ¿Cuál fue el proceso que dio origen a dicho fundador? Weismann contempla la posibilidad de mutaciones “bióforas” ante ciertas contingencias microambientales (cosa indicada en la figura 4.2, mediante la flecha \circ_4), y la acumulación de tales cambios permite la diferenciación de determinantes.

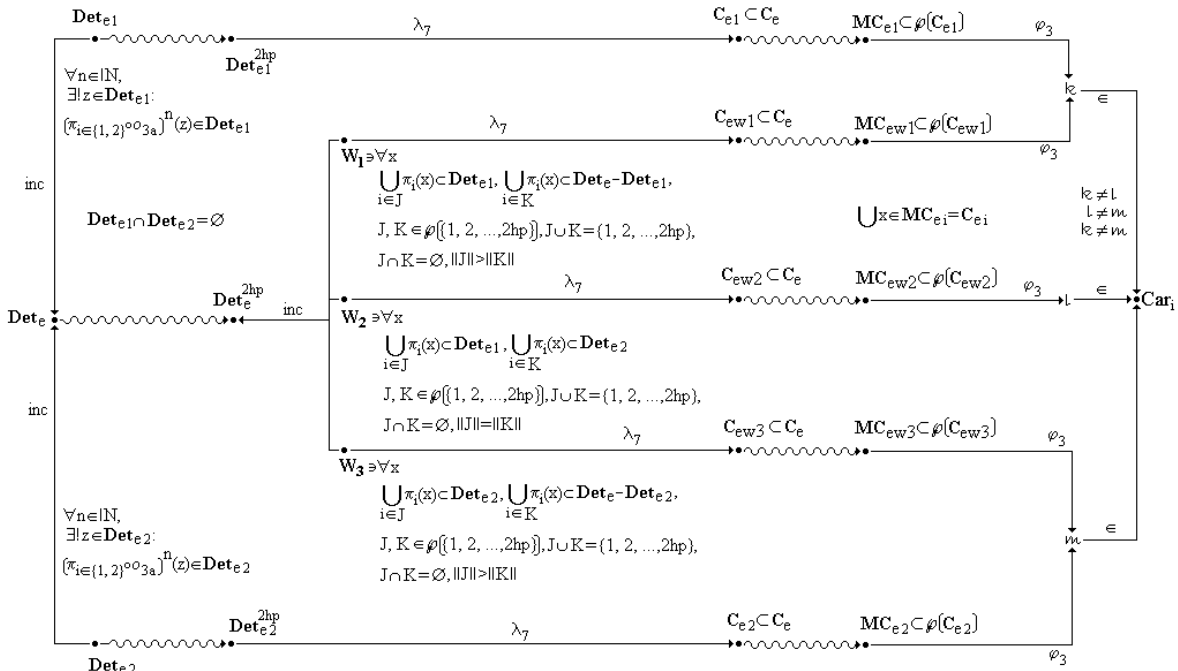


Figura 4.6 Determinantes homólogos hetero y homo dinámicos

Las entidades W_1 , W_2 y W_3 son colecciones de $2hp$ -tuplas de los determinantes pertenecientes a Det_e ; pero en W_1 la mayoría de los elementos que conforman una serie son del tipo Det_{e1} , en W_3 la mayor parte corresponden a Det_{e2} y en W_2 las secuencias están compuestas, en proporciones iguales, de unidades afiliadas a Det_{e1} y a Det_{e2} . Semejante diversidad está ausente en los conjuntos Det_{e1}^{2hp} y Det_{e2}^{2hp} , pues ahí las tuplas se constituyen, respectivamente, sólo con miembros de Det_{e1} y Det_{e2} .

Todas las secuencias de Det_{e1}^{2hp} gobiernan un subconjunto, C_{e1} , de células tipo C_e ; mientras que los integrantes de Det_{e2}^{2hp} controlan a las unidades morfológicas incluidas en C_{e2} , las cuales también son de la clase C_e . Los componentes de MC_{e1} y MC_{e2} son diversos mosaicos celulares, conformados exclusivamente por miembros de C_{e1} , en el primer caso, e integrantes de C_{e2} en el segundo. Aquellos inscritos en MC_{e1} perfilan una determinada característica k (la función φ_3 se introdujo en el grafo CMC del capítulo 1); por su parte, los conglomerados de MC_{e2} se traducen en el rasgo m , distinto a k . Con esto se establece la

naturaleza heterodinámica de determinantes Det_{e_1} respecto a los Det_{e_2} , y la homodinámica al interior de cada grupo.

Ahora bien, los mosaicos derivados de células regidas por las tuplas de W_1 brindan el atributo κ , pues en dichas series las unidades Det_{e_1} son mayoría y opacan la expresión de otros determinantes. Mediante un mecanismo análogo, las series de W_3 derivan en grupos de células que se corresponden con la característica m . Puesto que las secuencias de W_2 presentan el mismo número de elementos Det_{e_1} y Det_{e_2} , las células derivadas de ellas se ensamblan en constelaciones que no responden ni a κ ni m , sino a un tercer rasgo, l .

Finalmente, el principio guía de TCGWFU adopta la siguiente forma:

$$\forall x \in I, \exists! o \in \chi_2 \circ \alpha_1(x), \exists! e \in \chi_1 \circ \alpha_4(x), \exists A_1, A_2, \dots, A_m \subset \bigcup_{j=1}^m C_j,$$

$\exists \text{FO}_u \in \{ \text{FO}_1, \text{FO}_2, \dots, \text{FO}_y \}$ tales que:

$$1) \varepsilon_1(x) = \delta_2(\langle o, e \rangle),$$

$$2) \eta_6 \circ \theta_3 \circ \varepsilon_1(x) = \iota_7(\langle \eta_5 \circ \theta_3(e), \eta_5 \circ \theta_3(o) \rangle),$$

$$3) \phi_1(\langle x, \text{FO}_u \rangle) = \langle A_1, A_2, \dots, A_m \rangle \wedge \phi_3 \circ \pi_i \circ \phi_1(\langle x, \text{FO}_u \rangle) = \pi_i \circ \phi_1(\langle x, \text{FO}_u \rangle),$$

$$4) \forall w \in \bigcup_{i=1}^m A_i, \exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q (r_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_1 \circ \phi_5 \vee r_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_2 \circ \phi_5),$$

$\exists s_1, s_2, \dots, s_q (s_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_1 \circ \iota_8 \vee s_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_2 \circ \iota_8)$ tal que:

$$w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \varepsilon_1(x),$$

$$\eta_6 \circ \theta_3(w) = s_q \circ \dots \circ s_2 \circ s_1 \circ \eta_6 \circ \theta_3 \circ \varepsilon_1(x),$$

$$\forall j \in \{1, 2, \dots, q\}, \forall i \in \{1, 2\} : r_j = \pi_i \circ \phi_5 \text{ si y sólo si } s_j = \pi_i \circ \iota_8$$

$$5) \forall w, w^* \in \bigcup_{i=1}^m A_i : \text{si } w, w^* \in C_i \text{ entonces:}$$

5.1) $\exists! \text{Det}_i \in \{ \text{Det}_1, \text{Det}_2, \dots, \text{Det}_m \}, \exists z, z^* \in \text{Det}_i^{2hp}$ tal que:

$$\lambda_7(z) = w \wedge \lambda_7(z^*) = w^* \wedge \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w) = z \wedge \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w^*) = z^* ;$$

5.2) $\exists! O_i \in \{O_1, O_2, \dots, O_n\}, \exists or, or^* \in O_i, \exists! Uh_i \in \{Uh_1, Uh_2, \dots, Uh_n\},$

$\exists p, p^* \in Uh_i^{2hkp}, \exists f \in \{1, 2, \dots, n\}$ tal que:

$$\theta_2 \circ \theta_{1a}(or) = w, \lambda_{7a}(p) = or \wedge \langle \pi_f \pi_1, \dots, \pi_f \pi_{2hp} \rangle \circ \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w) = p$$

$$\theta_2 \circ \theta_{1a}(or^*) = w^*, \lambda_{7a}(p^*) = or^* \wedge \langle \pi_f \pi_1, \dots, \pi_f \pi_{2hp} \rangle \circ \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w^*) = p^* .$$

En palabras y renglón por renglón, esta ley señala lo siguiente:

Para todo individuo x existe un y sólo un espermatozoide e del padre de x , un y sólo un óvulo o de la madre de x , unos subconjuntos de células $-A_1, A_2, \dots, A_m-$ y una fase ontogénica u , tales que:

- 1) El cigoto del cual proviene x es producto de la fusión de los gametos e y o ;
- 2) El germoplasma al interior del núcleo del cigoto surge de la fusión y posterior duplicación de los germoplasmas en los núcleos de dichas células sexuales;
- 3) El estado celular de x en la u -ésima fase ontogénica constituye una serie de mosaicos celulares, A_1, A_2, \dots, A_m y el i -ésimo rasgo de la descripción del individuo en esa fase está determinado por el i -ésimo mosaico del estado celular de x en ese momento ontogénico;
- 4) Toda célula de x (o mejor dicho, del estado celular correspondiente a x en la u -ésima fase ontogénica) desciende del cigoto del cual proviene x , y el ideoplasma contenido en el núcleo de esa célula deviene de una serie de particiones del ideoplasma contenido en el núcleo del cigoto del cual proviene x .
- 5) Si dos células, w y w^* , de x son del mismo tipo (es decir, son del mismo tejido) entonces: (5.1) si la serie de determinantes que rige a w está compuesta por elementos de la clase Det_i , también son de esa clase los determinantes que controlan a w^* ; (5.2) si en los determinantes controladores de w hay una serie de bióforos homólogos que regulan la formación de un organelo del tipo O_i , entonces también hay una serie de bióforos en los determinantes rectores de w^* que dirige la síntesis de un organelo del tipo O_i .

la distinción, en TCGWPAR se estipulan los equivalentes ι_7^\bullet , ι_8^\bullet , etcétera, también se marca con una mota los respectivos dominios y codominios. La reconstrucción completa se muestra en la figura 4.7, los detalles tocantes al comportamiento de ideoplasmas y las relaciones entre determinantes y células se ofrecen en la aplicación 4.8. Todo lo referente a la construcción de determinantes, ids e idants, así como las relaciones entre organelos, citoplasmas y células es igual que en TCGWFU.

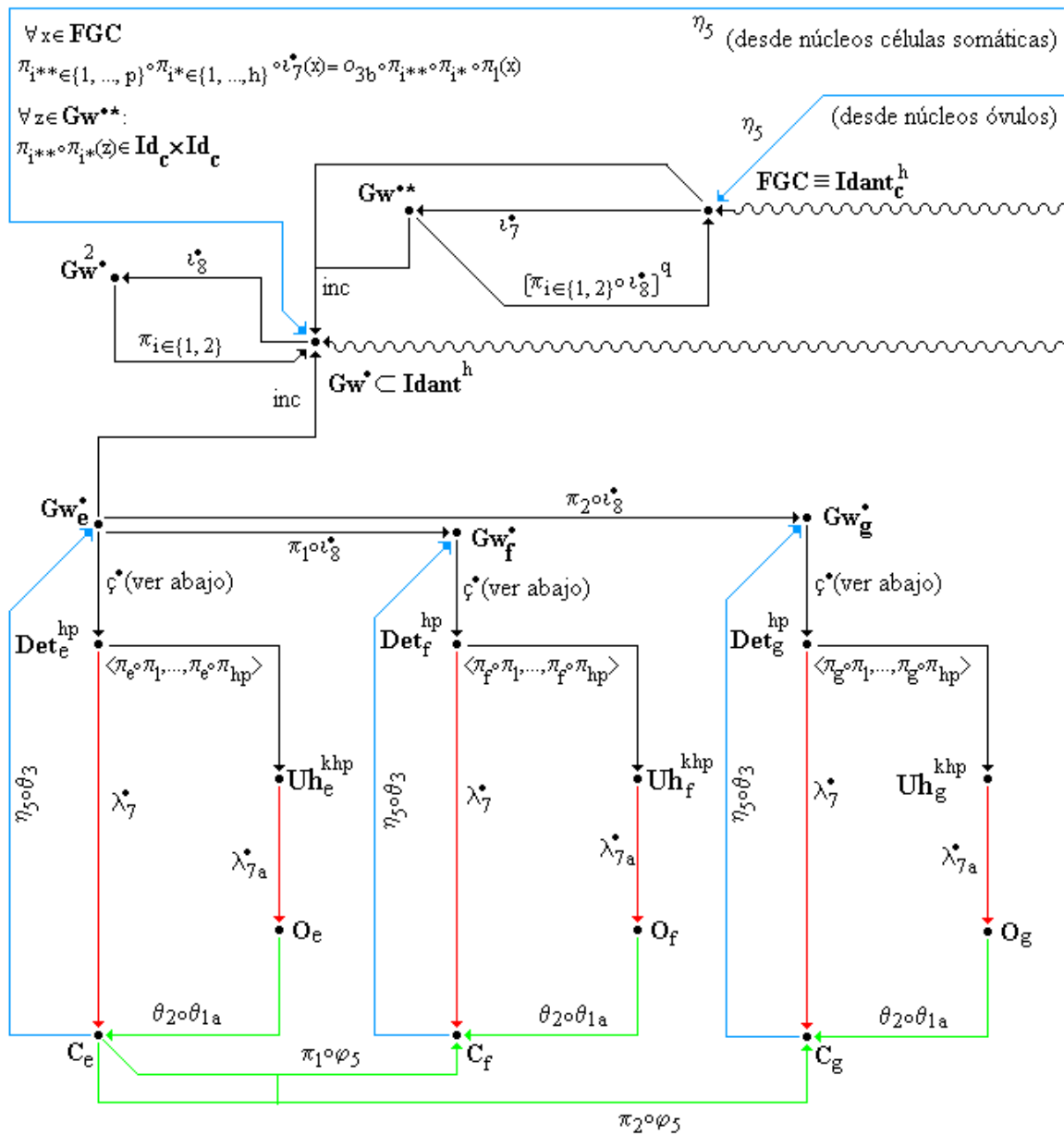


Figura 4.8 Detalles de TCGWPAR

$$\zeta^* = \langle \pi_1 \circ \pi_1 \circ \pi_1, \dots, \pi_1 \circ \pi_p \circ \pi_1, \dots, \pi_1 \circ \pi_p \circ \pi_h \rangle$$

Sin embargo, hay un asunto sobre el cual es menester abundar: en TCGWPAR no hay división reductora. No es necesaria, dada la falta de fecundación y, en consecuencia, la uniformidad, en cuanto al número de idants, de células somáticas y sexuales. El árbol $(\pi_{i \in \{1,2\}} \circ \iota_8^\bullet)^q$ comunica directamente el germoplasma del óvulo con los contenidos nucleares de las células generatrices que produce el individuo femenino.

El principio guía de TCGWPAR adopta la siguiente forma:

$\forall x \in I, \exists! o \in \chi_2 \circ \alpha_1(x), \exists A_1, A_2, \dots, A_m \subset \bigcup_{j=1}^m C_j, \exists u \in \mathbb{N}$, tal que :

$$1) \phi_1(\langle x, FO_u \rangle) = \langle A_1, A_2, \dots, A_m \rangle \wedge \phi_3 \circ \pi_i \circ \phi_1(\langle x, FO_u \rangle) = \pi_i \circ \phi_1(\langle x, FO_u \rangle),$$

$$2) \forall w \in \bigcup_{i=1}^m A_i, \exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q (r_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_1 \circ \phi_5 \vee r_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_2 \circ \phi_5),$$

$\exists s_1, s_2, \dots, s_q (s_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_1 \circ \iota_8^\bullet \vee s_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_2 \circ \iota_8^\bullet)$ tal que:

$$w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ (o),$$

$$\eta_5 \circ \theta_3(w) = s_q \circ \dots \circ s_2 \circ s_1 \circ \iota_7^\bullet \circ \eta_5 \circ \theta_3(o),$$

$$\forall j \in \{1, 2, \dots, q\}, \forall i \in \{1, 2\} : r_j = \pi_i \circ \phi_5 \text{ si y sólo si } s_j = \pi_i \circ \iota_8^\bullet$$

5) $\forall w, w^* \in \bigcup_{i=1}^m A_i$: si $w, w^* \in C_i$ entonces:

5.1) $\exists! \text{Det}_i \in \{\text{Det}_1, \text{Det}_2, \dots, \text{Det}_m\}, \exists z, z^* \in \text{Det}_i^{\text{hp}}$ tal que:

$$\lambda_7^\bullet(z) = w \wedge \lambda_7^\bullet(z^*) = w^* \wedge \zeta^\bullet \circ \eta_5 \circ \theta_3(w) = z \wedge \zeta^\bullet \circ \eta_5 \circ \theta_3(w^*) = z^* ;$$

5.2) $\exists! O_i \in \{O_1, O_2, \dots, O_n\}, \exists or, or^* \in O_i, \exists! U_{h_i} \in \{U_{h_1}, U_{h_2}, \dots, U_{h_n}\},$

$\exists p, p^* \in U_{h_i}^{\text{hkp}}, \exists f \in \{1, 2, \dots, n\}$ tal que:

$$\theta_2 \circ \theta_{1a}(or) = w, \lambda_{7a}^\bullet(p) = or \wedge \langle \pi_f \pi_1, \dots, \pi_f \pi_{2\text{hp}} \rangle \circ \zeta^\bullet \circ \eta_5 \circ \theta_3(w) = p$$

$$\theta_2 \circ \theta_{1a}(or^*) = w^*, \lambda_{7a}^\bullet(p^*) = or^* \wedge \langle \pi_f \pi_1, \dots, \pi_f \pi_{2\text{hp}} \rangle \circ \zeta^\bullet \circ \eta_5 \circ \theta_3(w^*) = p^* .$$

Como puede verse, es muy parecido a la ley de TCGWFU, pero ha sido menester eliminar lo alusivo a la fusión de ideoplasmas durante la fecundación, así como sustituir las funciones correspondientes a TCGWPAR.

3) Teoría de la continuidad del germoplasma de Weismann para organismos que presentan reproducción sexual y vegetativa (TCGWFURV).

Este modelo agrega relaciones y entidades a la estructura de TCGWFU; además de la fecundación unigamética, incluye el grafo de RV (ver capítulo 1), con lo cual se abren nuevos vínculos entre las entidades reproductivas y las constelaciones del ideoplasma. Así, TCGWFURV plantea la siguiente ruta alternativa:

$$C_{\text{mer}} \xrightarrow{\theta_3} N_{\text{meristemo}} \xrightarrow{\eta_6} Gw_{\text{mer}} \subset Gw \xrightarrow{\iota_{7a}} Gw^{\wedge} \subset Gw \text{ tal que:}$$

$$\forall x \in Gw_{\text{mer}}, \forall z \in Gw^{\wedge} : \pi_j \circ \pi_i(x) \in \text{Id} \times \text{Id}_c, \pi_j \circ \pi_i(z) \in \text{Id} \times \text{Id}_c \times \text{Id} \times \text{Id}_c \text{ y}$$

$$\text{si } \pi_j \circ \pi_i(x) = \langle w, w^* \rangle \text{ y } z = \iota_{7a}(x) \text{ entonces } \pi_j \circ \pi_i(z) =$$

$$\langle \langle \pi_1 \circ o_{3b}(w), \pi_1 \circ o_{3b}(w^*) \rangle \langle \pi_2 \circ o_{3b}(w), \pi_2 \circ o_{3b}(w^*) \rangle \rangle$$

C_{mer} es el conjunto de células meristemáticas (esto ya se estipuló en el capítulo 1), sus núcleos constituyen la colección $N_{\text{meristemo}}$, y Gw_{mer} es la reunión de sus ideoplasmas. Ahora bien, los idants de Gw_{mer} están constituidos por pares de ids: un miembro de la pareja es un id completo, es decir, compuesto por un determinante de cada tipo, el otro integrante del par no necesariamente cumple tal requisito. Weismann plantea que los meristemas o gemas contienen un ideoplasma suplementario que gobierna el desarrollo de individuos por la vía vegetativa, y que difiere del germoplasma rector de la embriogenia, pues ésta presenta etapas distintas a las de aquella. De hecho, la ontogenia derivada de la gemación parece ser un proceso más corto –como si saltase etapas– que el desarrollo a partir de un óvulo fecundado. No obstante, el organismo surgido de la reproducción vegetativa tiene la capacidad de producir gametos. Por tanto, la célula de la cual originó alberga ambos tipos de

sustancias genéticas, y por ese motivo los elementos de Gw_{mer} presentan tan peculiar estructura. La flecha ι_{7a} opera una duplicación de ideoplasmas (tanto suplementario como germoplasma latente), de modo que los integrantes de Gw^{\wedge} son series de idants ($2h$ idants en cada secuencia) con dos juegos de parejas de ids. El primero se compone de ids formados de ideoplasma suplementario activo –aquel cuya descomposición induce el desarrollo vegetativo- e ids constituidos por germoplasma latente, destinado a los gametos del individuo que se desarrolla; el segundo juego tiene una composición similar, pero está reservado para las gemas de la siguiente generación.

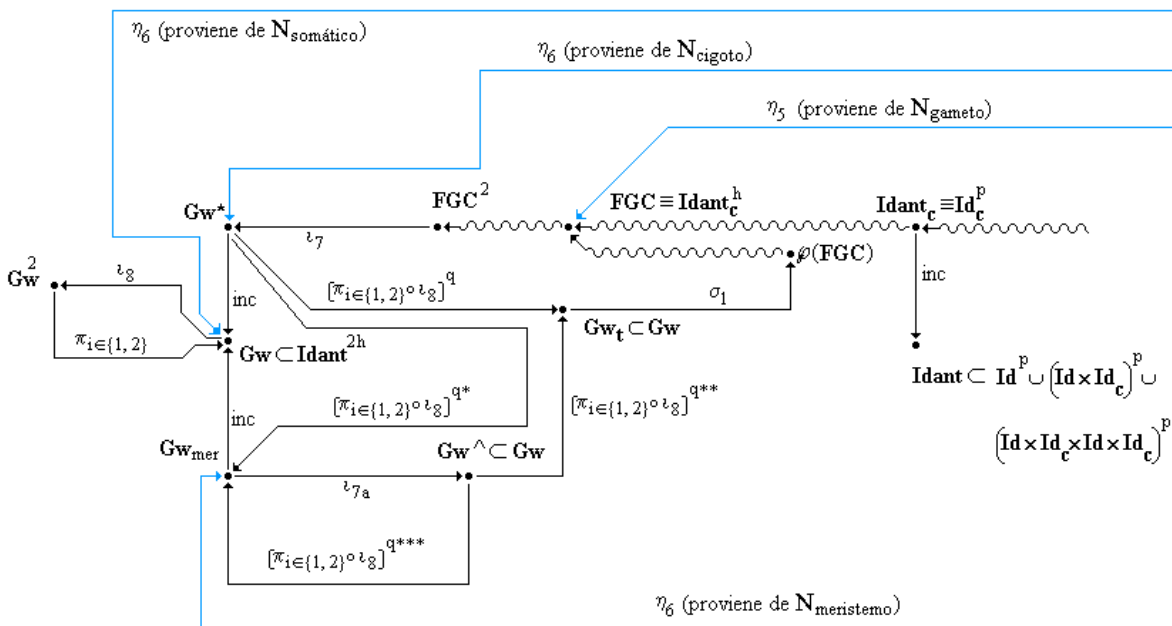


Figura 4.9 Detalle de TCGWFURV en relación a los ideoplasmas

Lo anterior pone de relieve cuatro vías relativas al devenir de los ideoplasmas, a saber:

$$Gw^* \xrightarrow{(\pi_{i \in \{1,2\}} \circ \iota_8)^q} Gw_t \xrightarrow{\sigma_1} \varphi(FGC)$$

$$Gw^* \xrightarrow{(\pi_{i \in \{1,2\}} \circ \iota_8)^{q^*}} Gw_{mer}$$

$$Gw^{\wedge} \xrightarrow{(\pi_{i \in \{1,2\}} \circ \iota_8)^{q^{***}}} Gw_t \xrightarrow{\sigma_1} \varphi(FGC)$$

$$Gw \wedge \xrightarrow{(\pi_{i \in \{1,2\}} \circ \iota_8)^{q^{***}}} Gw_{mer}$$

La primera es la radiografía ideoplasmática del tracto germinal, como en TCGWFU. La segunda destaca la serie de transformaciones del germoplasma, desde el cigoto hasta las células meristemáticas. La tercera vía perfila un árbol germinal alternativo, que culmina en los contenidos nucleares de los gametos producidos por individuos que provienen de células meristemáticas. Finalmente, el cuarto morfismo representa las mutaciones del ideoplasma en relación a un “tracto meristémico”, por llamarlo de alguna forma: se trata de la ruta que comunica –en lo concerniente a los materiales genéticos- las gemas de una generación con las de la siguiente. En la figura 4.9 se muestra un recorte amplificado de TCGWFURV que pone de realce lo concerniente a los germo e ideoplasmas. La estructura restante es igual a TCGWFU más la inclusión del grafo RV.

El principio guía de TCGWFURV luce así:

$$\forall x \in I \left(\exists ! o \in \chi_2 \circ \alpha_1(x), \exists ! e \in \chi_1 \circ \alpha_4(x), \exists A_1, A_2, \dots, A_m \subset \bigcup_{j=1}^m C_j, \exists u \in \mathbb{N} \right) \vee$$

$$\left(\exists ! m \in \chi_8 \circ \alpha_5(x), \exists B_1, B_2, \dots, B_m \subset \bigcup_{j=1}^m C_j, \exists u^* \in \mathbb{N} \right), \text{ tal que :}$$

- 1) $\varepsilon_1(x) = \delta_2(\langle o, e \rangle)$,
 - 2) $\eta_6 \circ \theta_3 \circ \varepsilon_1(x) = \iota_7(\langle \eta_5 \circ \theta_3(e), \eta_5 \circ \theta_3(o) \rangle)$,
 - 3) $\phi_1(\langle x, FO_u \rangle) = \langle A_1, A_2, \dots, A_m \rangle \wedge \phi_3 \circ \pi_i \circ \phi_1(\langle x, FO_u \rangle) = \pi_i \circ \phi_1(\langle x, FO_u \rangle)$,
 - 4) $\forall w \in \bigcup_{i=1}^m A_i, \exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q (r_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_1 \circ \phi_5 \vee r_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_2 \circ \phi_5)$,
- $\exists s_1, s_2, \dots, s_q (s_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_1 \circ \iota_8 \vee s_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_2 \circ \iota_8)$ tal que:
- $w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \varepsilon_1(x)$,
- $\eta_6 \circ \theta_3(w) = s_q \circ \dots \circ s_2 \circ s_1 \circ \eta_6 \circ \theta_3 \circ \varepsilon_1(x)$,
- $\forall j \in \{1, 2, \dots, q\}, \forall i \in \{1, 2\} : r_j = \pi_i \circ \phi_5$ si y sólo si $s_j = \pi_i \circ \iota_8$

5) $\forall w, w^* \in \bigcup_{i=1}^m A_i$: si $w, w^* \in C_i$ entonces:

5.1) $\exists ! \text{Det}_i \in \{\text{Det}_1, \text{Det}_2, \dots, \text{Det}_m\}, \exists z, z^* \in \text{Det}_i^{2\text{hp}}$ tal que:

$$\lambda_7(z) = w \wedge \lambda_7(z^*) = w^* \wedge \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w) = z \wedge \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w^*) = z^* ;$$

5.2) $\exists ! O_i \in \{O_1, O_2, \dots, O_n\}, \exists \text{or}, \text{or}^* \in O_i, \exists ! \text{Uh}_i \in \{\text{Uh}_1, \text{Uh}_2, \dots, \text{Uh}_n\},$

$\exists p, p^* \in \text{Uh}_i^{2\text{hkp}}, \exists f \in \{1, 2, \dots, n\}$ tal que:

$$\theta_2 \circ \theta_{1a}(\text{or}) = w, \lambda_{7a}(p) = \text{or} \wedge \langle \pi_f \pi_1, \dots, \pi_f \pi_{2\text{hp}} \rangle \circ \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w) = p$$

$$\theta_2 \circ \theta_{1a}(\text{or}^*) = w^*, \lambda_{7a}(p^*) = \text{or}^* \wedge \langle \pi_f \pi_1, \dots, \pi_f \pi_{2\text{hp}} \rangle \circ \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w^*) = p^* .$$

O bien

1) $\varepsilon_4(x) = m,$

2) $\phi_1(\langle x, \text{FO}_{u^*} \rangle) = \langle B_1, B_2, \dots, B_m \rangle \wedge \phi_3 \circ \pi_i \circ \phi_1(\langle x, \text{FO}_{u^*} \rangle) = \pi_i \circ \phi_1(\langle x, \text{FO}_{u^*} \rangle),$

3) $\forall w \in \bigcup_{i=1}^m B_i, \exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q (r_i(1 \leq i \leq q) = \pi_1 \circ \phi_5 \vee r_i(1 \leq i \leq q) = \pi_2 \circ \phi_5),$

$\exists s_1, s_2, \dots, s_q (s_i(1 \leq i \leq q) = \pi_1 \circ \iota_8 \vee s_i(1 \leq i \leq q) = \pi_2 \circ \iota_8)$ tal que:

$$w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ (m),$$

$$\eta_6 \circ \theta_3(w) = s_q \circ \dots \circ s_2 \circ s_1 \circ \iota_{7a} \circ \eta_6 \circ \theta_3 \circ (m),$$

$\forall j \in \{1, 2, \dots, q\}, \forall i \in \{1, 2\} : r_j = \pi_i \circ \phi_5$ si y sólo si $s_j = \pi_i \circ \iota_8$

5) $\forall w, w^* \in \bigcup_{i=1}^m B_i$: si $w, w^* \in C_i$ entonces:

5.1) $\exists ! \text{Det}_i \in \{\text{Det}_1, \text{Det}_2, \dots, \text{Det}_m\}, \exists z, z^* \in \text{Det}_i^{2\text{hp}}$ tal que:

$$\lambda_7(z) = w \wedge \lambda_7(z^*) = w^* \wedge \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w) = z \wedge \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w^*) = z^* ;$$

5.2) $\exists ! O_i \in \{O_1, O_2, \dots, O_n\}, \exists \text{or}, \text{or}^* \in O_i, \exists ! \text{Uh}_i \in \{\text{Uh}_1, \text{Uh}_2, \dots, \text{Uh}_n\},$

$\exists p, p^* \in \text{Uh}_i^{2\text{hkp}}, \exists f \in \{1, 2, \dots, n\}$ tal que:

$$\theta_2 \circ \theta_{1a}(or) = w, \lambda_{7a}(p) = or \wedge \langle \pi_f \pi_1, \dots, \pi_f \pi_{2hp} \rangle \circ \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w) = p$$

$$\theta_2 \circ \theta_{1a}(or^*) = w^*, \lambda_{7a}(p^*) = or^* \wedge \langle \pi_f \pi_1, \dots, \pi_f \pi_{2hp} \rangle \circ \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w^*) = p^*.$$

La primera parte (todo lo anterior al “o bien”) es el mismo principio de TCGWFU y describe la situación del individuo x si acaso proviene de un óvulo fecundado. Los enunciados posteriores al “o bien” ponen de realce la situación de x si acaso este organismo surge de una gema o meristemo.

4) Teoría de la continuidad del germoplasma de Weismann con base en la alternancia de generaciones (TCGWFUAG).

Justo es decir que en el capítulo dedicado a la alternancias de generaciones, si bien Weismann señala que este fenómeno es común en plantas inferiores (briofitas, helechos, etcétera), los ejemplos que privilegia corresponden al reino animal, donde dicha alternancia toma el nombre de heterogenia. Además, plantea una gama de posibilidades: desde organismos donde los individuos ya maduros de ambas generaciones son parecidos, pero las ontogénias difieren en uno y otro caso (pulgas de agua de la familia Daphnidae); hasta especies donde la alternancia es mucho más marcada. TCGWFUAG se refiere exclusivamente al fenómeno donde el ciclo de vida se escinde en dos fases: individuos sexuados productores de gametos e individuos asexuados que generan células germinales no sexuales. En lo que sigue se utilizarán los términos gametofito, esporofito y espóra por cuestiones de economía expositiva; propiamente son vocablos del discurso botánico, pero dado que TCGWFUAG también subsume parte del reino animal, se ruega al lector considerarlos como meros rótulos para designar, respectivamente, la fase sexual, la fase asexual y la célula germinal no gameto.

Dada las diferencias morfológicas y ontogénicas entre las dos generaciones, es de suponer que los tipos de determinantes que se expresan en cada fase son distintos. No obstante, tanto gametos como esporas deben contener el total del germoplasma para que se pueda dar el fenómeno de la alternancia. En términos estructurales, es menester postular una entidad $G_{w_{esp}}$, subconjunto de G_w y representativa de los ideoplasmas de las esporas, así

como un vínculo entre Gw_{esp} y Gw^* , el conjunto de germoplasmas duplicados de los cigotos. Puesto que el óvulo fecundado da lugar al esporofito y éste genera esporas, el proceso, en términos ideoplasmáticos, es una cascada de transformaciones de Gw^* a Gw_{esp} . Enseguida, los elementos de este último conjunto sufren las descomposiciones y multiplicaciones que determinan la ontogenia del gametofito, hasta derivar en los contenidos nucleares de los gametos.

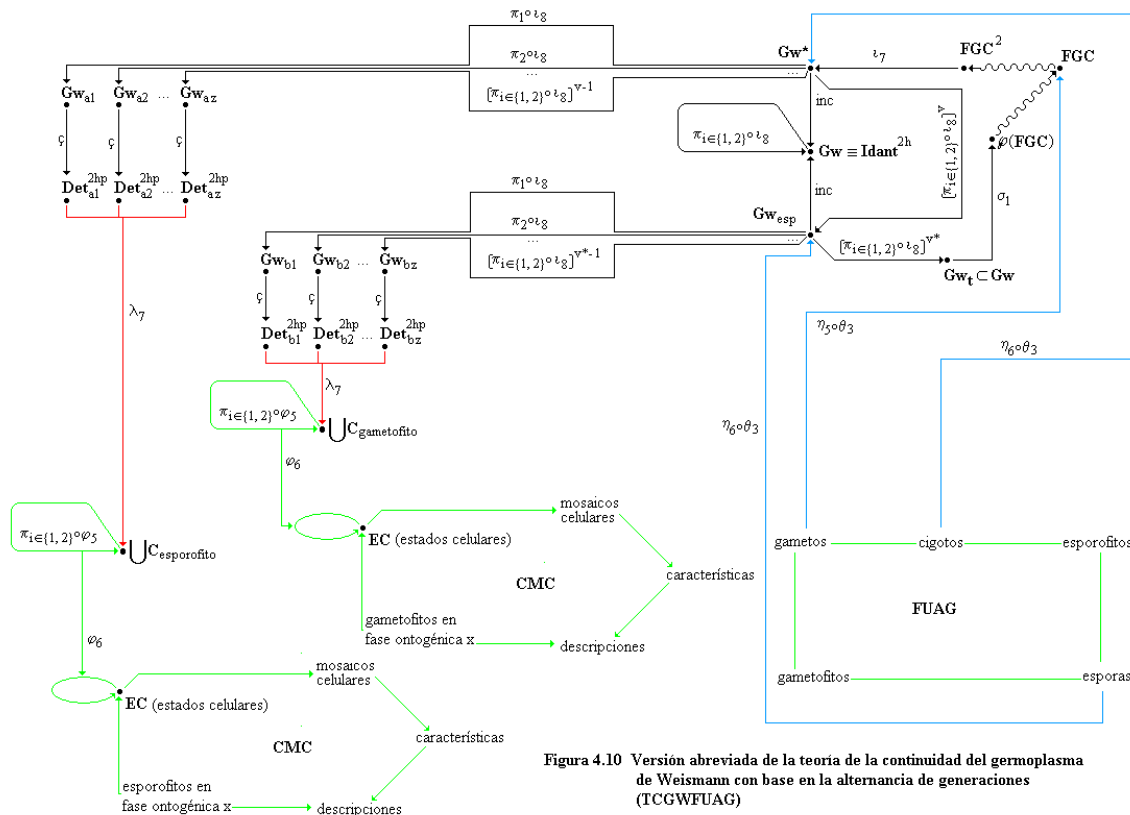


Figura 4.10 Versión abreviada de la teoría de la continuidad del germoplasma de Weismann con base en la alternancia de generaciones (TCGWFUAG)

La figura 4.10 ilustra un esquema simplificado de TCGWFUAG: todo lo referente a la construcción de determinantes, ids e idants, así como las relaciones entre organelos, citoplasmas y células ha sido omitida en aras de la claridad, pero son parte del modelo. De hecho, no difieren de la representación que se hace de ellas en TCGWFU. El diagrama indica que los ideoplasmas derivados de Gw^* presentan series de determinantes homólogos cuyo cometido es confeccionar las células de la fase esporofítica (el punto $U_{C_{esporofito}}$). Tarea

análogo tienen los plasmas surgidos de las divisiones de Gw_{esp} , en lo concerniente a la formación de gametófitos (sus células está incluidas en $\bigcup C_{gametofito}$).

Cabe mencionar que en los textos actuales de botánica, las unidades constitutivas de los gametófitos son haploides –albergan el mismo número de cromosomas que los gametos-, pero no hay advertencia semejante en Weismann. Presumiblemente, aún en lo concerniente a la alternancia de generaciones, el investigador ubica la división reductora al momento de la producción de gametos, y así se ha respetado en el diagrama (en los textos modernos, la meiosis se sitúa en el esporofito, cuando se generan esporas).

El principio guía de TCGWFUAG queda como sigue:

$$\forall x \in Is, \exists y, y^*, y^{**} \in Ig, \exists! spo \in \chi_6(x), \exists! o \in \chi_1(y^*), \exists! e \in \chi_2(y^{**}),$$

$$\exists A_1, A_2, \dots, A_m, B_1, B_2, \dots, B_m \subset \bigcup_{j=1}^m C_j, \exists u, u^*, v \in \mathbb{N}, \text{ tal que :}$$

$$1) \varepsilon_2(y) = spo \wedge \varepsilon_3(x) = \delta_2(\langle o, e \rangle),$$

$$2) \eta_6 \circ \theta_3 \circ \varepsilon_3(x) = \iota_7(\langle \eta_5 \circ \theta_3(e), \eta_5 \circ \theta_3(o) \rangle),$$

$$3) \exists! \langle f_1, f_2, \dots, f_v \rangle \in \{1, 2\}^v \text{ tal que:}$$

$$spo = \varepsilon_2(y) = \pi_{f_v} \circ \varphi_5 \circ \dots \circ \pi_{f_2} \circ \varphi_5 \circ \pi_{f_1} \circ \varphi_5 \circ \varepsilon_3(x),$$

$$\eta_6 \circ \theta_3(spo) = \eta_6 \circ \theta_3 \circ \varepsilon_2(y) = \pi_{f_v} \circ \iota_8 \circ \dots \circ \pi_{f_2} \circ \iota_8 \circ \pi_{f_1} \circ \iota_8 \circ \eta_6 \circ \theta_3 \circ \varepsilon_3(x),$$

$$4) \pi_j \circ \pi_i \circ \eta_6 \circ \theta_3 \circ \varepsilon_2(y) \in Id \times Id_c,$$

$$5) \varphi_1(\langle x, FO_u^{esp} \rangle) = \langle A_1, A_2, \dots, A_m \rangle \wedge \varphi_3 \circ \pi_i \circ \varphi_1(\langle x, FO_u^{esp} \rangle) = \pi_i \circ \varphi_1(\langle x, FO_u^{esp} \rangle),$$

$$6) \forall w \in \bigcup_{i=1}^m A_i, \exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q (r_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_1 \circ \varphi_5 \vee r_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_2 \circ \varphi_5),$$

$$\exists s_1, s_2, \dots, s_q (s_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_1 \circ \iota_8 \vee s_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_2 \circ \iota_8) \text{ tal que:}$$

$$w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \varepsilon_1(x),$$

$$\eta_6 \circ \theta_3(w) = s_q \circ \dots \circ s_2 \circ s_1 \circ \eta_6 \circ \theta_3 \circ \varepsilon_1(x),$$

$$\forall j \in \{1, 2, \dots, q\}, \forall i \in \{1, 2\} : r_j = \pi_i \circ \varphi_5 \text{ si y sólo si } s_j = \pi_i \circ \iota_8$$

7) $\forall w, w^* \in \bigcup_{i=1}^m A_i$: si $w, w^* \in C_i$ entonces:

7.1) $\exists ! \text{Det}_i \in \{\text{Det}_1, \text{Det}_2, \dots, \text{Det}_m\}, \exists z, z^* \in \text{Det}_i^{2\text{hp}}$ tal que:

$$\lambda_7(z) = w \wedge \lambda_7(z^*) = w^* \wedge \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w) = z \wedge \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w^*) = z^* ;$$

7.2) $\exists ! O_i \in \{O_1, O_2, \dots, O_n\}, \exists \text{or}, \text{or}^* \in O_i, \exists ! \text{Uh}_i \in \{\text{Uh}_1, \text{Uh}_2, \dots, \text{Uh}_n\},$

$\exists p, p^* \in \text{Uh}_i^{2\text{hkp}}, \exists f \in \{1, 2, \dots, n\}$ tal que:

$$\theta_2 \circ \theta_{1a}(\text{or}) = w, \lambda_{7a}(p) = \text{or} \wedge \langle \pi_f \pi_1, \dots, \pi_f \pi_{2\text{hp}} \rangle \circ \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w) = p$$

$$\theta_2 \circ \theta_{1a}(\text{or}^*) = w^*, \lambda_{7a}(p^*) = \text{or}^* \wedge \langle \pi_f \pi_1, \dots, \pi_f \pi_{2\text{hp}} \rangle \circ \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w^*) = p^* .$$

8) $\phi_1 \left(\left\langle y, \text{FO}_{u^*}^{\text{gam}} \right\rangle \right) = \langle B_1, B_2, \dots, B_m \rangle \wedge \phi_3 \circ \pi_i \circ \phi_1 \left(\left\langle y, \text{FO}_{u^*}^{\text{gam}} \right\rangle \right) = \pi_i \circ \phi_1 \left(\left\langle y, \text{FO}_{u^*}^{\text{gam}} \right\rangle \right),$

9) $\forall w \in \bigcup_{i=1}^m B_i, \exists q \in \mathbb{N}, \exists r_1, r_2, \dots, r_q (r_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_1 \circ \phi_5 \vee r_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_2 \circ \phi_5),$

$\exists s_1, s_2, \dots, s_q (s_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_1 \circ \iota_8 \vee s_{i(1 \leq i \leq q)} = \pi_2 \circ \iota_8)$ tal que:

$$w = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1 \circ \varepsilon_2(y) = r_q \circ \dots \circ r_2 \circ r_1(\text{spo}),$$

$$\eta_6 \circ \theta_3(w) = s_q \circ \dots \circ s_2 \circ s_1 \circ \eta_6 \circ \theta_3 \circ \varepsilon_2(y) = s_q \circ \dots \circ s_2 \circ s_1 \circ \eta_6 \circ \theta_3(\text{spo}),$$

$\forall j \in \{1, 2, \dots, q\}, \forall i \in \{1, 2\} : r_j = \pi_i \circ \phi_5$ si y sólo si $s_j = \pi_i \circ \iota_8$

10) $\forall w, w^* \in \bigcup_{i=1}^m B_i$: si $w, w^* \in C_j$ entonces:

10.1) $\exists ! \text{Det}_j \in \{\text{Det}_1, \text{Det}_2, \dots, \text{Det}_m\}, \exists z, z^* \in \text{Det}_j^{2\text{hp}}$ tal que:

$$\lambda_7(z) = w \wedge \lambda_7(z^*) = w^* \wedge \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w) = z \wedge \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w^*) = z^* ;$$

10.2) $\exists ! O_j \in \{O_1, O_2, \dots, O_n\}, \exists \text{or}, \text{or}^* \in O_j, \exists ! \text{Uh}_j \in \{\text{Uh}_1, \text{Uh}_2, \dots, \text{Uh}_n\},$

$\exists p, p^* \in \text{Uh}_j^{2\text{hkp}}, \exists f \in \{1, 2, \dots, n\}$ tal que:

$$\theta_2 \circ \theta_{1a}(\text{or}) = w, \lambda_{7a}(p) = \text{or} \wedge \langle \pi_f \pi_1, \dots, \pi_f \pi_{2\text{hp}} \rangle \circ \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w) = p$$

$$\theta_2 \circ \theta_{1a}(\text{or}^*) = w^*, \lambda_{7a}(p^*) = \text{or}^* \wedge \langle \pi_f \pi_1, \dots, \pi_f \pi_{2\text{hp}} \rangle \circ \zeta \circ \eta_6 \circ \theta_3(w^*) = p^* .$$

$$11) \forall w \in \bigcup_{i=1}^m A_i, \forall z \in \bigcup_{i=1}^m B_i, \forall r, q \in \bigcup_{i=1}^m \text{Det}_i^{2hp}, \forall j \in \{1, 2, \dots, 2hp\}:$$

si $\lambda_7(r) = w \wedge \lambda_7(q) = z \wedge \pi_i(r) \in \text{Det}_k$ entonces $\pi_i(q) \notin \text{Det}_k$

Sin tanta estilización, lo anterior afirma que todo esporofito x proviene de un cigoto (simbolizado por $\varepsilon_3(x)$), la función ε_3 se describe en el apartado relativo a FUAG del capítulo 1), el cual surge de la fusión de un gameto masculino particular (e) de algún gametofito y^* , y un óvulo específico (o) de algún gametofito y^{**} . Por otro lado, x produce una espora spo que da lugar a un gametofito y ($y = \varepsilon_2(spo)$). El contenido nuclear del cigoto, $\eta_6 \circ \theta_3 \circ \varepsilon_3(x)$, corresponde al germoplasma que resulta de la fusión de los materiales genéticos que portan los gametos y la subsecuente duplicación de ids, $\iota_7(\langle \eta_5 \circ \theta_3(e), \eta_5 \circ \theta_3(o) \rangle)$. El ideoplasma albergado en la espora spo , $\eta_6 \circ \theta_3 \circ \varepsilon_2(y)$, deviene del germoplasma del cigoto, por una ruta específica de “descomposición génica”, $\pi_{f_v} \circ \iota_8 \circ \dots \circ \pi_{f_2} \circ \iota_8 \circ \pi_{f_1} \circ \iota_8 \circ \eta_6 \circ \theta_3 \circ \varepsilon_3(x)$. Además, la espora contiene germoplasma latente que se transmitirá a futuros individuos, por eso su ideoplasma se compone de ids apareados, de modo que los segundos miembros de las parejas son ids completos.

Una vez establecidas estas cuestiones, el principio guía de TCGWFUAG sigue más o menos los mismos lineamientos que el de TCGWFU, en lo tocante a las relaciones entre características, mosaicos celulares, determinantes homólogos y constituciones de células, aunque hace hincapié en las distinciones para el esporofito x (incisos 5-7) y el gametofito y (incisos 8-10). Sin embargo, aparece un último enunciado (inciso 11), sin parangón en TCGWFU, a saber: los determinantes que rigen la generación esporofítica son distintos de aquellos que gobiernan la gametofítica.

CAPÍTULO 5

SUPRA-ESTRUCTURAS DE LAS TEORÍAS DE LA HERENCIA: LOS ALBORES DEL MENDELISMO

La literatura estructuralista cuenta ya con varias reconstrucciones de la genética mendeliana, baste mencionar a Balzer y Dawe (1986a & b), Casanueva (1987, 2003) y Lorenzano (2000). No se trata aquí de repetir lo ya hecho por otros autores, aunque ellos han inspirado –sobre todo Casanueva- los modelos que a continuación se discuten. Lo distintivo de este capítulo respecto a los trabajos mencionados no sólo radica en la forma de presentar los ejemplares - modo de grafo en lugar de listado axiomático conjuntista-, sino en la muestra de propuestas allegadas al mendelismo. Mientras que las obras antecedentes exponen redes teóricas completas (en particular, Casanueva y Lorenzano), aquí se reconstruyen los armazones conceptuales subyacentes a los textos de Mendel (1865), Bateson y Saunders (1902), Bateson (1902) y Yule (1902). En conjunto, constituyen una muestra de propuestas filo-mendelianas hasta el segundo año del siglo XX. Sin duda, lo ofrecido resulta escueto en comparación con Balzer-Dawe, Casanueva y Lorenzano, pero la intención aquí no es confeccionar la red teórica de una corriente científica establecida y fosilizada en libros de texto, sino reconstruir los esbozos iniciales de esta corriente, con todo y sus ejemplares en estado de borrador. El capítulo a desarrollar tiene la virtud de recoger estructuras que no mencionan los reconstructores antes dichos, particularmente las variantes que Yule introduce al mendelismo. Pese a ser sólo bosquejos tentativos, rápidamente despachados al archivo muerto de la ciencia, de cualquier manera participaron en configurar el dominio de la herencia biológica, dentro de los límites temporales que privilegia la presente tesis.

1. Herencia de Mendel con base en la dominancia completa de factores (HMDCF)

Los puntos más destacados de esta propuesta son los siguientes:

1) Dada una clase de organismos, es posible construir líneas de descendencia cerrada, de modo que para cada una de ellas, sus integrantes presentan, de manera constante, uno o varios rasgos distintivos. Estos atributos, manifiestos en cepas puras, constituyen las características mendelianas.

2) Dichas peculiaridades se agrupan en clases morfológicas; por ejemplo, en el caso del chícharo (guisante), la forma de la semilla es una clase y las apariencias concretas: “semilla rugosa” o “semilla lisa”, son caracteres mendelianos específicos de esa categoría.

3) Para cada característica mendeliana hay un factor causal (Mendel lo denominó elemento), cuya manifestación da lugar al atributo en cuestión. Y puesto que existen clases de rasgos, también existen clases de elementos o factores.

4) Los gametos portan series de elementos hereditarios, de modo que cada célula sexual lleva consigo una secuencia conformada por un factor de cada tipo. En consecuencia, todo individuo alberga los elementos que le brindaron sus progenitores. Ahora bien, HMDCF supone que la fecundación es unigamética, por tanto el individuo guarda en su interior dos factores de cada clase, uno proveniente de su madre y el otro de su padre. Pero aquí vale cierta cautela: si tanto la madre como el padre contribuyeron el mismo elemento x , ciertamente el vástago cuenta con x , mas no con un juego doble (x, x). Esto último constituye una de las diferencias más conspicuas de la propuesta original de Mendel, respecto a la genética mendeliana del siglo XX. Podría imaginarse que, para Mendel, los elementos no son partículas o entidades individuales con una determinada extensión espacial, sino que son cualidades. En palabras de Casanueva (2003):

La notación de Mendel es tal que, tanto para las células fecundantes como para la célula base de la cual deriva un individuo, las letras individuales únicamente indican la presencia de un determinado tipo de elemento (cualitativamente). Mendel representó tipos de elementos y no elementos individuales. Esto explicaría la mayoría de las diferencias señaladas entre la notación de Mendel y la notación mendeliana. p. 57

5) Dado un par de factores distintos (pero de la misma clase), sólo uno de ellos se manifiesta y le imprime al individuo la característica correspondiente. Así, uno de los elementos domina sobre el otro, o bien aplaca o inhibe al otro. Esta relación de dominancia es consistente, en tanto que ocurre en todo individuo que porta la pareja en cuestión.

6) Sin embargo, puede suceder que los integrantes del duplo se colapsen y brinden un nuevo elemento, permanente en cuanto a que ya no se disocia en sus precursores y que, además, manifiesta una característica distinta a la de cualquiera de estos dos. Tal posibilidad, expuesta claramente en el texto de Mendel de 1865, fue desechada por la genética mendeliana del siglo XX.

7) Durante la gametogénesis, los elementos que el individuo recibió de sus progenitores se segregan para dar pie a las series constitutivas de sus gametos, y se producen, al menos, tantos de estos últimos como combinaciones de factores –uno de cada tipo- sean posibles. Por ejemplo, si el organismo recibe de su padre los elementos a, b, c , y de su madre los factores A, B, C , entonces sus gametos portarán las series $abc, abC, aBC, aBc, Abc, AbC, ABC$ y ABc . Por tanto, la segregación es independiente. Ahora bien, el inciso anterior introduce una excepción que vale la pena remarcar. Supóngase que el factor a del padre y el A , contribuido por la madre, se fusionan y dan lugar a un nuevo elemento Z cuando se encuentran en el óvulo fecundado; entonces el hijo producirá gametos Zbc, ZbC, ZBC y ZBc . En la figura 5.1 se muestra la estructura conceptual de HMDCF.

Entidades de HMDCF

U_i^* es un subconjunto de U_h^2 -el conjunto de pares de elementos hereditarios del tipo i - y los elementos de U_i^* consisten en parejas de aquellos elementos que se fusionan para dar lugar a un factor diferente (rubro 6). FG representa la colección de fórmulas gaméticas, entendidas éstas como las series de factores que portan los gametos (inciso 4 de arriba); $\wp(FG)$ indica al conjunto potencia de dichas fórmulas. Por su parte, G reúne pares

de integrantes de FG; cabe imaginárselo como una radiografía de todas las fecundaciones, que sólo revela los contenidos hereditarios de los gametos involucrados. Los componentes de G_M corresponden a reordenamientos internos de los miembros de G , re-arreglos que eliminan factores repetidos: si $\langle\langle a, b, c \rangle, \langle A, B, C \rangle\rangle$ y $\langle\langle A, b, c \rangle, \langle A, b, C \rangle\rangle$ son elementos de

Regla de $\sigma_2 \forall x \in G_M$:

$$\sigma_2(x) = \{ \langle z_1, z_2, \dots, z_n \rangle \mid (z_i = \pi_1(x) \leftrightarrow \pi_1(x) \in U_{h_i}) \vee (z_i \in \{ \pi_1 \pi_1(x), \pi_2 \pi_1(x), \iota_{5^*}(\langle \pi_1 \pi_1(x), \pi_2 \pi_1(x) \rangle) \}) \leftrightarrow \pi_1(x) \in U_{h_i^2} \} \}$$

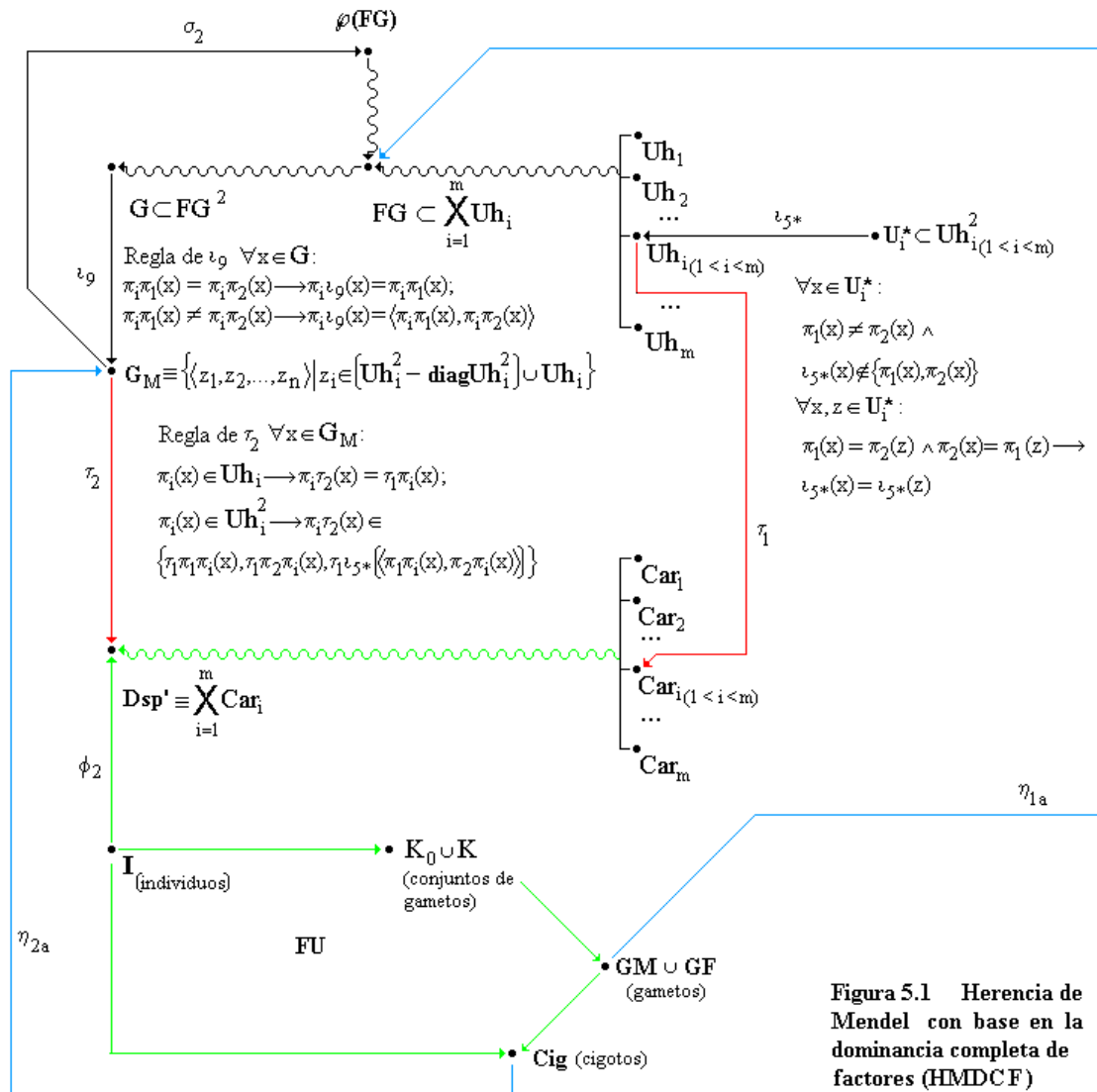


Figura 5.1 Herencia de Mendel con base en la dominancia completa de factores (HMDCF)

G, entonces $\langle\langle A, a \rangle, \langle B, b \rangle, \langle C, c \rangle\rangle$ y $\langle A, b, \langle C, c \rangle\rangle$ pertenecen a G_M . En el diagrama, se anota que $G_M \equiv \left\{ \langle z_1, z_2, \dots, z_m \rangle \mid z_i \in \left(U_{h_i}^2 - \text{diag} U_{h_i}^2 \right) \cup U_{h_i} \right\}$: el conjunto $\text{diag} U_{h_i}^2$ se refiere a la diagonal del producto cartesiano de los factores del tipo i ; por tanto, $\left(U_{h_i}^2 - \text{diag} U_{h_i}^2 \right)$ es el conjunto de pares de factores i , en el que ninguna pareja presenta el mismo factor repetido.

Los miembros de GM se corresponden con los contenidos genéticos de los cigotos, y la razón de no estipular dichos contenidos como simples pares de fórmulas gaméticas (como elementos de G) se debe a la peculiar notación de Mendel. Para representar la “sustancia” hereditaria de un cigoto formado por la unión de dos gametos, ambos portadores del elemento A , el agustino optó por la notación A (la genética mendeliana del siglo XX estableció la convención AA para representar la de condición de homocigoto); en cambio, si un gameto presenta el factor A y el otro carga el elemento a (de modo que A y a son del mismo tipo; en términos del siglo XX son genes alelos), el cigoto queda marcado por Aa .

Todos los demás puntos del diagrama ya han sido reseñados en páginas anteriores; de cualquier manera, cabe recordar que Car_i se refiere a la i -ésima clase de características mendelianas y Dsp' abarca las descripciones de los individuos, como se estableció en el segundo apartado del capítulo 2 (revítese la figura 2.3). Quizá convenga también recordar la naturaleza “atemporal” de las descripciones, en tanto que reúnen características de todas las etapas de la vida (en el caso de los guisantes, “forma de semilla” y “altura de la planta adulta”, se incluyen en la misma descripción, aun cuando se refieren a distintos momentos de la vida del vegetal)

Flechas de HMDCF

El hecho de que los gametos portan series de factores hereditarios está representado por la flecha η_{1a} ; en cambio, η_{2a} revela las cargas factoriales de los cigotos. Lo dicho en el rubro 6 tocante a la generación de nuevas potencialidades hereditarias, a partir de la fusión de dos factores distintos, se resume en la saeta η_{5*} . Nótese la leyenda indicativa de la diferencia entre el elemento destino y cualesquiera de las dos unidades que conforman a

la pareja de origen. En aras de presentar un diagrama lo más nítido posible, se han restringido el dominio y codominio de τ_5^* solamente a la i -ésima clase de factores, pero

hay que entender la función como el morfismo:
$$\bigcup_{i=1}^m U_i^* \xrightarrow{\tau_5^*} \bigcup_{i=1}^m U_{hi}$$

τ_1 destaca la relación causal entre factores del tipo i y características de la i -ésima clase. De hecho, el dominio de esta función es la unión de todas las entidades U_{hi} , y el codominio se corresponde con la unión de todas las características; pero por cuestiones estéticas, en la figura 5.1 se presenta con dominio y codominio acotados, respectivamente, a la i -ésima clase de factores y al i -ésimo tipo de rasgos. τ_9 convierte las fórmulas gaméticas participantes de fecundaciones –las parejas involucradas en tales eventos– en las series de factores que portan los cigotos.

El vínculo entre G_M y Dsp' –esto es, entre los contenidos hereditarios de los cigotos y las descripciones de los organismos– lo traba la flecha τ_2 . De acuerdo a su regla de asociación, la i -ésima característica del individuo se sujeta a las siguientes condiciones: si acaso el i -ésimo factor es un solo ejemplar de U_{hi} (puesto que tanto el gameto femenino como el masculino cargaba ese elemento) entonces el rasgo en cuestión corresponde a la expresión (bajo τ_1) de ese factor; pero si acaso se trata de una dupla de integrantes disímiles de U_{hi} (pues un miembro del par lo portaba el espermatozoide y el otro yacía en el óvulo), entonces el i -ésimo carácter adopta una de las posibilidades a continuación: la expresión del primer integrante de la pareja, la del segundo miembro del par o bien la de un ente nuevo que surge de ambos factores. La dominancia entre unidades hereditarias diferentes, pero del mismo tipo, está implícita en la regla, pues de no ocurrir la síntesis de un nuevo elemento, el dominante será el que se exprese.

Por último, σ_2 opera la génesis de nuevas fórmulas gaméticas, a partir de los integrantes de G_M . Para cualquier elemento x de G_M , $\sigma_2(x)$ es el conjunto de todas las posibles combinaciones de los factores constitutivos de x , tomando uno de cada tipo. Por ejemplo, si x es igual a $\langle\langle u_{h_{1a}}, u_{h_{1b}} \rangle, u_{h_{2p}}, \dots, \langle u_{h_{nf}}, u_{h_{ng}} \rangle\rangle$, entonces $\sigma_2(x)$ corresponde a

$\{\langle u_{h_{1a}}, u_{h_{2p}}, \dots, u_{h_{nf}} \rangle, \langle u_{h_{1a}}, u_{h_{2p}}, \dots, u_{h_{ng}} \rangle, \dots, \langle u_{h_{1b}}, u_{h_{2p}}, \dots, u_{h_{nf}} \rangle, \langle u_{h_{1b}}, u_{h_{2p}}, \dots, u_{h_{ng}} \rangle\}$.

Dadas todas las condiciones anteriores, el principio que responde a la interrogante: ¿por qué los padres que acusan determinadas descripciones tiene hijos con ciertas fisonomías?, adopta siguiente forma:

$\forall x \in I, \exists! e \in \chi_1 \circ \alpha_4(x), \exists! o \in \chi_2 \circ \alpha_1(x)$ tal que :

$$\phi_2(x) = \tau_2 \circ \iota_9(\langle \eta_{1a}(e), \eta_{1a}(o) \rangle).$$

Aquí, x es un individuo, e es un espermatozoide particular que produce el padre de x y o es un determinado óvulo generado por la madre de x . La fórmula gamética portada por e es $\eta_{1a}(e)$, y la que ostenta o es $\eta_{1a}(o)$. Por consiguiente, la descripción de x –en cuanto a características mendelianas- equivale a la reordenación de ese par de fórmulas, en los términos de ι_9 , y la expresión del resultado bajo los lineamientos de la función τ_2 . Incluso se podría agregar que $\iota_9(\langle \eta_{1a}(e), \eta_{1a}(o) \rangle) = \eta_{2a} \circ \varepsilon_1(x)$, esto es, que la reorganización del duplo de series gaméticas corresponde al contenido genético del cigoto, del cual proviene x : en consecuencia, $\phi_2(x) = \tau_2 \circ \eta_{2a} \circ \varepsilon_1(x)$.

Además, existe una especie de cláusula adicional, a saber:

$\forall x \in M \subset I, \forall z \in H \subset I, \forall e \in \chi_1(x), \forall o \in \chi_2(z)$:

$$(\eta_{1a}(e) \in \sigma_2 \circ \eta_{2a} \circ \varepsilon_1(x)) \wedge (\eta_{1a}(o) \in \sigma_2 \circ \eta_{2a} \circ \varepsilon_1(z)).$$

A grandes rasgos, la simbología indica que cualquier gameto producido por cualquier individuo (sea un macho, x , o una hembra, z), porta una fórmula gamética perteneciente al conjunto derivado de la segregación de factores que componen al cigoto, del cual proviene el individuo en cuestión.

2. Herencia de Mendel con base en la co-dominancia de factores (HMCDF)

Este modelo se desprende de la discusión que da Mendel en lo concerniente a la herencia en el género *Phaseolus* (frijol, alubia, judía). Sin embargo, ahí HMCDF sólo se sugiere; el modelo de la herencia en *Phaseolous* es un tanto más complicado y se verá más

adelante. Se podrá acusar a quien escribe de introducir una estructura de contrabando, pero sea o no invención suya, de cualquier manera no está de más reseñarla, ya que no viola ningún precepto del monje y, por otro lado, sirve de esquema introductorio a despliegues mendelianos más complejos.

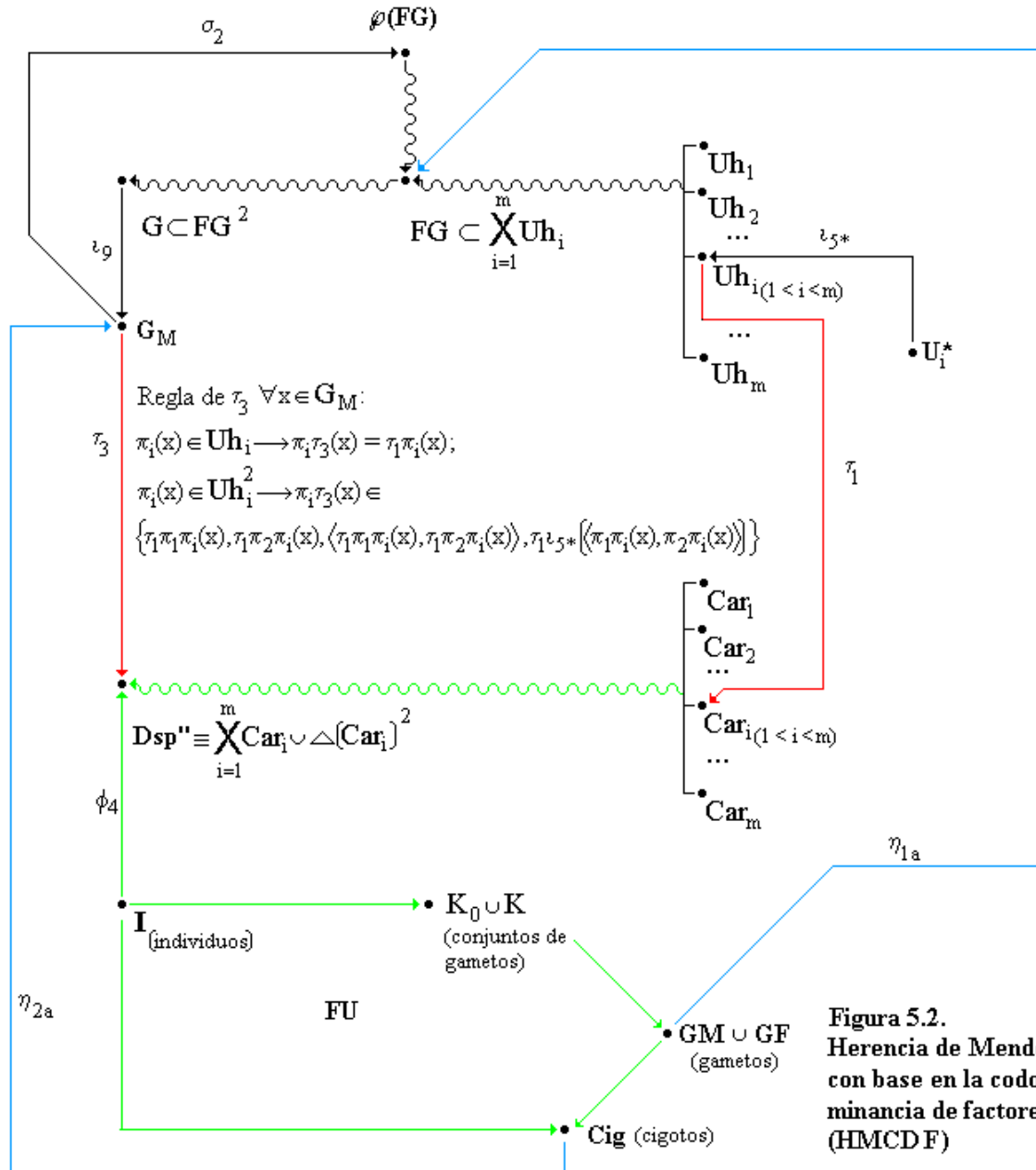


Figura 5.2.
Herencia de Mendel con base en la codominancia de factores (HMCD F)

HMCD F supone las mismas cuestiones que HMDCF, pero agrega una cláusula: cabe la posibilidad de que no exista una relación de dominancia entre dos factores del

mismo tipo y, entonces, ambos se expresan. En la fisonomía del organismo, parece surgir un término medio entre las manifestaciones de uno y otro factor, como si fuera una nueva característica: el vástago de flor rosa tiene padre de flor blanca y madre de corola roja (o viceversa), y demás cosas por el estilo. No obstante, este carácter híbrido no es permanente, la descendencia revierte a los rasgos de origen, a los de aquellos presentes en los progenitores del híbrido. En la figura 5.2 se muestra el armado conceptual de HMCDF.

Respecto a la figura 5.1, el grafo de HMCDF sólo despliega tres cambios: se sustituyen las funciones τ_2 y ϕ_2 por τ_3 y ϕ_4 ; además, las descripciones de los individuos se constituyen como series de características, con la posibilidad de que en dichas secuencias figuren pares de rasgos. Mientras que en HMDCF una descripción adopta la forma $\langle \text{car}_{1i}, \text{car}_{2j}, \dots, \text{car}_{nh} \rangle$ -la serie conformada por el rasgo específico i del tipo 1, el particular rasgo j del tipo 2, ..., el carácter h de la clase n -, en HMCDF una descripción puede adoptar la forma $\langle \text{car}_{1i}, \langle \text{car}_{2j}, \text{car}_{2k} \rangle \dots, \text{car}_{nh} \rangle$, es decir, la serie conformada por el atributo i del tipo 1, el par de rasgos j y k de la clase 2, etcétera (el conjunto de las descripciones, Dsp'' , se pormenoriza en la sección 2.4 del capítulo 2). Aquí, la pareja $\langle \text{car}_{2j}, \text{car}_{2k} \rangle$ aparenta un atributo a mitad de camino, como rosa es intermedio entre rojo y blanco, pero es sólo el efecto de la manifestación simultánea de los factores uh_{2j} y uh_{2k} (la notación uh_{ij} indica el ejemplar j del conjunto de elementos del tipo i). De hecho, es el ensanchamiento de posibilidades fisonómicas en HMCDF (versus HMDCF) lo que induce las sustituciones de τ_2 y ϕ_2 por τ_3 y ϕ_4 . Por tanto, el principio rector de la co-dominancia queda así:

$\forall x \in I, \exists ! e \in \chi_1 \circ \alpha_4(x), \exists ! o \in \chi_2 \circ \alpha_1(x)$ tal que :

$$\phi_4(x) = \tau_3 \circ \iota_9(\langle \eta_{1a}(e), \eta_{1a}(o) \rangle).$$

3. Herencia multifactorial de Mendel (HMFMM)

Los experimentos que Mendel realizó con plantas del género *Phaseolus* (*Phaseolus nanus* y *Phaseolus multiflora*) arrojaron resultados desconcertantes en lo referente al color de la flor y de las semillas. *Phaseolus nanus* presenta flores blancas mientras que *P. multiflora* las ostenta de color carmesí; la cruce brinda híbridos con flores rosas. El

desenlace no es compatible con el modelo de la dominancia completa, aunque sí cabe dentro de las posibilidades de la co-dominancia. Sin embargo, la siguiente generación (los hijos de los híbridos autofecundados) muestra toda una gama de tinciones, desde el rojo intenso, pasando por el violeta pálido, hasta el blanco. De hecho, Mendel encontró que de los 31 especímenes que florecieron sólo uno poseía flores blancas. La variación continua de tintes en la segunda generación no se somete a los lineamientos de HMCDF pues, según este modelo, los hijos de híbridos solamente podrían manifestar flor blanca, rosa o carmesí.

Conviene citar en extenso la explicación que da el monje al asunto:

Pero también estos embrollados fenómenos pudieran probablemente ser explicados por la ley válida para *Pisum*, cabiendo suponer que en *Ph. Multiflorus* el color de flores y semillas está compuesto de dos o más colores totalmente independientes, que individualmente proceden lo mismo que cualquier otro carácter constante en la planta. Sería A el color de la flor, compuesto de caracteres independientes $A_1 + A_2 + \dots$ que produce la impresión somera de coloración carmesí, con lo que se habrían de formar asociaciones híbridas $A_1a + A_2a + \dots$ por fecundación con el diferente carácter de color blanco a; y la situación respecto a la correspondiente coloración del tegumento de la semilla sería similar. Según el anterior supuesto, cada una de estas combinaciones de color híbrido sería independiente; por eso, se desarrollaría totalmente independiente de las demás. Entonces es fácil de ver que de la combinación de la serie individual debiera resultar una completa gama de colores. Si, por ejemplo, $A = A_1 + A_2 \dots$, entonces las series que corresponden a los híbridos A_1a y A_2a son:

$$A_1 + 2A_1a + a$$

$$A_2 + 2A_2a + a$$

Los términos de estas series pueden entrar en nueve diferentes combinaciones, cada una de las cuales representa la designación para otro color:

1A ₁ A ₂	2A ₁ aA ₂	1A ₂ a
2A ₁ A ₂ a	4A ₁ aA ₂ a	2A ₂ aa
1A ₁ a	2A ₁ aa	1aa

Los números que preceden a las combinaciones individuales indican cuántas de la coloración correspondiente pertenecen a la serie. Siendo sus suma 16, todos los colores se distribuyen entre cada 16 plantas en promedio, pero en proporciones desiguales, como muestra la misma serie.¹

Existen varios momentos oscuros en el pasaje, que merecen mayor clarificación. Se presume que el gameto de uno de los padres *-Phaseolous multiflora-* presenta, concatenados, los elementos A_1 y A_2 ; Mendel representa el caso como $A_1 + A_2$. Por su parte, el gameto de *P. nanus* cuenta con el factor a . Ahora bien, A_1 , A_2 y a son todos factores del mismo tipo: los tres se manifiestan en una coloración determinada de la flor. El cigoto híbrido alberga el complejo $(A_1 + A_2) a = A_1a + A_2a$, y la cruce de dos híbridos entre sí arroja individuos con 9 posibilidades, con sus respectivas proporciones, en cuanto a la cromaticidad de la flor. Esto último ocurre si los gametos producidos por los híbridos ostentan los siguientes contenidos: $(A_1 + A_2)$, $A_1 a$, $A_2 a$ o a .

Conviene ver esto último con un lente de mayor resolución: el vástago de un padre *P. multiflora* y una madre *P. nanus* es $A_1a + A_2a$ (aunque también cabe la notación A_1aA_2a que aparece en la generación de los hijos de híbridos; el motivo de esto se verá más adelante). Ciertamente, la frase “...si, por ejemplo, $A = A_1 + A_2$..., entonces las series que corresponden a los híbridos A_1a y A_2a son...” parece indicar que la cruce da dos tipos de híbridos, A_1a y A_2a , pero esta idea no se corresponde con toda la exposición de Mendel. El monje sostiene que todos los hijos de *P. multiflora* y *P. nanus* presentaban un mismo color floral; si hubiese dos tipos de individuos en la progenie sería de esperarse distintas coloraciones. Por otro lado, habría que explicar por qué la fusión de un gameto $(A_1 + A_2)$ con una célula sexual a , resulta a veces en un individuo A_1a , y en otras ocasiones en un organismo A_2a . El significado de esta frase sobre las series de desarrollo quedará más claro renglones abajo.

¹ Mendel (1866) p. 37-38.

Bien, bajo el supuesto de que los hijos de *P. multiflora* y *P. nanus* son $A_1a + A_2a$, resulta curioso el hecho de que a parece “duplicarse” y cada “réplica” se une a uno de los factores concatenados del compuesto $(A_1 + A_2)$. Esto remite nuevamente a la naturaleza cualitativa de los elementos de Mendel (ver arriba). Si las letras representaran entidades cuantitativas, entonces el híbrido ostentaría el complejo $(A_1A_2)a$.² Ahora bien, Mendel sostiene que si los híbridos $A_1a + A_2a$ se autofecundan, tendrán hijos A_1aA_2a , A_1A_2a , A_1aA_2 , A_1aa , A_2aa , A_1A_2 , A_1a , A_2a y aa , en proporciones 4:2:2:2:2:1:1:1:1; además, el color de la flor de un descendiente A_1aA_2a es distinto al de la flor de un individuo A_1A_2a , a su vez distinto de la flor de un A_1aA_2 , etcétera.

El autor afirma que estos resultados se deben a la combinación de los términos de las series $(A_1 + 2A_1a + a)$ y $(A_2 + 2A_2a + a)$. En efecto, si uno multiplica los dos “polinomios” obtiene las expresiones del párrafo anterior, en las proporciones indicadas. Pero el lector se queda con la pregunta: ¿de dónde salieron estas series? En lo tocante a *Pisium*, Mendel utiliza la frase “serie de desarrollo” para indicar los resultados de una cruce, entendidos éstos como los posibles contenidos factoriales de los hijos (propiamente, de sus cigotos), así como las proporciones de tales posibilidades. Tratándose de la cruce entre dos híbridos Aa (o bien, un híbrido que se autofecunda), la serie de desarrollo consecuente es $A + 2Aa + a$. Es decir, la mitad de la progenie será Aa , una cuarta será A y la otra cuarta parte será a . Esto es así por que los híbridos producen gametos A y gametos a ; entonces, existen cuatro posibles clases de fecundación, a saber:

- i) espermatozoide A con óvulo A da lugar a cigoto A ;
- ii) espermatozoide A con óvulo a da lugar a cigoto Aa ;
- iii) espermatozoide a con óvulo A da lugar a cigoto Aa ;
- iv) espermatozoide a con óvulo a da lugar a cigoto a .

Ahora bien, A y a son factores que expresan características distintas pero del mismo tipo: por el momento, supóngase que influyen la longitud del tallo, de modo que A da lugar

² Esta fue la interpretación de Bateson: en su obra, *A defense of Mendel's principales of heredity*, el británico traduce el trabajo de Mendel y justo en el pasaje relativo a *Phaseolus* introduce una nota de pie de página que pretende corregir la notación del agustino. Tal corrección transforma los elementos de Mendel en entidades cuantitativas (c.f. Bateson (1902), p. 80).

a un tallo largo y a resulta en uno corto. Considérese, además, la existencia de otros dos elementos, B y b , que gobiernan la forma de la semilla: B manifiesta semillas redondas y b semillas rugosas. Imagínese ahora un organismo híbrido tanto para tallo como para forma de semilla; el cigoto del cual proviene porta la serie factorial $AaBb$. La serie de desarrollo que resulta al cruzar dos individuos $AaBb$, puede vislumbrarse como la combinación de dos series independientes, a saber:

$$(A + 2Aa + a) \times (B + 2Bb + b) = 4AaBb + 2ABb + 2AaB + 2Aab + 2aBb + AB + Ab + aB + ab.$$

Nótese la semejanza de esta combinación de series con la expuesta arriba para el caso del color floral en *Phaseolus*: si se sustituye A_1 en lugar de A , A_2 en lugar de B y a en lugar de b , se vuelve a reproducir el ejemplo del frijol. Antes se mencionó que el *Phaseolus* híbrido, $A_1a + A_2a$, puede representarse también como A_1aA_2a . Tal afirmación se sostiene con base en la analogía al caso de dos caracteres independientes, pues si la autofecundación de un organismo $AaBb$ brinda la parte proporcional de cuatro hijos $AaBb$ y la autofecundación de un frijol $A_1a + A_2a$ da cuatro plantas A_1aA_2a , es de suponer que $A_1a + A_2a$ es equivalente a A_1aA_2a . Pero antes de retomar lo sucedido en *Phaseolus*, conviene subrayar qué pasa con los gametos y las posibles fecundaciones en la cruce de dos organismos $AaBb$:

- i) espermatozoide AB con óvulo ab da lugar a cigoto $AaBb$;
- ii) espermatozoide ab con óvulo AB da lugar a cigoto $AaBb$;
- iii) espermatozoide Ab con óvulo aB da lugar a cigoto $AaBb$;
- iv) espermatozoide aB con óvulo Ab da lugar a cigoto $AaBb$;
- v) espermatozoide AB con óvulo Ab da lugar a cigoto ABb ;
- vi) espermatozoide Ab con óvulo AB da lugar a cigoto ABb ;
- vii) espermatozoide AB con óvulo aB da lugar a cigoto AaB ;
- viii) espermatozoide aB con óvulo AB da lugar a cigoto AaB ;
- ix) espermatozoide Ab con óvulo ab da lugar a cigoto Aab ;
- x) espermatozoide ab con óvulo Ab da lugar a cigoto Aab ;
- xi) espermatozoide ab con óvulo aB da lugar a cigoto aBb ;

- xii) espermatozoide aB con óvulo ab da lugar a cigoto aBb ;
- xiii) espermatozoide AB con óvulo AB da lugar a cigoto AB ;
- xiv) espermatozoide Ab con óvulo Ab da lugar a cigoto Ab ;
- xv) espermatozoide aB con óvulo aB da lugar a cigoto aB ;
- xvi) espermatozoide ab con óvulo ab da lugar a cigoto ab ;

Como puede verse, los híbridos producen cuatro tipos de gametos: AB , Ab , aB y ab .

En el ejemplo de la coloración floral de *Phaseolus*, ahí los híbridos A_1A_2a dan lugar a las siguientes células sexuales: A_1A_2 , A_1a , A_2a y aa . De hecho, el último término choca con lo que se ha dicho hasta ahora de la notación mendelista,³ pues, para ser consecuentes, no debería ser aa sino a . Curiosamente, Mendel no especificó la naturaleza de los gametos que generan los hijos de *P. nanus* y *P. multiflora*: se limitó a ilustrar cómo podría darse la gama de colores observados en la segunda generación, con base en la combinación de series de desarrollo. Pero precisamente por qué explica el caso haciendo una analogía con la herencia de dos caracteres independientes (como si A_1 fuese A , A_2 fuese B y una de las a fuese b), la notación aa no parece estar desatinada.

Si bien el modelo *Phaseolus* presenta similitudes con la transmisión de factores causales de diversas características, también pone de relieve aspectos muy diferentes. Para empezar, se trata del mismo tipo de rasgo: el color de la flor. Además, introduce la noción de elementos compuestos, y para acabar el cuadro supone complejas interacciones y expresiones de los diversos elementos. Mendel hace hincapié que los cigotos A_1aA_2a , A_1A_2a , A_1aA_2 , A_1aa , A_2aa , A_1A_2 , A_1a , A_2a y aa dan individuos que divergen entre sí, en cuanto al color de la flor.

Al reseñar la dominancia completa y la co-dominancia se puso de realce que las fórmulas gaméticas consisten en secuencias donde están representados un factor de cada tipo. En el modelo multifactorial (HMF) no sucede lo mismo: las fórmulas gaméticas son series de series. Por ejemplo, $\langle uh_{1a}, \langle uh_{2b}, uh_{2c}, \dots, uh_{2j} \rangle, \dots, uh_{md} \rangle$ y $\langle \langle uh_{1a}, uh_{1b}, \dots, uh_{1k} \rangle, uh_{2b}, \dots, \langle uh_{mp}, uh_{mq}, uh_{mr} \rangle \rangle$ constituyen dos posibles contenidos

³ Se utiliza el término “mendelista” con la intención de diferenciarlo de “mendeliano”: el primero se refiere a nociones y notaciones del Gregor Mendel; el segundo alude a la genética desarrollada en el siglo XX, que si bien está inspirada en los trabajos del agustino, presenta matices distintivos.

de una célula fecundadora. Los demás detalles de HMFM se ilustran en la figura 5.3 y se pormenorizan en las explicaciones de los puntos y flechas.

Regla de σ_3

$$\forall x \in G_M^{\circ}, \forall z \in \sigma_3(x) : 1. \pi_i(x) = a \in \mathbf{Uh}_i \rightarrow \pi_i(z) = a; 2. (\pi_i(x) = \langle a, b \rangle \wedge a, b \in \mathbf{Uh}_i \wedge a \neq b) \rightarrow \pi_i(z) \in \{a, b, \iota_5^*(\langle a, b \rangle)\};$$

$$3. \pi_i(x) \in (\mathbf{Uh}_i \cup \mathbf{\$Uh}_i^2)^{\mathcal{G}} \rightarrow \pi_i(z) \in \{ \langle y_1, \dots, y_g \rangle \mid [y_f = a \leftrightarrow \pi_f \pi_i(x) = a \in \mathbf{Uh}_i] \vee [y_f \in \{a, b, \iota_5^*(\langle a, b \rangle)\}] \leftrightarrow \pi_f \pi_i(x) = \langle a, b \rangle \in \mathbf{\$Uh}_i^2 \}$$

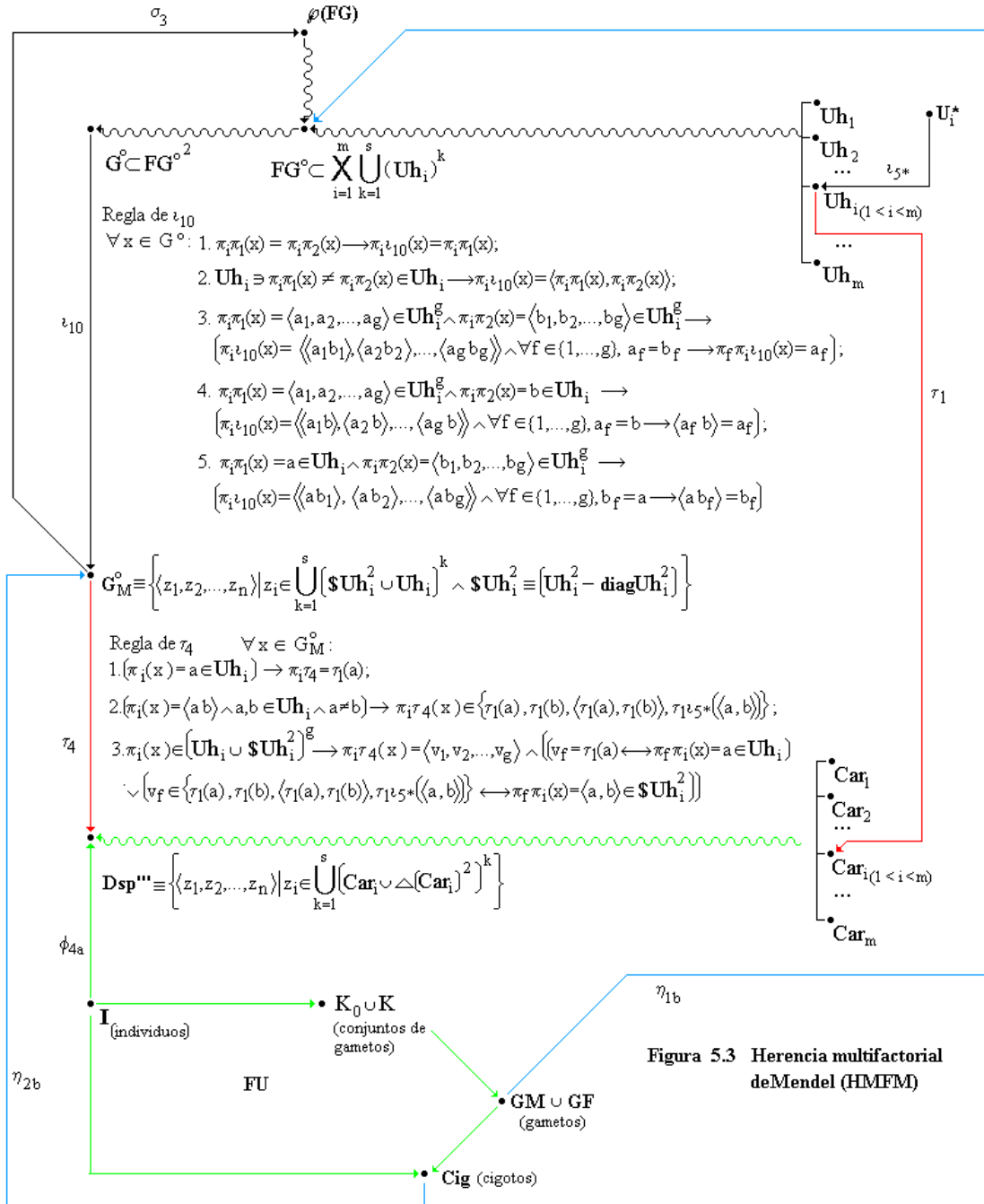


Figura 5.3 Herencia multifactorial de Mendel (HMFM)

Entidades de HMF_M

Dsp''' es el conjunto de fisionomías de los individuos, pero nótese que un rasgo puede estar constituido por una secuencia de características e, incluso, dicha serie puede albergar pares de caracteres. FG° es la colección de fórmulas gaméticas, pero ya entendidas como series que, en la i-ésima posición, destacan o bien un elemento hereditario del tipo *i* o bien una tupla de ellos. G° es el conjunto de pares de fórmulas gaméticas y G_M° agrupa secuencias de factores encontradas en los cigotos, las cuales resultan de un reordenamiento de los duplos que figura en G°.

Flechas de HMF_M

ι_{10} ocupa el mismo nicho que ι_9 en HMDCF y HMCDF: reordena los elementos que portan los gametos fecundantes para dar las series de factores inscritas dentro de los cigotos. Claro que ι_{10} opera de un modo distinto, pues debe sortear las fórmulas gáméticas propias de FG°. El diagrama 5.3 ofrece la regla de asociación de ι_{10} , pero ante de entrar en los pormenores, conviene volver al ejemplo de Mendel sobre el color de la flor en *Phaseolus*, pues en él está inspirada la leyenda tocante a ι_{10} . Ahí, la fecundación de un gameto portador del factor complejo A_1A_2 con otro que alberga al elemento *a*, da por resultado un cigoto cuya serie de factores es A_1aA_2a . Del ejemplo también se pueden derivar las siguientes relaciones:

- 1) gameto A_1A_2 × gameto A_1A_2 = cigoto A_1A_2
- 2) gameto A_1A_2 × gameto A_1a = cigoto A_1A_2a
- 3) gameto A_1A_2 × gameto aA_2 = cigoto A_1aA_2
- 4) gameto A_1A_2 × gameto a = cigoto A_1aA_2a
- 5) gameto A_1a × gameto A_1a = cigoto A_1a
- 6) gameto A_1a × gameto aA_2 = cigoto A_1aA_2a
- 7) gameto A_1a × gameto a = cigoto A_1aa
- 8) gameto aA_2 × gameto aA_2 = cigoto aA_2 (en la notación de Mendel, aparece como A_2a)

- 9) gameto $aA_2 \times$ gameto $a =$ cigoto aA_2a (en la notación de Mendel, aparece como A_2aa)
 10) gameto $a \times$ gameto $a =$ cigoto a (en la notación de Mendel, aparece como aa).

La regla de τ_{10} , expuesta en el grafo 5.3, recoge y, en parte, generaliza tales posibilidades. Señala que si un gameto porta una fórmula cuya posición i está copada por un elemento o una serie u , y la otra célula sexual ostenta una fórmula con el mismo u en la i -ésima posición, entonces el i -ésimo sitio del cigoto también es u . Esto da cabida a los incisos 1, 5, 8 y 10 recién expuestos. Por otra parte, la regla resalta la situación donde un gameto porta un elemento a en el i -ésimo cajón, y el otro gameto lleva el factor b -distinto a a , pero de la misma clase- en la posición i : el cigoto presenta el par $\langle a, b \rangle$ en el sitio i de su secuencia de elementos. Otra peculiaridad de τ_{10} -y aquí sí se distingue de τ_9 - es cuando una célula fecundadora porta la serie $\langle a_1, a_2, \dots, a_g \rangle$ en la i -ésima trinchera de su fórmula gamética y la otra célula esgrime el tuplo $\langle b_1, b_2, \dots, b_g \rangle$ en el lugar equivalente: el óvulo fecundado muestra la secuencia $\langle \langle a_1, b_1 \rangle, \langle a_2, b_2 \rangle, \dots, \langle a_g, b_g \rangle \rangle$ en la i -ésima posición de su serie factorial. Esto último casa bien con el apartado 6 del párrafo anterior; pero sí acaso $a_f = b_f$, de modo que $\langle a_f, b_f \rangle = a_f$, entonces los incisos 2, 3, 7 y 9 también encajan aquí. Finalmente, la regla de τ_{10} establece que si un gameto porta el elemento a y el otro la cadena $\langle b_1, b_2, \dots, b_g \rangle$ -ambos en el i compartimento de las respectivas fórmulas gaméticas-, entonces el cigoto porta $\langle \langle a, b_1 \rangle, \langle a, b_2 \rangle, \dots, \langle a, b_g \rangle \rangle$. Esto incluye lo expuesto en el punto 4 de arriba.

Ahora bien, lo dicho hasta ahora especifica solo parcialmente la regla de τ_{10} : si bien destaca los casos que asemejan el ejemplo de Mendel, calla lo tocante a otras posibilidades que quizá pudieran ser subsumibles bajo HMFM. ¿Qué sucede si un gameto acarrea la serie $\langle a_1, a_2, \dots, a_g \rangle$ en la i -ésima posición de su fórmula gamética y el otro lleva consigo la secuencia $\langle b_1, b_2, \dots, b_{f(1 < f < g)} \rangle$ en esa misma ubicación? Mendel no abunda sobre tal contingencia, pero tampoco la excluye. Por lo reseñado arriba, el cigoto podría presentar las siguientes tuplas factoriales:

$$\langle\langle a_1 b_1 \rangle, \langle a_2 b_2 \rangle, \dots, \langle a_f b_f \rangle, a_{f+1}, \dots, a_g \rangle,$$

$$\langle\langle a_1 b_1 \rangle, \langle a_2 b_2 \rangle, \dots, \langle a_f b_f \rangle, \langle a_{f+1} b_1 \rangle, \dots, \langle a_{f+1} b_f \rangle, \dots, \langle a_g b_1 \rangle, \dots, \langle a_g b_f \rangle \rangle \text{ o bien}$$

$$\langle\langle a_1 b_1 \rangle, \langle a_1 b_2 \rangle, \dots, \langle a_1 b_f \rangle, \dots, \langle a_g b_1 \rangle, \dots, \langle a_g b_f \rangle \rangle.$$

El reconstructor podría incluir alguna de ellas en la regla de τ_{10} o bien señalar que las tres son posibles o quizá debería apelar a la prudencia e indicar que, ante el vacío de información en el trabajo de Mendel, no conviene comprometerse. La última actitud parece la más razonable, pues las otras dos opciones rayan en la meta-ciencia ficción: ponen en la pluma del monje cosas que nunca escribió (o por lo menos, cosas de las cuales no se tiene registro de que las haya escrito). Por este motivo, el diagrama 5.3 no toca el asunto concerniente a semejante tipo de fecundación.

El surgimiento de fórmulas gaméticas a partir de las series factoriales de los cigotos está regido por la saeta σ_3 . La regla asociada pone de relieve las combinaciones posibles de elementos en tales fórmulas: si acaso el óvulo fecundado porta una cadena cuyo i -ésimo eslabón es un sólo factor w del tipo i , todas las fórmulas gaméticas derivadas muestran a w en esa posición; en cambio, si la i -ésima casilla del cigoto está acaparada por una serie $\langle\langle a_1 b_1 \rangle, \langle a_2 b_2 \rangle, \dots, \langle a_g b_g \rangle \rangle$, entonces el i -ésimo lugar de las fórmulas gaméticas corresponde a una tupla $\langle y_1, y_2, \dots, y_g \rangle$, donde $y_{f(1 \leq f \leq g)}$ es a_f , b_f o, incluso, un nuevo elemento q , producto de la fusión estable y permanente de a_f y b_f .

La flecha τ_4 establece la relación entre la serie factorial que porta un cigoto y la descripción del individuo que surge de ese óvulo fecundado. En caso de que la serie en cuestión albergue una subsecuencia $\langle\langle a_1, b_1 \rangle, \langle a_2, b_2 \rangle, \dots, \langle a_g, b_g \rangle \rangle$ en la i -ésima posición, el i -ésimo rasgo del organismo corresponderá a una características compleja $\langle z_1, z_2, \dots, z_g \rangle$, donde z_e (para toda e entre 1 y g) es un carácter del tipo i o un par de caracteres de esa clase. Todo depende de las relaciones que existan entre los elementos de la pareja $\langle a_e, b_e \rangle$: si a_e domina sobre b_e , entonces z_e se corresponde con la característica que la función τ_1

asigna al factor a_e ; si la situación es al revés - b_e domina sobre a_e -, entonces z_e es igual a la expresión de b_e bajo τ_1 ; pero si ambos factores se manifiestan - a_e no domina sobre b_e y viceversa -, entonces z_e se corresponde con el par de características $\langle \tau_1(a_e), \tau_1(b_e) \rangle$. Existe una última posibilidad, si acaso a_e y b_e se fusionan para dar un nuevo elemento q : z_e queda, entonces, como la expresión de q bajo τ_1 .

Puesto que HMFm permite considerar a los rasgos visibles como combinaciones múltiples de características mendelianas, la función ϕ_{4a} , que asocia individuos a descripciones, difiere de sus homólogas, ϕ_2 y ϕ_4 , presentados en HMDCF y HMCDF. Por otra parte, se requiere establecer otra relación entre los cigotos y sus contenidos factoriales, así como entre gametos y fórmulas gaméticas, dada la complejidad de las series de elementos en uno y otro caso. Así, η_{2b} en HMFm sustituye a la flecha η_{2a} que figura en los otros dos modelos de Mendel; igualmente, η_{1b} sustituye a η_{1a} .

El principio guía de HMFm conserva la misma forma que la de los dos modelos anteriores; lo único que cambia son los nombres particulares de las entidades y relaciones. Por consiguiente:

$$\forall x \in I, \exists! e \in \chi_1 \circ \alpha_4(x), \exists! o \in \chi_2 \circ \alpha_1(x) \text{ tal que :}$$

$$\phi_{4a}(x) = \tau_4 \circ \iota_{10}(\langle \eta_{1b}(e), \eta_{1b}(o) \rangle) = \tau_4 \circ \eta_{2b} \circ \varepsilon_1(x).$$

4. Herencia de Bateson con base en la dominancia completa de alelomorfos (HBDCa)

El naturalista británico, William Bateson, fue el gran propagador del mendelismo en Inglaterra, durante los primeros años del siglo XX. En 1902, junto con E.R. Saunders, presenta un reporte al Comité de Evolución de la Real Sociedad, titulado *The Facts of Heredity in the Light of Mendel's Discovery*, donde se exponen los lineamientos generales del mendelismo y, además, se muestra que los principios de dicha teoría se aplican a diversos organismos que el monje de Brünn no contempló en sus estudios. También en ese mismo año, Bateson publica *Mendel's Principle of Heredity: A Defense*, libro que contiene

los artículos originales del abad -traducidos al inglés-, además de una extensa elaboración de Bateson sobre las bondades de tal enfoque.

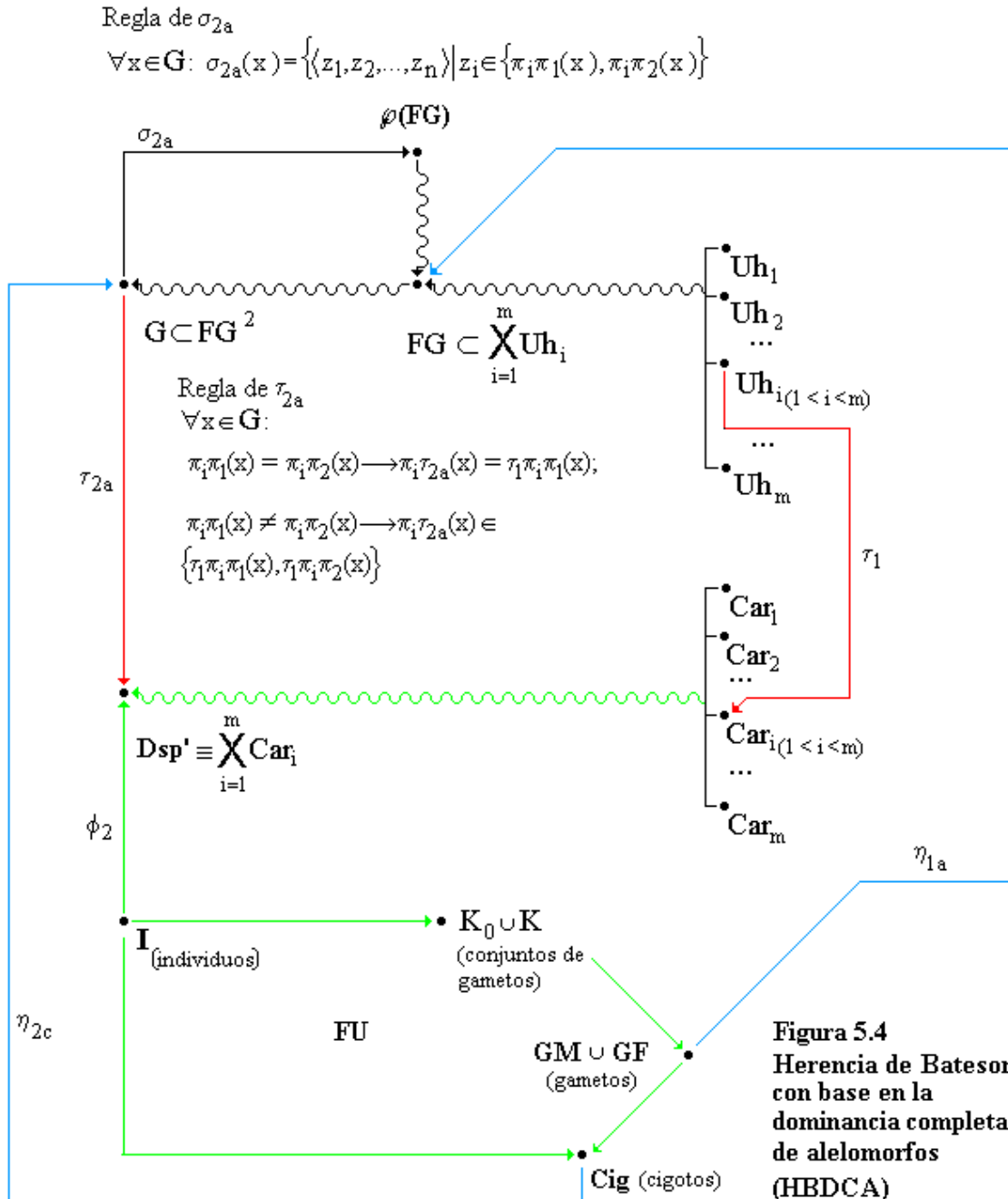


Figura 5.4
Herencia de Bateson con base en la dominancia completa de alelomorfos (HBDCA)

En ambos trabajos, se introduce la notación doble para la condición del homocigoto: en lugar de que la cruce entre dos gametos, ambos portadores del factor A , brinde un cigoto A -como anota Mendel-, Bateson designa al óvulo fecundado como AA . Pudiera parecer una filigrana con nula consecuencia en la estructura conceptual de la herencia mendeliana, pero la nueva notación implica una concatenación de elementos discretos, aunque idénticos. Si bien el británico nunca estuvo casado con la idea de que los factores hereditarios –él los denomina “unidades-carácter o alelomorfos”- fuesen cuerpos materiales (y de ahí su rechazo a la teoría cromosómica) si les confería cualidad extensional. Mendel parece apuntar en otro sentido: sus elementos son entidades intensionales. Otra diferencia concierne al surgimiento de nuevos factores. Como se ha visto, Mendel juega con la posibilidad de que dos elementos distintos se pueden fusionar y el resultado sea otro ente, estable, que ya no se descompone en los factores que le dieron origen. Bateson no descarta que los alelomorfos puedan variar y dar una nueva entidad, pero no hace hincapié en la fusión como mecanismo de mutación. En la figura 5.4 se presenta el modelo de dominancia completa en los términos de Bateson.

Entidades y flechas de HBDC

Respecto a HMDCF, el modelo de Bateson no plantea ninguna entidad nueva; de hecho, HBDCa economiza puntos, pues desecha G_M y U_i^* de HMDCF. En cuanto a flechas, las únicas innovaciones son η_{2c} , que relaciona cigotos con pares de fórmulas gaméticas; σ_{2a} , que estipula cuáles son los elementos de FG que se derivan de un integrante de G; y τ_{2a} , que vincula miembros de G con descripciones. El principio guía de HBDCa se reduce a:

$$\forall x \in I, \exists! e \in \chi_1 \circ \alpha_4(x), \exists! o \in \chi_2 \circ \alpha_1(x) \text{ tal que :}$$

$$\phi_2(x) = \tau_{2a}(\langle \eta_{1a}(e), \eta_{1a}(o) \rangle) = \tau_{2a} \circ \eta_{2c} \circ \varepsilon_1(x).$$

Cabe hacer una precisión sobre el vocabulario utilizado por el británico: tanto en el *Defense* como en el reporte que sometió al Comité de Evolución de la Real Sociedad (Bateson & Saunders, 1902), el término aleomorfo no distingue entre características y factores hereditarios independientes. Véase cómo plantea la cuestión el siguiente pasaje de *The Facts of Heredity in the Light of Mendel's Discovery*:

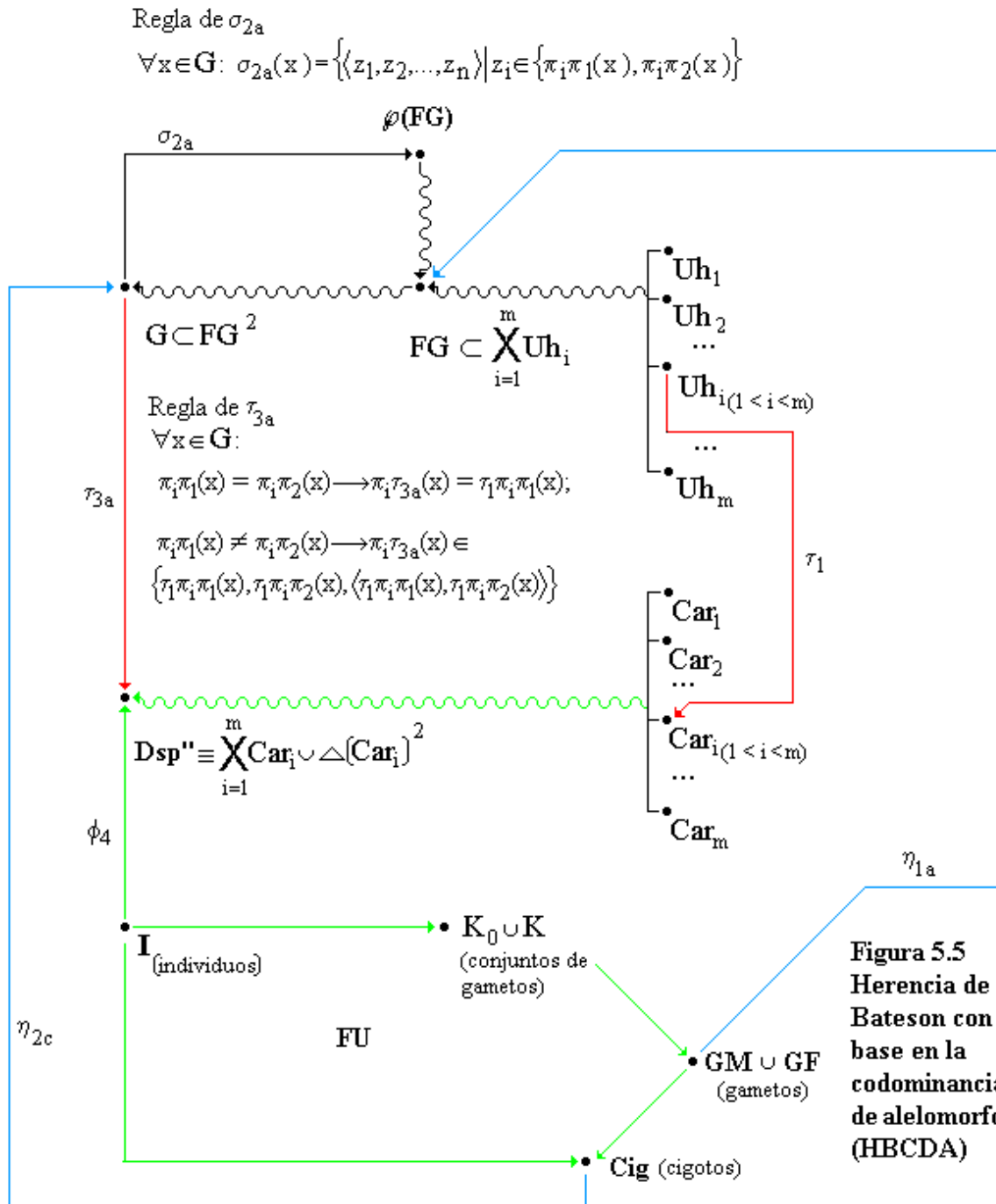
Al cruzar dos forma que exhiben caracteres antagonistas se producen híbridos. Se ha mostrado que las células generativas de esos híbridos son de dos tipos, y cada uno es puro respecto a uno de los caracteres parentales. Esta pureza de las células germinales, y su inhabilidad para transmitir ambos caracteres antagónicos, es el hecho central demostrado por la obra de Mendel. Llegamos así a la concepción de caracteres-unidad que existen en pares antagónicos. Proponemos llamar a tales caracteres *aleomorfos*, y llamaremos *heterocigoto* al cigoto formado por un par de gametos aleomórficos opuestos. De manera similar, llamaremos *homocigoto* al cigoto formado por la unión de gametos que tienen aleomorfos similares. Luego de una amplia revisión, ahora reconocemos que estos primeros principios tienen una extensa aplicación en la naturaleza. Por ahora, no podemos determinar los límites de dicha aplicabilidad, y es posible que muchos caracteres, que ahora suponemos “transmisibles” en cualquier grado de intensidad, sean realmente aleomórficos. Por otro lado, es igualmente posible que los caracteres que hemos visto aleomórficos en algunos casos, demuestren ser no-aleomórficos en otros caso.⁴

Pareciera ser, entonces, que carácter parental, carácter-unidad y aleomorfo son términos convergentes. Si uno de los progenitores muestra la característica mendeliana A y el otra la característica a -entendidas ambas como rasgos visibles del tipo tallo largo (A) versus tallo corto (a); semilla lisa (A), semilla rugosa (a), etcétera-, unos gametos de los hijos serán del tipo A , otros serán del tipo a y ninguno será Aa .

Así, es plausible replantear el grafo HBDCa de modo que, en lugar de resaltar los puntos Uh_i ($1 \leq i \leq m$) y Car_i ($1 \leq i \leq m$) como dos familias de conjuntos separadas, sólo se

⁴ Bateson & Saunders (1902), p. 3.

estipulara $Car_1, Car_2, \dots, Car_m$. De estos puntos emanarían tanto las fórmulas gaméticas como las descripciones; por otra parte, quedaría eliminada la flecha τ_1 , pues ya no sería necesario precisar una relación causal entre factores y rasgos, debido a que ambas cosas son



alelomorfos. Sin embargo, semejante reconstrucción tiene problemas: si bien Bateson no hace los distinguos de Mendel entre caracteres y elementos, el sentido de su exposición diferencia las cualidades potenciales de los gametos de los rasgos visibles de un individuo. La reconstrucción alterna que se sugiere tendría que distinguir entre alelomorfos “germinales” de las células sexuales y alelomorfos “desarrollados” en características manifiestas; además, tendría que postular un vínculo entre ambos tipos de alelomorfos. Así, la estructura del grafo sería prácticamente igual a la de la figura 5.4

5. Herencia de Bateson con base en la co-dominancia de alelomorfos (HBCDA)

La figura 5.5 presenta el armazón conceptual de esta propuesta. Las únicas modificaciones respecto al grafo anterior son el reemplazo de la saetas ϕ_2 y τ_{2a} por ϕ_4 y τ_{3a} , respectivamente. ϕ_4 asocia individuos a descripciones, de modo que estas últimas incluyen la posibilidad de que un cierto rasgo en realidad sea la conjunción de dos características mendelianas. τ_{3a} pone de relieve la “traducción” de pares de fórmulas gaméticas a descripciones. La ley fundamental de HBCDC reza así:

$$\forall x \in I, \exists! e \in \chi_1 \circ \alpha_4(x), \exists! o \in \chi_2 \circ \alpha_1(x) \text{ tal que :}$$

$$\phi_4(x) = \tau_{3a}((\eta_{1a}(e), \eta_{1a}(o))) = \tau_{3a} \circ \eta_{2c} \circ \varepsilon_1(x).$$

6. Herencia multifactorial de Bateson (HMFB)

En el reporte de 1902 que Bateson y Saunders sometieron al Comité de Evolución de la Real Sociedad aparece una sección dedicada a ciertos fenómenos de la herencia que parecen ser análogos a lo que Mendel observó para el color de la flor en *Phaseolus*. Bateson y Saunders cuentan que han observado situaciones similares en lo concerniente a la coloración de semillas de arveja (*Lathyrus*), la del plumaje de gallinas, la del pelambre de ratones y de conejos himalayos. En todos estos casos, la cruce de un organismo coloreado con uno blanco da un conjunto de híbridos -todos ellos de parecida coloración, pero distinta de la del progenitor coloreado- que cuando se cruzan entre sí brindan una progenie

que recorre toda una gama de colores del carácter seleccionado, diversidad sin parangón en la generación de padres o abuelos. Bateson y Saunders atribuyen el fenómeno a que el color del atributo, en el progenitor de la primera generación, constituye un alelomorfo compuesto que se descompone en la gametogénesis de las generaciones subsecuentes. Si bien los británicos corroboraron que el fenómeno registrado por el monje de Brünn para *Phaseolus* es extensivo a otras especies, lo interpretaron de manera distinta, como se deja ver en el siguiente pasaje:

Esta concepción de los alelomorfos compuestos es casi la misma que da Mendel cuando habla de sus cruzas con *Phaseolus*. Sin embargo, su análisis no parece ser estrictamente correcto, y el razonamiento subsecuente es, en consecuencia, oscuro y no del todo válido. Él dice que si el color [de la flor] del *Phaseolus* rojo se compone de $A_1 + A_2 + \dots$, entonces al cruzarlo con la forma blanca a se produce la unión híbrida $A_1a + A_2a + \text{etc.}$

Pero es el grupo $A_1 A_2 A_3 \dots$ el que es alelomórfico a a , y el heterocigoto es $A_1 A_2 A_3 \dots a$, no $A_1a + A_2a + \text{etc.}$ No puede ser sino hasta que las cruzas [híbridos] forman sus gametos que se descompone el alelomorfo compuesto.

No es evidente cómo surgió este error de expresión. En consecuencia, Mendel desatina el punto de que al descomponerse el alelomorfo compuesto después de la cruce, se pueden producir nuevas formas fijas mediante la unión de elementos del alelomorfo compuesto original, sin ninguna mezcla de la variedad con la cual se engendró la primera cruce. Dichas formas puras pueden estar representadas por $A_1 A_1, A_2 A_2, \text{etc.}$

De aquellas formas con color que aparecen entre los hijos de las primeras cruces autofecundadas, algunas surgen de la unión de dos gametos portadores de color, sean estos similares o disimilares, o bien de la unión de un gameto portador de color con un gameto portador de blanco.

Tenemos buenas razones para creer que no en todo los casos el alelomorfo compuesto se resuelve hasta sus últimos constituyentes cuando se forman los gametos de los híbridos de la primera generación...

Hay duda si debemos, y en qué sentido debemos, considerar a todo el alelomorfo compuesto como *un* alelomorfo. Cierta justificación para esta concepción se puede encontrar en el hecho de que en las aves de corral, los polluelos de color claro guardan una proporción de 3:1 respecto al total de polluelos de color oscuro.⁵

En *Defense*, Bateson reproduce, como ya se ha mencionado, los trabajos originales de Mendel (traducidos al inglés), y luego dedica la obra a refutar ciertas observaciones de Weldon respecto al mendelismo. Es la parte que reproduce los trabajos originales del monje, donde Bateson introduce una nota de pie de página en la que señala sus diferencias con el agustino. Cuando Mendel abunda sobre la herencia del color de la flor en *Phaseolus* y señala que la cruce de un individuo $A_1 + A_2 + \dots$ con un individuo a da lugar a un híbrido $A_1a + A_2a + \dots$, Bateson indica lo siguiente:

Me parece claro que esta expresión es incorrecta y, en consecuencia, el argumento concerniente a los caracteres compuestos no está desarrollado de manera legítima. El carácter compuesto original debería representarse como $A_1 A_2 A_3 \dots$ que, cuando es fertilizado por a , da lugar a $A_1 A_2 A_3 \dots a$ como híbrido de la primera generación. Mendel prácticamente nos dice que estos híbridos eran semejantes, y no hay nada que nos sugiera que fuesen diversos. Cuando llega el momento de la autofecundación se descomponen y producen los gametos que él especifica; pero también pueden producir $A_1 A_1$ y $A_2 A_2$, $A_1 A_2 a$, &c., y así se introducen términos de una naturaleza distinta a los indicados por él. El hecho de que este punto es uno del más alta significado, tanto práctico como teórico, es inmediatamente evidente.⁶

Aquí, la prosa de Bateson es un tanto ambigua, y no puede ser de otra forma pues apenas se está barruntando la terminología de la genética mendeliana del siglo XX. El británico

⁵ Bateson & Saunders (1902), p. 24.

⁶ Bateson (1902), p. 80.

señala que llegado el momento de la autofecundación, los híbridos se descomponen y resultan los gametos que Mendel indica, pero además surgen otras posibilidades. En estricto

Regla de σ_{3a}

- $\forall x \in G^\circ, \forall z \in \sigma_{3a}(x) : 1. (\pi_1\pi_1(x) = \pi_1\pi_2(x) = a \in \mathbf{U}h_1) \rightarrow \pi_1(z) = a; 2. (\pi_1\pi_1(x) = a \neq \pi_1\pi_2(x) = b \wedge a, b \in \mathbf{U}h_1) \rightarrow \pi_1(z) \in \{a, b\};$
 $3. (\pi_1\pi_1(x) = \langle a_1, a_2, \dots, a_g \rangle \wedge \pi_1\pi_2(x) = \langle b_1, b_2, \dots, b_f \rangle) \rightarrow \pi_1(z) \in \{w | w \in \{a_1, a_2, \dots, a_g, b_1, b_2, \dots, b_f\} \vee$
 $w = \langle w_1, w_2, \dots, w_{j < f + g} \rangle \wedge \forall h, h^* \in \langle 1, 2, \dots, j \rangle \text{ tal que } h \neq h^* : w_h \neq w_{h^*} \wedge w_h, w_{h^*} \in \{a_1, a_2, \dots, a_g, b_1, b_2, \dots, b_f\}\}$

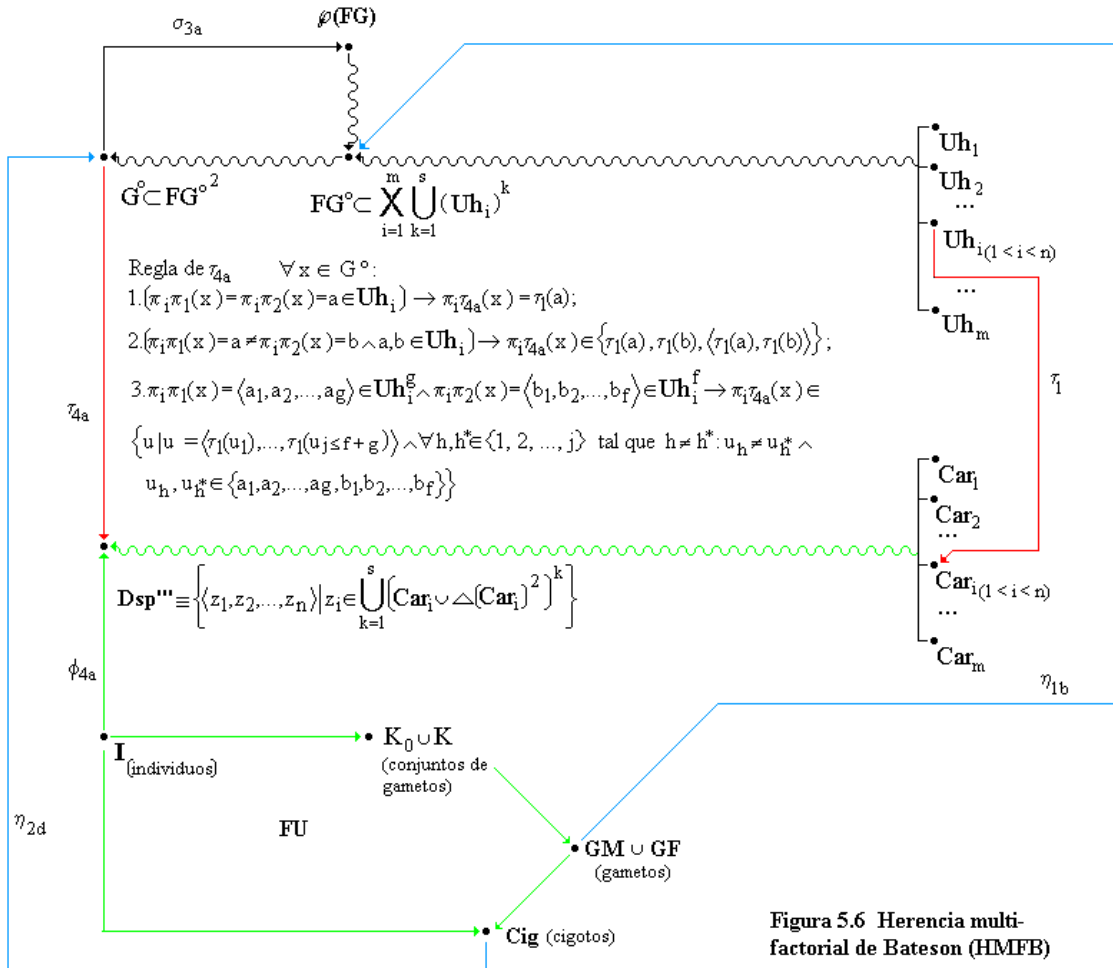


Figura 5.6 Herencia multifactorial de Bateson (HMFB)

sentido, Mendel no destaca qué gametos produce un híbrido $A_1a + A_2a$; arriba, en lo tocante a HMFB, se ha inferido que estos son A_1A_2, A_1a, A_2a y a . Pero Bateson arguye que además de estos, un híbrido A_1A_2a –la fórmula que él considera pertinente para el híbrido– también produce gametos A_1A_1 y A_2A_2 . Para un lector atento de 1902, esto último sería difícil de tragar, pues ni Mendel ni Bateson subrayan que la segregación de factores hereditarios a la hora de la gametogénesis va precedida de una duplicación de tales factores,

cosa que sería necesaria para sugerir células sexuales $A_1 A_1$ y $A_2 A_2$. Pero si se compara la nota de pie en *Defense* con el pasaje citado de Bateson y Saunders, una interpretación posible del esquema batesoniano es la siguiente: un híbrido $A_1 A_2 a$ produce, en efecto, los gametos $A_1 A_2$, $A_1 a$, $A_2 a$ y a , pero además produce los gametos A_1 y A_2 . De modo que, durante la autofecundación, un gameto A_1 puede encontrarse con otro gameto A_1 y dar lugar al cigoto $A_1 A_1$. En fin, ha sido necesario este rodeo para introducir los cambios estructurales que HMFB tiene respecto a HMFM. El ensamblado conceptual de la propuesta multifactorial de Bateson se presenta en la figura 5.6.

En el diagrama de HMFB, las flechas η_{2d} , τ_{4a} y σ_{3a} ocupan el mismo nicho que η_{2b} , τ_4 y σ_3 en el modelo multifactorial de Mendel, pero dado que Bateson introdujo una serie de sutiles innovaciones respecto al comportamiento y la organización del material genético, ha sido menester brindar otra notación a estas saetas. De hecho, las ligeras diferencias en cuanto a dominio o codominio, así como las reglas de asociación que acompañan a la figura 5.6, ponen de relieve los matices distintivos del británico. η_{2d} indica que todo cigoto porta un complemento genético constitutivo del conjunto G° , esto es, un par de fórmulas gaméticas, las cuales pueden presentar alelomorfos compuestos.

τ_{4a} traduce la carga genética del cigoto a la descripción del individuo (en términos modernos, vincula genotipo con fenotipo). Ahora bien, la regla asociada a τ_{4a} que se anota en la figura 5.6 pudiera parecer muy general, sobre todo en lo concerniente al caso de dos complejos de factores $\langle a_1, a_2, \dots, a_g \rangle$ y $\langle b_1, b_2, \dots, b_f \rangle$ - que son alelos entre sí, es decir, que expresan el mismo tipo de característica. En la prosa de Bateson, caben diversas posibilidades: el compuesto $\langle a_1, a_2, \dots, a_g \rangle$ puede dominar sobre $\langle b_1, b_2, \dots, b_f \rangle$ y, en consecuencia, dar lugar a un rasgo complejo, conformado por la serie de características que resulta al expresarse a_1 , a_2 , ... y a_g (en la simbología del grafo HMFB, este rasgo complejo sería $\langle \tau_1(a_1), \tau_1(a_2), \dots, \tau_1(a_g) \rangle$); puede ocurrir la situación inversa - $\langle b_1, b_2, \dots, b_f \rangle$ domina sobre $\langle a_1, a_2, \dots, a_g \rangle$; quizá exista una relación de codominancia entre los dos alelomorfos compuestos que resulta en el rasgo $\langle \tau_1(a_1), \tau_1(a_2), \dots, \tau_1(a_g), \tau_1(b_1), \tau_1(b_2), \dots, \tau_1(b_f) \rangle$; o bien, la interacción génica es tal que sólo se expresan algunos de los factores de ambos

alelomorfos. La notación de la figura 5.6 es lo suficientemente general para abarcar todas estas contingencias. La segregación de factores en los gametos, indicada por σ_{3a} , también recoge la amplia variedad de posibilidades que supone este modelo batesoniano.

Finalmete, el principio guía de HMFB queda como sigue:

$$\forall x \in I, \exists! e \in \chi_1 \circ \alpha_4(x), \exists! o \in \chi_2 \circ \alpha_1(x) \text{ tal que :}$$

$$\phi_{4a}(x) = \tau_{4a}(\langle \eta_{1b}(e), \eta_{1b}(o) \rangle) = \tau_{4a} \circ \eta_{2d} \circ \varepsilon_1(x).$$

7. Herencia mendeliana modificada por Yule con base en la dominancia completa de factores probabilísticos (HMYDCFP)

El *Defense* de Bateson, además de exponer los principios del mendelismo, fue un ataque directo a la teoría de la herencia ancestral de los biometristas, escuela que surge con el ensayo de Galton, *Natural Inheritance* (1889), y se robustece con los trabajos posteriores de Pearson y Weldon (ver capítulo 6). De hecho, *Defense* responde a un artículo de Weldon, titulado “On Mendel’s Laws of Alternative Inheritance in Peas”, que revisa de manera crítica los resultados del monje. Con este toma y daca, se inaugura la llamada polémica entre biometristas y mendelianos, la cual captó la atención de la biología inglesa durante buena parte de la primera década del siglo XX. A grandes trazos, y expuesto de manera muy simplista, los biometristas rechazaban la herencia particulada y discreta que proponía el mendelismo; sostenían que las variaciones biológicas –y, por ende, los rasgos heredables- eran de naturaleza continua, que postular factores causales invisibles de tales variaciones rayaba en la metafísica y que los atributos de un organismo dependían de los rasgos de sus ancestros. Sin embargo, vislumbrar la división de mendelianos y biometristas como dos campos irreconciliables es un enfoque parcial. Hubo intentos de reconciliar ambas propuestas, y la contribución de Yule (1902) –pormenorizada a continuación- es un ejemplo de ello.

Yule modifica el modelo de Bateson relativo a la dominancia completa (HBDCA) para incluir en él un supuesto clave de la ley de herencia ancestral, a saber: las características de los ancestros influyen sensiblemente en las del individuo. O puesto en términos un tanto distintos: mientras más frecuente sea la presencia de un carácter *A* en un

linaje, más probable es que el descendiente presente A . Yule sostiene que este mismo principio subyace en HBDCA, en lo tocante al atributo dominante y en una población que se cruza libremente. Supóngase que se tiene una población W que corresponde a la segunda generación de una cruce mendeliana: es decir, una cuarta parte de W está constituida por homocigotos AA -llámese el subconjunto W_1 de W ; la mitad por heterocigotos Aa -sea el subconjunto W_2 ; y una cuarta parte por homocigotos aa -desígnese la subcolección W_3 . Si todos los integrantes de W producen la misma cantidad de gametos, la mitad del conjunto total de células sexuales será del tipo A y la otra mitad del tipo a . Por otra parte, si los miembros de W se cruzan libremente, la frecuencia con la cual un gameto del tipo A se fusiona con otro del mismo tipo es igual a la frecuencia de encuentros entre gametos de las clases A y a . El conjunto de hijos cuyos padres pertenecen a W -llámese Y -, puede subdividirse en colecciones más específicas, a saber:

Y_{11} : individuos que provienen de un cigoto AA y al menos uno de sus progenitores pertenecen a W_1 .

Y_{12} : los individuos que provienen de un cigoto Aa , al menos uno de sus progenitores pertenecen a W_1 y el gameto tipo A de ese pariente se conjugó con un gameto tipo a .

Y_{21} : los individuos que provienen de un cigoto AA y al menos uno de sus progenitores pertenecen a W_2 .

Y_{22} : los individuos que provienen de un cigoto Aa , al menos uno de sus progenitores pertenecen a W_2 y ese pariente fue quien contribuyó el gameto A .

Y_{23} : los individuos que provienen de un cigoto Aa , al menos uno de sus progenitores pertenecen a W_2 y ese pariente fue quien contribuyó el gameto a .

Y_{24} : los individuos que provienen de un cigoto aa y al menos uno de sus progenitores pertenecen a W_2 .

Y_{31} : los individuos que provienen de un cigoto aa y al menos uno de sus progenitores pertenecen a W_3 .

Y_{32} : los individuos que provienen de un cigoto Aa y al menos uno de sus progenitores pertenecen a W_3 .

Bien, hay ocho subconjunto de hijos, pero Yule se preguntó: ¿sabiendo que al menos uno de los progenitores presenta el rasgo dominante A , cuál es la probabilidad de que el hijo muestre ese atributo? Otro modo de plantear la interrogante es el siguiente: ¿si al menos uno de los padres pertenece a $W_1 \cup W_2$, cuál es la probabilidad del que el hijo sea miembro de $Y_{11} \cup Y_{12} \cup Y_{21} \cup Y_{22} \cup Y_{23}$? La respuesta es $5/6$, pues los hijos posibles de los integrantes de $W_1 \cup W_2$ se agrupan en $Y_{11} \cup Y_{12} \cup Y_{21} \cup Y_{22} \cup Y_{23} \cup Y_{24}$.

Una vez establecido esto, Yule construye un esquema para determinar la probabilidad de que un organismo presente el rasgo dominante A , dado que los ancestros de alguna línea de su linaje presentan dicho atributo. Plantea las cosas del siguiente modo: sea T_n el total de organismos de la n -ésima generación (siendo W la generación 1) que presentan la característica A ; sea p_n el conjunto de homocigotos AA de esa generación e i_n el de heterocigotos Aa ($p_n \subset T_n \supset i_n$; $p_n \cap i_n = \emptyset$). Entonces,

$$p_{n+1} = \frac{1}{2}p_n + \frac{1}{4}i_n,$$

$$i_{n+1} = \frac{1}{2}p_n + \frac{1}{2}i_n = \frac{1}{2}T_n,$$

$$p_{n+1} + i_{n+1} = T_{n+1} = T_n - \frac{1}{4}i_n = T_n - \frac{1}{8}T_{n-1}.$$

El cociente $C_n = \frac{T_{n+1}}{T_n}$ expresa la probabilidad de que los individuos de la n -ésima generación con rasgo dominante A produzcan hijos con ese mismo atributo. Con base en las ecuaciones recién presentadas, se puede deducir que $C_n = 1 - \frac{1}{8C_{n-1}}$. Puesto que

$C_1 = \frac{5}{6} = 0.83333$, se puede derivar toda una serie de probabilidades para las generaciones

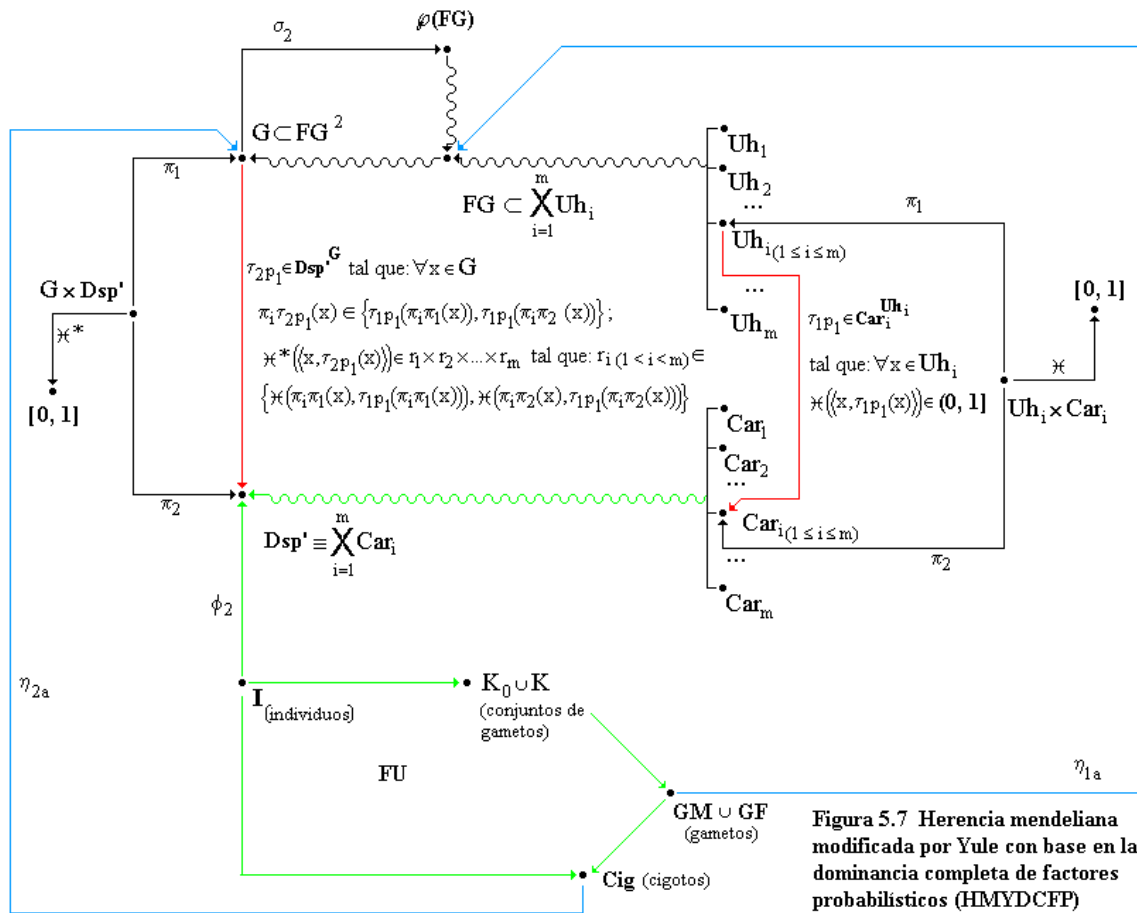
subsecuentes: $C_2 = 0.85000$, $C_3 = 0.85294$, $C_4 = 0.85345$, $C_5 = 0.85354$, y si se continua se llega a un valor limitante de 0.85355339. Así, en armonía con lo estipulado por la ley de herencia ancestral, entre más abunda el rasgo A en la genealogía de un individuo, más probable es que él presente ese carácter.

Sin embargo, para el atributo recesivo no opera semejante tendencia: la probabilidad de que un padre recesivo produzca un vástago recesivo es siempre 0.5, sin importar la ascendencia previa. Este hecho no es consistente con la ley de herencia ancestral. Aún así, para Yule la dominancia completa mendeliana no es incompatible con la ley biometrista (cosa que sí sostenía Bateson); más bien requiere una formulación especial de dicha ley. A pesar de tal afirmación, el autor no ofrece una versión de la herencia ancestral *ad hoc* al mendelismo, lo que le importa es relajar ciertos supuestos de la dominancia completa para así hacerla más compatible con la visión biometrista.

Al respecto, Yule propone dos modelos alternativos: uno donde la relación entre aleomorfo (factor, elemento o -si se permite el presentismo- gen) y característica no es absoluta, sino describe una distribución de probabilidad; y el otro donde la dominancia presenta dos probabilidades: dado el par de elementos Aa , A domina con una frecuencia de x y a domina con frecuencia $x-1$. Cabe señalar que el investigador no extendió sus alternativas a los casos de la codominancia y la herencia multifactorial. En el presente apartado se abunda en el primer modelo –la expresión probabilística de los factores (HMYDCFP)- cuya estructura se ilustra en la figura 5.7. En la siguiente sección del capítulo (sección 8) se detalla el segundo modelo, concerniente a la dominancia relativa.

Antes de continuar, hay un asunto meritorio de atención: las propuestas de Yule no son híbridos estructurales entre el mendelismo y el biometrista. El capítulo 6 abunda en la ley de herencia ancestral, sobre todo en la versión de Pearson, la cual era la “hegemónica” – por llamarla así- en el campo biometrista de 1902, cuando Yule publica su trabajo. Si el lector compara el grafo relativo a Pearson con los dos derivados de Yule, verá que hay poca similitud estructural. El modo en el cual Yule “biometriza” al mendelismo no estriba en la incrustación de entidades y relaciones propias de la ley de herencia ancestral de Pearson (por ejemplo, la correlación); simplemente relaja ciertos supuestos mendelianos y

como consecuencia de ello se observa una tendencia entre descendientes y ancestros que es compatible con la ley biometrista.⁷



Entidades y flechas de HMYDCFP

En el grafo HMYDCFP, el punto $U_{h_i} \times Car_i$ representa el producto cartesiano entre factores y características del tipo i . La flecha \aleph asigna un número del intervalo cerrado $[0, 1]$ a las parejas constitutivas de $U_{h_i} \times Car_i$. Así, la expresión $\aleph(x, a) = z$ pone de relieve que el factor x se manifiesta como la característica a con una probabilidad de z . La función

⁷ Si uno pretende establecer distancias entre las teorías de la herencia, con base en sus estructuras conceptuales –cosa que se hace en el capítulo 7-, resulta notorio que los modelos de Yule no se acercan más a la herencia ancestral de Pearson que otros esquemas mendelianos. Sería deseable tal acercamiento, puesto que Yule señala la existencia de un puente entre el mendelismo y el biometrista (cuyo paradigma era la herencia ancestral de Pearson, cuando Yule escribe sus reflexiones). Pero Yule no construye dicho puente, sólo anuncia que del mendelismo –más aún, del mendelismo como él lo ha modificado- se deriven consecuencias similares a las consecuencias de la ley de herencia ancestral, eso es todo.

τ_{1p_1} señala que a cada elemento del tipo i le corresponde un carácter heredado del tipo i . Puesto que en este modelo de Yule, un factor x se puede expresar como un rasgo a con probabilidad z , como una característica b con probabilidad w y, quizá, tenga todavía más posibilidades de manifestarse, pueden existir varios mapas que conectan factores con atributos morfológicos. La figura 5.7 solo ilustra uno de ellos, τ_{1p_1} , pero nada impide la existencia de una saeta τ_{1p_2} , de modo que —a guisa de ejemplo— τ_{1p_1} asocia x con a y τ_{1p_2} establece el vínculo entre x y b . Por esto, al introducir τ_{1p_1} en el diagrama, se indica que dicho morfismo es un miembro del conjunto $\text{Car}_i^{\text{Uh}_i}$, es decir, del conjunto de todos los mapas con dominio Uh_i y co-dominio Car_i (también se denomina el objeto mapa de Uh_i a Car_i), y se plantea que todo par $\langle x, \tau_{1p_1}(x) \rangle$ tiene una probabilidad mayor a cero.

Ahora bien, en términos estrictos, τ_{1p_1} no es un morfismo entre un tipo de factores y un tipo de características: en realidad se trata de una función entre la unión de todos los factores y la unión de todos los rasgos. Por tanto, el dominio y codominio de τ_{1p_1} no son Uh_i y Car_i , respectivamente, sino $\bigcup_{i=1}^m \text{Uh}_i$ y $\bigcup_{i=1}^m \text{Car}_i$; a esto es menester agregar que para

toda dupla $\langle x, \tau_{1p_1}(x) \rangle$, x es un elemento de Uh_i si y sólo si $\tau_{1p_1}(x)$ es un integrante de Car_i . En consecuencia, τ_{1p_1} no pertenece a $\text{Car}_i^{\text{Uh}_i}$, sino a $\left(\bigcup_{i=1}^m \text{Car}_i \right)^{\bigcup_{i=1}^m \text{Uh}_i}$. De manera

análoga, el dominio de \mathcal{H} no es $\text{Uh}_i \times \text{Car}_i$, sino $\bigcup_{i=1}^m \text{Uh}_i \times \text{Car}_i$. La figura 5.7 restringe las

dos flechas a los puntos Uh_i y Car_i en aras de brindar una diagrama nítido.

El recorte $[0,1] \xleftarrow{\mathcal{H}^*} G \times \text{Dsp}' \xrightarrow{\pi_1} G \xrightarrow{\tau_{2p_1}} \text{Dsp}' \xleftarrow{\pi_2} G \times \text{Dsp}'$ establece lo siguiente: τ_{2p_1} convierte los contenidos factoriales de cigotos en descripciones de individuos; \mathcal{H}^* asigna probabilidades a las parejas que conforman al producto $G \times \text{Dsp}'$; por consiguiente, si g es un elemento de G y, bajo τ_{2p_1} , g se transforma en una descripción

s, entonces la doble serie factorial g –que está inscrita en algún cigoto- se manifiesta como la serie de rasgos s , con probabilidad de $\mathfrak{K}^*(g, s)$. Ahora bien, τ_{2p_1} es sólo uno de varios mapas posibles entre G y Dsp' , pero es el morfismo que depende de τ_{1p_1} : la i -ésima característica del individuo será la expresión, bajo τ_{1p_1} , ya sea del i -ésimo alelomorfo de la fórmula gamética paterna o del i -ésimo elemento de la fórmula materna, según cuál de los dos es dominante. Por otra parte, la probabilidad con la cual el material genético de un cigoto se manifiesta en la fisonomía individual que estipula τ_{2p_1} , depende de las probabilidades expresivas de los factores incluidos en dicho material, según cómo las fija τ_{1p_1} . A estas dos cuestiones se refiere la regla de τ_{2p_1} , expuesta en el grafo de la figura 5.7. El circuito de HMYDCFP queda integrado por el siguiente principio:

$$\forall x \in I, \exists ! e \in \chi_1 \circ \alpha_4(x), \exists ! o \in \chi_2 \circ \alpha_1(x), \exists \tau_{2p_1}, \tau_{2p_2}, \dots, \tau_{2p_j} \in Dsp'^G,$$

$$\exists \tau_{1p_1}, \tau_{1p_2}, \dots, \tau_{1p_j} \in \left(\bigcup_{i=1}^m Car_i \right)^{\bigcup_{i=1}^m U_h_i} \text{ tal que :}$$

$$\forall i \in \{1, 2, \dots, j\}, \forall h \in \{1, 2, \dots, m\} : \pi_h \tau_{2p_i} (\langle \eta_{1a}(e), \eta_{1a}(o) \rangle) \in \{ \tau_{1p_i} \pi_h \eta_{1a}(e), \tau_{1p_i} \pi_h \eta_{1a}(o) \};$$

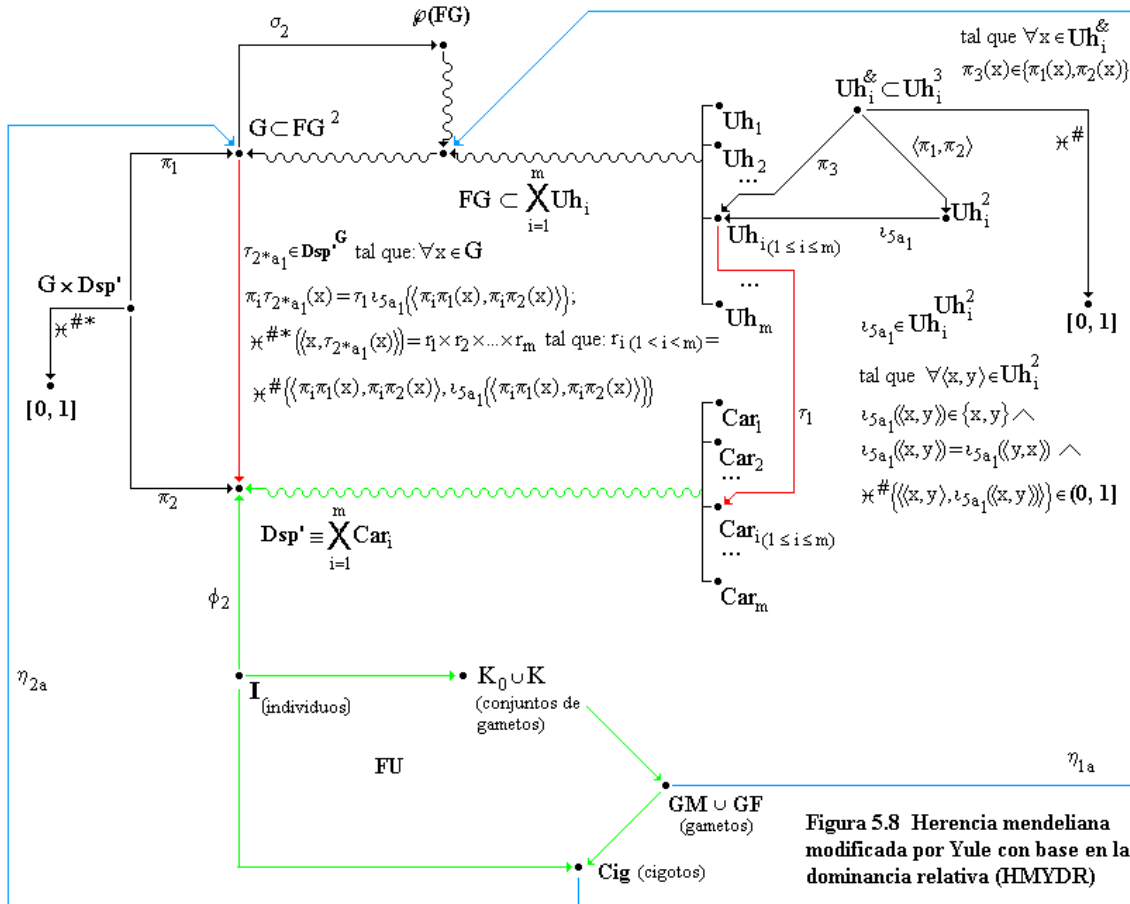
$$\left(\phi_2(x) \in \bigcup_{i=1}^j \tau_{2p_i} (\langle \eta_{1a}(e), \eta_{1a}(o) \rangle) \equiv \bigcup_{i=1}^j \tau_{2p_i} (\langle \eta_{2c} \circ \varepsilon_1(x) \rangle) \right) \wedge$$

$$\sum_{i=1}^j \mathfrak{K}^* (\langle \langle \eta_{1a}(e), \eta_{1a}(o) \rangle, \tau_{2p_i} (\langle \eta_{1a}(e), \eta_{1a}(o) \rangle) \rangle) = 1$$

Con esto, Yule plantea que la fisonomía efectiva de un organismo es sólo una de las descripciones posibles que permite su carga genética, o bien, que la expresión de dicha carga perfila una distribución de probabilidad.

8. Herencia mendeliana modificada por Yule con base en la dominancia relativa (HMYDR)

La segunda estrategia de Yule para conciliar el mendelismo con la ley de herencia ancestral consiste en conservar la relación determinista entre factores y características, pero sujetar la dominancia de un factor sobre otro a una función de probabilidad. De este modo, el heterocigoto Aa manifiesta la característica estipulada por A con una frecuencia relativa z , y el rasgo gobernado por a con frecuencia $1-z$. La estructura de HMYDR se muestra en la figura 5.8.



HMYDR introduce una nueva entidad, $Uh_i^{\&}$, compuesta de tríadas de factores, de modo que el tercer elemento del trío es uno de los dos primeros; es el dominante del par. La flecha $\varkappa^{\#}$ asigna un número entre 0 y 1 a cada uno de estos tripletes, valor que corresponde

a la probabilidad de la dominancia indicada por el elemento de $Uh_i^{\&}$ en cuestión. Supóngase que $\langle u, v, u \rangle$ y $\langle u, v, v \rangle$ son elementos de $Uh_i^{\&}$, $\mathfrak{H}^{\#}(\langle u, v, u \rangle) = w$ y $\mathfrak{H}^{\#}(\langle u, v, v \rangle) = x$; esto significa que la pareja de alelomorfos $\langle u, v \rangle$ se expresa como u con una frecuencia relativa de w , o bien como v con una probabilidad de x .

La flecha ι_{5a_1} vincula pares de factores del tipo i con los dominantes de cada pareja; pero cabe señalar que pueden existir varios mapas que cumplen el mismo papel, ι_{5a_1} es sólo uno de ellos. Además de esto, la leyenda relativa a la función, en la figura 5.8, indica que la imagen de un par de factores es uno de dichos factores, que a pares con órdenes invertidos les corresponde el mismo dominante, y que las relaciones de dominancia inducidas por ι_{5a_1} tienen una probabilidad mayor a cero. Con la finalidad de no construir un grafo demasiado engorroso, en el diagrama 5.8 se han restringido el dominio y codominio de ι_{5a_1} solamente a factores del tipo i . La forma real del mapa es como se muestra a continuación:

$$\bigcup_{i=1}^m Uh_i^2 \xrightarrow{\iota_{5a_1}} \bigcup_{i=1}^m Uh_i.$$

Aclaración similar merece el dominio efectivo de $\mathfrak{H}^{\#}$, a saber: $\bigcup_{i=1}^m Uh_i^{\&} \subset \bigcup_{i=1}^m Uh_i^3$ (el codominio sigue siendo el intervalo cerrado entre 0 y 1).

τ_{2*a_1} traduce cargas genéticas de cigotos a descripciones de individuos, según las relaciones de dominancia dictadas por ι_{5a_1} . Puesto que esta última función es sólo uno de los mapas posibles entre pares de factores hereditarios y el dominante de cada par, τ_{2*a_1} es sólo uno de los morfismos posibles entre contenidos hereditarios de cigotos y fisonomías individuales. La probabilidad de que un óvulo fecundado, cuya doble serie de alelomorfos

sea x , resulte en una descripción z está dada por $\mathfrak{K}^{\#*}(x, z)$. Visto en términos de τ_{2*a_1} , lo anterior se expresa así: $\mathfrak{K}^{\#*}(x, \tau_{2*a_1}(x)) = u_1 \times u_2 \dots \times u_m$, de modo que:

$$u_1 = \mathfrak{K}^{\#}(\langle \pi_1 \pi_1(x), \pi_1 \pi_2(x) \rangle, \iota_{5a_1}(\langle \pi_1 \pi_1(x), \pi_1 \pi_2(x) \rangle));$$

$$u_2 = \mathfrak{K}^{\#}(\langle \pi_2 \pi_1(x), \pi_2 \pi_2(x) \rangle, \iota_{5a_1}(\langle \pi_2 \pi_1(x), \pi_2 \pi_2(x) \rangle));$$

...

$$u_m = \mathfrak{K}^{\#}(\langle \pi_m \pi_1(x), \pi_m \pi_2(x) \rangle, \iota_{5a_1}(\langle \pi_m \pi_1(x), \pi_m \pi_2(x) \rangle)).$$

El principio que cohesiona todas las peculiaridades de este segundo modelo de Yule se expresa de la siguiente manera:

$$\forall x \in I, \exists ! e \in \chi_1 \circ \alpha_4(x), \exists ! o \in \chi_2 \circ \alpha_1(x), \exists \tau_{2*a_1}, \tau_{2*a_2}, \dots, \tau_{2*a_j} \in \text{Dsp}^G,$$

$$\exists \iota_{5a_1}, \iota_{5a_2}, \dots, \iota_{5a_j} \in \left(\bigcup_{i=1}^m U h_i \right) \bigcup_{i=1}^m U h_i^2 \text{ tal que :}$$

$$\forall i \in \{1, 2, \dots, j\}, \forall h \in \{1, 2, \dots, m\}: \pi_h \tau_{2*a_i}(\langle \eta_{1a}(e), \eta_{1a}(o) \rangle) = \tau_1 \iota_{5a_i}(\langle \pi_h \eta_{1a}(e), \pi_h \eta_{1a}(o) \rangle);$$

$$\left(\phi_2(x) \in \bigcup_{i=1}^j \tau_{2*a_i}(\langle \eta_{1a}(e), \eta_{1a}(o) \rangle) \equiv \bigcup_{i=1}^j \tau_{2*a_i}(\langle \eta_{2c} \circ \varepsilon_1(x) \rangle) \right) \wedge$$

$$\sum_{i=1}^j \mathfrak{K}^{\#*}(\langle \langle \eta_{1a}(e), \eta_{1a}(o) \rangle, \tau_{2*a_i}(\langle \eta_{1a}(e), \eta_{1a}(o) \rangle) \rangle) = 1$$

Por un camino distinto, HYMDR plantea lo mismo que HMYDCFP, a saber: la carga genética de un cigoto da pie a varias descripciones para el organismo que se desarrolla a partir de ese óvulo fecundado.

CAPÍTULO 6. LA LEY DE HERENCIA ANCESTRAL

La ley de herencia ancestral plantea una función lineal que vincula el valor esperado de una característica x del descendiente y el valor observado de ese rasgo en el ancestro. No supone la existencia de factores hereditarios en los gametos y/o cigotos cuya expresión confiere al individuo de una determinada descripción, ni supone alguna teoría particular de la fecundación. De hecho, es una propuesta de herencia biológica que bien podría denominarse minimalista, pues sólo postula que la característica x de un individuo se debe a la suma de contribuciones de sus ancestros, para ese atributo x .

1. Ley de Galton

En la historia de esta teoría, hubo varias formulaciones algebraicas para establecer los vínculos entre la descripción del organismo y las de sus antepasados. La primera aparece en el libro *Natural Inheritance* de Francis Galton ([1889] 1997) y toma la siguiente forma:

$$d_x = R_{d_x \bar{a}_1} \bar{a}_{1x} + R_{d_x \bar{a}_2} \bar{a}_{2x} + \dots + R_{d_x \bar{a}_n} \bar{a}_{nx} .$$

d_x es el valor esperado de la característica x del descendiente. \bar{a}_{ix} es el valor que toma el rasgo x en el i -ésimo ancestro medio, es decir, el promedio ponderado de x en el conjunto de ancestros, alejados i generaciones anteriores del descendiente. Por ejemplo, el padre-medio, signado por \bar{a}_{1x} , es el promedio ponderado del valor de la característica x en la madre y el padre del hijo; si se trata del abuelo-medio, entonces \bar{a}_{2x} es el promedio ponderado del rasgo en el abuelo paterno, la abuela paterna, el abuelo materno y la abuela materna del nieto. Se hace hincapié en el calificativo de “ponderado”, pues Galton razonó que es menester establecer una equivalencia entre las medidas de hembras y de machos. Para ello propuso convertir las mediciones de las hembras para que estuviesen en la misma escala que las de los machos. La fórmula que empleó fue:

valor de la característica j de la mujer $i \times \frac{\text{media de la característica } j \text{ en la población de machos}}{\text{media de la característica } j \text{ en la población de hembras}}$

En la ley de Galton también destacan los símbolos $R_{d_x \bar{a}_i}$: se refieren a los coeficientes de regresión, para la característica x , entre el descendiente y el i -ésimo ancestro medio. Expresan el grado en que dicho carácter en el descendiente “regresa” al valor promedio de x en toda la población estudiada, entendida ésta como el conjunto de todos los organismos de todas las generaciones. La herencia ancestral de Galton plantea que los hijos de padres extraordinarios son, en promedio, más mediocres que sus progenitores.

Tabla 6.1

Estaturas de los padres medios en pulgadas	Estaturas de hijos adultos														Total de		Medianas
	<62.2	62.2	63.2	64.2	65.2	66.2	67.2	68.2	69.2	70.2	71.2	72.2	73.2	>73.2	Hijos adultos	Padres medios	
> 72.5	1	3	...	4	5	
72.5	1	2	1	2	7	2	4	19	6	72.2
71.5	1	3	4	3	5	10	4	9	2	2	43	11	69.9
70.5	1	...	1	...	1	1	3	12	18	14	7	4	3	3	68	22	69.5
69.5	1	16	4	17	27	20	33	25	20	11	4	5	183	41	68.9
68.5	1	...	7	11	16	25	31	34	48	21	18	4	3	...	219	49	68.2
67.5	...	3	5	14	15	36	38	28	38	19	11	4	211	33	67.6
66.5	...	3	3	5	2	17	17	14	13	4	78	20	67.2
65.5	1	...	9	5	7	11	11	7	7	5	2	1	66	12	66.7
64.5	1	1	4	4	1	5	5	...	2	23	5	65.8
< 64.5	1	...	2	4	1	2	2	1	1	14	1	
Total	5	7	32	59	48	117	138	120	167	99	64	41	17	14	928	205	
Medianas	66.3	67.8	67.9	67.7	67.9	68.3	68.5	69.0	69.0	70.0					

No está de más explicar, con un ejemplo, cómo Galton llegó a semejante resultado. La tabla 6.1 corresponde a un tabulado de *Natural Inheritance* y organiza las estaturas de progenitores e hijos, para una muestra de 205 familias. Los primeros once compartimentos de la columna rotulada “Estaturas de los padres medios”, ponen de relieve la existencia de once clases de estos progenitores, de modo que los miembros de cada clase acusan una estatura en derredor al valor que aparece en la celdilla correspondiente. La penúltima columna indica cuántos padres medios hay en cada clase; por ejemplo, son 22 los que presentan una estatura en el vecindario de las 70.5 pulgadas. Si uno fija la vista en un

determinado renglón, supóngase aquél que comienza con una estatura 71.5 para los padres medios, y la desplaza horizontalmente hasta llegar a la última columna, llegará a una mediana de 69.9. Esta es la mediana de la “cofraternidad”, vocablo que utiliza Galton para denotar al conjunto de hijos cuyos padres medios andan alrededor del valor 71.5. En este caso, la confraternidad se compone de 43 personas, tal como está señalado en la columna titulada “hijos adultos”. La tabla incluso registra la distribución de estaturas de cada confraternidad, en catorce clases de estatura (las columnas bajo el rótulo “estaturas de hijos adultos”). Nótese que hay un error en el renglón correspondiente a padres medios superiores a las 72.5 pulgadas: este grupo de cinco progenitores promediados da una confraternidad de 4 integrantes. Galton se dio cuenta del equívoco, pero sólo se limitó a señalarlo.

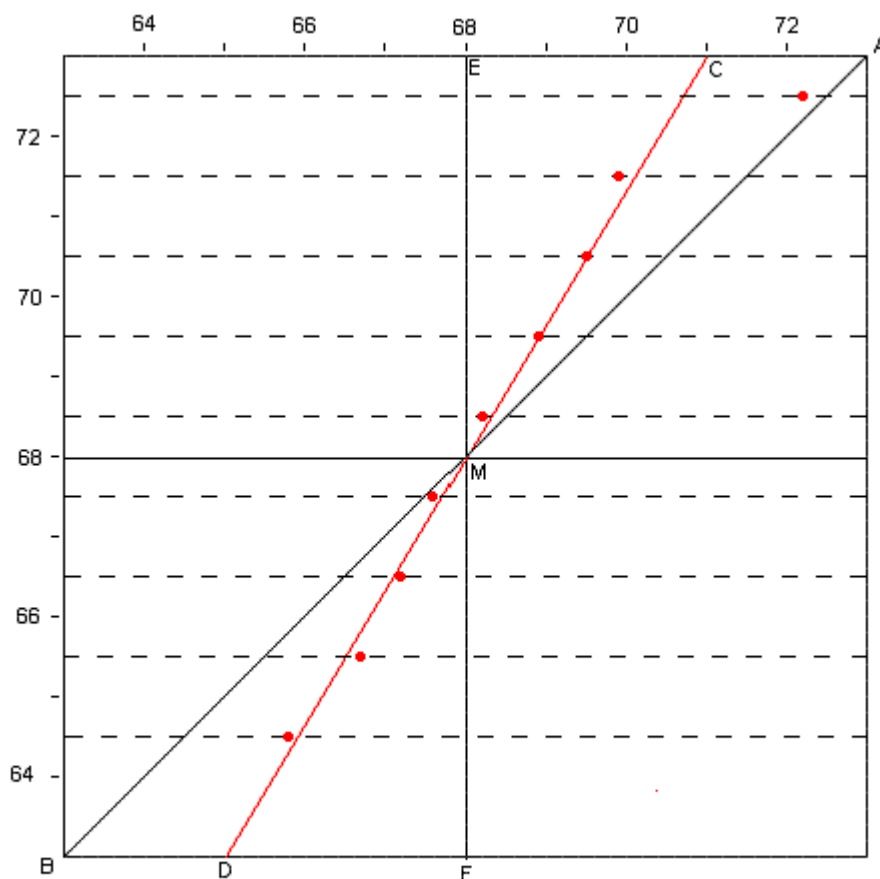


Figura 6.1 Regresión de hijos respecto a padres medios (reproducción de la figura 10 de *Natural Inheritance*)

Ahora bien, Galton despejó la regresión al graficar la primera columna contra la última, como se muestra en la figura 6.1. La línea AB dibuja la tendencia que resultaría si, en promedio, los hijos fueran como sus padres: un conjunto de padres medios cuya altura fuera 64.5 pulgadas arrojaría una cofraternidad con mediana también en las 64.5 pulgadas. Pero con sólo comparar la primera y última columna de la tabla se ve que no es así. La línea roja muestra la tendencia que siguen las cofraternidades respecto a sus padres medios (los puntos rojos representan las medianas de las cofraternidades). M es la mediana de la población general, la cual abarca todos los integrantes de las 205 familias. Ahora bien, la proporción que hay entre los segmentos EC y EA da el coeficiente de regresión de hijos respecto a padres, que Galton redondeó a $2/3$. Por tanto, si un padre medio se desvía una cantidad de $\pm x$ de M, entonces el valor esperado de su hijo será $\pm 2x/3$. Dicho sea de paso, *Natural Inheritance* no explicita un método para ajustar los puntos a la línea roja. Con sólo ver la disposición, no parece que el autor haya recurrido al método de mínimos cuadrados que suelen privilegiar los libros de estadística modernos, pues hay un caso aberrante en el extremo derecho superior que, mediante los mínimos cuadrados, “jalaría” la línea de regresión hacia él.¹

Cuando los historiadores de la herencia biológica comentan sobre la herencia ancestral de Galton suelen señalar que esta ley plantea lo siguiente: el individuo cuenta con un patrimonio heredado, $1/2$ parte del cual proviene de sus padres, $1/4$ parte de sus abuelos, $1/16$ de sus bisabuelos, y así sucesivamente.² En *Natural Inheritance* se explica la conexión entre semejante serie geométrica y la ley de regresión. Para empezar, es menester despejar, para algún atributo Z, el valor esperado del padre medio cuando el valor observado en el hijo es x . Esto invierte los términos del párrafo anterior, pues ahí se reseñó la regresión de hijos respecto a padres; ahora se requiere derivar la regresión de padres respecto a hijos. Para el caso de la estatura, Galton encontró que si el hijo se desvía una cantidad $\pm x$ de la media poblacional M, entonces el padre-medio se desvía $\pm x/3$ de M. Dicha tendencia se consigue al graficar la fila titulada “estaturas de hijos adultos” de la tabla 6.1 contra la última hilera de dicho tabulado, la cual pone de relieve las medianas de las “co-

¹ Sin embargo, el punto aberrante corresponde a la fila errónea de la tabla 6.1, aquella para padres medios superiores a las 72.5 pulgadas. Quizá Galton desdeñó este punto y calculó, con algún método semejante a mínimos cuadrados, la línea de regresión con los datos restantes.

² Véase Mayr (1982) pp. 784-785; Gayon (1998) pp. 138-139; Gillham (2001) p. 303.

paternidades”. Galton razonó que si el padre medio tiene una estatura de D , entonces su padre medio (esto es, el abuelo medio del hijo) tendrá una estatura de $D/3$, el padre medio de este último acusará una talla de $D/9$ y así sucesivamente. Por tanto, el patrimonio heredable total (*total bequethable property*),³ en lo tocante a la estatura, es igual a $D(1 + 1/3 + 1/9 + \dots) = 3D/2$. Es decir, la suma de contribuciones de los ancestros del individuo equivale a $3D/2$. Galton se preguntó si acaso estas contribuciones llegan completas o disminuidas al individuo en cuestión. Ante la falta de respuesta, planteó dos escenarios. El primer de ellos supone que se les aplica el mismo “impuesto” (*suppose the bequests by the various generations to be equally taxed*). Puesto que el valor esperado del hijo -siendo D el valor del padre medio- es $2D/3$, pero $3D/2$ constituye el patrimonio heredable total, entonces todas las contribuciones ancestrales deben ser reducidas por $4/9$, ya que $3/2 \times 4/9 = 2/3$. El segundo escenario de Galton supone que el impuesto no es uniforme, sino que se aplica en cada transmisión inter-generacional, y su valor es de $1/r$. Entonces, el patrimonio heredable efectivo es

$$D\left(\frac{1}{r} + \frac{1}{3r^2} + \frac{1}{3^2r^2} + \dots\right) = D\frac{3}{3r-1}.$$

Esto implica que $1/r = 6/11$, pues el valor esperado del hijo es $2D/3$. Ahora bien, $4/9$ y $6/11$ son aproximadamente igual a $1/2$. De ahí, Galton estableció que el aporte del padre-medio es de $1/2$, del abuelo medio $1/4$, etcétera.

³ Véase Galton (1997 [edición facsimilar de *Natural Inheritance* publicada por *Genetics Heritage Press*]), pp. 134-135, para la derivación de la serie $1/2, 1/4$, etcétera. Ahí se utiliza la locución *total bequethable property*, la cual parece indicar que Galton vislumbraba la variación heredada como un patrimonio acumulado, que el individuo recibe de sus ancestros. En un artículo de la revista *Nature* (Galton, 1898), aparecido diez años después de publicarse *Natural Inheritance*, y que también versa sobre la serie de contribuciones ancestrales, Galton emplea el término *heritage* para referirse a la parte de la variación que es heredada. *Heritage*, aclara el autor, tiene un sentido más limitado que *nature*, término indicativo de las cualidades naturales intrínsecas, pues *nature* también abarca variaciones que son debidas a otras causas prenatales, distintas de la herencia. Presumiblemente, estas otras causas corresponden a eventos accidentales del desarrollo embrionario, pero quizá la interpretación peque de presentismo.

2. Ley de Pearson.

Cabe hacer hincapié en que la tabla 6.1 tiene una representación geométrica interesante. Imagínese que el tabulado se traduce a un sistema de tres coordenadas donde cada punto $\langle x, y, z \rangle$ se interpreta así: x es el valor asignado a una clase de estatura de la generación filial, y es el valor de alguna clase de estatura de los padres medios y z es el número de hijos con estaturas x cuyos padres medios pertenecen a la clase y ; la nube conformada por estos puntos traza una superficie más o menos acampanada. De hecho, este tipo de tablas se nombrarían posteriormente “tablas de correlación”, con la intención de señalar que el coeficiente de correlación es un parámetro de tales distribuciones. Pero eso fue un desarrollo posterior a *Natural Inheritance*: es más, en ese trabajo Galton jamás menciona el término correlación. Sin embargo, su discípulo, el matemático Karl Pearson, explotó el concepto de correlación con el fin de re-plantear la ley de herencia ancestral.

En la formulación de Pearson (1896, 1903) ya no figura la entidad de ancestro medio; la descripción esperada del descendiente se calcula directamente de las fisionomías de sus antepasados, sin tener que promediarlas ni ajustar escalas para mujeres. La ecuación queda de la siguiente manera:

$$d_x = r_{xda_1} \frac{s_{d_x}}{s_{a_{1x}}} a_{1x} + r_{xda_2} \frac{s_{d_x}}{s_{a_{2x}}} a_{2x} + \dots + r_{xda_n} \frac{s_{d_x}}{s_{a_{nx}}} a_{nx} ,$$

donde a_{ix} es el valor observado del rasgo x en el i -ésimo ancestro (a_1 puede referirse a la madre, a_2 al padre, a_i al abuelo paterno de la madre del descendiente, y cosas por el estilo); r_{xda_i} es la correlación –relativa al atributo x - entre la población de descendientes y la de los i -ésimos ancestros; s_{d_x} es la desviación estándar del carácter x en la población de descendientes y $s_{a_{ix}}$ es la desviación en la población de i -ésimos antepasados. En la figura 6.2 se presenta la estructura (como diagrama de la categoría de conjuntos) de la ley de herencia ancestral de Pearson (LHAP).⁴

⁴ La reconstrucción que aquí se ofrece refleja fielmente la propuesta multivariada de Pearson (1896) pero, en aras de no complicar demasiado el diagrama, se han obviado dos cuestiones mencionadas por el británico, a

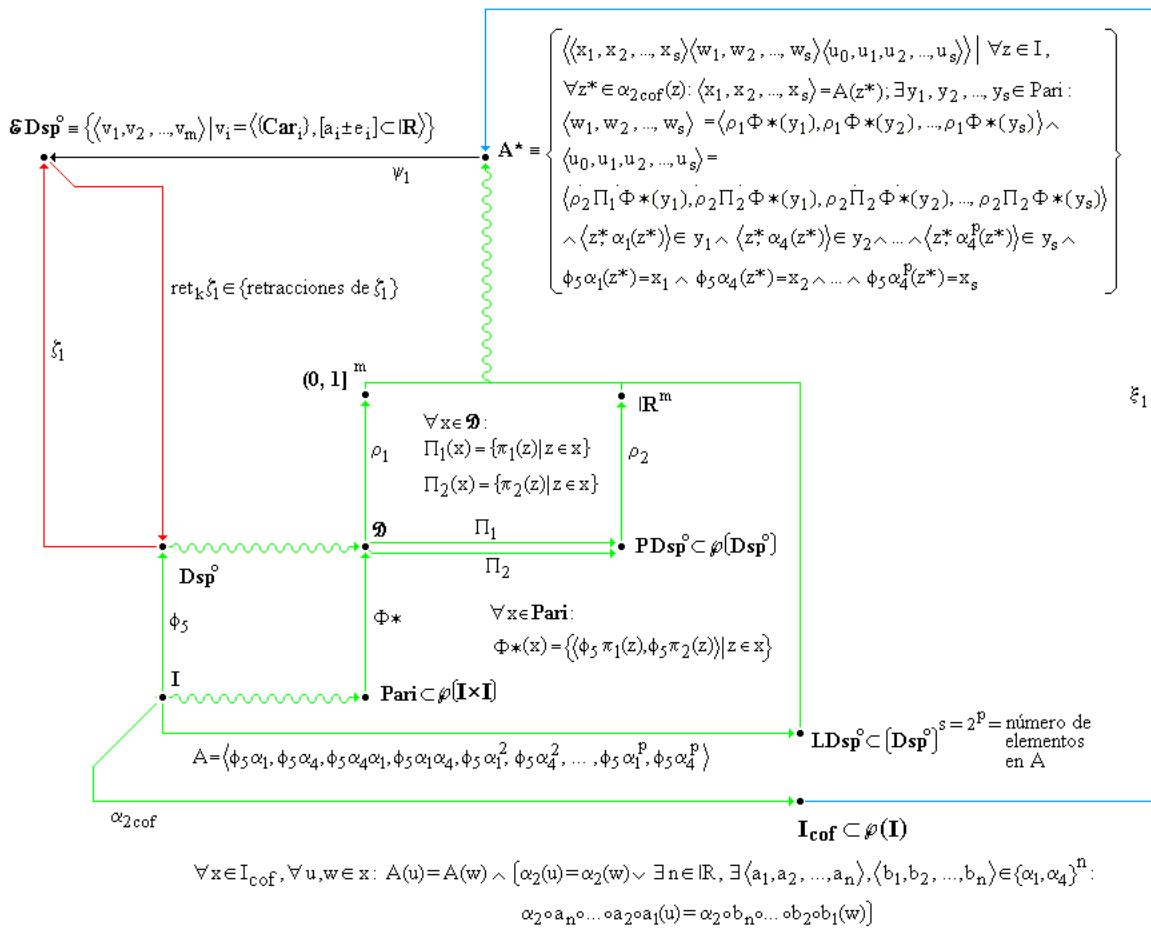


Figura 6.2 Ley de herencia ancestral de Pearson (LHAP)

Entidades de LHAP

Las explicaciones relativas a Dsp° , Pari y \mathcal{D} se dieron en el capítulo 2, al pormenorizar los puntos y flechas de la figura 2.5. $PDsp^\circ$ es un conjunto de conjuntos; sus

saber: 1) la correlación cruzada de órganos y 2) la correlación entre cónyuges, indicativa del apareamiento asortativo (*assortive mating*). La primera se refiere a cosas como la siguiente: la longitud del antebrazo en los hijos está correlacionada con la estatura de los padres. La segunda pone de relieve una especie de selección sexual relativa: no se trata de las preferencias que un sexo, en su conjunto, tenga respecto a un prototipo del sexo opuesto (algo así como los hombres prefieren mujeres retratadas en la revista *Playboy* y las mujeres prefieren a galanes de cine), sino de preferencias del tipo siguiente: las mujeres gordas prefieren a hombres gordos, y las flacas prefieren a los flacos. Si bien Pearson argumenta que una formulación exacta de la herencia ancestral debe contemplar estos dos parámetros, en los ejemplos que utiliza para ilustrar dicha ley los excluye o estipula que su influencia es insignificante.

elementos representan o bien las colecciones de fisonomías de individuos agrupados por generación, o bien grupos de descripciones de ancestros que guardan la misma relación de parentesco con algún grupo de descendientes de cierta generación. Por ejemplo, las descripciones de todos los hijos de la generación i constituyen un elemento de $PDsp^o$, el conjunto de descripciones de todos los abuelos paternos de los individuos de la generación i también es un elemento de $PDsp^o$, etcétera. Por su parte, $LDsp^o$ está constituido por series de descripciones que corresponden a series de individuos, pertenecientes a un mismo linaje que se remontan p generaciones hacia atrás. La idea aquí es congregarse en cada elemento de $LDsp^o$ los talantes heredados de los ancestros de cada organismo en I , de las p generaciones previas. I_{cof} agrupa conjuntos de co-fraternidades, de modo que cada colección alberga individuos cuyos ancestros son del mismo tipo, es decir, presentan descripciones parecidas. La leyenda debajo del punto así lo pone de realce: los antepasados de cualesquiera dos organismos de una misma co-fraternidad tienen semejanzas similares y, además, los individuos de la co-fraternidad son hermanos o bien son de la misma generación (en la leyenda, esto último se indica señalando que tienen ancestros que son hermanos).

Todo elemento del conjunto A^* presenta una estructura del tipo:

$$\langle\langle x_1, x_2, \dots, x_s \rangle \langle w_1, w_2, \dots, w_s \rangle \langle u_0, u_1, u_2, \dots, u_s \rangle\rangle.$$

En la primera subserie, $\langle x_1, x_2, \dots, x_s \rangle$, x_1 es la descripción de las madres de aquellos individuos pertenecientes a alguna co-fraternidad i (dicho en otros términos, todos los organismos en i tienen una madre que acusa la fisonomía x_1), x_2 la descripción de los padres de i y los demás miembros de la secuencia corresponden a las fisonomías de cada ancestro de i , hasta agotar p generaciones previas de ese linaje. Tal como está construido el grafo, x_s equivale al talante del pariente, removido de i p generaciones atrás, siguiendo estrictamente la línea paterna. En fin, el orden de la serie no es tan importante para la estructura de la ley de Pearson (de hecho es un artefacto de la reconstrucción; de igual manera se podría establecer que x_1 delata los rasgos de los padres, x_2 los de las madres, etcétera), pero lo que sí es fundamental es que estén representadas todas las descripciones de los linajes seleccionados (de los linajes de la co-fraternidad en cuestión), por lo menos

hasta la p -ésima generación anterior. De este modo, el número de integrantes del tuplo es $2^p = s$. Cabe aclarar que si bien p parece un tanto arbitrario, tiene cierto sentido: Pearson supone que las características de los ancestros influyen en las del descendiente, pero mientras más lejanos sean los lazos de parentesco, menor será el efecto, hasta llegar a un punto en que es prácticamente insignificante; p , entonces, delata la generación más remota de los antepasados que todavía influyen significativamente sobre los atributos de los descendientes.

En la segunda subserie, $\langle w_1, w_2, \dots, w_s \rangle$, w_k es el vector de correlaciones –es decir, la serie que se compone de la correlación relativa a la característica tipo 1, a la del carácter tipo 2, etcétera- entre la población de descendientes, en la cual se ubican los individuos de la co-fraternidad i , y la población de k -ancestros de esos descendientes. Así, w_1 corresponde al tuplo de correlaciones entre hijos y madres, w_2 al de correlaciones entre hijos y padres, etcétera. No está de más hacer hincapié en que estas correlaciones no son universales, es decir, no es el caso que las habidas entre, por ejemplo, hijos y madres sean fijas a lo largo del tiempo, para todas las generaciones de vástagos y progenitores femeninos. Pueden cambiar: si w_1 es el vector de correlaciones entre hijos de una determinada generación x y las madres de esos retoños, para los organismos de otra generación x^* , la serie de correlaciones de estos respecto a sus madres puede ser w_1^* , distinta de w_1 .

Finalmente, el tercer subtuplo, $\langle u_0, u_1, u_2, \dots, u_s \rangle$, delata los vectores de desviaciones estándar –esto es, la secuencia de valores, donde el primero se corresponde a la desviación de la característica 1, el segundo a la desviación de la característica 2, etcétera- de cada grupo de parentesco: u_0 viene a ser el vector de desviaciones estándar de la generación de descendientes a la que pertenece los individuos i , u_1 es la serie correspondiente a la de las madres de esos hijos, u_2 la de los padres, etcétera.

El punto $\mathcal{E}Dsp^0$ atañe a un conjunto de descripciones ideales o , en el vernáculo biometrista, a la colección de aspectos esperados. Esto último hay que entenderlo en el siguiente sentido: dada una serie de ancestros con tales características, la descripción esperada de los descendientes es z , y z pertenece a $\mathcal{E}Dsp^0$; pero esto no declara que los

descendientes efectivamente acusen un aspecto z . Nótese que los elementos de $\mathcal{E}Dsp^0$ no tienen la misma estructura que los de Dsp^0 ; en lugar de ser una tupla de pares de rótulos de características y valores numéricos, son series de pares de títulos e intervalos. La idea aquí es que el valor esperado para determinado rasgo tiene un cierto rango de variación.

Flechas de LHAP

La saeta A es un tuplo de funciones y composiciones de funciones, cimentadas en las relaciones de maternidad y paternidad, así como en la asignación de fisonomías: $A(x)$ brinda la serie de ancestros –cada uno representado por su descripción– del individuo x , hasta p generaciones atrás. α_{2cof} agrupa a los individuos en co-fraternidades. La flecha Φ^* ya se ha presentado en el capítulo 2, pero no viene mal un recordatorio: simplemente transforma los conjuntos de pares de individuos (pares de parientes) en colecciones de pares de descripciones. Π_1 y Π_2 disgregan los elementos de \mathcal{D} en conjuntos de descripciones simples.

También en el capítulo 2 se mencionó que ρ_1 transmuta conjuntos de pares de fisonomías en vectores de correlaciones. Unos renglones arriba se indicó que la correlación es un parámetro de una distribución bi-variada, como lo es, por ejemplo, la distribución de estaturas en hijos y padres. ρ_1 despeja m de tales parámetros, uno por característica. Por su parte, ρ_2 le atribuye un vector de desviaciones estándar a cada conjunto de descripciones de $PDsp^0$. Sea $x = \{x_1, x_2, \dots, x_p\}$ un integrante de $PDsp^0$, puesto que cada x_i es un tuplo de m características, la desviación estándar del conjunto, en relación al i -ésimo rasgo es:

$$\sqrt{\sum_{k=1}^p \left(\pi_i x_k - \frac{1}{p} \sum_{k=1}^p \pi_i x_k \right)^2}, \text{ donde } \pi_i x_k \text{ es el } i\text{-ésimo carácter de la descripción } x_k. \rho_2$$

confecciona el tuplo de semejantes desviaciones, una por característica.

Las flechas A , Φ^* , Π_1 , Π_2 , ρ_1 y ρ_2 son herramientas necesarias para constituir los componentes de los miembros del conjunto A^* . Por su parte, ξ_1 establece que a toda co-fraternidad le corresponde un elemento de A^* ; ψ_1 toma este elemento y lo convierte en

el valor esperado del grupo en cuestión (es decir, la descripción esperada de la co-fraternidad en cuestión). Supóngase que se trata de la co-fraternidad i , y el elemento de A^* que le corresponde es $\langle\langle x_1, x_2, \dots, x_s \rangle\rangle \langle\langle w_1, w_2, \dots, w_s \rangle\rangle \langle\langle u_0, u_1, u_2, \dots, u_s \rangle\rangle$, entonces:

$$\psi_1 \xi_1(i) = \left\langle \left\langle \left\{ \text{Car}_1 \right\}, \left[\left(\pi_1 w_1 \frac{\pi_1 u_0}{\pi_1 u_1} \pi_2 \pi_1 x_1 + \pi_1 w_2 \frac{\pi_1 u_0}{\pi_1 u_2} \pi_2 \pi_1 x_2 + \dots + \pi_1 w_s \frac{\pi_1 u_0}{\pi_1 u_s} \pi_2 \pi_1 x_s \right) \pm e_1 \right] \right\rangle, \right. \\ \left. \left\langle \left\{ \text{Car}_2 \right\}, \left[\left(\pi_2 w_1 \frac{\pi_2 u_0}{\pi_2 u_1} \pi_2 \pi_2 x_1 + \pi_2 w_2 \frac{\pi_2 u_0}{\pi_2 u_2} \pi_2 \pi_2 x_2 + \dots + \pi_2 w_s \frac{\pi_2 u_0}{\pi_2 u_s} \pi_2 \pi_2 x_s \right) \pm e_2 \right] \right\rangle, \right. \\ \dots \\ \left. \left\langle \left\{ \text{Car}_m \right\}, \left[\left(\pi_m w_1 \frac{\pi_m u_0}{\pi_m u_1} \pi_2 \pi_m x_1 + \pi_m w_2 \frac{\pi_m u_0}{\pi_m u_2} \pi_2 \pi_m x_2 + \dots + \pi_m w_s \frac{\pi_m u_0}{\pi_m u_s} \pi_2 \pi_m x_s \right) \pm e_m \right] \right\rangle \right\rangle$$

$$y \quad e_1 = \pi_1 u_0 \sqrt{1 - \pi_1 w_1 - \pi_1 w_2 - \dots - \pi_1 w_s}, \quad e_2 = \pi_2 u_0 \sqrt{1 - \pi_2 w_1 - \pi_2 w_2 - \dots - \pi_2 w_s}, \\ \dots, \quad e_m = \pi_m u_0 \sqrt{1 - \pi_m w_1 - \pi_m w_2 - \dots - \pi_m w_s}.$$

Las variables e_1, e_2, \dots, e_m corresponden a las desviaciones estándares de las características $1, 2, \dots, m$, pero son desviaciones asignadas a co-fraternidades, a grupos de individuos de linajes seleccionados (otro apelativo biometrista para las co-fraternidades). En aras de la claridad, imagínese que el conjunto P agrupa a todos los individuos de la generación a la cual pertenecen los integrantes de la co-fraternidad i ($i \subset P$); $\pi_1 u_0, \pi_2 u_0, \dots, \pi_m u_0$ son las desviaciones estándares de las m características, en relación a P ; e_1, e_2, \dots, e_m son las desviaciones en relación a i , de modo que $e_k \leq \pi_k u_0$ para cualquier rasgo k , es decir, la variabilidad de la muestra (la co-fraternidad) es menor o igual a la variabilidad de la población (la generación). De hecho, la igualdad sólo ocurre si las correlaciones entre descendientes y ancestros son cero, o bien si la suma de correlaciones da cero. Nótese, además, que las fórmulas de los $e_i (1 \leq i \leq m)$ implican que las correlaciones entre descendientes y ancestros tienden a disminuir conforme aumenta la lejanía del parentesco (la correlación entre padres e hijos suele ser mayor que entre nietos y abuelos, que a su vez es mayor a la que hay entre bisnietos y bisabuelos). O, por lo menos, la suma

de correlaciones debe ser menor o igual a 1; de no ser así habría valores de $e_{i(1 \leq i \leq m)}$ en los números imaginarios. Hay otro aspecto de la ley de Pearson que merece la pena comentar: si bien e_2, \dots, e_m son las desviaciones en atención a la co-fraternidad i , también lo son respecto a cualquier otra co-fraternidad de esa generación. Es decir, dados dos tipos distintos de linajes –imagínese uno donde todos los ancestros son gigantes y gordos, y otro donde son enanos y flacos- el grado de dispersión de los rasgos en uno y otro grupo de descendientes (suponiendo que todos los descendientes son de la misma generación) es el mismo.

La flecha ζ_1 asocia descripciones observadas o efectivas con descripciones esperadas. De hecho, ζ_1 cierra el circuito de LHAP, de modo que $\zeta_1 \phi_5(x) = \psi_1 \xi_1 \alpha_{2\text{cof}}(x)$. Esto último viene a ser el principio guía de LHAP, a saber: la descripción observada o efectiva de cualquier individuo x cae en el rango de la descripción esperada que corresponde a la co-fraternidad a la que pertenece x (y puesto que la co-fraternidad está definida por el tipo de linaje, la descripción real de x se ubica en el rango esperado para su tipo de linaje). Por su parte, la saeta rotulada $\text{ret}_k \zeta_1$ se refiere a una retracción de ζ_1 (el subíndice después de ret pone de relieve que es la k -ésima retracción). No hay una función inversa a ζ_1 , pues Dsp° y $\mathfrak{D}\text{Dsp}^\circ$ no son isomórficos; incluso, es de esperarse que Dsp° consta de más elementos que $\mathfrak{D}\text{Dsp}^\circ$, y que varios integrantes del primer conjunto sean asignados, bajo ζ_1 , al mismo miembro del segundo. Pero sí se pueden postular distintas funciones con dominio $\mathfrak{D}\text{Dsp}^\circ$ y co-dominio Dsp° de tal suerte que, para cualquier elemento z de Dsp° , alguna de estas funciones convierte a $\zeta_1(z)$ de nuevo en z . Tales morfismos son las retracciones de ζ_1 . En consecuencia, si $\zeta_1 \phi_5(x) = \psi_1 \xi_1 \alpha_{2\text{cof}}(x)$ entonces existe una retracción de ζ_1 –llámese $\text{ret}_k \zeta_1$ – tal que: $\phi_5(x) = \text{ret}_k \zeta_1 \psi_1 \xi_1 \alpha_{2\text{cof}}(x)$. Este replanteamiento del principio guía pone de relieve que la descripción esperada, correspondiente a la co-fraternidad del individuo x , es una aproximación a la descripción efectiva de x .

CAPÍTULO 7

CONSTELACIÓN DE LA HERENCIA BIOLÓGICA ENTRE 1865-1902

Los capítulos anteriores han puesto de relieve 20 modelos de la herencia biológica, generados entre 1865 y 1902. A cada uno se le ha hecho una disección minuciosa y se ha destacado su anatomía conceptual. En el presente capítulo se intentará resaltar patrones de variación estructural en el conjunto de estas 20 propuestas. Semejante objetivo obliga a ordenar los modelos, para lo cual existen múltiples posibilidades. De hecho, la secuencia de presentación ya constituye un ordenamiento, aunque un tanto arbitrario. De manera aproximada –pero con notorias excepciones- lo escrito hasta ahora parece trazar una especie de línea temporal burda. Ciertamente, los modelos de la herencia que concibió Mendel son anteriores a los que se pormenorizan en los capítulos 3 y 4; en consecuencia, la susodicha temporalidad de la presentación parece un tanto artificial. No obstante, el esquema de Mendel cobró importancia en medios académicos hasta el año de 1900, cuando el debate en torno a la herencia ya había contemplado la pangénesis darwiniana, las alternativas a ella –sugeridas de manera independiente por Galton y Brooks-, la pangénesis intracelular de DeVries, la continuidad del germoplasma de Weismann y la ley de herencia ancestral de los biometristas.

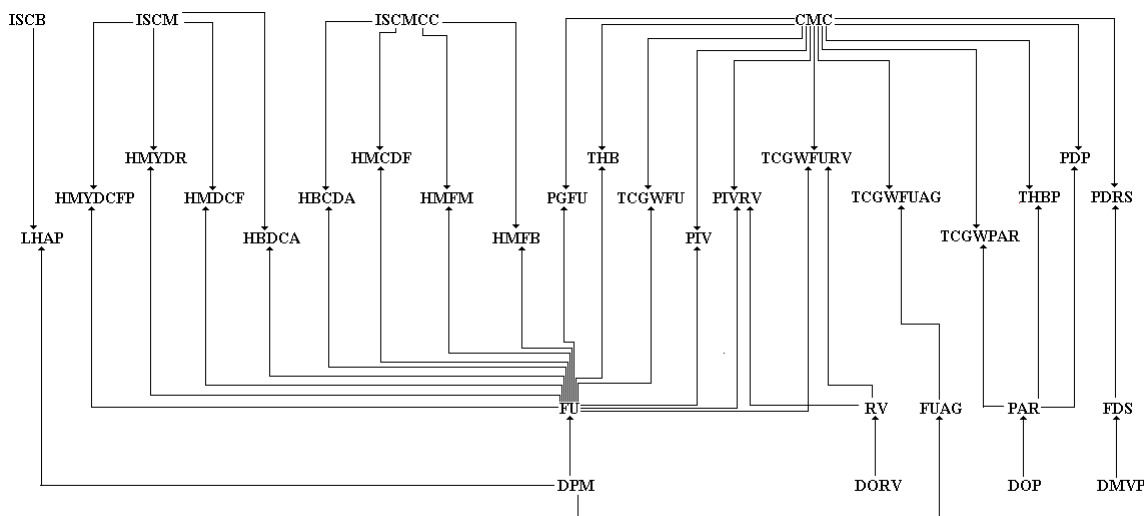


Figura 7.1 Orden parcial de grafos presentados en los capítulos 1 a 6

De cualquier manera, el orden de presentación no cumple con los propósitos que aquí se pretenden. Si bien se pueden inferir tendencias de variación estructural a partir de él, no las

pone de relieve con nitidez. Otra posibilidad es la que se muestra en la figura 7.1: el orden parcial $\langle X, SG \rangle$, obtenido a partir del conjunto de todos los grafos reseñados en los capítulos anteriores (X) y la relación “es subgrafo de” (SG). Así, la flecha entre -por ejemplo- FU y PIV, indica que FU es una subestructura de PIV. Curiosamente, la disposición de los modelos en la parte central (LHAP, HMYDCFP, ..., PDRS) deja entrever un “eje” delatador de una tendencia de variación estructural, en lo concerniente a las subestructuras indicativas de la descendencia, la reproducción y el tipo de descripciones de los individuos. Pero dicha dirección es arbitraria: existen múltiples formas válidas de diagramar $\langle X, SG \rangle$, y no todas ponen de relieve la misma tendencia de variación estructural, ni el mismo ordenamiento de modelos de la herencia en el “eje” que surca los maximales del orden parcial.

Ahora bien, la figura 7.1 está dispuesta de tal modo que hay el menor cruce posible de flechas; de hecho, sólo hay uno. Este criterio estético no es relevante para $\langle X, SG \rangle$, pero sí brinda una suerte de confort visual que facilita asimilar las relaciones entre tipos de descendencia, reproducción, descripción con base en rasgos heredables y modelos de la herencia. Aún con semejante criterio, hay cabida a reorganizaciones de la figura 7.1: el bloque que emana de ISCMCC puede ir a la izquierda de aquel que surge de ISCM; en lugar de colocar HMYDCFP, HMYDR, HMDCF y HMDCA en este orden, se podrían haber situado conforme a la secuencia HMYDR, HMDCA, HMYDCFP y HMDCF; las ramas $DPM \rightarrow LHAP \leftarrow ISCB$ podrían figurar a la derecha de $CMC \rightarrow PDRS \leftarrow FDS \leftarrow DVPM$, y otras cosas por el estilo. De cualquier manera, el arreglo en atención al menor número de líneas cruzadas limita los “ordenamientos” de modelos en la porción central de la figura 7.1.

¿Acaso estos “ejes” son meros artificios, o ponen al descubierto asuntos importantes para el análisis meta-científico? Es probable que encierren algo más de información: quizá reflejen o estén correlacionados con cambios en los estilos de razonamiento, las destrezas instrumentales y otros factores relativos a las actuaciones de los científico que desarrollaron y debatieron las entidades teóricas en cuestión. Quizá incluso dejen entrever dimensiones sociales que trascienden el ámbito del laboratorio. No es descabellado pensar que distintas porciones de la gradación pongan de relieve una sucesión reveladora de contextos intelectuales. En fin, la lista de deseos es amplia, pero conviene proceder con cautela pues también puede suceder que la variación estructural no dé licencia para mayores especulaciones: solamente se registra la tendencia y punto. Diversas disciplinas científicas

han utilizado enfoques gradentialistas –por darles un nombre- similares al que aquí se propone, a continuación se presentan dos casos.

1. Dos ejemplos del enfoque gradentialista

Ecología de comunidades y gradientes ambientales

La ecología –en particular, la ecología vegetal- ha desarrollado el denominado “análisis de gradientes” para revelar patrones de diversidad, composición de especies, productividad, etcétera, de comunidades bióticas, en relación a direcciones de variación ambiental (Curtis & McIntosh, 1951; Whittaker, 1956, 1967; ter Braak & Prentice, 1988). A modo de ilustración sencilla, supóngase un observador del paisaje, situado en la cima de una montaña: a sus pies ve un mosaico de colores, tonalidades de verde que indican zonas de diversas composiciones florísticas. El observador podría clasificar los “granos” del mosaico en tipos (por ejemplo, ubicar todos los verdes claros en un grupo, los tonos intermedios en otro y los verdes oscuros en una tercera categoría); luego, podría ubicar sitios donde realizar colectas de especímenes –de modo que tales localidades sirvan de representantes de las clases de color que ha definido-, bajar de la montaña, proceder con las colectas y a la vez anotar información adicional relativa a los rasgos topográficos del sitio, a ciertas características del suelo, etcétera. Ya con todos estos datos reunidos, podría elaborar una tipología de la vegetación estudiada, es decir, proponer tipos de vegetación que se correspondan con las clases de color que definió en la cima. Pero ya no estarían definidos solamente por su reflectancia, sino también por otros asuntos de mayor significado ecológico, a saber: la composición florística, las especies que dominan el dosel, el valor de ciertos indicadores edáficos, etcétera.

El investigador también podría proceder de otra manera: ubicar los granos del mosaico en una banda, por ejemplo del verde más claro al más oscuro, de modo que la gama pone de relieve cambios paulatinos de tonalidad. Luego bajar de la montaña, realizar los muestreos requeridos y una vez obtenidos los datos, en lugar de elaborar una tipología, representar la vegetación en un esquema que ponga de relieve el cambio de composición

florística en relación a un gradiente constituido por una combinación compleja de factores edáficos, micro-climáticos, bióticos, etcétera, es decir, en relación a un gradiente ambiental.

Ejes de variación cultural en la antropología : el susto en la sierra norte de Puebla.

Signiorini (1982) empleó una metodología gradualista para estudiar una enfermedad popular denominada *susto*. Realizó su investigación en un municipio de la sierra norte de Puebla, México, donde conviven indígenas nahuas y pobladores mestizos, y encontró que las descripciones del *susto* dadas por sus informantes variaban de manera considerable. Para darle sentido a semejante diversidad, el antropólogo propuso la existencia de un gradiente de aculturación -desde la población monolingüe nahua de pequeñas rancherías, hasta los pobladores mestizos, monolingües del castellano, de la cabecera municipal-, y ordenó los relatos del susto en relación a dicho eje.¹ El ejercicio puso de relieve una tendencia de descomposición estructural, por llamarla de alguna manera, de la nosología del *susto* conforme más asimilado a la cultura mestiza nacional fuese el informante. Así, los entrevistados de mayor raigambre indígena señalaban la existencia de un complejo de entidades anímicas (*tonalli*) en el cuerpo humano, las cuales pueden desprenderse de la carne y quedar atrapadas por algún *aire* (el concepto de *aire* es sumamente complejo, pero en este contexto se refiere a una deidad del inframundo). Esto desencadena un proceso morboso cuya terapia descansa en recuperar el *tonalli* mediante ofrendas a la deidad en cuestión (ceremonia denominada *levantar la sombra*). En el otro extremo del gradiente, entre los mestizos más “occidentalizados”, el *susto* se reconoce como una enfermedad real, pero ya sin los elementos relativos a entidades anímicas y dioses inframundanos. Simplemente se indica que a raíz de una situación peligrosa –por ejemplo, un conato de accidente automovilístico- el sujeto sufre una alteración emocional que lo enferma. Entre estos dos polos, el *susto* toma formas que conservan ciertos elementos de la creencia indígena tradicional, pero simplificada y en ocasiones con matices europeizantes. Por ejemplo, el complejo de entidades anímicas se

¹ Cabe señalar que si bien Signiorini postula el gradiente de aculturación, no pone muy en claro cómo se construye, es decir, no pormenoriza cómo se combinan las variables socio-económicas y etnográficas privilegiadas para dar la gradación. No obstante, señala dos indicadores: la distancia entre el asentamiento donde vive el informante y la cabecera municipal (entre más lejos, menor es el grado de aculturación), el tipo de vivienda (construcciones de madera con techo de teja son indicativas de identidad nahua).

reduce a una sola alma, o el agente causal es un demonio, con las connotaciones negativas del infierno cristiano que no se corresponden con el inframundo nahua tradicional.

2. Generalidades del enfoque gradualista

¿Cuál es la similitud entre estos dos ejemplos, tomados de disciplinas tan distintas como lo son la ecología y la etnografía? De alguna manera, postulan que ordenar los objetos (o sujetos) de estudio bajo un determinado criterio estructural -de modo que la ordenación expresa un cambio gradual (gradual en un sentido relativo) de ese indicador estructural-, permite inferir –o por lo menos promete que tal inferencia es posible- cambios graduales en otros indicadores estructurales de los objetos. Así, la serie relativa a la tonalidad verdosa de los sitios de muestreo –en el ámbito de la ecología- delata una serie de cambio florístico que, a su vez, delata una serie de cambio ambiental (es decir, de variables bióticas y abióticas distintas a la composición florística). En lo referente a los informantes de Signiorini, el orden que resalta la variación estructural y gradual del *susto* se corresponde con una secuencia de estados de aculturación.

Aquí vale la pena ahondar un poco en la noción de estructura y en sus niveles de integración. En ecología, el sitio de muestreo es, en primer lugar, una área delimitada por el investigador, mediante criterios aceptados por su disciplina; a la vez, es un lugar donde se yerguen un conjunto de plantas, dispuestas en un arreglo espacial; más aún, es un espacio donde operan y han operado una multiplicidad de procesos físicos, químicos y biológicos específicos. Todos estos aspectos constituyen la estructura del sitio. Por su parte, el informante de Signiorini está subrogado por un relato acerca del *susto*, -más aún, el ensamblado de descriptores de la enfermedad que subyacen a tal narración-, así como por una multiplicidad de vivencias específicas y procesos psicológicos específicos que operan y han operado en él.

Puesto que el acceso a la estructura total del objeto (o sujeto) es básicamente imposible (sólo una especie de “sabelotodo cósmico” tendría acceso a ella) es menester recurrir a diversas abstracciones, donde cada una privilegia ciertos rasgos particulares y discrimina otros. La tarea de comunicar tales abstracciones se ve facilitada si destacan cierta semejanza en el tipo de descriptores empleados, descriptores que se refieren a una faceta de la

estructura de los objetos. Así, el sitio de muestro ecológico *qua* ensamble florístico es la representación de ese sitio en un nivel de integración estructural relativo a la composición de especies; la descripción del *susto* en términos de la etiología, sintomatología, pronosis y tratamiento es la representación del informante en el nivel de integración estructural relativo a lo que él sabe (o quiere comunicar) del padecimiento.

La similitud entre los casos presentados arriba (ecología y antropología) es que ponen en paralelo dos tendencias de variación, pero de distintos niveles de integración estructural. Y pareciera que una de las tendencias se refiere a cosas más íntimas de los objetos (sujetos) o más relevantes en la identificación de esos objetos (sujetos), mientras que la segunda tendencia alude a cuestiones del ambiente en que están imbuidos. Da la impresión de que los grados de aculturación de los informantes de Signiorni constituyen los medios psico-sociales que modulan las diversas caracterizaciones del *susto*, en cuanto a causalidad, sintomatología, etcétera. O bien, una multiplicidad de factores bio-físico-químicos operantes en una localidad, modulan la composición florística de la vegetación en ese lugar.

En términos abstractos, el procedimiento gradentalista consiste en seis pasos, reseñados a continuación:

1) Se determina un conjunto de objetos, $\{X_1, X_2, \dots, X_n\}$, de modo que cada X_i es, a su vez, un conjunto de estructuras (aquí “estructura” es casi sinónimo de “propiedad”), muchas de las cuales son compartidas por los n objetos. Sin embargo, hay una clase de estructuras que le confiere a cada objeto una identidad precisa. Por lo general, esta clase corresponde a un conjunto de localizadores espacio-temporales, onomásticos u onomásticos-temporales. Tratándose de sitios de muestreo, por ejemplo, se refiere a las duplas del tipo \langle posición geográfica del sitio, fecha en que se realizó el muestreo \rangle ; tratándose de informantes de algún estudio antropológico, se refiere a rótulos como \langle nombre del informante, fecha del testimonio \rangle .² Désígnese X^{id} al conjunto de tales indicadores identitarios, de modo que: i)

² El marcador temporal es importante, pues las estructuras que componen al objeto en cuestión pueden cambiar con el tiempo: la vegetación en pie de un sitio puede cambiar sensiblemente; el testimonio dado por un informante puede cambiar de manera notoria en diferentes momentos de su vida. Pero no siempre es el caso, si el objeto en cuestión es un texto –supóngase una nota periodística– el contenido del texto no cambia, queda fosilizado en una hemeroteca.

$X_i^{\text{id}} \subset \bigcup_{i=1}^n X_i$; ii) $\{X_1^{\text{id}}, X_2^{\text{id}}, \dots, X_n^{\text{id}}\} \subset \wp(X^{\text{id}})$; iii) para cualesquiera
 $X_i^{\text{id}}, X_j^{\text{id}} \in \{X_1^{\text{id}}, X_2^{\text{id}}, \dots, X_n^{\text{id}}\}$, donde $i \neq j$, sucede que $X_i^{\text{id}} \cap X_j^{\text{id}} = \emptyset$; iv) si $i \neq j$ entonces
 $X_j^{\text{id}} \not\subset X_i \supset X_i^{\text{id}}$.

2) Se establece que es posible inducir una partición de $\bigcup_{i=1}^n X_i$ mediante una relación de
 equivalencia R , donde xRy indica que x es el mismo tipo de estructura que y . Por supuesto,
 X^{id} es un conjunto de la partición, pero no es el único.

3) A partir de $\{X_1, X_2, \dots, X_n\}$ se derivan otras dos colecciones, $\{X_1^\circ, X_2^\circ, \dots, X_n^\circ\}$ y
 $\{X_1^*, X_2^*, \dots, X_n^*\}$, tal que:

$$X_i^\circ \subset X_i \supset X_i^*;$$

$$X_i^\circ \cap X_i^* = X_i^{\text{id}};$$

para toda $\langle x, y \rangle \in \left(\bigcup_{i=1}^n (X_i^\circ - X_i^{\text{id}}) \right)^2$ se cumple xRy ;

para toda $\langle x, y \rangle \in \left(\bigcup_{i=1}^n (X_i^* - X_i^{\text{id}}) \right)^2$ ocurre xRy ,

para toda $\langle x, y \rangle \in \left(\bigcup_{i=1}^n (X_i^\circ - X_i^{\text{id}}) \right) \times \left(\bigcup_{i=1}^n (X_i^* - X_i^{\text{id}}) \right)$ no se cumple xRy ,

para todo X_i° en $\{X_1^\circ, X_2^\circ, \dots, X_n^\circ\}$ existe al menos un X_k° -también en $\{X_1^\circ, X_2^\circ, \dots, X_n^\circ\}$ - para
 el cual se cumple $X_i^\circ \cap X_k^\circ \neq \emptyset$ y, de manera paralela,

para todo X_i^* en $\{X_1^*, X_2^*, \dots, X_n^*\}$ existe al menos un X_k^* -también en $\{X_1^*, X_2^*, \dots, X_n^*\}$ - para
 el cual se cumple $X_i^* \cap X_k^* \neq \emptyset$.

Las condiciones establecidas en el tercer paso garantizan la existencia de un isomorfismo $F: \{X_1^\circ, X_2^\circ, \dots, X_n^\circ\} \rightarrow \{X_1^*, X_2^*, \dots, X_n^*\}$, donde $F(X_i^\circ) = X_i^*$. Bien, el método continúa con los siguientes pasos:

4) Para cualesquier dos X_i° y X_k° en $\{X_1^\circ, X_2^\circ, \dots, X_n^\circ\}$ y cualesquier dos X_i^* y X_k^* en $\{X_1^*, X_2^*, \dots, X_n^*\}$, confeccionar sendos índices de disimilitud, $\text{dis}^\circ(X_i^\circ, X_k^\circ)$ y $\text{dis}^*(X_i^*, X_k^*)$.

De manera intuitiva, uno podría establecer un criterio de disimilitud que tomara en cuenta grados de semejanza, para evitar diferencias triviales (una cosa es disímil a todo lo que no sea ella misma). Esto supone una escala, que bien puede ser ordinal simple (muy disimilar, medianamente disimilar, poco disimilar, idéntico) o presentar subdivisiones más finas, hasta poner las diferencias en escalas numéricas continuas.

5) A partir de $\{X_1^\circ, X_2^\circ, \dots, X_n^\circ\}$, construir la serie $\langle X_{i_1}^\circ, X_{i_2}^\circ, \dots, X_{i_n}^\circ \rangle$ de modo que:

$\{i_1, i_2, \dots, i_n\}$ es una permutación de $\{1, 2, \dots, n\}$;

para toda k en $\{1, 2, \dots, n\}$, ocurre que $\text{dis}^\circ(X_{i_k}^\circ, X_{i_{k+1}}^\circ) \preceq \text{dis}^\circ(X_{i_k}^\circ, X_{i_{k+2}}^\circ)$, donde el signo

\preceq indica que la semejanza entre $X_{i_k}^\circ$ y $X_{i_{k+2}}^\circ$ es mayor o igual a la semejanza entre

$X_{i_k}^\circ$ y $X_{i_{k+1}}^\circ$;

$\langle X_{i_1}^\circ, X_{i_2}^\circ, \dots, X_{i_n}^\circ \rangle$ tiene una interpretación empírica no trivial.

6) Confeccionar la serie $\langle F(X_{i_1}^\circ), F(X_{i_2}^\circ), \dots, F(X_{i_n}^\circ) \rangle$ y evaluar si la secuencia:

$\langle \text{dis}^*(F(X_{i_1}^\circ), F(X_{i_2}^\circ)), \text{dis}^*(F(X_{i_2}^\circ), F(X_{i_3}^\circ)), \dots, \text{dis}^*(F(X_{i_{n-1}}^\circ), F(X_{i_n}^\circ)) \rangle$

presenta un patrón sistemático (constante, monotónica, bitónica, etcétera). En caso de ser así, la tendencia de variación estructural representada por $\langle X_{i_1}^*, X_{i_2}^*, \dots, X_{i_n}^* \rangle$ puede ser interpretada con base en la tendencia de variación subrogada por $\langle X_{i_1}^\circ, X_{i_2}^\circ, \dots, X_{i_n}^\circ \rangle$ y viceversa.

El enfoque supone que el ordenamiento $\langle X_{i_1}^\circ, X_{i_2}^\circ, \dots, X_{i_n}^\circ \rangle$ funge como un referente: se sabe con claridad cuál es la tendencia representada, y sirve de parapeto para evaluar si acaso esa propensión se desglosa en otras cuestiones, enmarcadas en el patrón $\langle X_{i_1}^*, X_{i_2}^*, \dots, X_{i_n}^* \rangle$. Pero nótese que no es menester el mismo comportamiento de las similitudes en las secuencias:

$$\langle \text{dis}^\circ(X_{i_1}^\circ, X_{i_2}^\circ), \text{dis}^\circ(X_{i_2}^\circ, X_{i_3}^\circ), \dots, \text{dis}^\circ(X_{i_{n-1}}^\circ, X_{i_n}^\circ) \rangle \text{ y}$$

$$\langle \text{dis}^*(F(X_{i_1}^\circ), F(X_{i_2}^\circ)), \text{dis}^*(F(X_{i_2}^\circ), F(X_{i_3}^\circ)), \dots, \text{dis}^*(F(X_{i_{n-1}}^\circ), F(X_{i_n}^\circ)) \rangle.$$

Para ilustrar, considérese el ejemplo hipotético de la tabla 7.1. Se trata de once objetos descritos por tres variables numéricas -P₁, P₂ y Z-, donde Z corresponde a un factor de un cierto tipo, distinto a la clase en la cual se ubican P₁ y P₂. El *i*-ésimo objeto, descrito en términos de P₁ y P₂, se representa como O^P_{*i*}; pero figura como O^Z_{*i*} si está identificado en términos de Z.

TABLA 7.1											
	O ^P ₁	O ^P ₂	O ^P ₃	O ^P ₄	O ^P ₅	O ^P ₆	O ^P ₇	O ^P ₈	O ^P ₉	O ^P ₁₀	O ^P ₁₁
Atributo P ₁	82	107	130	150	165	173	164	149	129	107	82
Atributo P ₂	130	107	82	57	33	17	32	56	82	107	130
	O ^Z ₁	O ^Z ₂	O ^Z ₃	O ^Z ₄	O ^Z ₅	O ^Z ₆	O ^Z ₇	O ^Z ₈	O ^Z ₉	O ^Z ₁₀	O ^Z ₁₁
Atributo Z	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11

Supóngase que el ordenamiento en atención al atributo Z pone de relieve una tendencia de variación estructural en la población de ejemplares, ya bien asentada y de reconocida significancia. Sea $\text{dis}^z(O_i^z, O_j^z) = |z_i - z_j|$ la desemejanza (en realidad, una distancia) entre O_i^z y O_j^z (z_i es el valor que toma Z en O_i^z), y sea $\text{dis}^p(O_i^p, O_j^p) = |p_{i1} - p_{j1}| + |p_{i2} - p_{j2}|$ la disimilitud entre O_i^p y O_j^p (p_{i1} es el valor de P_1 en O_i^p). En el ordenamiento $\langle O_1^z, O_2^z, \dots, O_{11}^z \rangle$ sí ocurre que $\text{dis}^z(O_i^z, O_{i+1}^z) \leq \text{dis}^z(O_i^z, O_{i+2}^z)$; pero en $\langle O_1^p, O_2^p, \dots, O_{11}^p \rangle$, hay una violación a $\text{dis}^p(O_i^p, O_{i+1}^p) \leq \text{dis}^p(O_i^p, O_{i+2}^p)$. De hecho, $\text{dis}^p(O_5^p, O_6^p) = 24$, mientras que $\text{dis}^p(O_5^p, O_7^p) = 2$. Pero, la serie $\langle \text{dis}^p(O_1^p, O_2^p), \text{dis}^p(O_2^p, O_3^p), \dots, \text{dis}^p(O_{10}^p, O_{11}^p) \rangle$ sí pone de realce una tendencia sistemática, a saber: $\langle 48, 48, 45, 39, 24, 24, 39, 46, 47, 48 \rangle$, hay una disminución, seguido de un aumento. En relación al orden, las disimilitudes perfilan una distribución bitónica, la cual es un reflejo de las distribuciones bitónicas, pero en sentido opuesto, de P_1 y P_2 .

Ahora bien, no siempre se cuenta con un ordenamiento de referencia, sólo se tiene información –detallada si se quiere– sobre los n objetos, para un nivel de integración estructural, sin aún vislumbrar un orden. Es menester realizar un ejercicio exploratorio que ponga de relieve tendencias de variación significativas. El resultado puede servir de pista para investigar qué otros ámbitos estructurales están en sintonía con el mejor conocido. Aquí hay una apuesta, a saber: entre todas las relaciones y procesos que conforman a una entidad, hay una clase de ellas que son “indicadoras” de las demás, o de un subconjunto importante de las demás. Para decirlo en términos de los ejemplos de arriba, la vegetación en pie es un indicador de otras fuerzas ambientales que se cierran sobre el sitio (mientras que la concentración de molibdeno en el suelo seguramente indica muy poco); el relato que da una persona acerca de cómo está constituido el mundo, revela algo sobre la inserción social de ese sujeto. Por tanto, el enfoque gradualista presenta dos modalidades: una referencial, en tanto que se construyen ordenaciones con base en una serie de referencia; la otra exploratoria, en cuanto apunta a revelar tendencias de variación estructural, sin contar con un referente previo.

3. Generalidades sobre la construcción de espacios a partir de una colección de objetos

La idea de disimilitud (o semejanza) sirve bien al propósito exploratorio. Pero determinar cuán disímil es una entidad respecto a otra no es tarea tan fácil. Si están marcadas

por sólo un atributo variable, por ejemplo tamaño, no parece haber mayor problema en la confección de un orden, de más pequeño a mas grande (o a la inversa). En cambio, si un mismo nivel de integración se define con base en varios descriptores, probablemente existan múltiples tendencias de variación estructural en la población de entidades, para ese nivel. Cómo ponerlas de realce presenta dificultades e implica la construcción de un espacio de mayor dimensionalidad.

Elaborar una disimilitud (o semejanza) entre objetos multifacéticos exige responder a la pregunta ¿qué es una disimilitud? A grandes rasgos, es una función que, a todo par de cosas, les asigna una magnitud. La similitud también es una función de este tipo, pero su regla de asignación es la imagen especular de la regla para la disimilitud. Nada impide establecer una función *disim*, tal que: para toda A y B, si $A = B$ entonces $disim(\langle A, B \rangle) = 0$, pero si $A \neq B$ entonces $disim(\langle A, B \rangle) = a$ la constante x . Sin embargo, *disim* es una similitud trivial, sólo establece diferencias, pero no grados de diferencia. Para el propósito de revelar tendencias de variación estructural en un conjunto de entidades, sirve de muy poco, pues precisamente lo que se requiere es un índice graduado de desemejanza.

El problema no tiene una solución única, pero antes de entrar en fórmulas algebraicas específicas (la estadística ofrece una plétora de posibilidades), conviene enmarcar la construcción de espacios en términos cualitativos. Borsuk y Szmielew (1960) y Gärdenfors (2000) han puesto de relieve que a partir de un conjunto de objetos (O), una relación triádica (I) y una tetrádica (E) -ambas sobre los elementos de O-, es posible construir una estructura geométrica $S = \langle O, I, E \rangle$, donde:

1) $I \subset O \times O \times O$ tal que para todo $w, x, y, z \in O$:

si $\langle x, y, z \rangle \in I$ entonces $z \neq x \neq y \neq z$;

si $\langle x, y, z \rangle \in I$ entonces $\langle z, y, x \rangle \in I$;

si $\langle x, y, z \rangle \in I$ entonces $\langle y, x, z \rangle \notin I$;

si $\langle w, x, y \rangle \in I \wedge \langle x, y, z \rangle \in I$ entonces $\langle w, x, z \rangle \in I$;

si $\langle w, x, z \rangle \in I \wedge \langle x, y, z \rangle \in I$ entonces $\langle w, x, y \rangle \in I$;

(i \wedge ii) \wedge (iii \vee iv \vee v).

2) $E \subset O \times O \times O \times O$ tal que para todo $u, v, w, x, y, z \in O$:

si $\langle x, x, y, z \rangle \in E$ entonces $y = z$

$\langle x, y, y, x \rangle \in E$

si $\langle u, v, w, x \rangle \in E \wedge \langle u, v, y, z \rangle \in E$ entonces $\langle w, x, y, z \rangle \in E$

si $\langle u, v, w \rangle \in I \wedge \langle x, y, z \rangle \in I \wedge \langle u, v, x, y \rangle \in E \wedge \langle v, w, y, z \rangle \in E$ entonces $\langle u, w, x, z \rangle \in E$

Estas dos relaciones establecen las reglas para configurar los elementos pertenecientes a O en un espacio: I pone de relieve la interposición de un objeto entre otros dos, mientras que E expresa en términos cualitativos la igualdad de separación entre pares de objetos. Ahora bien, todo esto es en términos muy generales, y tal como está puesto el asunto, hay cabida a múltiples posibilidades geométricas. Los rubros $i - v$ de la relación I se cumplen en la geometría euclídea, y también operan en ciertas estructuras discretas, como son los árboles. Ciertamente, el inciso iii es falso en el caso de los grafos cíclicos, pero gracias al apartado vi , hay lugar para ellos, pues no es menester la veracidad de iii . Por supuesto, se puede restringir I y así limitar las posibilidades geométricas de S .

De cualquier manera, la interposición es la piedra angular del concepto de línea. Una línea L_{ac} , que pasa por los puntos a y c , está constituida (además de los puntos a y c) por el conjunto de puntos b tal que $\langle a, b, c \rangle$ o $\langle b, a, c \rangle$ o $\langle a, c, b \rangle$ es integrante de I . Por su parte, un plano puede definirse a partir de la interposición y la definición de línea. Para ello es necesario estipular dos condiciones, a saber: 1) un punto b yace entre un punto a y una línea L —representese (a, b, L) — cuando existe al menos un punto c en L tal que $\langle a, b, c \rangle \in I$; y 2) una línea L está entre los puntos a y c (a, L, c) cuando existe al menos un punto b en L tal que $\langle a, b, c \rangle \in I$. Entonces, para tres puntos no-colineales a, b, c , un plano está definido por el conjunto de puntos d tal que: (a, d, L_{bc}) o (b, d, L_{ac}) o (c, d, L_{ab}) o (d, a, L_{bc}) o (d, b, L_{ac}) o (d, c, L_{ab}) o (a, L_{bc}, d) o (b, L_{ac}, d) o (c, L_{ab}, d) . Por supuesto, estas son formas muy abstractas o “débiles” de línea y plano, las cuales se pueden aterrizar o concretar en diversas geometrías específicas. Claro que plantadas en una geometría no euclidiana pueden adquirir formas muy distintas a las líneas y planos euclidianos.

Si bien I y E relacionan los elementos de O , no lo hacen con base en la estructura interna de dichos integrantes. Este es el cometido de la disimilitud, la cual asigna una magnitud a cada par de objetos, según sus diferencias de atributos. Claro que esto supone ya un desarrollo intelectual más elaborado: supone una tipología de rasgos, quizá algunos

estándares que sirvan de base comparativa, un sistema de unidades, operaciones establecidas para concatenar objetos; en fin, supone la existencia de un aparato teórico y práctico tocante a la medición. En la expresión más simple de tales sistemas –como suele ser el caso en fases iniciales de una ciencia empírica-, la caracterización de las entidades de interés es con base en la presencia o ausencia de unas u otras propiedades, ya bien identificadas, y el cotejo entre objetos se finca en el número de cualidades compartidas. No es la intención aquí de ahondar en las medidas y sus condiciones de realización, simplemente se anota que para establecer diferencias con base en magnitudes, es menester algún dispositivo de medición. Pero sí conviene hacer hincapié en que, una vez definido algún índice de desemejanza, hay lineamientos más precisos para la construcción de espacios, en los cuales plasmar un conjunto de objetos. A continuación se muestra una posible estructura geométrica que incorpora una noción de disimilitud; conviene prestar atención en el efecto que tal inclusión tiene sobre las relaciones I y E. Sea $S^* = \langle O, I, E, \mathbb{N}, dis \rangle$ donde:

$$0) \langle O, I, E \rangle = S$$

$$1) dis: O \times O \rightarrow \mathbb{N} \text{ tal que:}$$

$$\text{para toda } x \in O, \text{ } dis \langle x, x \rangle = 0;$$

$$\text{para toda } x, y \in O, x \neq y: \text{ } dis \langle x, y \rangle = dis \langle y, x \rangle > 0;$$

$$2) I \subset O \times O \times O \text{ tal que para todo } x, y, z \in O:$$

$$\text{si } \langle x, y, z \rangle \in I \text{ entonces } z \neq x \neq y \neq z;$$

$$\langle x, y, z \rangle \in I \text{ si y sólo si } dis \langle x, y \rangle + dis \langle y, z \rangle = dis \langle x, z \rangle;$$

$$3) E \subset O \times O \times O \times O \text{ tal que para todo } w, x, y, z \in O:$$

$$\langle w, x, y, z \rangle \in E \text{ si y sólo si } dis \langle w, x \rangle = dis \langle y, z \rangle.$$

Aquí, \mathbb{N} se refiere a los números naturales y *dis* es una función que confiere un número a todo par de objetos, indicativo de la diferencia entre los miembros de la pareja, según los atributos de cada uno. Gracias a *dis*, la relación I del rubro 2 pone límites a las posibilidades de interposición. De cualquier manera, la relación respeta los primeros cinco incisos, estipulados para la I de S. Por su parte, la E de S^* recupera las condiciones establecidas para esa relación en la estructura S, pero la inclusión de *dis* hace más explícito

qué tétradas son válidas. Huelga decir que S^* da cabida a espacios no-métricos, pues no se enfatiza la desigualdad triangular entre tres objetos no-colineales.

Considérese, ahora, la estructura $S^{**} = \langle O, I, E, \mathbb{R}, dist \rangle$:

0) $\langle O, I, E \rangle = S$

1) $dist: O \times O \rightarrow \mathbb{R}$ tal que:

para toda $x \in O$, $dist(\langle x, x \rangle) = 0$;

para toda $x, y \in O$, $x \neq y$: $dist(\langle x, y \rangle) = dist(\langle y, x \rangle) > 0$;

para toda $x, y, z \in O$, $z \neq x \neq y \neq z$, $dist(\langle x, y \rangle) + dist(\langle y, z \rangle) \geq dist(\langle x, z \rangle)$;

2) $I \subset O \times O \times O$ tal que para todo $x, y, z \in O$:

si $\langle x, y, z \rangle \in I$ entonces $z \neq x \neq y \neq z$;

$\langle x, y, z \rangle \in I$ si y solo si $dist(\langle x, y \rangle) + dist(\langle y, z \rangle) = dist(\langle x, z \rangle)$;

3) $E \subset O \times O \times O \times O$ tal que para todo $w, x, y, z \in O$:

$\langle w, x, y, z \rangle \in E$ si y sólo si $dist(\langle w, x \rangle) = dist(\langle y, z \rangle)$.

En este caso, la función $dist$ establece distancias entre los objetos de O , e induce el espacio métrico S^{**} . Muchos índices de disimilitud cumplen con los requisitos del apartado 1 y, en consecuencia, fungen como distancias. Incluso, la ya mencionada $disim$, donde la desemejanza de un objeto consigo mismo es cero y con otro objeto es una constante, se sujeta a los lineamientos del primer inciso. Si bien $disim$ promueve un espacio métrico, no es suficiente para generar una estructura del tipo S^{**} , ya que no cumple con lo dicho en 2 y, por ende, no da lugar a la relación de interposición. Pero todas las funciones del tipo $dist(\langle x, z \rangle) = \sqrt[r]{(A + B)^r}$, donde A es el número de atributos de x que no comparte z , B es el número de atributos de z que no comparte x y r es un número natural mayor o igual a 1, se ajustan a los requisitos de S^{**} . Ahora bien, tales fórmulas suponen que los objetos de O están representados como conjuntos o series de rasgos nominales (presencia-ausencia). Si acaso los atributos en cuestión se prestan a ser representados como n variables numéricas, la ecuación adopta la forma:

$$\text{dist}((x, z)) = r \sqrt{\sum_{i=1}^n |a_{ix} - a_{iz}|^r}, \text{ donde } a_{ix} \text{ es el valor del } i\text{-ésimo atributo en el objeto } x \text{ y } a_{iz} \text{ es}$$

el valor que toma ese descriptor en el objeto z .

En fin, la determinación de la disimilitud y la estructura geométrica en la cual se configuran los objetos de O es una cuestión abierta; no hay una respuesta buena para toda ocasión. Pero la falta de una solución exacta no desmerita el propósito exploratorio del ejercicio.³ Una vez obtenidas todas las similitudes entre todas las entidades de interés, se pueden plasmar puntos -representativos de dichas entidades- en constelaciones que preservan las relaciones de semejanza, y de ahí se pueden descubrir tendencias de variación estructural interesantes, que con la mera colección O no se hubieran detectado. Al respecto, el siguiente ejemplo es sugestivo: si se tiene una tabla de distancias, a vuelo de pájaro, entre todas las ciudades de la república mexicana, es posible confeccionar una configuración de puntos (los cuales simbolizan ciudades) en una cuartilla, que conserve las relaciones de distancia entre las ciudades reales, bajo transformaciones de escala. Si bien el resultado no dibuja por completo un mapa geográfico de la república mexicana, sí revela su “esqueleto” urbano, el cual da una idea de la “figura” de México.

4) Escalamiento multi-dimensional y la herencia biológica entre 1865 y 1902.

Conminar a poner en práctica el ejercicio del párrafo anterior, parece una invitación a quebrantarse la cabeza con juegos de dibujo. Sin embargo, la estadística multivariada ha diseñado múltiples algoritmos que sortean el problema (ver nota 10). Un ejemplo es el escalamiento multidimensional no métrico (EDNM) de Kruskal (1964a, 1964b), herramienta que ha tenido buena aceptación entre ecólogos, antropólogos y psicólogos sociales. El algoritmo parte de una configuración arbitraria en t dimensiones (en un espacio de t ejes; el valor de t lo estipula el usuario) y va haciendo ajustes reiterativos hasta llegar al arreglo donde las distancias entre puntos guardan una relación monótonica con las disimilitudes entre

³ Si acaso la falta de solución exacta al problema de configurar una colección de objetos es una traba metodológica mayúscula, muchas escuelas científicas se desplomarían. La biología evolutiva, por ejemplo, sería una de ellas, pues su discurso se base en la construcción de series y constelaciones de organismos -según sus multivariadas semejanzas estructurales-, para de ahí descubrir tendencias de cambio morfológico, presumiblemente pautadas por diversas presiones selectivas.

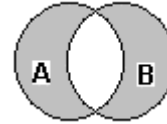
entidades bajo estudio.⁴ Dicho en términos menos complicados: si la desemejanza entre los objetos 1 y 2 es pequeña, también debe de ser corta la distancia entre los puntos correspondientes a esos objetos en la constelación. EDNM emplea un estadístico, denominado estrés, que mide el grado de violación a la monotonía entre ambos conjuntos de separaciones, para cada configuración de puntos que produce el algoritmo. El objetivo, entonces, es llegar a una configuración con un mínimo de estrés, en un mínimo de ejes. Si acaso t dimensiones no dan un resultado parsimonioso, entonces se experimenta con $t + 1$, $t + 2$, etcétera. Finalmente, llega un momento en que la adición de ejes no reduce sensiblemente el nivel de estrés; es entonces que el usuario del algoritmo llega a una dimensionalidad adecuada.

Algo similar se puede hacer con las teorías de la herencia reseñadas en los capítulos 3 a 6. La idea es tomar la colección de grafos y plasmarla como una constelación de puntos (cada punto puede ser “amplificado” con el fin de revelar su composición en formato de grafo), con la esperanza de que la configuración resuma tendencias de variación estructural, subyacentes a la discusión en torno de la herencia biológica entre 1865 y 1902.

Puesto que se han codificado como diagramas de flechas (específicas e identificadas), cada teorización se puede vislumbrar como un conjunto de saetas (con entidades fuente y destino integradas). Cabe aclarar que sólo se tomaron en cuenta las funciones, en aras de simplificar el caudal de elementos. Las estructuraciones –las flechas onduladas en los grafos– no se contaron, pero esto no es demasiado grave, pues las entidades que forman son dominios y/o codominios de funciones. La colección de todos los grafos brinda un total de 134 flechas rectas, el de menor cuantía se compone de 19 saetas (LHAP), el de mayor está constituido por 44 (TCGWRV). Ningunos dos son disyuntos, pues al menos comparten una subestructura (indicativa de que todo organismo tiene una madre). La tabla de datos se muestra en el apéndice 1.

⁴ Por relación monótonica debe entenderse lo siguiente: el orden de las disimilitudes entre entidades se corresponde con el orden de las distancias entre puntos. Uno toma todos los pares posibles de entidades y los ordena según la desemejanza entre los miembros de cada pareja, supóngase de menor a mayor. Luego ordena todos los pares de puntos correspondientes según la distancia entre los integrantes de cada dupla, también de menor a mayor. La relación monótonica ocurre cuando la serie de pares de entidades se corresponde, posición a posición, con la serie de pares de puntos. Esto es, si en la i -ésima posición de la serie formada por los pares de entidades figura la pareja ⟨entidad A, entidad B⟩, entonces en la i -ésima posición de la serie formada por los pares de puntos figura la pareja ⟨punto representativo de la entidad A, punto representativo de la entidad B⟩.

El índice de desemejanza se estableció como la cardinalidad de la diferencia simétrica conjuntista.⁵ Para fijar ideas, si A y B son dos conjuntos, la cardinalidad de A es igual al número de elementos que contiene A, la de B corresponde al número de integrantes de B y la cardinalidad de la diferencia simétrica es igual al número de elementos habidos en la unión de A y B menos la intersección de estas dos colecciones. Para ilustrar, es el número de



elementos contenidos en las zonas grises del siguiente diagrama:

Bien, en la figura 7.2 (ver abajo) se muestra el resultado del ordenamiento (para ello se empleó el programa SYSTAT 10.2). La línea roja vertical separa las teorizaciones según el modo en que conciben las características heredables. A la derecha figuran todas las propuestas que vislumbran dichos rasgos como mosaicos de células, a la izquierda están las que ven los atributos sea como rasgos discretos de una cepa pura, o bien como características continuas que acusan correlaciones positivas entre descendientes y ancestros. Ninguno de los ejemplares de la izquierda postula la correspondencia con mosaicos celulares. Por abajo de la línea azul se ubican las teorías que no suponen la fecundación unigamética (un espermatozoide, un óvulo) como parapeto de la herencia. O bien son elucubraciones para dar cuenta de la partenogénesis (el hijo surge directamente del óvulo, sin fecundación), o bien

⁵ Dicho sea de paso, la cardinalidad de la diferencia simétrica tiene las propiedades de una distancia. Sea $A \oplus B$ la diferencia simétrica entre los conjuntos A y B, entonces:

$A \oplus B = (A \cup B) - (A \cap B) = (A - B) \cup (B - A)$, donde $A - B$ indica el conjunto de elementos de A que no están en B. Por otra parte, convéngase que $|A|$ es la cardinalidad del conjunto A; así $|A \oplus B|$ corresponde al número de elementos de $A \oplus B$. Ahora bien, $|A \oplus B| \geq 0$, $|A \oplus A| = 0$, $|A \oplus B| = |B \oplus A|$ y $|A \oplus C| \leq |A \oplus B| + |B \oplus C|$. Estas cuatro propiedades son requisito de toda distancia; las primeras tres son fáciles de comprobar y, por tanto, no conviene detenerse en ellas; pero la cuarta es un tanto más problemática. Ahora bien, $|(A \oplus B) \cup (B \oplus C)| \leq |A \oplus B| + |B \oplus C|$. Puesto que para cualesquiera dos conjuntos X y Z, si $X \subseteq Z$ entonces $|X| \leq |Z|$, se requiere demostrar que $A \oplus C \subseteq (A \oplus B) \cup (B \oplus C)$. Con esto último y la propiedad transitiva de \leq , se consigue el anhelado $|A \oplus C| \leq |A \oplus B| + |B \oplus C|$. De hecho, el asunto queda muy claro con un diagrama de Venn, pero en aras del rigor conviene hacer la prueba formal. Se sabe que $A - C \subseteq A$, y nada impide señalar que $(A - C) \subseteq (A \cup B)$, pues $A \subseteq (A \cup B)$ y \subseteq es una relación transitiva. Ahora bien, $A \cup B$ es equivalente a $(A - B) \cup B$ (al respecto, véase Suppes, 1972, p. 29). Con el mismo razonamiento que condujo a $A \subseteq (A \cup B)$, se puede establecer que $(A - B) \cup B \subseteq ((A - B) \cup B) \cup C$. Dada la propiedad asociativa de la unión, $((A - B) \cup B) \cup C$ se puede expresar como $((A - B) \cup (B \cup C))$. Y con el mismo proceder para equiparar $A \cup B$ con $(A - B) \cup B$, cabe indicar que $B \cup C$ es igual a $(B - C) \cup C$. De este modo, $(A - C) \subseteq ((A - B) \cup (B - C) \cup C)$, pero todo elemento de $A - C$ no está en C, por consiguiente: $(A - C) \subseteq ((A - B) \cup (B - C))$. Mediante un razonamiento semejante se puede demostrar que: $(C - A) \subseteq (C - B) \cup (B - A)$. Ahora bien, $A \oplus C = (A - C) \cup (C - A) \subseteq ((A - B) \cup (B - C) \cup (C - B) \cup (B - A))$. Por otra parte, $(A \oplus B) \cup (B \oplus C) = (A - B) \cup (B - A) \cup (B - C) \cup (C - B)$, y al jugar con la conmutatividad de la unión se tiene que $(A - B) \cup (B - A) \cup (B - C) \cup (C - B) = (A - B) \cup (B - C) \cup (C - B) \cup (B - A)$. Así, $A \oplus C \subseteq (A \oplus B) \cup (B \oplus C)$ y, por consiguiente, $|A \oplus C| \leq |A \oplus B| + |B \oplus C|$.

suponen el concurso de varias células sexuales masculinas en un evento fertilizador (PDRS). Las teorizaciones de corte mendeliano están inscritas en el óvalo violeta. Dentro del perímetro verde, despuntan los esquemas que sitúan el material hereditario en el interior del núcleo celular; los que hacen hincapié en la ubicación cromosómica de dicho material, están rodeados por la frontera marrón. La demarcación negra alberga la pangénesis darwiniana y cuatro variantes inspiradas en ella. LHAP no supone la existencia de un material genético —es una explicación fenomenológica que describe lo hereditario en términos de correlaciones entre descendientes y ancestros— y por eso, en la figura 7.2, aparece como un punto aislado.

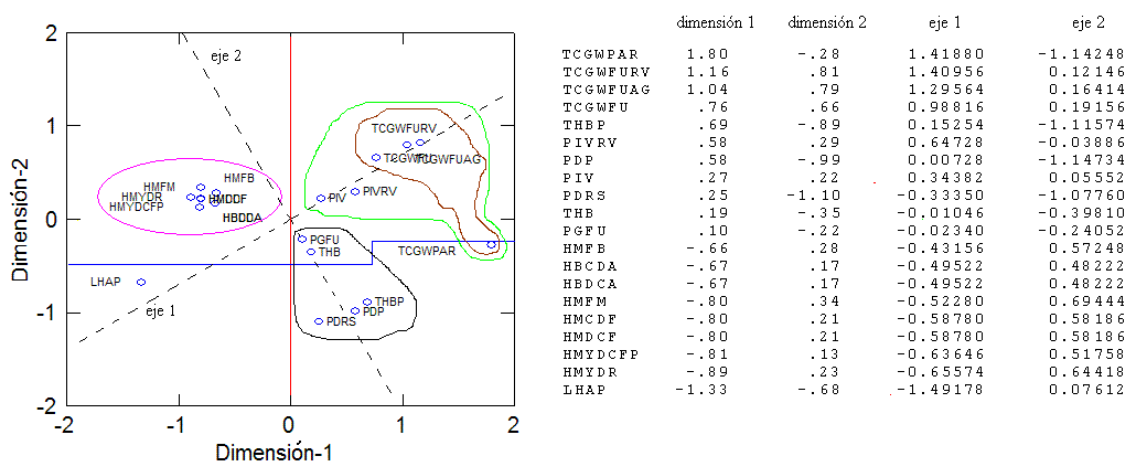


Figura 7.2 Ordenación de modelos de la herencia (1865 - 1902), hecha con el procedimiento del escalamiento multidimensional de Kruskal, y con base en la cardinalidad de la diferencia simétrica entre modelos (0.10 = valor de estrés)

Los valores que toman las coordenadas de las teorías, por sí mismos, no dicen gran cosa, solamente sirven de referentes. El escalamiento multidimensional genera configuraciones ajustadas a una escala fija, predeterminada; lo importante, entonces, es el patrón de la nube de puntos, no los números. La Dimensión 1 perfila un gradiente de complejidad: en efecto, el número de flechas por grafo aumenta, desde el extremo izquierdo al derecho. Pero esto va de la mano con una creciente complejidad en la estructuración del material hereditario, desde la inexistencia (en LHAP) hasta los complicadísimos arreglos de Weismann (todas las propuestas con las siglas TCGW). También hay una creciente complejidad en lo tocante a la mediación entre elementos genéticos y características heredables: los modelos de corte mendeliano proponen una traducción directa; aquellos inspirados en la pangénesis señalan que la expresión de factores hereditarios da lugar a

células, y cúmulos de células dan lugar a características; las propuestas de De Vries (PIV y PIVRV) y las de Weismann ponen de relieve que los factores dan pie a organelos celulares, estos conforman a la célula y la estructuración de células da lugar a características.

Si el marco de referencia constituido por “Dimensión 1” y “Dimensión 2” se gira 30° en contra del reloj se genera un nuevo sistema de coordenadas, indicado por las líneas interrumpidas “eje 1” y “eje 2”. Cabe señalar que la tendencia de complejidad en la mediación entre factores hereditarios y características es más nítida si los puntos se proyectan sobre “eje 1”. Ahí, los modelos de De Vries quedan claramente a la derecha de los de Brooks Galton y Darwin, mientras que en relación a “Dimensión 1”, PIVRV está intercalado entre THBP y PDP (las teorías brooksiana y darwiniana relativas a la partenogénesis), y PIV se posiciona entre PDP y PDRS (la pangénesis de Darwin en atención a la reproducción sexual). Por otra parte, “eje 1” conserva la tendencia de creciente complejidad, en cuanto a la estructuración del material genético. Otro asunto interesante respecto a esta línea es que, de alguna manera, expresa una gradación relativa a los métodos experimentales-observacionales privilegiados por las diversas teorizaciones. LHAP hace hincapié en el análisis estadístico; las filo-mendelianas enfatizan hibridaciones, cruza controladas y el análisis estadístico (aunque de menor sofisticación que LHAP); la pangénesis y sus allegados ponen el acento en una mezcla de estudios hibridistas, citológicos y fisiológicos; de Vries y Weismann subrayan estudios citológicos detallados. No es casualidad que los diferentes modos de vislumbrar la complejidad del material genético y la de su “traducción” a características, guarden relación con los métodos para estudiar la herencia.

El patrón respecto a “Dimensión 2” no se presta a una interpretación sencilla, pues combina varios asuntos. Parece marcar diferencias en las relaciones de descendencia y en los modos de reproducción, pero de manera un tanto difusa. Así, los modelos que contemplan organismos con varias posibilidades reproductivas (fecundación unigamética y reproducción vegetativa) o que presentan alternancia de generaciones, se colocan en la parte superior del eje (aunque PIVRV está colocado en el segmento central). Por su lado, los esquemas relativos a organismos con fecundación unigamética se ubican en la parte central del eje, y las propuestas que versan sobre animales partenogénicos figuran en el segmento inferior, aunque ahí también se ubica la pangénesis darwiniana con base en la fecundación por doble simiente, la cual presupone que varios gametos masculinos intervienen en la impregnación del óvulo, y

así los individuos pueden tener varios padres. Igualmente, LHAP se ubica en esa parte inferior, y si bien el modelo no teoriza sobre la fecundación, hace hincapié en la relación de descendencia donde todo individuo tiene un padre y una madre. En consecuencia, “Dimensión 2” sugiere un tránsito entre la reproducción sexual y asexual, pero no es del todo claro. Hay un aspecto que quizá sea fortuito, pero merece la pena reseñar: todos los modelos que se ubican debajo de la coordenada -0.35 contemplan la herencia de caracteres adquiridos, salvo LHAP, que si bien no la incorpora de manera explícita, tampoco la prohíbe.

Ahora bien, al proyectar los puntos sobre “eje 2”, la variación estructural cobra mayor sentido. En el segmento inferior a la coordenada -1.078 se ubican todas las propuestas relativas a la partenogénesis; arriba de -1.078 se insertan los modelos que se fincan en la reproducción sexual. De hecho, arriba de -e incluida- la posición de THB (-0.39) todos las teorías contemplan organismos que descienden de un solo padre y una madre; ciertamente PIVRV y TCGWFURV incluyen la reproducción vegetativa, pero si acaso el individuo es fruto de la unión sexual, entonces tiene sólo un padre. Si se excluye a LHAP, todos los modelos arriba de THB presuponen la fecundación unigamética. PDRS, que posibilita la existencia de varios padres y de fecundaciones donde participan varios gametos masculinos, se ubica por debajo de THB. Por otra parte, “eje 2” sugiere una gradación en cuanto a la complejidad de las características heredables: en la parte superior figuran los modelos mendelianos que reducen el concepto a rasgos de una cepa pura. Siguen después todas las propuestas que vislumbran los atributos como mosaicos de células, pero entre ellas –en derredor al punto medio de “eje 2”- se intercala LHAP, que evalúa lo heredable con base en la medición de rasgos y la correlación de tales medidas entre descendientes y ancestros.

Una de las tendencias más interesantes del diagrama es que “eje 1” destaca variaciones que se dan tanto en las supra-estructuras de las teorías en cuestión (la organización de los factores hereditarios y su “traducción” a características), como en sus bases de datos (sobre todo en lo concerniente a la concepción de característica heredable). En cambio, “eje 2” privilegia la variación en la parte no teórica de los modelos, tanto en lo referente a los modos de reproducción y/o fecundación como en lo tocante a los rasgos heredables.⁶ Además, en el sistema referencial de “eje 1” y “eje 2” sucede una cosa curiosa:

⁶ Decir que “eje 1” destaca ciertas variaciones y “eje 2” privilegia otras puede parecer extraño ya que la variación total de atributos –en este caso, subestructuras (flechas)- en la población de los 20 modelos sigue presente, sea que se proyecten los modelos sobre “eje 1”, sobre “eje 2” o sobre cualquier otra línea, pues uno

el conjunto de coordenadas donde los valores en “eje 1” son superiores a -0.34 y los de “eje 2” son mayores a 0.2 , pone de relieve una zona vacía –llámese región A. Ahora bien, no es un asunto fortuito que A esté vacía, pues si acaso hubiese una teoría ubicada allí, presupondría una noción relativamente sencilla respecto a característica heredable, pero una organización compleja en cuanto a la organización del material genético y una compleja mediación entre factor hereditario y característica. Dicho en otras palabras, supondría una base de datos simple, sobre la cual se erige una estructura teórica complicada. Sea B la región diametralmente opuesta a A, es decir, el sub-espacio donde las posiciones en “eje 1” son menores a -0.34 y los de “eje 2” son menores a 0.2 . Cualquier teoría ubicada en B supone lo contrario: una base de datos complicada y una supra-estructura teórica sencilla. Nótese que B no es una región totalmente vacía, pues allí figura LHAP; pero precisamente este modelo no versa sobre la organización de factores hereditarios –ni siquiera supone su existencia-, pero sí introduce un aparato matemático relativamente complejo en cuanto a la determinación de rasgos susceptibles a ser heredados.

Vale la pena comentar el amontonamiento de las propuestas mendelianas versus la relativa dispersión de las de Weismann, De Vries y las inspiradas en la pangénesis. Pareciera que la horma conceptual postulada por el monje de Brünn, si bien modificada por Bateson y por Yule, brindara una estructura más estable. En buena medida porque los mendelianos acotan los sistemas empíricos que pretenden subsumir bajo su férula: ponen el acento exclusivamente en organismos donde opera la fecundación unigamética; las características heredables están claramente definidas en relación a cepas puras, sin alusiones al desarrollo ontogénico; la relación entre factores de la herencia y fisonomías es directa, sin escalones celulares y subcelulares. Las otras teorizaciones pretenden extender sus zonas de influencia

sigue conservando la población completa. Lo que sí cambia es la variación respecto a las distancias entre modelos: a la nube de puntos de la figura 7.2 subyace un conjunto de distancias; si se proyecta la nube sobre “eje 1”, la dispersión de distancias intermodélicas se reduce, y se reduce aún más cuando se proyecta sobre “eje 2”. Ahora bien, las proyecciones dan secuencias distintas de las 20 teorías, y en relación a esas secuencias, las subestructuras que componen a los modelos se distribuyen de manera diferente. Es el patrón de tales distribuciones lo que permite la interpretación de cada eje. Por ejemplo, en lo tocante a “eje 1”, las flechas indicativas de la reproducción presentan distribuciones disjuntas: aquellas propias de la fecundación unigamética se interrumpen en determinadas porciones de la serie y en su lugar aparecen las relativas a la partenogénesis o las determinantes de la fecundación por doble simiente. Si bien “eje 1” abarca la variación de los modos de reproducción, no da la imagen de una gradación de ellos. En cambio, la distribución de flechas concernientes a la organización del material genético (su disposición en cigotos y gametos, así como los re-arreglos que experimenta durante la ontogenia) es de tal suerte que se percibe una gradación general de creciente complejidad en cuanto a dicha organización.

hacia organismos con diversos modos de reproducción, lo cual repercute en los comportamientos concomitantes del material genético; la noción de característica está ligada a la histogénesis y proliferación celular, lo que, además, impone una serie de intermediarios entre el factor de la herencia y el rasgo.

En este caso, la compactación delata el surgimiento de un paradigma, y se antoja pensar que si otros desarrollos científicos, sea de la biología o de otras disciplinas, se sometieran al tratamiento aquí reseñado, la formación de cúmulos densos tendría el mismo significado. En ecología hay una medida de diversidad, denominada diversidad beta, la cual se refiere a la tasa de recambio biótico que surca a un conjunto de comunidades, ordenadas en atención a un gradiente ambiental. En sí constituye un índice de la intensidad del cambio estructural, si por estructura comunitaria, en este contexto, se entiende la composición biótica de la comunidad en cuestión. De alguna manera, la distinción entre episodios de ciencia revolucionaria y capítulos de ciencia normal estriba en que los primeros son más “beta diversos” –si se permite la analogía- que los segundos. La representación de ambos, en figuras semejantes a la 7.2, lo pondría de manifiesto, e indicaría en qué direcciones de variación es más acusada dicha diversidad.

Esto sólo se ofrece como hipótesis sugerente, la cual es menester seguir trabajando. Pero ya que se hizo la analogía entre gradientes ambientales -en ecología- y trayectorias conceptuales -en meta-ciencia-, no viene mal explorarla un poco más a fondo. Existen diversos índices de diversidad beta en las ciencias ambientales,⁷ pero todos ellos se fundamentan -implícita o explícitamente- en el grado de traslape de las distribuciones de las especies, a lo largo de una secuencia de comunidades (representadas por sitios de muestreo), las cuales están ordenadas en atención a un factor o una combinación de factores ambientales (acidez del suelo, insolación media anual, temperatura media anual, etcétera). Entre más solapadas estén tales distribuciones, menor es la diversidad beta de la serie, pues menor es el recambio biótico. En la figura 7.2 por supuesto no hay especies ni factores ambientales, pero sí destacan ejes que surcan la configuración, los cuales ponen de relieve distintas series de teorías de la herencia. En relación a dichos ejes cabe dibujar las distribuciones de las subestructuras (las flechas) que componen a las teorías en cuestión. Para ilustrar, las tabla 7.2

⁷ El lector interesado puede consultar a Magurran (1988), trabajo dedicado a pormenorizar las múltiples medidas de diversidad ecológica, o bien a Whittaker (1956), monografía que introduce el concepto de diversidad beta.

pone de relieve las distribuciones de algunas flechas, en relación a la secuencia de modelos que perfila el denominado “eje 1” de la figura 7.2.

Tabla 7.2																				
Distribución de ciertas subestructuras en relación al ordenamiento de las teorías de la herencia, que brinda el “eje 1” de la figura 7.2																				
	L H A P	H M Y D R	H M Y D C F P	H M D C F	H M C D F	H M F M	H B D C A	H B C D A	H M F B	P D R S	P G F U	T H B	P D P	T H B P	P I V	P I V R V	T C G W F U	T C G W F U A G	T C G W F U R V	T C G W P A R
α_1	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
α_4	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X			X	X	X	X	X	
α_3										X										
χ_2		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
χ_1		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X			X	X	X	X	X	
δ_2		X	X	X	X	X	X	X	X		X	X			X	X	X	X	X	
δ_1										X										
ε_1		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X			X	X	X			X
ε_5													X	X						X
ε_4																X				X
ε_2																			X	
ε_3																			X	
η_{1a}		X	X	X	X		X	X												
η_{2a}		X	X	X	X															
η_1										X	X	X	X							
η_5																	X	X	X	X
η_7																	X	X	X	X
η_6																	X	X	X	
η_{1b}						X			X											
η_{2c}							X	X												
η_2										X	X									
η_3												X		X						
η_4															X	X				
η_{2b}						X														
η_{2d}									X											
Cambios		+6	0	0	0	+1 -2	+2 -2	0	+2 -2	+4 -3	+1 -2	+1 -1	+1 -5	+1 -1	+5 -2	+1	+3 -1	+2 -1	+2 -2	+1 -6

Las subestructuras seleccionadas aluden a la descendencia (letra α), la gametogénesis (letra χ), la fecundación (δ), la ontogenia (ε : propiamente, señalan la relación entre el individuo y el

tipo de célula de la cual proviene, sea cigoto, óvulo, meristemo, espora) y la organización del material hereditario al interior de gametos y cigotos (η). Respecto al denominado “eje 2” de la figura 7.2, el arreglo de modelos y flechas queda como en la tabla 7.3.

Tabla 7.3
Distribución de ciertas subestructuras en relación al ordenamiento de las teorías de la herencia, que brinda el “eje 2” de la figura 7.2

	H M F M	H M Y D R	H M D C F	H M C D F	H M F B	H M Y D C F P	H B D C A	H B C D A	T C G W F U	T C G W F U A G	T C G W F U R V	L H A P	P I V	P I V R V	P G F U	T H B	P D R S	T H B P	T C G W P A R	P D P
α_1	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
α_4	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X				
α_3																	X			
χ_2	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X
χ_1	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X			
δ_2	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X				
δ_1																	X			
ε_1	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X		X	X	X	X	X			
ε_5																		X	X	X
ε_4										X				X						
ε_2										X										
ε_3										X										
η_{1a}		X	X	X		X	X	X												
η_{2a}		X	X	X		X														
η_1															X	X	X			X
η_5									X	X	X									X
η_7									X	X	X									X
η_6									X	X	X									
η_{1b}	X				X															
η_{2c}							X	X												
η_2															X		X			
η_3																X		X		
η_4													X	X						
η_{2b}	X																			
η_{2d}					X															
Cambios		+2 -2	0	0	+2 -2	+2 -2	+1 -1	0	+3 -2	+2 -1	+2 -2	-8	+5	+1	+2 -2	+1 -1	+3 -3	+2 -6	+2 -1	+1 -2

En los dos tabulados, la columna de flechas está dispuesta en orden de mayor a menor frecuencia, por grupo temático –es decir, por descendencia, gametogénesis, etcétera. Como puede verse, aun cuando se trata de las mismas teorías y las mismas subestructuras, el patrón de distribuciones cambia sensiblemente al pasar de un eje a otro, y los traslapes entre ellas tampoco son los mismos. La última fila de sendas tablas indica los cambios habidos al pasar de un modelo al siguiente: así, en la tabla 7.3, al transitar de HMFm a HMYDR se ganan dos flechas y se pierden otras dos. Si se suman tanto ganancias como pérdidas para toda la serie, resulta que el eje 1 da lugar a 63 cambios y el eje 2 a 66. Podría pensarse, entonces, que el segundo es un poco más “beta diverso” que el primero.

La alegoría de arriba, tocante a la menor “beta diversidad” de un episodio de ciencia normal en comparación con uno de ciencia revolucionaria, estriba en la idea de que el recambio de subestructuras a lo largo de las trayectorias conceptuales que surcan el primero es de menor intensidad que el recambio en atención a las trayectorias del segundo. Claro, es menester limitar la comparación al mismo dominio científico: no vendría mucho al caso contrastar un capítulo de ciencia normal en la física con uno de ciencia revolucionaria en la biología. También es menester cierta intersección entre las comunidades científicas que protagonizan (o protagonizaron) ambos episodios. Pero a modo de conjetura plausible, si las genéticas filo-mendelianas, surgidas –por ejemplo- entre 1900 y 1937, se les diera el mismo tratamiento que el recibido por la población de teorías privilegiada en el presente trabajo, muy probablemente la “diversidad beta” de aquellas sería menor a la de éstas.⁸

⁸ El periodo 1900-1937 abarca el re-descubrimiento del trabajo de Mendel, el desarrollo que dio pie a las especializaciones de la genética de factores –alrededor de 26, según la reconstrucción de Casanueva (2003)-, la elaboración de modelos cromosómicos mendelianos (Sutton y luego la escuela de Morgan), estudios sobre mutaciones de genes, mapeo genético y el surgimiento de la genética de poblaciones. En fin, abarca un momento de profusa actividad científica, bajo la égida del paradigma mendeliano, que derivó en la Síntesis Moderna. La cota superior –1937- es un tanto arbitraria, intencionada para que el periodo en cuestión tenga una extensión temporal similar al de 1865-1902; sin embargo, no es mero artificio, pues en 1937 se publica el trabajo de Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species*, obra puente entre el mendelismo y el darwinismo, y referente clásico de la Síntesis Moderna.

5) Consideraciones finales sobre el ordenamiento y configuración espacial de teorías

En fin, como se ha dicho, el ordenamiento de la figura 7.2 es netamente exploratorio. El escalamiento multidimensional no es el único procedimiento a la vista,⁹ ni la cardinalidad de la diferencia simétrica es la única distancia inter-teórica. La estadística descriptiva multivariada ofrece una plétora de algoritmos de ordenamiento e índices de disimilitud, y sería ingenuo pensar que todas las combinaciones redundaran en el mismo patrón.¹⁰ Quizá este hecho –la diversidad de configuraciones, según la fórmula de desemejanza y la rutina de ordenamiento- sirva de crítica al ejercicio ensayado aquí, pues si no hay una solución única a la representación espacial de una población de teorías, ¿qué beneficio se obtiene al confeccionar un arreglo de esta naturaleza? Bueno, uno podría experimentar con varios métodos de ordenamiento y varias distancias inter-teóricas para así vislumbrar la diversidad de aspectos que guarda la variación estructural de la población. Si bien no todas las representaciones coincidirán en la misma configuración, no es descabellado pensar que habrá posicionamientos relativos más o menos constantes en toda la serie de pruebas. Por supuesto, quién realiza el ejercicio debe tener una idea clara de las operaciones que ejecuta el algoritmo ordenador y de las diferencias inter-teóricas particulares que privilegia cada índice de desemejanza.

Pero la promesa más llamativa de la representación espacial es revelar los ejes de discusión teórica de un episodio científico. No sólo ofrece una imagen sucinta de la variación conceptual que pautó al episodio, sino también de las direcciones que tomó dicha variación. Ciertamente, una persona muy conocedora del caso particular, quien haya leído con suma atención los libros y artículos pertinentes del periodo, puede identificar -de manera intuitiva- los derroteros de la discusión. Conviene preguntarse, entonces: ¿si uno revisa con cuidado los

⁹ Por ejemplo, algunos algoritmos –verbigracia, componentes principales- confeccionan configuraciones de tal suerte que las disimilitudes entre objetos guardan una relación lineal con las distancias entre los puntos representativos de esos objetos. El escalamiento multidimensional es más liberal, pues sólo plantea una relación monotónica.

¹⁰ En cuanto a textos introductorios a la estadística multivariada, puede consultarse Anderson (1984) y Johnson & Wichern (1992). Quizá también convenga revisar alguna referencia sobre álgebra lineal; Schott (1997) ofrece una exposición exhaustiva y fácil de leer. El trabajo de Schiffman, Renolds & Young (1981) trata exclusivamente sobre el escalamiento multidimensional y sus variantes. Widdows (2004) da una explicación muy accesible de este algoritmo y, además, discute sus aplicaciones en el diseño de motores de búsqueda. Por su parte, Ter Braak (1995) y Méndez (2001) pormenorizan diversos métodos ordenadores que se utilizan en la ecología de comunidades, pero que pueden brindar frutos en otros campos.

textos científicos de un periodo determinado que versan sobre un tema común, qué cosas descubre al ordenar las reconstrucciones de las teorías en cuestión, que no haya percibido mediante la lectura atenta de los textos?

La ventaja del procedimiento aquí expuesto –reconstruir, establecer disimilitudes, ordenar- es el tratamiento sistemático de la información para derivar representaciones, las cuales permiten descubrir asuntos no evidentes. Reconstruir un modelo explicativo a partir de la literatura científica requiere una cuota de trabajo mayor que una lectura rigurosa, orientada a extraer los puntos más destacados del escrito o de los escritos. De hecho, esta última es el basamento de la reconstrucción. Incluso, el principio de representar teorías como circuitos inferenciales, con bases de datos y supra-estructuras teóricas (lo que en términos generales se plantea en la figura 0.2 de la introducción al presente trabajo) es una poderosa herramienta heurística para realizar una lectura controlada. La reconstrucción facilita revelar cuestiones que no están explícitas en el texto y, sin embargo, son componentes importantes de la explicación pretendida. Una vez obtenido un conjunto de modelos, la semejanza o disimilitud entre ellos se establece con base en sus relaciones constitutivas, puestas de realce mediante la reconstrucción, y con base en un índice de semejanza o disimilitud claramente definido. Finalmente, el ordenamiento consiste en la aplicación sistemática de una serie de funciones para producir una configuración de puntos, representativos de los modelos, de modo que las distancias entre puntos preservan el orden de las disimilitudes entre dichos modelos.

Ahora bien, conviene hacer hincapié en que la estructura conceptual de una teoría no es evidente con la mera lectura del texto en el cual se expone la teoría; tampoco es evidente el patrón que brinda el ordenamiento de un conjunto de modelos reconstruidos, en la mera colección de tales reconstrucciones. El hecho de que la configuración final se ajusta a las intuiciones del ejecutante, no es un demérito del ejercicio ordenador; al contrario, es una fortaleza. Incluso, las cuestiones que parecen obvias, lo son en retrospectiva: parece obvio que la figura 7.2 ponga de relieve direcciones de variación relativas a las supra-estructuras y a las bases de datos de los modelos de la herencia, pues todas las reconstrucciones se hicieron a modo de grafos y cada uno de ellos presenta dos partes, una concerniente a la base de datos y la otra a la supraestructura teórica. Sin embargo, dada la dimensionalidad del problema (ordenar veinte grafos cuya unión se compone de 134 fechas distintas), es solamente una buena conjetura, quizá un tanto dogmática, suponer que el escalamiento multidimensional

debe brindar ejes independientes -unos que surcan la variabilidad de las bases de datos y otros que enfilan la variabilidad en las supra-estructuras teóricas-, antes de correr el algoritmo. La figura 7.2 pinta un escenario algo más complejo: en efecto, “eje 1” y “eje 2” recorren dos direcciones de cambio estructural independientes, pero “eje 1” pone el acento en una combinación de cuestiones infra y supraestructurales, mientras que “eje 2” distingue con más nitidez la variación en el nivel de las bases de datos.

CAPÍTULO 8

A MODO DE CONCLUSIÓN

Shapere (1977) utiliza el término de dominio para referirse a un cuerpo de información que es objeto de estudio científico. Está constituido de diversos asuntos que de alguna manera se consideran relacionados. No obstante, el cuerpo es dinámico: cambian las relaciones entre los puntos a tratar, surgen nuevas cuestiones, y otras -alguna vez consideradas importantes- pasan a segundo plano. De cualquier manera, la materia que constituye a un dominio gira en derredor a un problema específico y científicamente relevante. El dominio puede estar conformado por una serie de fenómenos que requieren de una teoría para dar cuenta de ellos; diversas teorías contrastantes que pretenden solucionar el problema, en torno al cual gira la investigación; instrumentos y protocolos experimentales utilizados; en fin, abarca la información total apropiada, discutida y generada en las pesquisas relativas al problema.

Curiosamente, en la exposición de Shapere figura una serie de analogías espaciales: los dominios se desarrollan en determinadas direcciones, cambian de forma, se ordenan y otras expresiones parecidas. Incluso, es difícil precisar si dichas frases se inclinan más a la metáfora o a la metonimia. La figura 7.2 del capítulo anterior lleva las cosas más lejos. No se trata de una analogía o un recurso retórico, sino de un objeto manipulable en el análisis meta-científico. Ahí no hay metáfora ni metonimia, se plantea un espacio concreto, con criterios específicos de cómo construirlo. Es un objeto elaborado, y las herramientas utilizadas para confeccionarlo bien pueden estar sujetas a crítica y revisarse. Sin embargo, tiene ciertas virtudes, la más llamativa es que en su misma presentación estática contiene dentro de sí al cambio científico (en el sentido de cambio teórico), por lo menos en el en lo referente a los modos de concebir la herencia biológica en el período de tiempo privilegiado.

Pero lo anterior no debe interpretarse como una afirmación de que el dominio de la herencia biológica entre 1865 y 1902, está plasmado en la figura 7.2. Por supuesto, todas las discusiones, elucubraciones, ensayos, experimentos, etcétera, de los científicos

involucrados, no caben en un diagrama bidimensional, por muy artificiosa que sea la iconografía. Más bien la figura 7.2 es una “radiografía” de una porción del dominio de la herencia biológica, de aquellos textos que pretendieron dar una explicación al fenómeno. Y aún así queda corta, pues no contempla la totalidad de propuestas surgidas en ese periodo.

Con el rótulo de “rp-dominio” (radiografía parcial del dominio) se designará al tipo de representación que la figura 7.2 ejemplifica. Un rp-dominio es el espacio conceptual donde ocurren las diferentes propuestas alternativas a la pregunta basal para la cual dichas propuestas pretenden ser una respuesta (por ejemplo, las diferentes mecánicas pretenden resolver el problema del movimiento, las diferentes genéticas el de la transmisión de características, etcétera). Sin embargo, tales modelos pueden no compartir la caracterización o la importancia relativa otorgada al problema. En este sentido, el rp-dominio rescata la idea de Shapere, pero en tanto espacio inducido por una determinada noción de proximidad estructural, impone una serie de restricciones. El aparato simbólico utilizado para revelar el armazón conceptual de las propuestas, los criterios empleados para identificar las piezas mínimas de dichas armaduras (las subestructuras de los modelos) y los criterios para señalar cuán disímiles son dos modelos, determinan la configuración de un rp-dominio.

A este respecto, es inevitable la pregunta: ¿la elaboración de un rp-dominio pone de relieve patrones inesperados, o acaso sólo confirma las intuiciones del investigador, luego de leer los textos que pretende reconstruir? Si la respuesta es afirmativa para la segunda parte de la interrogante, entonces el trabajo invertido quizá no valga la pena. En realidad, las cosas no son tan blanco y negro: ciertamente quien reconstruye una colección de teorías pertenecientes a un mismo dominio vislumbra los patrones de la discusión; sin embargo, el ordenamiento aún puede ofrecer sorpresas. O bien le permite al usuario afinar sus intuiciones, facilitar la detección de sutilezas en la información.

Conviene hacer un balance de los objetivos del presente trabajo y del modo de proceder. La meta principal es ofrecer un marco mediante el cual se pueden vislumbrar tendencias de cambio conceptual en un desarrollo científico. Para ello se postula una estrategia que, en resumen, se compone de dos pasos: poner de relace la constitución interna de los objetos de interés y luego colocar dichos objetos en series para así detectar patrones en el comportamiento de sus atributos. Hay una diversidad de herramientas para

llevar a cabo semejante proyecto, y no está de más subrayar las razones de seleccionar las que aquí se emplearon.

1. La representación de teorías a modo de diagramas (grafos).

En lo tocante a la constitución de los objetos –en este caso, las concepciones de la herencia entre 1865 y 1902-, se privilegiaron los diagramas de la categoría de los conjuntos por varios motivos. En primer lugar, ofrecen un esquema compacto, pero a la vez detallado y preciso, de la composición relacional de las teorías. Esta virtud también la poseen las presentaciones a modo de tuplo de entidades y relaciones, acompañado de un listado de axiomas conjuntistas, como suele ser el caso en los trabajos adscritos a la Concepción Estructural. Quizá sea ocioso ponderar los méritos de una u otra presentación, pues, en lo referente a contenido, son equivalentes. Sin embargo, el diagrama tiene la ventaja de brindar, en una sola imagen, el entramado conceptual de la teoría en cuestión.

De alguna manera, la reconstrucción parece ser más amena o más fácil si se hace con base en diagramas y, en buena medida, esto se debe a su “visualidad”. Ciertamente, el comentario tiene mucho de subjetivo, pero algunos autores defienden puntos de vista análogos. Gattis (2001), por ejemplo, señala que los esquemas espaciales son útiles al razonamiento, pues combinados con un conocimiento parcial sobre un conjunto de cosas y sobre las relaciones entre ellas, permiten inferir elementos y relaciones desconocidas. En el caso concreto de reconstruir una teoría, conforme se va confeccionando el diagrama, se va haciendo visible en qué porciones de la estructura incompleta se requieren enlaces para convertirla en un circuito conmutativo.

Sin duda, uno de los asuntos más molestos de la labor reconstructiva es pelearse con el aparato matemático (usualmente, la teoría de conjuntos). Si bien el resultado del proceso es una representación sintética, compacta y precisa de las teorías empíricas, la confección de modelos involucra una gran cantidad de trabajo. Pero las composiciones gráficas admiten un modo de operación que aligera la tarea. Al modelar una teoría empírica, uno puede comenzar con esquemas simplificados -donde los puntos y flechas apelan más a la intuición que a la observancia de reglas formales- y de ahí perfeccionarlos, ya con atención al aparato matemático, para así robustecer la precisión de relaciones y entidades. Este

procedimiento facilita la reconstrucción y pone de realce el poder heurístico de los diagramas.

Por último, se privilegiaron estos arreglos porque se les pueden hacer recortes y descomponerlos en subestructuras más simples. Esto tiene ventajas para comparar modelos entre sí, pues se puede ver qué subgrafos son omitidos, agregados o sustituidos. Dichos recortes son la materia prima, por así llamarla, para definir criterios en torno a grados de semejanza o disimilitud inter-teórica.

Si bien la presentación a modo de diagrama tiene aspectos llamativos, también encierra asuntos problemáticos, que afloran con preguntas de tipo: ¿cómo leer un diagrama? ¿por dónde hay que comenzar? No es una dificultad mayúscula, ni mucho menos; en la introducción, al explicar la figura 0.2, se dan pautas para realizar semejante lectura. Ahora bien, el asunto del lenguaje con el cual construir modelos merece una serie de reflexiones finales. Hubiera sido posible confeccionar diagramas de otra categoría distinta a la de los conjuntos, por ejemplo de la categoría de los sistemas dinámicos (conjuntos con mapas internos), de los grafos, etcétera. O bien dibujar diagramas con puntos, algunos representativos de conjuntos, otros de sistemas dinámicos, y demás cosas por el estilo. De hecho, en las versiones iniciales de este trabajo se experimentó dicha vertiente; sin embargo, las competencias matemáticas de quien escribe no estaban a la altura. De cualquier manera, conviene señalar la posibilidad, pues quizá el no ceñirse a los conjuntos hubiera redundado en diagramas más elegantes. Aún así, hay razones para sospechar que tal sugerencia no aligera la carga laboral de la reconstrucción; al contrario, la hace más pesada. Entablar morfismos entre entidades con estructuras internas —o con mapeos interno— es más problemático que establecer funciones entre conjuntos. Por otra parte, si acaso se producen esquemas menos enmarañados a la vista, la exégesis de ellos se desborda, ya que es menester pormenorizar las estructuras internas de puntos y flechas.

A pesar de que buena parte del presente trabajo está dedicado a la edificación de modelos, quien escribe debe confesar ciertas reservas en lo tocante a la representación formal. Hay una cierta rigidez en estos formatos: parecen indicar que una teoría tiene una clara y única estructura conceptual. Esto es rayar en el esencialismo. A modo de ilustración un tanto evidente y simplona, es poco creíble que después de 1859 los conversos al darwinismo interpretaran *El origen de las especies* exactamente de la misma manera. La

lectura no es unívoca, desata un complejo juego de interpretaciones y re-elaboración de interpretaciones. En la labor reconstructiva, el ejecutante ensaya criterios para encumbrar ciertos aspectos de la información y soslayar otros. Estos juicios no son estáticos, pues las competencias cognitivas del reconstructor –y de cualquier persona- continuamente sufren transformaciones, tanto en lo referente a sus posibilidades de asimilar información como en lo concerniente a sus destrezas para transmitirla. Disecar un escrito para de ahí extraer estructuras conceptuales y plasmarlas en un lenguaje sintético, es una tarea ardua y frustrante. Se acumulan ensayos defectuosos y uno no está del todo conforme con la reconstrucción final (o si lo está, es una sensación pasajera). Las estructuras conceptuales, por tanto, son plásticas, pero a la vez esta maleabilidad no puede ser completamente ilimitada, pues de serlo cancelaría toda posibilidad de comunicación humana. De alguna manera, el cambio conceptual es parte de la estructura. Si bien pueden haber agentes externos que la transforman, ellos no son el único motor del cambio; hay algo interno que lo promueve. Lo ideal sería contar con un sistema de representación que recogiera semejante plasticidad. Quien escribe lo desconoce, pero no niega su posibilidad. Quizá el asunto no estriba en un sistema simbólico particular, sino en la existencia de redes de representaciones, y es en la red entera donde radica la plasticidad de la estructura conceptual. En fin, las reconstrucciones son aproximaciones imperfectas, pero esto no impide trabajar con ellas, ni utilizarlas para dar cuenta de la empresa científica.

2. Direcciones de cambio conceptual

En lo tocante a la representación del conjunto de modelos, se eligió la imagen de una nube de puntos en un espacio n -dimensional (que finalmente resultó bi-dimensional), pues semejante arreglo permite resaltar, de manera resumida, direcciones de variación estructural interesantes. De por sí, la tabla del apéndice 1 –los modelos descompuestos en sus flechas fundamentales (las funciones o saetas rectas)- es traducible a una configuración de 20 puntos (las teorías de la herencia) en un espacio 134-dimensional, donde cada dimensión está dada por una flecha.¹ Difícilmente se puede vislumbrar algo así, pero cabe

¹ Imagínese que al conjunto potencia de todas las flechas rectas que componen a los 20 modelos de la herencia se le impone un orden parcial, mediante la relación “subconjunto de”, y dicho orden se plasma en un

proyectar la configuración a una dimensionalidad menor que conserve, en parte, el patrón de puntos en las 134 dimensiones (algo análogo a proyectar una esfera en un plano y obtener un círculo). En términos generales, esto es lo que hacen los algoritmos de ordenación, como el escalamiento multidimensional.

No se debe soslayar que semejante ejercicio es meramente exploratorio, y sirve más que nada como auxiliar para descubrir series de cambio estructural graduado. Las coordenadas de los modelos, en la configuración producida con el algoritmo ordenador, no deben entenderse como propiedades absolutas inherentes a ellos: sólo ejercen el papel de referentes. De igual manera, las secuencias de variación estructural se pueden derivar “manualmente”, experimentando con diversos órdenes y sin recurrir a procedimientos computacionales sofisticados. Pero tratándose de una colección de reconstrucciones con gran número de atributos subyacentes, el uso del escalamiento multidimensional u otros por el estilo simplemente ahorra tiempo.

Otro aspecto interesante del rp-dominio es que puede fungir de soporte, sobre el cual se sigue apilando información relativa al episodio científico particular. A la figura 7.2 se le puede seguir añadiendo datos: por ejemplo, incluir un eje adicional relativo a la frecuencia en que las teorías en cuestión aparecen o son aludidas en la literatura científica pertinente, durante el periodo considerado. De esta forma, la configuración se convierte en una superficie de respuesta que indica las inclinaciones de los científicos involucrados en la discusión sobre la herencia biológica. O bien se le puede incorporar íconos representativos de los organismos que los proponentes de las teorías utilizaron como ejemplares paradigmáticos de sus concepciones de la herencia. Incluso, cabe la idea de superponer símbolos indicativos de la formación intelectual de los creadores o adherentes de las teorías en cuestión. En fin, la lista de posibilidades es amplia.

Con vistas a potenciales desarrollos futuros de la metodología ensayada aquí, se sugiere la siguiente avenida de indagación: los espacios que resaltan la variación en la esfera de lo teórico pueden servir de andamiaje para explorar cuestiones más allá de este ámbito. La idea apunta a representar el tránsito entre lo netamente conceptual –lo “interno” a las teorías científicas- y lo “externo”, entendido esto como la conjunción de escenarios

diagrama de Hasse. El arreglo resultante destaca 2^{134} vértices en 134 dimensiones, y 20 de esos vértices corresponden a los modelos de la herencia.

práctico-experimental, institucional, ideológico, social y cultural. Al respecto de la figura 7.2, salvo la asociación entre el primer eje y los métodos experimentales, nada se ha inferido en lo tocante a la relación entre gradientes concepto-estructurales y asuntos “extra-teóricos”. Pero esto es defecto de quien escribe, por no conocer bien a bien el ambiente social-institucional en torno al dominio de la herencia entre 1865 y 1902. De cualquier manera, todas las concepciones de la herencia aquí presentadas obviamente fueron resultado del trabajo creativo de sus postuladores. Y tal creatividad delata un proceso productivo, con insumos, transformaciones, secuencias de actos, lugares de trabajo, etcétera. No se trata de equiparar la labor científica con una cadena de montaje; por supuesto, el quehacer intelectual generador de una nueva idea no está estandarizado. Sin embargo, quizá se pueda trazar –o intentar trazar- la ruta crítica que siguió el científico (o los científicos) para moldear su propuesta. Cabe pensar que semejante itinerario pueda representarse como una red, donde los nodos son insumos (materias primas y aparatos utilizados en los experimentos, literatura científica, y cosas por el estilo), condicionantes (lugar de trabajo, normas institucionales, presupuesto, destrezas adquiridas en la escuela, ideología, etcétera) y productos parciales (objetos construidos en el contexto de la experimentación-observación, textos escritos, etcétera; pueden concebirse como insumos de “segundo nivel”). Por su parte, las aristas delatan acciones, en el sentido de que los científicos manipulan sus insumos, destrezas, etcétera para realizar sus propósitos. Probablemente haya un solapamiento de redes para distintas teorizaciones de un mismo tema. Además, es de esperarse mucho *bricoleur* en estos procesos creativos, por lo cual las rutas críticas distarán de ser nítidas.

Para una población de teorías (de un dominio determinado, un periodo acotado), cabe entonces revelar dos conjuntos de abstracciones: la colección de estructuras conceptuales y la colección de redes productivas. El ordenamiento de ambas con métodos multivariados promete detectar sintonías entre gradientes de variación conceptual y gradientes de “variación procesual”, por llamarla de alguna forma. Por supuesto, el enfoque exigen una enorme cantidad de trabajo, pero como proyecto a largo plazo, no suena mal. Es cosa de poner manos a la obra.

3. Comentarios finales

Quizá haya críticos gustosos de señalar que el presente trabajo se antoja demasiado esquemático; que la presentación de modelos es excesivamente rígida y no refleja el discurrir fluido y complejo del quehacer científico; que tanto las reconstrucciones como el ordenamiento son artificiales; que no se rescata a los sujetos de la ciencia, ni las fuerzas sociales que la moldean. Sin duda, habrá que seguir discutiendo los aparatos de representación teórica y los modos para poner de relieve vínculos o interacciones entre lo conceptual y la práctica social; también habrá que ahondar sobre el aspecto subjetivo de la ciencia, en tanto empresa donde confluyen creadores y usuarios. Pero ampliar estos horizontes no implica, por principio, rechazar el uso de aparatos formales o semi-formales en la investigación. Y hay que evaluar con mucha cautela y escepticismo aquellas propuestas que, en aras de una supuesta comprensión dinámica e integradora, descalifican a todo trance el empleo de recursos formales.

APÉNDICE 1.

TABLA: MODELOS VERSUS FLECHAS

		L H A P	H M Y D R	H M Y D C F P	H M F B	H B C D A	H B D C A	H M F M	H M C D F	H M D C F	T C G W F U A G	T C G W F U R V	T C G W P A R R	T C G W F U	P I V R V	P I V	T H B P	T H B	P G F U	P D P	P D R S	
1	α_1	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
2	α_2	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
3	α_{2bis}	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X		X	X		X	
4	$s\alpha_{2bis}$	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X		X	X		X	
5	α_{2cof}	X																				
6	A	X																				
7	α_3																					X
8	α_4	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X		X	X			
9	α_5											X			X							
10	β_1																					X
11	β_1^{-1}																					X
12	β_2	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X		X	X			
13	β_2^{-1}	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X		X	X			
14	β_3											X	X		X		X				X	
15	β_3^{-1}											X	X		X		X				X	
16	χ_1		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X		X	X			X
17	χ_2		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
18	χ_3		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X		X	X			X
19	χ_4		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
20	χ_5																					X
21	χ_6										X											
22	χ_7										X											
23	χ_8											X			X							
24	χ_9											X			X							
25	δ_1																					X

		L H A P	H M Y D R	H M Y D C F P	H M F B	H B C D A	H B D C A	H M F M	H M C D F	H M D C F	T C G W F U A G	T C G W F U R V	T C G W P A R	T C G W F U	P I V R V	P I V	T H B P	T H B	P G F U	P D P	P D R S
26	δ_2		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X		X	X		
27	ε_1		X	X	X	X	X	X	X	X		X		X	X	X		X	X		X
28	ε_2										X										
29	ε_3										X										
30	ε_4											X			X						
31	ε_5												X				X				X
32	ε_6										X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
33	ϕ_1										X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
34	ϕ_2		X	X			X			X											
35	ϕ_3		X	X	X	X	X	X	X	X											
36	ϕ_4					X			X												
37	ϕ_{4a}				X			X													
38	ϕ_5	X																			
39	Φ^*	X																			
40	φ_1										X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
41	φ_2										X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
42	φ_3										X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
43	φ_4										X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
44	φ_5										X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
45	φ_6										X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
46	η_1																	X	X	X	X
47	η_{1a}		X	X		X	X		X	X											
48	η_{1b}				X			X													
49	η_2																		X		X
50	η_{2a}		X	X					X	X											
51	η_{2b}							X													
52	η_{2c}					X	X														
53	η_{2d}				X																

		L H A P	H M Y D R	H M Y D C F P	H M F B	H B C D A	H B D C A	H M F M	H M C D F	H M D C F	T C G W F U A G	T C G W F U R V	T C G W P A R	T C G W F U	P I V R V	P I V V	T H B P	T H B B	P G F U	P D P	P D R S
54	η_3																X	X			
55	η_4														X	X					
56	η_5										X	X	X	X							
57	η_6										X	X		X							
58	η_7										X	X	X	X							
59	ι_1																				X
60	ι_2																		X		
61	ι_3																X	X			
62	ι_4																	X			
63	ι_5														X	X					
64	ι_5^*							X	X	X											
65	ι_{5a_i}	X																			
66	ι_6														X	X					
67	ι_7										X	X		X							
68	ι_{7a}											X									
69	$\dot{\iota}_7$												X								
70	ι_8											X		X							
71	$\dot{\iota}_8$												X								
72	ι_9								X	X											
73	ι_{10}							X													
74	κ_1																			X	X
75	κ_2																		X		
76	κ_3																		X		
77	κ_4																		X		
78	λ_1																			X	X
79	λ_2																		X		
80	λ_3																X	X			
81	λ_4														X	X					

		L H A P	H M Y D R	H M Y D C F P	H M F B	H B C D A	H B D C A	H M F M	H M C D F	H M D C F	T C G W F U A G	T C G W F U R V	T C G W P A R	T C G W F U	P I V R V	P I V	T H B P	T H B	P G F U	P D P	P D R S	
82	λ_5														X	X						
83	λ_6														X	X						
84	λ_7										X	X		X								
85	λ_7^\bullet												X									
86	λ_{7a}										X	X		X								
87	λ_{7a}^\bullet												X									
88	Λ																		X			
89	μ_1																			X	X	
90	μ_2																		X			
91	μ_3																X	X				
92	μ_4														X	X						
93	ν_1																		X	X	X	X
94	ν_2																X	X		X	X	
95	ν_3																X	X				
96	o_1																X	X		X	X	
97	o_2																					
98	o_3										X	X	X	X								
99	o_{3a}										X	X	X	X								
100	o_{3b}										X	X	X	X								
101	o_4										X	X	X	X								
102	θ_1														X	X						
103	θ_{1a}										X	X	X	X								
104	θ_2										X	X	X	X	X	X						
105	θ_3										X	X	X	X	X	X						
106	θ_4										X	X	X	X								
107	ρ_1	X																				
108	ρ_2	X																				
109	P_i	X																				
110	σ_1										X	X		X								

		L H A P	H M Y D R	H M Y D C F P	H M F B	H B C D A	H B D C A	H M F M	H M C D F	H M D C F	T C G W F U A G	T C G W F U R V	T C G W P A R	T C G W F U	P I V R V	P I V	T H B P	T H B	P G F U	P D P	P D R S	
111	σ_1^\bullet												X									
112	σ_2								X	X												
113	σ_{2a}		X	X		X	X															
114	σ_3							X														
115	σ_{3a}				X																	
116	δ	X																				
117	\varkappa			X																		
118	\varkappa^*			X																		
119	$\varkappa^\#$		X																			
120	$\varkappa^{\#\ast}$		X																			
121	τ_1		X		X	X	X	X	X	X												
122	τ_{1p_i}			X																		
123	τ_2									X												
124	τ_{2a}						X															
125	$\tau_{2^\ast a_i}$		X																			
126	τ_{2p_i}			X																		
127	τ_3								X													
128	τ_{3a}					X																
129	τ_4							X														
130	τ_{4a}				X																	
131	ξ_1	X																				
132	ψ_1	X																				
133	ζ_1	X																				
134	$\text{ret}_k \zeta_1$	X																				

APÉNDICE 2. NOTACIONES UTILIZADAS Y BREVE ESBOZO DE LA CATEGORÍA
DE LOS CONJUNTOS

Con el objetivo de facilitar la lectura de los capítulos 1 a 6, a continuación se enlistan los símbolos matemáticos y lógicos usados, con una breve explicación al margen (cuadro A2.1). Luego, se discuten ciertos asuntos básicos de la teoría de categorías, con especial atención en la categoría de los conjuntos. Los temas a tratar son la definición general de categoría, los tipos de morfismos, objetos terminales, productos y sumas. En buena medida, este apéndice es un resumen de Lawvere y Schanuel (1997), sobre todo de las partes I y II, y de algunos aspectos de la parte IV.

Cuadro A2.1 Símbolos matemáticos y lógicos utilizados en los capítulos 1 a 6	
$C = \{c_1, c_2, c_3, c_4\}$	C es el conjunto de c_1, c_2, c_3, c_4 . También se puede representar como: $C = \{x \mid x \text{ es la letra "c" con subíndice } z \text{ y } 1 \leq z \leq 4\}$
$c_i \in C$	c_i pertenece al conjunto C, o bien c_i es elemento del conjunto C.
$\ C\ $	Cardinalidad de C (número de elementos en C).
$B \subseteq C$	B es subconjunto de C; todo elemento de B es elemento de C. Cabe la posibilidad de que $B = C$.
$B \subset C$	B es subconjunto propio de C (B es subconjunto de C, pero $B \neq C$.)
$B \cup C$	Unión de los conjuntos B y C. Si $B = \{b_1, b_2, b_3\}$ y $C = \{c_1, c_2\}$ entonces $B \cup C = \{b_1, b_2, b_3, c_1, c_2\}$.
$B \cap C$	Intersección de los conjuntos B y C. Si $B = \{b_1, b_2, b_3\}$ y $C = \{b_3, c_1, c_2\}$ entonces $B \cap C = \{b_3\}$.
$B \times C$	Producto cartesiano de los conjuntos B y C. Si $B = \{b_1, b_2\}$ y $C = \{c_1, c_2\}$ entonces $B \times C = \{(b_1, c_1), (b_1, c_2), (b_2, c_1), (b_2, c_2)\}$.
$B - C$	Diferencia entre conjuntos B y C. Si $B = \{b_1, b_2, b_3\}$ y $C = \{b_3, c_1, c_2\}$ entonces $B - C = \{b_1, b_2\}$.
$\bigcup_{i=1}^m A_i$	Unión de una familia de conjuntos: $A_1 \cup A_2 \cup \dots \cup A_m$
$\prod_{i=1}^m A_i$	Producto de una familia de conjuntos: $A_1 \times A_2 \times \dots \times A_m$
$B \xrightarrow{g} C$	Función que a cada elemento de B le asigna un elemento de C. B es el dominio de g, C es el contradominio.

Cuadro A2.1 Símbolos matemáticos y lógicos utilizados en los capítulos 1a 6	
$g(b_i) = c_i$	Al elemento b_i de B , la función g le asigna el elemento c_i de C .
$B \xrightarrow{\text{inc}} C$	B está incluido en C (B es subconjunto de C).
$\prod_{i=1}^m A_i \xrightarrow{\pi_i} A_i$	i -ésima proyección. Si $\langle a_1, a_2, \dots, a_m \rangle \in \prod_{i=1}^m A_i$ entonces $\pi_i(\langle a_1, a_2, \dots, a_m \rangle) = a_i$
\emptyset	Conjunto vacío
\mathbb{N}	Conjunto de números naturales.
\mathbb{R}	Conjunto de números reales
C^B	Conjunto de funciones con dominio B y contradominio C .
$p \rightarrow q$	Condicional: si p entonces q .
$p \leftrightarrow q$	Bicondicional : p si y sólo si q .
$p \vee q$	Disyunción : p o q .
$p \wedge q$	Conjunción: p y q .
$\forall x$	Cuantificado universal: para toda x .
$\exists x$	Cuantificador existencial: existe al menos una x
$\exists! x$	Existe una y sólo una x

1. Definición general de categoría.

Cualquier categoría \mathcal{C} está determinada por los siguientes asuntos:

- i. una colección de objetos;
- ii. una colección de flechas (también llamadas morfismos o mapas), de modo que a cada saeta f le corresponde un objeto de origen –denominado el dominio de f ($dom f$)- y un objeto destino –el codominio de f ($cod f$); usualmente, se escribe $f: A \rightarrow B$ o bien $A \xrightarrow{f} B$ para indicar que A es el dominio de f y B es su codominio;
- iii. un operador de composición (\circ) que a cada par de flechas g, f , donde $cod f = dom g$, le asigna una flecha compuesta $g \circ f$; este operador satisface la siguiente ley asociativa: para cualesquiera tres flechas $A \xrightarrow{f} B$, $B \xrightarrow{g} C$ y $C \xrightarrow{h} D$ sucede que: $h \circ (g \circ f) = (h \circ g) \circ f$

- iv. para cada objeto A , una flecha de identidad $A \xrightarrow{id_A} A$ que cumple con el siguiente principio: para cualquier flecha $A \xrightarrow{f} B$, $id_B \circ f = f$ y $f \circ id_A = f$.

Toda sistema de entidades y relaciones puede constituir una categoría. En lo concerniente a estructuras matemáticas como son anillos, conjuntos, espacios topológicos, grafos, grupos, matrices, etcétera, todas conforman categorías distintas.

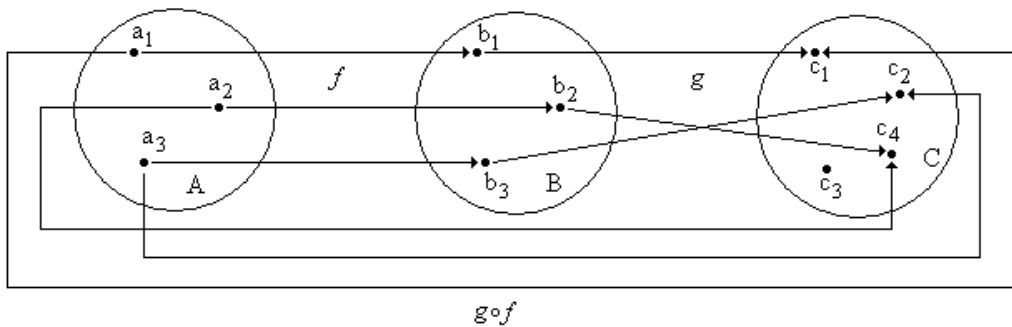
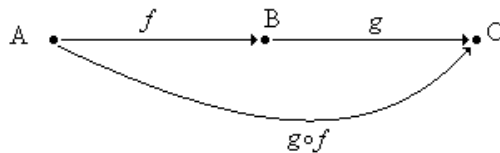


Figura A2.1 Diagrama interno (superior) y externo (inferior) de una composición de flechas hipotéticas



Tratándose de la categoría de los conjuntos, los objetos son colecciones de cosas y los morfismos son funciones. En aras de la claridad, conviene ilustrar los rubros anteriores con unos ejemplos sencillos. La figura A2.1 destaca dos modos de representar la composición de los morfismos $A \xrightarrow{f} B$ y $B \xrightarrow{g} C$. En la parte superior a la leyenda, se muestra el denominado diagrama interno de tales mapeos; ahí se pone de relieve que A es el conjunto $\{a_1, a_2, a_3\}$, B es $\{b_1, b_2, b_3\}$ y $C = \{c_1, c_2, c_3, c_4\}$. En cuanto a la flecha f , el esquema indica que $f(a_1) = b_1$, $f(a_2) = b_2$ y $f(a_3) = b_3$; en lo relativo a g , se tiene que $g(b_1) = c_1$, $g(b_2) = c_4$ y $g(b_3) = c_2$; por tanto, $g \circ f(a_1) = g(f(a_1)) = c_1$, $g \circ f(a_2) = g(f(a_2)) = c_4$ y $g \circ f(a_3) = g(f(a_3)) = c_2$. En la parte inferior a la leyenda aparece el llamado diagrama externo de la composición, que si bien no pormenoriza las

asignaciones, ni la hechura de cada objeto, si pone de realce la conmutatividad del esquema: $A \xrightarrow{f} B \xrightarrow{g} C$ y $A \xrightarrow{g \circ f} C$ pueden vislumbrarse como rutas alternativas, pero convergentes.

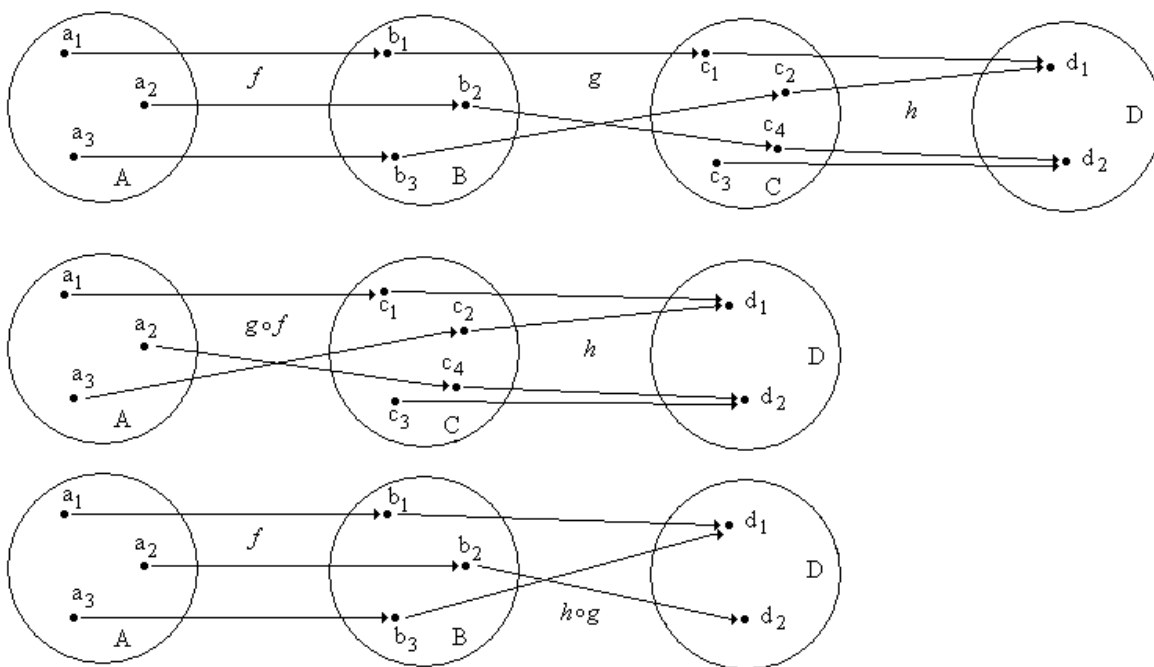


Figura A2.2 Ejemplo de ley asociativa en la composición de morfismos

La ilustración A2.2 ejemplifica la ley asociativa señalada en el rubro iii, pero con el detalle de un diagrama interno hipotético. Aquí se introduce la flecha $C \xrightarrow{h} D$ y el conjunto $D = \{d_1, d_2\}$. Como puede apreciarse, para cualquier a_i en A , $h \circ (g \circ f)(a_i) = (h \circ g) \circ f(a_i)$. Cabe señalar que las tres funciones indicadas son de tres tipos distintos: f es biyectiva (a todos los elementos de A les asigna diferentes elementos de B y, además, para todo integrante de B existe un elemento de A que f pone en correspondencia), g es inyectiva (a todos los elementos de B les asigna diferentes miembros de C , pero nótese que no todos los integrantes de C quedan asignados a un elemento de B) y h es suprayectiva (no todos los miembros de C reciben asignaciones diferentes).

Con base en la flecha g de arriba, la figura A2.3 pone de realce que la composición de un morfismo con la identidad de su dominio o con la de su codominio sigue dando el

mismo resultado que el morfismo en cuestión. Nótese que para cualquier b_i de B , $g \circ id_B(b_i) = g(b_i) = id_C \circ g(b_i)$. También cabe destacar que las funciones de identidad asignan cada elemento a sí mismo: $id_B(b_i) = b_i$ e $id_C(c_i) = c_i$.

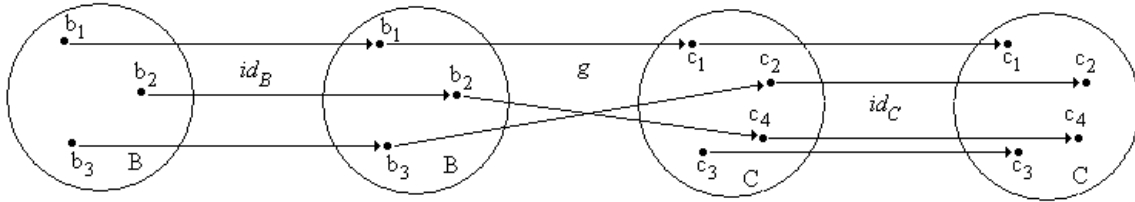


Figura A2.3 Diagrama interno de la composición $id_C \circ g \circ id_B$

2. Isomorfismos, secciones y retracciones.

Supóngase la existencia de una flecha $B \xrightarrow{f^{-1}} A$ cuyo diagrama interno fuese como se muestra en la figura A2.4.

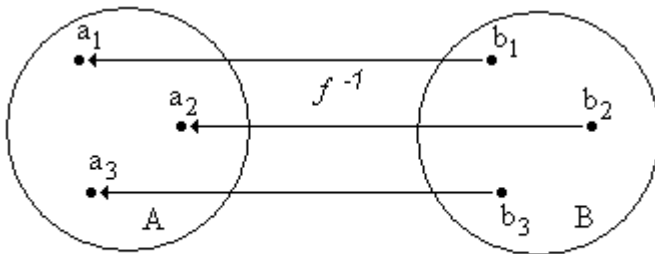


Figura A2.4 Diagrama interno de f^{-1}

Entonces, para cada a_i de A ocurre que $f^{-1} \circ f(a_i) = a_i$, y para cada b_i de B sucede que $f \circ f^{-1}(b_i) = b_i$. Puesto exclusivamente en términos de flechas: $f^{-1} \circ f = id_A$ y $f \circ f^{-1} = id_B$. Estas condiciones indican que f es un isomorfismo cuya inversa es f^{-1} . Los conjuntos A y B son isomórficos y, de hecho, hay seis isomorfismos entre ellos, que se muestran en la figura A2.5.

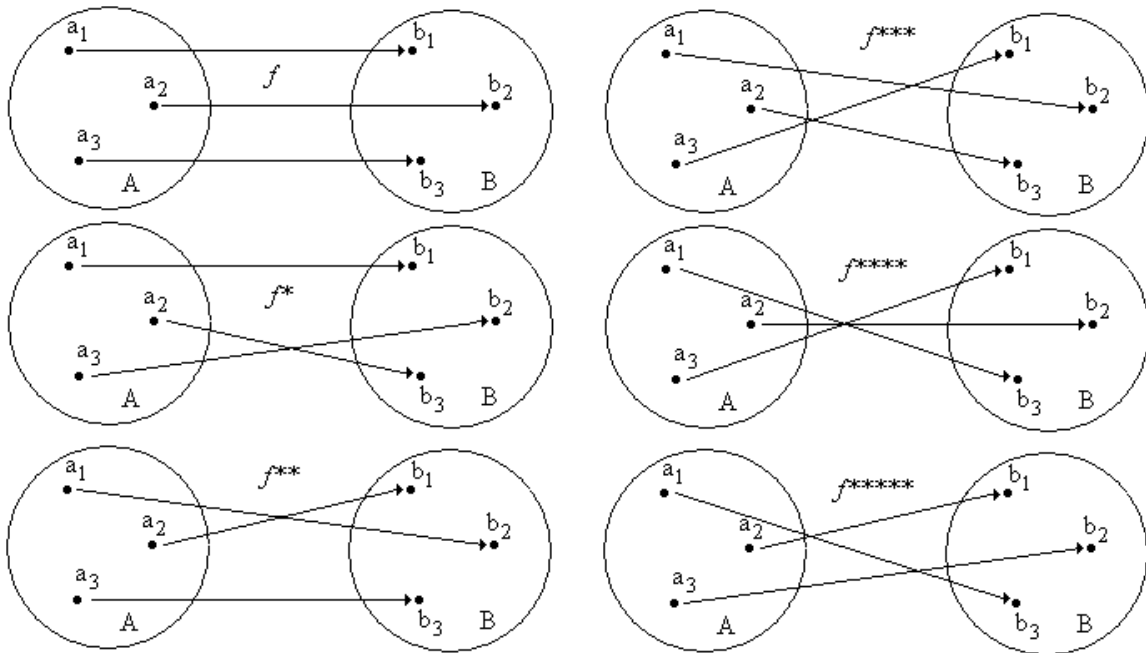


Figura A2.5 Isomorfismos entre los conjuntos A y B

En lo concerniente a la saeta $C \xrightarrow{h} D$ de arriba, resulta claro que no existe función $D \xrightarrow{h^{-1}} C$ tal que $h^{-1} \circ h = id_C$ y $h \circ h^{-1} = id_D$. Sin embargo, pueden haber morfismos $D \xrightarrow{s} C$ tal que $h \circ s = id_D$, aunque no sea el caso de que $s \circ h = id_C$. Dichos mapas se denominan secciones (en este caso, s es una sección de h), y los diagramas conmutativos de la figura A2.6 destacan que para el ejemplo tratado hay cuatro de tales funciones.

Ahora, preste atención a la función g : igualmente no es un isomorfismo, pero puede existir una saeta r –denominada retracción de g - tal que $r \circ g = id_B$; de hecho, hay tres posibilidades (ver figura A2.7). En general, las funciones inyectivas, como g , presentan retracciones, mientras que las suprayectivas, como h , están provistas de secciones. Si acaso una flecha es inyectiva y suprayectiva a la vez, entonces es biyectiva, lo cual es equivalente a decir que es un isomorfismo: la función inversa constituye tanto una retracción como una sección.

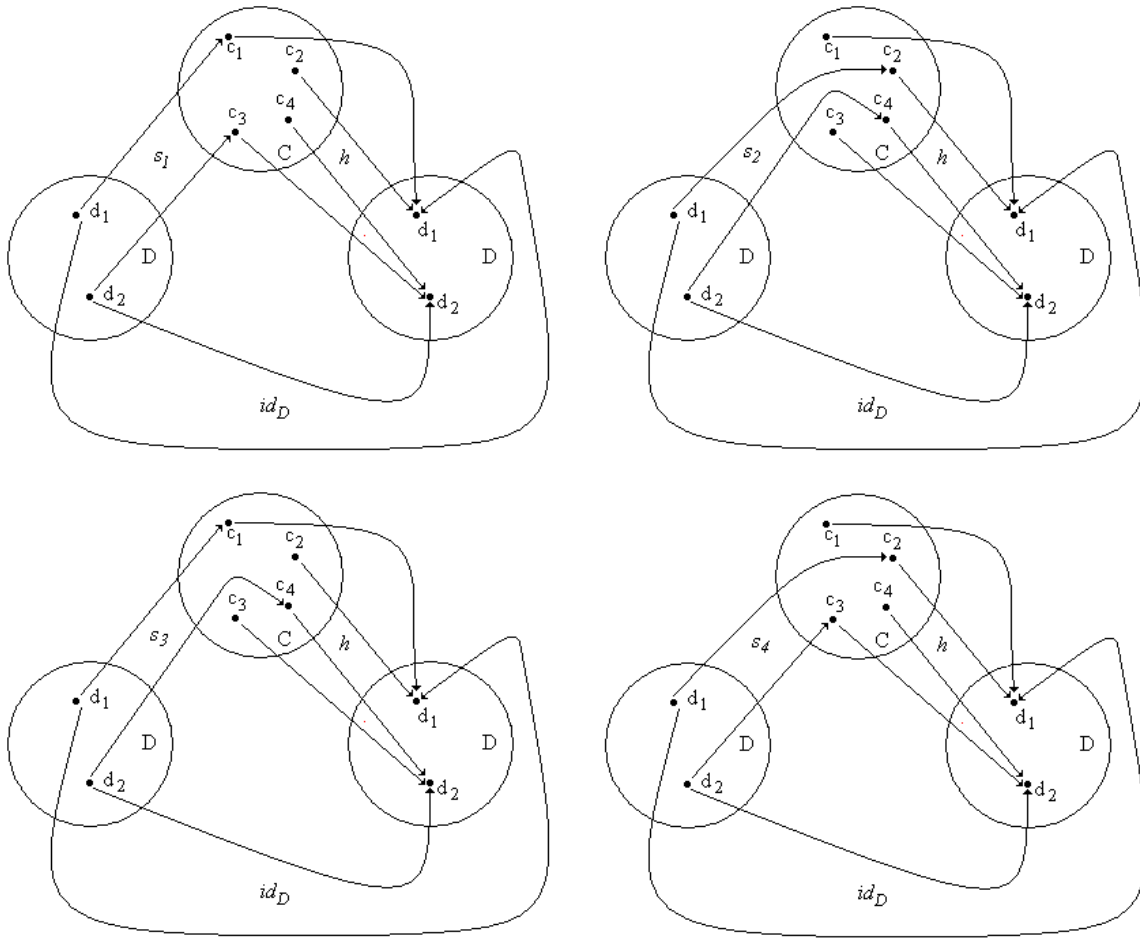


Figura A2.6 Secciones de h

3. Objeto terminal

En cualquier categoría \mathbf{C} , un objeto T se denomina terminal si y sólo si para todo objeto X de \mathbf{C} existe únicamente un morfismo de X a T . En la categoría de los conjuntos, los singuletes –colecciones constituidas por un solo elemento– son objetos terminales. Para ilustrar, considérese la flecha $B \xrightarrow{z} \{b_i\}$: asigna todos los elementos de B a b_i y es la única función posible con ese dominio y codominio. Sin embargo, se trata de un ejemplo instanciado: B es una colección de cosas específicas y b_i es una elemento particular con nombre propio. En aras de la generalidad, conviene recurrir a la entidad $\mathbf{1} = \{\bullet\}$, una especie de singulete universal (de la categoría de los conjuntos), no instado. Esto permite

construcciones del tipo: $\mathbf{1} \xrightarrow{b_i} B$, donde $b_i(\bullet) = b_i$. Aquí la saeta identifica al elemento b_i de B , y plantea la pertenencia como una función. Si además se establece $X \xrightarrow{!} \mathbf{1}$ como mapa único para cualquier conjunto X (véase Pierce, 1991, p. 16), se abre un abanico de posibilidades para establecer vínculos entre objetos diversos. Entre cualesquiera dos colecciones U, W siempre es posible establecer un mapa del tipo $U \xrightarrow{w_k \circ !} W$.

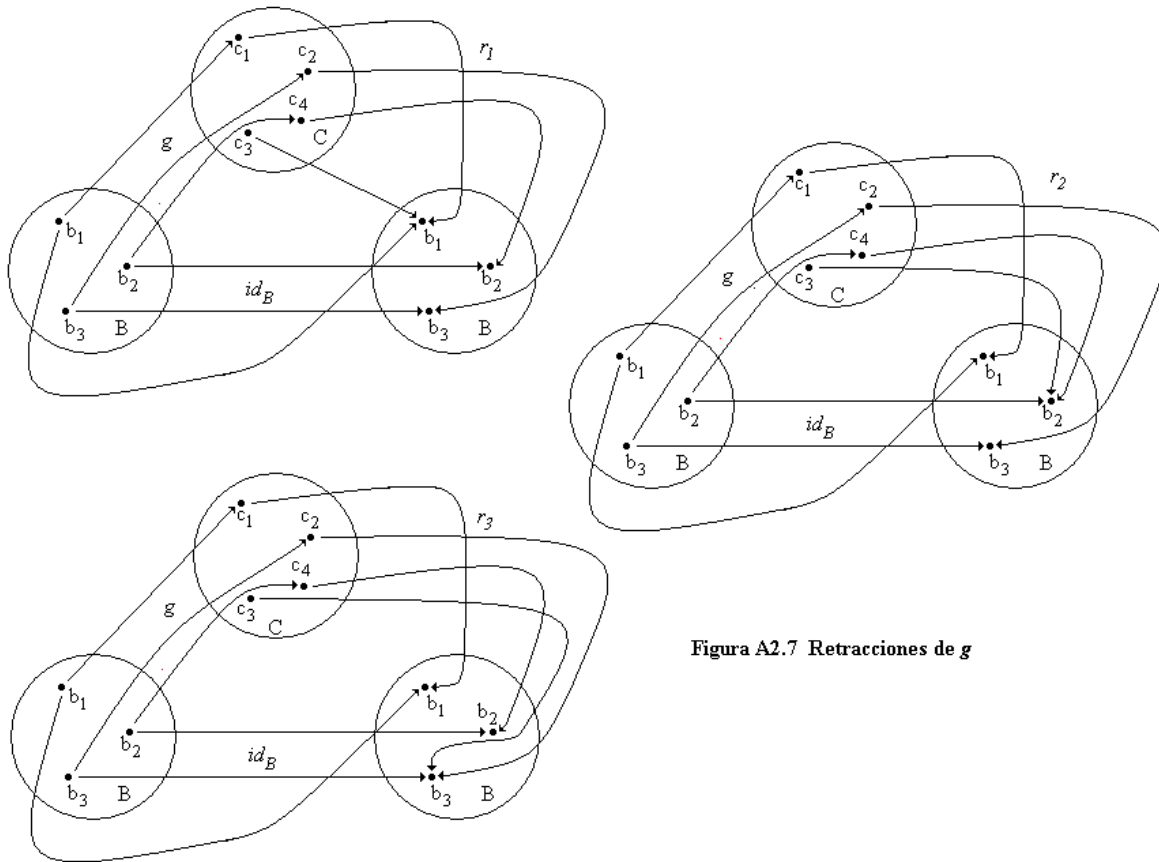


Figura A2.7 Retracciones de g

4. Productos

Dados dos conjuntos X y Y , el producto cartesiano $X \times Y$ corresponde a una colección de pares ordenados, donde el primer miembro de cada dupla es un integrante de X y el segundo es un elemento de Y . Para el caso de A y B de la figura A2.1, $A \times B$ es

igual a $\{\langle a_1, b_1 \rangle, \langle a_1, b_2 \rangle, \langle a_1, b_3 \rangle, \langle a_2, b_1 \rangle, \langle a_2, b_2 \rangle, \langle a_2, b_3 \rangle, \langle a_3, b_1 \rangle, \langle a_3, b_2 \rangle, \langle a_3, b_3 \rangle\}$. Ahora bien, una definición general de producto, buena para cualquier categoría, consiste en lo siguiente: un objeto P junto con un par de mapas, $P \xrightarrow{\pi_1} U$ y $P \xrightarrow{\pi_2} W$, se denomina un producto de U y W , si para cada objeto X y cada par de mapas $X \xrightarrow{k_1} U$ y $X \xrightarrow{k_2} W$, hay exactamente un mapa $X \xrightarrow{k} P$ para el cual $k_1 = \pi_1 \circ k$ y $k_2 = \pi_2 \circ k$.¹ Aquí, los morfismos π_1 y π_2 constituyen las proyecciones de P . En la figura A2.8, se muestra la forma que puede adquirir semejante definición con los ejemplos de arriba.

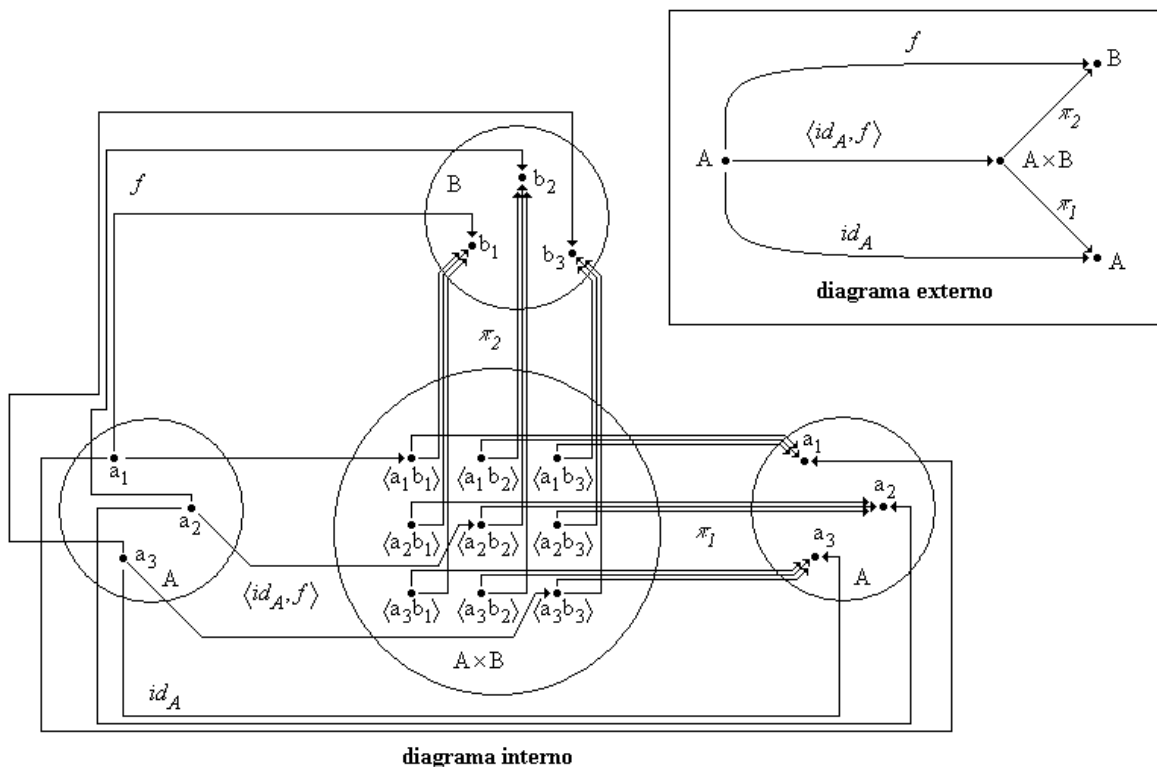


Figura A2.8 Diagrama interno y externo del producto $A \times B$, sus proyecciones y un morfismo de A a $A \times B$

Nótese que las proyecciones le asignan a cada pareja de $A \times B$ uno de sus miembros: así, π_1 despeja el primer integrante del par, y π_2 pone de relieve al segundo. También cabe destacar que el morfismo $\langle id_A, f \rangle$ es una dupla de flechas; no debe

¹ cf. Lawvere y Schaunel (1997), p. 217.

confundirse con la composición $id_A \circ f$ -la cual no tiene sentido, pues el codominio de f no es igual al dominio de id_A - ni con la composición $f \circ id_A$, que si bien tiene sentido, es igual a f y, por tanto, su codominio no es $A \times B$. A cada elemento a_i de A , la saeta $\langle id_A, f \rangle$ le aplica de manera simultánea las funciones id_A y f para dar lugar a una dupla ordenada, de modo que $id_A(a_i)$ es el primer integrante de la pareja y $f(a_i)$ es el segundo. El orden en que se plantea la dupla de funciones es importante: si acaso en lugar de $\langle id_A, f \rangle$ se estipulara $\langle f, id_A \rangle$, entonces sería menester señalar que el codominio del morfismo es $B \times A$ en lugar de $A \times B$.

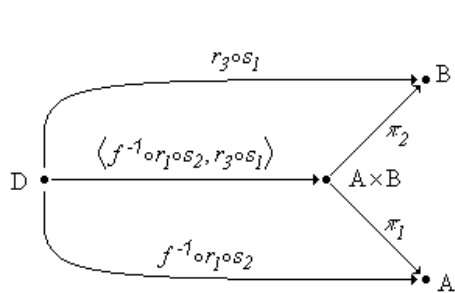


Figura A2.9 Producto $A \times B$ con morfismo de D a $A \times B$

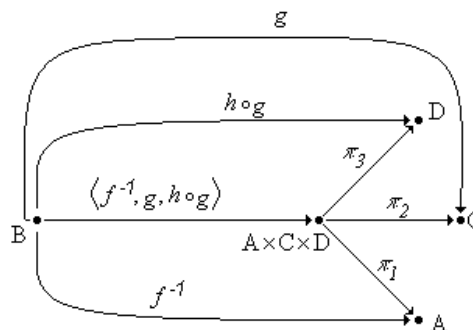


Figura A2.10 Producto de tres conjuntos

Para complicar un poco más las cosas, imagínese que en lugar del conjunto A , se pusiera la colección $D = \{d_1, d_2\}$ a la izquierda del producto en la figura A2.8. Un posible arreglo de semejante naturaleza se muestra en la ilustración A2.9. Aquí sólo se plasma el diagrama externo, pero la intención es destacar la versatilidad y complejidad de las flechas. Recuerdese que las funciones s_1 y s_2 están esbozadas en la figura A2.6, r_1 y r_3 aparecen en A2.7 y f^{-1} es la inversa de f . Así, $\langle f^{-1} \circ r_1 \circ s_2, r_3 \circ s_1 \rangle(d_1) = \langle a_3, b_1 \rangle$ y $\langle f^{-1} \circ r_1 \circ s_2, r_3 \circ s_1 \rangle(d_2) = \langle a_2, b_3 \rangle$.

Otro asunto meritorio de atención es que nada impide construir productos a partir de tres o más conjuntos, como se hace en el diagrama A2.10. En dicho ejemplo, $A \times C \times D$ corresponde a una colección de tripletes, y en cada uno de ellos la primera posición está

ocupada por un elemento de A, la segunda por uno de C y la tercera por un integrante de D. Por tal motivo, la flecha de B a $A \times C \times D$ es una tríada de funciones.

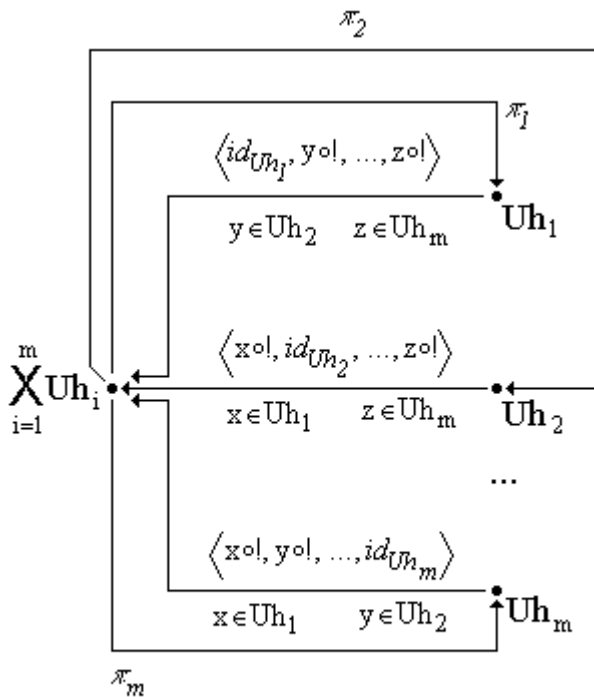
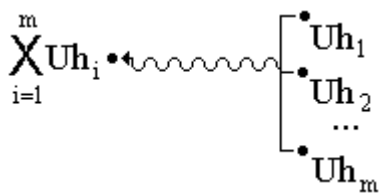


Figura A2.11 Producto de m conjuntos y morfismos

En los capítulos 1 a 6 del presente trabajo los productos se han simbolizado mediante flechas onduladas cuyos puntos de destino están marcados por fórmulas conjuntistas, indicativas de que la operación es, en efecto, un producto. Por ejemplo, se confeccionan cosas como:



donde Uh_i representa el conjunto de elementos hereditarios del i -ésimo tipo, y $\prod_{i=1}^m Uh_i$ es el producto de todos los conjuntos de clases de factores de la herencia. Esta notación

economiza espacio y se da por entendido que si a $\prod_{i=1}^m U_{h_i}$ se le aplican las proyecciones 1, 2, ..., m, se restituyen los conjuntos de origen. Puesto que los diagramas de los capítulos precedentes son un tanto complicados, el ahorro ha sido de mucha utilidad. Pero hay otra cuestión a destacar: la dirección de la saeta no es fortuita, pues se pretende que el flujo de información vaya en ese sentido para indicar que, a partir de elementos hereditarios de distinto tipo, se construyen series. Sin embargo, la flecha ondulada no es propiamente un morfismo entre los conjuntos reseñados. En aras de convertirla en una función, una forma

que podría tomar es la siguiente: $\left\{ \prod_{i=1}^m U_{h_i} \right\} \leftarrow \{ \{ U_{h_1}, U_{h_2}, \dots, U_{h_m} \} \}$. Aun cuando parezca

monumental, es un simple mapa entre singuletes. Otro diagrama plausible es el de la figura A2.11, el cual pone el asunto en términos más hermanados con lo discutido en los párrafos anteriores.

Si bien lo dibujado en A2.11 es mucho más exacto, también es más engorroso elaborarlo y ocupa una buena cantidad de espacio. Conviene detenerse en las flechas

emanadas de $U_{h_1}, U_{h_2}, \dots, U_{h_m}$ y dirigidas a $\prod_{i=1}^m U_{h_i}$, pues cada una, en realidad, delata

una familia de saetas. Sólo basta fijar la atención en la primera, $\langle \text{id}_{U_{h_1}}, y^!, \dots, z^! \rangle$, para esclarecer el tema: la tupla indica que a cada miembro de U_{h_1} se le aplica la función de identidad, así como morfismos que van despejando elementos particulares de los restantes conjuntos U_{h_2}, \dots, U_{h_m} . Si ω es un integrante específico de U_{h_1} , entonces $\text{id}_{U_{h_1}}(\omega) = \omega$, $y^!(\omega) = y(\bullet) = y \in U_{h_2}$ y así sucesivamente hasta llegar a $z^!(\omega) = z \in U_{h_m}$. A fin de cuentas, $\langle \text{id}_{U_{h_1}}, y^!, \dots, z^! \rangle(\omega) = \langle \omega, y, \dots, z \rangle$ y dicha serie pertenece al producto. Pero si las letras “y”, “z” y todas las que están ocultas en los puntos suspensivos fungen como variables, entonces $\langle \text{id}_{U_{h_1}}, y^!, \dots, z^! \rangle$ es inespecífico y da cabida a un alud de mapas.

5. Sumas

Vistos exclusivamente como arreglos de puntos y saetas –sin considerar los rótulos dados a unos y otras-, los esquemas A2.8 a A2.10 ponen de relieve una especie de forma general de los productos. Si se invierten los sentidos de las flechas, se obtiene la imagen general de una suma. En A2.12 se ejemplifica la cuestión con los conjuntos C y D de la figura A2.2

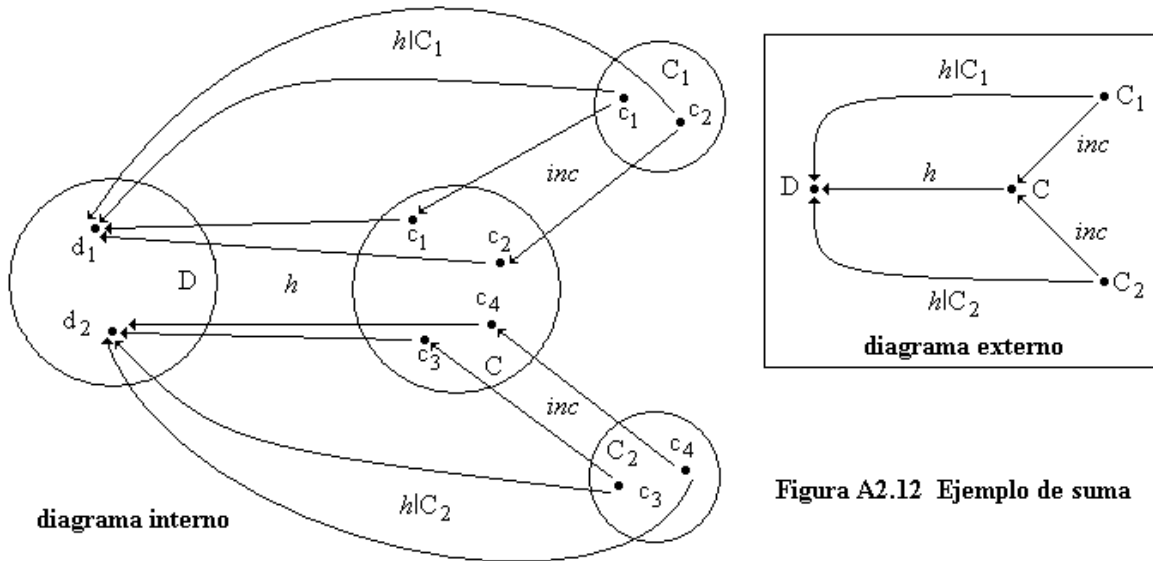


Figura A2.12 Ejemplo de suma

C_1 y C_2 son subconjuntos de C ; $h|_{C_1}$ y $h|_{C_2}$ corresponden a la función h , pero con el dominio restringido a C_1 y C_2 , respectivamente. El rótulo inc delata una mapa de inclusión, de tal suerte que $C_i \xrightarrow{inc} C$ equivale a decir que C_i es subconjunto de C .

ÍNDICE DE SIGLAS Y SÍMBOLOS

Entidades

A*	174	FG _d *	68-69	I _{cof}	174	Pa	26
Ac	70	FG _d **	78	I _{cp}	47	Pari	57
Am	70	FGC	109	I _g	37	PDsp°	173
C*	43	FGF	84	I _h	26	S	37
c	58	FO _i	42	I _h *	26	U _i *	131
C _i	42	G	131	I _{pm}	29	Uh _i	68
C _{mer}	37-38	G°	144	I _{psm}	26	Uh _i °	84
Car _i	42, 47	G _d	68-69	I _s	37	Uh _i &	164
Car _i °	56	G _{d_i}	69	Id	108	Z	68-69
Cig	33	G _{d_{lat}}	69	Id _c	108		
Cit _i	91	G _g	78	Idant	108		
Cro	108	G _{g₁}	78	Idant _c	108		
D	48	G _{g_i}	78	K	33		
∅	58	G _{g_p}	78	K ₀	33		
Det _i	108	G _M	132	K ₁	33		
Dsp	42	G _M °	144	K ₂	37		
Dsp°	57	GF	33	K ₃	37-38		
Dsp'	47	GM	33	LDsp°	174		
Dsp''	53	Gw	109	M	26		
Dsp'''	144	Gw*	109	MC	42		
EC	43	Gw•	118	N	92		
εDsp°	175	Gw^	121	N _{cigoto}	111		
F	33	Gw _{esp}	124	N _{gameto}	111		
F*	34	Gw _{mer}	120	N _{meristemo}	120		
FG	131	Gw _t	112	N _{somático}	111		
FG°	92, 144	H	26	O _i	91, 111		
FG _d	68-69	I	26	∅ _i	57		

Flechas

$\alpha_1 : I \rightarrow H$	27	$\chi_9 : C_{\text{mer}} \rightarrow K_3$	38
$\alpha_2 : I \rightarrow I_h$	27	$\delta_1 : F \rightarrow \text{Cig}$	34
$\alpha_{2\text{bis}} : I_h \rightarrow I_h^*$	27	$\delta_2 : F^* \rightarrow \text{Cig}$	35
$\alpha_{2\text{cof}} : I \rightarrow I_{\text{cof}}$	176	$\varepsilon_1 : I \rightarrow \text{Cig}$	34
$\alpha_3 : I \rightarrow \text{Pa}$	27	$\varepsilon_2 : I_g \rightarrow S$	37
$\alpha_4 : I \rightarrow M$	30	$\varepsilon_3 : I_s \rightarrow \text{Cig}$	37
$\alpha_5 : I \rightarrow I$	30	$\varepsilon_4 : I \rightarrow C_{\text{mer}}$	38
$s\alpha_{2\text{bis}} : I_h^* \rightarrow I_h$	28	$\varepsilon_5 : I \rightarrow \text{GF}$	39
$\beta_1 : I_{\text{psm}} \rightarrow I_h^*$	27	$\varepsilon_6 : I \times \{FO_1, \dots, FO_y\} \rightarrow$ $I \times \{FO_1, \dots, FO_y\}$	43
$\beta_1^{-1} : I_h^* \rightarrow I_{\text{psm}}$	28	$\phi_1 : I \times \{FO_1, \dots, FO_y\} \rightarrow$ Dsp	43
$\beta_2 : I_{\text{pm}} \rightarrow I_h^*$	30	$\phi_2 : I \rightarrow \text{Dsp}'$	49
$\beta_2^{-1} : I_h^* \rightarrow I_{\text{pm}}$	30	$\phi_1 : I \times \{FO_1, \dots, FO_y\} \rightarrow$ Dsp	43
$\beta_3 : I \rightarrow I_h$	30	$\phi_2 : I \rightarrow \text{Dsp}'$	49
$\beta_3^{-1} : I_h \rightarrow I$	30	$\phi_3 : I_{\text{cp}} \rightarrow D$	49
$\chi_1 : M \rightarrow K_0$	34	$\phi_4 : I \rightarrow \text{Dsp}''$	53
$\chi_2 : H \rightarrow K$	34	$\phi_{4a} : I \rightarrow \text{Dsp}'''$	147
$\chi_3 : \text{GM} \rightarrow K_0$	34	$\phi_5 : I \rightarrow \text{Dcp}^\circ$	59
$\chi_4 : \text{GF} \rightarrow K$	34	$\Phi^* : \text{Pari} \rightarrow \mathcal{D}$	59
$\chi_5 : K_1 \rightarrow \text{Pa}$	34	$\varphi_1 : I \times \{FO_1, \dots, FO_y\} \rightarrow$ EC	43
$\chi_6 : I_s \rightarrow K_2$	37	$\varphi_2 : \text{EC} \rightarrow \text{Dsp}$	45
$\chi_7 : S \rightarrow K_2$	37	$\varphi_3 : \text{MC} \rightarrow \bigcup_{i=1}^p \text{Car}_i$	45
$\chi_8 : I \rightarrow K_3$	38	$\varphi_4 : \text{EC} \rightarrow \text{EC}$	43

$\varphi_5 : \bigcup_{i=1}^n C_i \rightarrow C^*$	43	$\iota_7^\bullet : FGC \rightarrow Gw^{\bullet*}$	118
$\varphi_6 : \pi_i \varphi_5 \rightarrow \varphi_4$	44	$\iota_{7a} : Gw_{mer} \rightarrow Gw^\wedge$	121
$\eta_1 : GM \cup GF \rightarrow FG_d$	70	$\iota_8 : Gw \rightarrow Gw^2$	111
$\eta_{1a} : GM \cup GF \rightarrow FG$	133	$\iota_8^\bullet : Gw \rightarrow Gw^{\bullet 2}$	118
$\eta_{1b} : GM \cup GF \rightarrow FG^\circ$	147	$\iota_9 : G \rightarrow G_M$	134
$\eta_2 : Cig \rightarrow FG_d$	70	$\iota_{10} : G^\circ \rightarrow G_M^\circ$	144
$\eta_{2a} : Cig \rightarrow G_M$	133	$\kappa_1 : FG_d \rightarrow G_d$	70
$\eta_{2b} : Cig \rightarrow G_M^\circ$	147	$\kappa_2 : FG_d \rightarrow G_{g_1}$	78
$\eta_{2c} : Cig \rightarrow G$	149	$\kappa_3 : G_g \rightarrow G_g$	78-79
$\eta_{2d} : Cig \rightarrow G$	156	$\kappa_4 : G_{gp} \rightarrow G_{dlat}$	79
$\eta_3 : GM \cup GF \cup Cig \rightarrow$ FGF	84	$\Lambda : \kappa_3 \rightarrow Uh_i$	78-79
$\eta_4 : N \rightarrow FG^\circ$	92	$\lambda_1 : G_{d_i} \times C_{i-1} \rightarrow C_i$	70
$\eta_5 : N_{gameto} \rightarrow FGC$	111	$\lambda_2 : Uh_i \rightarrow C_i$	79
$\eta_6 : N_{somático} \rightarrow Gw$	111	$\lambda_3 : Uh_i^\circ \rightarrow C_i$	85
$\eta_7 : Cro \rightarrow Idant$	111	$\lambda_4 : FG_i^\circ \times O_i \rightarrow O_j$	93
$\iota_1 : FG_d^* \rightarrow FG_d$	70	$\lambda_5 : \lambda_4 \rightarrow \lambda_6$	94
$\iota_2 : FG_d^{**} \rightarrow FG_d$	78	$\lambda_6 : C_i \rightarrow C_j$	94
$\iota_3 : Uh_i^\circ \times \wp(Uh_j) \rightarrow Uh_i^\circ$	85	$\lambda_7 : Det_i^{2hp} \rightarrow C_i$	112
$\iota_4 : FGF \times FG \rightarrow FGF$	85	$\lambda_7^\bullet : Det_i^{hp} \rightarrow C_i$	118
$\iota_5 : Uh_i^2 \rightarrow Uh_i$	92	$\lambda_{7a} : Uh_i^{2khp} \rightarrow O_i$	112
$\iota_{5^*} : U_i^* \rightarrow Uh_i$	133	$\lambda_{7a}^\bullet : Uh_i^{khp} \rightarrow O_i$	118
$\iota_{5a_1} : Uh_i^2 \rightarrow Uh_i$	165	$\mu_1 : \lambda_1 \rightarrow \varphi_4$	70
$\iota_6 : FG^{\circ 2} \rightarrow FG^\circ$	92	$\mu_2 : \lambda_2 \rightarrow \varphi_4$	79
$\iota_7 : FGC^2 \rightarrow Gw^*$	111	$\mu_3 : \lambda_3 \rightarrow \varphi_4$	85

$\mu_4 : \lambda_6 \rightarrow \Phi_4$	94	$\tau_{2p_1} : G \rightarrow \text{Dsp}'$	162
$v_1 : G_{\text{dlat}} \rightarrow K_0 \cup K$	70	$\tau_{2^*a_1} : G \rightarrow \text{Dsp}'$	165
$v_2 : Z \rightarrow K_0 \cup K$	70	$\tau_3 : G_M \rightarrow \text{Dsp}''$	137
$v_3 : \text{FGF} \rightarrow K$	85	$\tau_{3a} : G \rightarrow \text{Dsp}''$	152
$o_1 : C_i \times \text{Ac} \times \text{Am} \rightarrow Z$	70	$\tau_4 : G_M^\circ \rightarrow \text{Dsp}'''$	146
$o_2 : \text{Uh}_i \rightarrow \text{Uh}_i^u$	78	$\tau_{4a} : G^\circ \rightarrow \text{Dsp}'''$	156
$o_3 : \text{Uh}_i \rightarrow \left(\bigcup_{i=1}^n \text{Uh}_i \right)^2$	92	$\xi_1 : I_{\text{cof}} \rightarrow A^*$	176
$o_{3a} : \text{Det}_i \rightarrow \text{Det}_i^2$	107	$\psi_1 : A^* \rightarrow \mathcal{E}\text{Dsp}^\circ$	176
$o_{3b} : \text{Id} \rightarrow \text{Id}^2$	107	$\zeta_1 : \mathcal{E}\text{Dsp}^\circ \rightarrow \text{Dsp}^\circ$	178
$o_4 : \text{Uh}_i \times \text{Am} \rightarrow \text{Uh}_f$	107	$\delta\mathcal{L} : \text{Car}_i^\circ \rightarrow \text{Car}_i$	58-59
$\theta_1 : \bigcup_{i=1}^{n^*} O_i \rightarrow \bigcup_{i=1}^{n^{**}} \text{Cit}_i$	93	$\varkappa : \text{Uh}_i \times \text{Car}_i \rightarrow [0,1]$	161
$\theta_{1a} : \bigcup_{i=1}^n O_i \rightarrow \bigcup_{i=1}^m \text{Cit}_i$	111	$\varkappa^* : G \times \text{Dsp}' \rightarrow [0,1]$	162
$\theta_2 : \bigcup_{i=1}^{n^{**}} \text{Cit}_i \rightarrow \bigcup_{i=1}^{n^{**}} C_i$	93	$\varkappa^\# : \text{Uh}_i^\& \rightarrow [0,1]$	165
$\theta_3 : \bigcup_{i=1}^n C_i \rightarrow N$	92	$\varkappa^{\#\#} : G \times \text{Dsp}' \rightarrow [0,1]$	165
$\theta_4 : N \rightarrow \text{Cro}^h \cup \text{Cro}^{2h}$	111	$\zeta : \text{Gw}_i \rightarrow \text{Det}_i^{2\text{hp}}$	112
$P_1 : \mathcal{P}_i \rightarrow \mathcal{C}$	60	$\zeta^\bullet : \text{Gw}_i^\bullet \rightarrow \text{Det}_i^{\text{hp}}$	117
$\rho_1 : \mathcal{D} \rightarrow (0,1]^m$	59		
$\rho_2 : \text{PDsp}^\circ \rightarrow \mathbb{R}^m$	176		
$\sigma_1 : \text{Gw}_t \rightarrow \wp(\text{FGC})$	112		
$\sigma_2 : G_M \rightarrow \wp(\text{FG})$	134		
$\sigma_{2a} : G \rightarrow \wp(\text{FG})$	149		
$\sigma_3 : G_M^\circ \rightarrow \wp(\text{FG})$	146		
$\sigma_{3a} : G^\circ \rightarrow \wp(\text{FG})$	157		
$\tau_1 : \text{Uh}_i \rightarrow \text{Car}_i$	134		
$\tau_{1p_1} : \text{Uh}_i \rightarrow \text{Car}_i$	162		
$\tau_2 : G_M \rightarrow \text{Dsp}'$	134		

Modelos

CMC (características como mosaicos celulares)	40-46
DOP (descendencia en organismos con partenogénesis)	31
DORV (descendencia en organismos con reproducción vegetativa)	30-31
DPM (descendencia de un padre y una madre)	29-30
DVPM (descendencia de varios padres y una madre)	25-28
FDS (fecundación por doble simiente)	32-34
FU (fecundación unigamética)	34-35
FUAG (fecundación unigamética con alternancia de generaciones)	35-37
HBCDA (herencia de Bateson con base en la co-dominancia de alelomorfos)	152
HBDCA (herencia de Bateson con base en la dominancia completa de alelomorfos)	147-152
HMCDF (herencia de Mendel con base en la co-dominancia de factores)	135-137
HMDCF (herencia de Mendel con base en la dominancia completa de factores)	129-135
HMFb (herencia multifactorial de Bateson)	152-157
HMFm (herencia multifactorial de Mendel)	137-147
HMYDCFP (herencia mendeliana modificada por Yule con base en la dominancia completa de factores probabilísticos)	157-163
HMYDR (herencia mendeliana modificada por Yule con base en la dominancia relativa)	164-166
ISCB (individuos descritos por series de características biometristas)	54-61
ISCM (individuos descritos por series de características mendelianas)	46-52
ISCMCC (individuos descritos por series de características mendelianas, con codominancia)	52-54
LHAP (ley de herencia ancestral de Pearson)	172-178
PAR (partenogénesis)	39
PDP (pangénesis de Darwin para organismos con partenogénesis)	73-75
PDRS (pangénesis de Darwin para organismos con reproducción sexual)	62-73
PGFU (pangénesis de Galton con base en la fecundación unigamética)	75-80
PIV (pangénesis intra-celular de De Vries)	87-96
PIVRV (pangénesis intra-celular de De Vries para organismos con reproducción vegetativa)	96-97
RV (reproducción vegetativa o apomixis)	37-38
TCGWFU (teoría de la continuidad del germoplasma de Weismann con base en la fecundación unigamética)	98-116
TCGWFUAG (teoría de la continuidad del germoplasma de Weismann con base en la alternancia de generaciones)	124-128
TCGWFURV (teoría de la continuidad del germoplasma de Weismann para organismos que presentan reproducción sexual y vegetativa)	120-124
TCGWPAR (teoría de la continuidad del germoplasma de Weismann con base en la partenogénesis)	117-120
THB (teoría de la herencia de Brooks)	80-86
THBP (teoría de la herencia de Brooks para organismos con partenogénesis)	86-87

BIBLIOGRAFÍA

(1978) *Hippocratic Writings*. Chadwick, J., W. N. Mann, I. M. Lonie & E. T. Withington (trads.) Penguin Books, London.

Anderson, T.W. (1984) *An Introduction to Multivariate Statistical Analysis*. John Wiley and Sons, New York.

Balzer W. & C. M. Dawe (1986a) "Structure and Comparison of Genetic Theories: (1) Classical Genetics" *British Journal for the Philosophy of Science*, 37: 55-69.

Balzer W. & C. M. Dawe (1986b) "Structure and Comparison of Genetic Theories: (2) The Reduction of Character-Factor Genetics to Molecular Genetics" *British Journal for the Philosophy of Science*, 37: 177- 191.

Balzer, W., Moulines, C. U. & J. Sneed, (1987) *An Architectonic for Science. The Structuralist Program*. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht.

Bateson, W. (1902) *Mendel's Principals of Heredity. A Defense*. Cambridge University Press, London [edición facsimilar electrónica en: <http://www.esp.org/books/bateson/mendel/facsimile/>]

Bateson, W. (1979) *Problems of Genetics*. Yale University Press, New Haven.

Bateson, W. & E.R. Saunders (1902) "The Facts of Heredity in the Light of Mendel's Discovery", *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society*, I, pp. 125-160. [edición electrónica en: <http://www.esp.org/foundations/genetics/classical/holdings/b/wb-02b.pdf>, pp. 1-39]

Berge, C. (2001) *The Theory of Graphs*. Dover Publications, Mineola, New York.

Borsuk, K. & Szmielew (1960) *Foundations of Geometry*. North-Holland, Amsterdam.

Brooks, W. K. (1883) *The Law of Heredity. A Study of the Cause of Variation, and the Origin of Living Organisms*. 2a edición, John Murphy, Baltimore. [Edición facsimilar electrónica en: <http://www.esp.org/books/brooks/heredity/facsimile/>]

Brachman, R. & H. Levesque (2004) *Knowledge Representation and Reasoning*. Elsevier-Morgan Kaufmann, Amsterdam.

Carlson, E. A. (2004) *Mendel's Legacy. The Origin of Classical Genetics*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, New York.

Carnap, R. (1958) *Introduction to Symbolic Logic and its Applications*. Dover Publications, New York.

Casanueva, M. (1987) "La estructura de las teorías científicas (el caso de la Genética Mendeliana)" en *Memorias de la AIP junio 87*, pp. 261-276.

Casanueva, M. (1997) "Genetics and Fertilization: A Good Marriage" en *Poznan Studies in the Philosophy of the Sciences and the Humanities*, vol. 61 (Andoni Ibarra & Thomas Mormann (eds.) *Representations of Scientific Rationality. Contemporary Formal Philosophy of Science in Spain*), pp. 321- 358.

Casanueva, M. (1998) *Mendeliana y anexos* (tesis doctoral). Universitat Autònoma de Barcelona.

Casanueva, M. (2001) "Hacia una epistemología evolucionista de las teorías, pasando por las teorías como poblaciones" en, Andoni Ibarra y Thomas Mormann (eds.) *Representaciones en la ciencia*, Ariel, Barcelona, pp. 119-133.

Casanueva, M. (2003) *Mendeliana y anexos*. Universidad Autónoma Metropolitana (Unidad Iztapalapa)-Miguel Ángel Porrúa, Colección Signos, México.

Casanueva, M. & D. Méndez (2005) "Tres teorías y tres niveles en la genética del siglo XX" en A. Estany (ed.) *Ciencias matemáticas, naturales y sociales*. Enciclopedia Iberoamericana de Filosofía, Ed. Trotta , Madrid, pp. 197-224.

Darwin, C. (1883) *The Variations of Animals and Plants Under Domestication. Volumes I and II*. 2a edición, Appleton, New York [edición facsimilar electrónica en <http://www.esp.org/books/darwin/variation/facsimile/>]

De Vries, H. (1910) *Intracellular Pangenesis, Including a Paper on Fertilization and Hybridization*. Stuart Gager (trad.) Open Court Publishing Co., Chicago [edición facsimilar electrónica: <http://www.esp.org/books/devries/pangenesis/facsimile/>].

Diez, J.A. & C.U. Moulines (1997). *Fundamentos de la filosofía de la ciencia*. Ariel, Barcelona.

Doets, K. (1996) *Basic Model Theory*. CSLI Publications, Stanford.

Dorransoro, J. & E. Hernández (1996) *Números, grupos y anillos*. Addison-Wesley/Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.

Dunn, L. C. (1965) *A Short History of Genetics*. McGraw-Hill, New York.

Galton, F. (1875) "A Theory of Heredity", *Contemporary Review*, 27: 80-95.

Galton, F. (1898) "A Diagram of Heredity", *Nature*, 57: 293.

Galton, F. (1901-1902) "Biometry", *Biometrika*, 1: 7-10.

Galton, F. (1997) *Natural Inheritance*, Genetics Heritage Press, New Mexico. [Edición facsimilar del original, publicado en 1889].

Galton F. (2001) *Hereditary Genius. An Inquiry to its Laws and Consequences*. University Press of the Pacific, Honolulu [reproducción de la segunda edición, publicada en 1892]

Gärdenfors, P (2000) *Conceptual Spaces. The Geometry of Thought*. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

Garrod, A. (1902) “The Incidence of Alkaptonuria: A Study in Chemical Individuality”, *Lancet*, vol. ii, pp. 1616-1620. [<http://www.esp.org/foundations/genetics/classical/ag-02.pdf>]

Gattis, M. (2001) “Space as a Basis for Abstract Thought” en Merideth Gattis (ed.) *Spatial Schemas and Abstract Thought*. MIT Press, Cambridge Massachusetts, pp. 1-12.

Gayon, J. (1998) *Darwinism's Struggle for Survival. Heredity and the Hypothesis of Natural Selection*. Cambridge University Press, Cambridge.

Gillham, N. W. (2001) *A Life of Sir Francis Galton. From African Exploration to the Birth of Eugenics*. Oxford University Press, Oxford.

Harwood, J. (1993) *Styles of Scientific Thought. The German Genetics Community 1900-1933*. University of Chicago Press, Chicago.

Hodges, W. (1997) *A Shorter Model Theory*. Cambridge University Press, Cambridge.

Hutchinson, G.E. (1957) “Concluding Remarks” *Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology*, 22: 415-427.

Johnson, R.A & D.W. Wichern (1992) *Applied Multivariate Statistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey.

Just, W & M. Weese (1996) *Discovering Modern Set Theory. The Basics*. American Mathematical Society, USA.

Kuhn, T. (1970) *The Structure of Scientific Revolutions*. 2a edición, University of Chicago Press, Chicago.

Kruskal, J (1964a) “Multidimensional Scaling by Optimizing Goodness-of-fit to a Nonmetric Hypothesis”, *Psychometrika*, 29: 1-28.

Kruskal, J (1964b) “Non-metric Multidimensional Scaling: A Numerical Method”, *Psychometrika*, 29: 115-129.

Lawvere, F.W. & S. H. Schanuel (1997) *Conceptual Mathematics. A First Introduction to Categories*. Cambridge University Press, Cambridge.

Lakatos, I. (1982) *La metodología de los programas de investigación científica*. editado por John Worall y Gregory Currie, traducción al español de Juan Carlos Zapatero, Alianza, Madrid.

López Beltrán, C. (2004) *El sesgo hereditario. Ámbitos históricos del concepto de herencia biológica*. UNAM, México.

Lorenzano, P (2000) “Classical Genetics and the Theory-Net of Genetics” en *Poznan Studies in the Philosophy of the Sciences and the Humanities*, vol. 75 (Wolfgang Balzer, Joseph D. Sneed & C. Ulises Moulines (eds.) *Structuralist Knowledge Representation: Paradigmatic Examples*), pp. 251 – 283.

Mac Lane, S. (1998) *Categories for the Working Mathematician*. Springer, New York.

Magurran, A. E. (1988) *Ecological Diversity and its Measurement*. Chapman and Hall, London.

Magnello, M. E. (1998) “Karl Pearson’s Mathematization of Inheritance: From Ancestral Heredity to Mendelian Genetics (1895-1909)” *Annals of Science* 55: 35-94.

Mayr, E. (1982) *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.

Mendel, G. (1866) “Versuche über Pflanzenhybriden” *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn, Bd. für das Jahr 1865*, Abhandlungen, 3-47 [“Experiments in Plant Hybridization” en página electrónica: <http://www.esp.org/foundations/genetics/classical/gm-65.pdf>, pp. 1-39; las citas corresponden a la traducción castellana publicada en Stern y Sherwood (eds.) (1973)].

Méndez, D. (2001) *Continuos y ordenaciones en ecología vegetal desde 1951 hasta 1992. Análisis retrospectivo de un desarrollo teórico-metodológico*. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Moulines, C.U. (1982) *Exploraciones metacientíficas*. Alianza, Madrid.

Moulines, C.U. (1991) *Pluralidad y recursión. Estudios epistemológicos*. Alianza, Madrid.

Paul, D. B. (1995) *Controlling Human Heredity : 1865 to the Present*. Humanity Books, Amherst.

Nijhout, H. F. (2003) “The Importance of Context in Genetics”, *American Scientist*, 91, 5: 416-423.

Pearson, K. (1896) “Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. III. Regression, Heredity, and Panmixia” en *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, ser. A, 187: 253-318.

Pearson, K. (1898) "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. On the Law of Ancestral Heredity" en *Proceedings of the Royal Society of London*, 62: 386-412.

Pearson, K. (1900) "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. VIII. On the Inheritance of Characters not Capable of Exact Quantitative Measurement" en *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, ser. A, 195: 79-150.

Pearson, K. (1901) "Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. IX. On the Principle of Homotyposis and its Relation to Heredity, to Variability of the Individual, and to that of the Race. Part I. Homotyposis in the Vegetable Kingdom" en *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, ser. A, 197: 285-379.

Pearson, K. (1903) "The Law of Ancestral Heredity" en *Biometrika* 2: 211-229.

Pearson, K. (1904) "On the Laws of Inheritance in Man. On the Inheritance of the Mental and Moral Characters in Man, and its Comparison with the Inheritance of the Physical Characters", *Biometrika* 3: 131-190.

Pearson, K. (1911) "Further Remarks on the Law of Ancestral Heredity" en *Biometrika* 8: 239-243.

Pearson, K. (1991) *The Grammar of Science*. Thoemmes, Kinokuniya, Bristol.

Pierce, B. C. (1991) *Basic Category Theory for Computer Scientists*. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

Provine, W. B. (2001) *The Origins of Theoretical Population Genetics*. University of Chicago Press, 2a edición, Chicago.

Ross, K., Wright, C. (1990) *Matemáticas Discretas*. Prentice-Hall Hispanoamericana, México.

Shapere, D. (1977) "Scientific Theories and Their Domains" en Frederick Suppe (ed) *The Structure of Scientific Theories*. University of Illinois Press, Urbana, pp. 518-565.

Schiffman, S., Reynolds, M. L., & Young, F. W. (1981) *Introduction to Multidimensional Scaling. Theory, Methods, and Applications*. Academic Press, New York.

Schott, J. (1997) *Matrix Analysis for Statistics*. John Wiley and Sons, New York.

Signorini, I. (1982) "Patterns of Fright: Multiple Concepts of Susto in a Nahua-Ladino Community of the Sierra de Puebla (Mexico)" *Ethnology*, XXI, num. 4: 313-324

Sowa, J. F. (2000) *Knowledge Representation: Logical, Philosophical, and Computational Foundations*, Brooks/Cole, Pacific Grove, California.

- Stegmüller, W. (1976) *The Structure and Dynamics of Theories*. Springer-Verlag, New York.
- Stern, C. & E. R. Sherwood (eds) (1973) *El origen de la genética*. Alhambra, Madrid.
- Suppes, P. (1972) *Axiomatic Set Theory*. Dover Publications, New York.
- Sutton, W. S. (1903) “The Chromosomes in Heredity”, *Biological Bulletin*, 4: 231-251 [http://www.esp.org/foundations/genetics/classical/holdings/s/wss-03.pdf]
- Ter Braak, C.J.F. (1995) “Ordination” en R.H.G Jongman, C.J.F. ter Braak & O.F.R van Tongeren (eds) *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 91-168.
- Therrien, C. (1989) *Decision, Estimation and Classification. An Introduction to Pattern Recognition and Related Topics*. John Wiley & Sons, New York.
- Thomson, J. A. (1908) *Heredity*. John Murray, London [edición facsimilar electrónica: http://www.esp.org/books/thomson/heredity/1908/facsimile/]
- Weldon, W. F. R. (1901-1902) “Mendel’s Laws of Alternative Inheritance in Peas”, *Biometrika* 1: 228-254.
- Weismann, A. (1893) *The Germ-plasm. A Theory of Heredity*. Newton Parker & Harriet Rönnfeldt (trads.). Charles Scribner’s Sons, New York [edición facsimilar electrónica: http://www.esp.org/books/weismann/germ-plasm/facsimile/]
- Whittaker, R. H. (1956) “Vegetation of the Great Smoky Mountains”, *Ecological Monographs*, 26: 1-80.
- Widdows, D. (2004) *Geometry and Meaning*. CSLI, Stanford.
- Wilson, E. B. (1900) *The Cell in Development and Inheritance*. 2a edición, Macmillan, New York.



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE DISERTACIÓN PÚBLICA

No. 00013

PAISAJES CONCEPTUALES DE LA HERENCIA BIOLÓGICA ENTRE 1865 Y 1902, RECONSTRUCCIÓN Y ORDENAMIENTO DE TEORÍAS DE LA HERENCIA.

En México, D.F., se presentaron a las 10:30 horas del día 7 del mes de noviembre del año 2006 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

DR. AXEL BARCELO ASPEITIA

DR. XAVIER DE DONATO RODRIGUEZ

DR. MARIO EUGENIO JOSE CASANUEVA LOPEZ

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretario el último, se reunieron a la presentación de la disertación pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

DOCTOR EN HUMANIDADES

DE: DIEGO CARLOS MENDEZ GRANADOS



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
DIRECCIÓN DE SISTEMAS ESCOLARES



Casa abierta al tiempo

De acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:


DIEGO CARLOS MENDEZ GRANADOS
FIRMA DEL ALUMNO

APROBARLO

REVISÓ



LIC. JULIO CESAR DE LARA SASSI
DIRECTOR DE SISTEMAS ESCOLARES

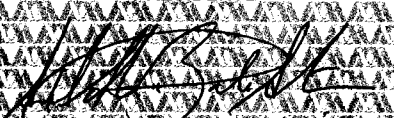
En el acto continuo, el presidente del jurado comunicó al interesado el resultado de la evaluación y, en caso de no aprobarlo, le fue tomada la protesta.

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CSH



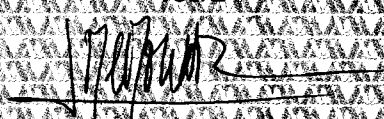
DR. PEDRO CONSTANTINO SODIÉS
PÉREZ

PRESIDENTE



DR. AXEL BARCELO ASPEITIA

VOCAL



DR. XAVIER DE DONATO RODRIGUEZ

SECRETARIO



DR. MARIO EUGENIO JOSE
CASANUEVA LOPEZ