

INCONMENSURABILIDAD TEÓRICA Y COMPARABILIDAD EMPÍRICA: EL CASO DE LA GENÉTICA CLÁSICA*

PABLO LORENZANO

Universidad Nacional de Quilmes / CONICET

pablol@unq.edu.ar

Resumen

En esta trabajo se analiza la relación existente entre las propuestas de Mendel, de los “redescubridores” –de Vries, Correns y Tschermak–, de Bateson y colaboradores y de Morgan y discípulos, e.e. la historia de la genética “clásica” (“formal” o “mendeliana”), en términos de “inconmensurabilidad”, de forma tal de capturar y precisar tanto la idea de que entre éstas se dan ciertas discontinuidades y rupturas (del tipo de las señaladas por los detractores de la “historia oficial” de la genética) como de que éstas tienen “algo” que ver de algún modo entre sí (y que permitiría comprender la existencia de dicha “historia oficial”). En particular, se introducen, con ayuda del marco conceptual de la metateoría estructuralista, y aplican al presente caso, los conceptos de “inconmensurabilidad teórica” y “comparabilidad empírica” (correspondientes a las nociones de “inconmensurabilidad parcial” y a la “base semántica común” de Kuhn, respectivamente).

PALABRAS CLAVE: Inconmensurabilidad; Comparabilidad; Genética clásica; Concepción estructuralista de las teorías.

Abstract

In this paper the existing relationship between the proposals of Mendel, the “rediscoverers” –de Vries, Correns and Tschermak–, Bateson and collaborators and Morgan and disciples, e.g. the history of “classical” (“formal” or “mendelian”) genetics is analyzed in terms of “incommensurability”, in such a way to capture and to precise so much the idea that among them take place some discontinuities and ruptures (of the kind pointed out by the critics of the “traditional history” of genetics) as well as that they have “something” to do with each other (and that would allow to understand the existence of such a “traditional history”). In particular, the concepts of “theoretical incommensurability” and “empirical comparability” (which correspond to Kuhn’s notions of “partial incommensurability” and “shared semantic basis”, respectively) are introduced with the help of the conceptual framework of the structuralist view of theories and applied to this case.

KEY WORDS: Incommensurability; Comparability; Classical genetics; Structuralist view of theories.

* Este trabajo, realizado con la ayuda de los proyectos de investigación PICT REDES 2002 N° 00219 y PICT2003 N° 14261 de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, obtuvo el “Premio Estímulo a la Investigación SADAF 2007”, en la Categoría de Investigadores Formados. Agradezco a José A. Díez los comentarios a una versión anterior.

1. Introducción

La historia de la *genética clásica* (también llamada “*formal*” o “*mendeliana*”) suele ser contada, a grandes rasgos, en los siguientes términos: El monje austríaco Johann Gregor Mendel funda el nuevo campo de la genética, sentando sus bases como disciplina autónoma, en 1865, cuando hace público en la Sociedad de Investigadores Naturales de Brünn los resultados de sus experimentos con arvejas, realizados en la soledad del monasterio agustino donde residía, resultados que se publicarían en las Actas de dicha sociedad un año después. Sin embargo, su trabajo permanece en general desconocido o bien, cuando éste no es el caso, se lo entiende mal. Esta situación se modifica treinta y cinco años más tarde, en el año 1900, cuando su trabajo es redescubierto, simultánea e independientemente, por tres investigadores (Hugo de Vries en Holanda, Carl Correns en Alemania y Erich Tschermak en Austria) que, trabajando en el mismo problema, obtienen de manera independiente los mismos resultados que Mendel (esto es, las proporciones 3:1 y 9:3:3:1 y su explicación por medio de la ley de la segregación y la ley de la transmisión independiente). Mientras eso ocurre en el continente europeo, William Bateson lee en Inglaterra el artículo de Mendel, reconoce inmediatamente su importancia, y empieza a difundirlo, de forma tal que Mendel es festejado como el padre de la genética y se le asegura, de este modo, un lugar en la historia de la ciencia. Diez años después, Morgan y sus discípulos se incorporan a la investigación básica en genética, y relacionándola con los conocimientos de la citología de entonces, investigan y explican las aparentes excepciones, amplían su campo de aplicación, y ayudan así a conformar a la genética llamada “clásica”, “mendeliana” o “formal” como a la teoría de la herencia universalmente reconocida.

A pesar de que esta interpretación de los acontecimientos históricos ha sido ocasionalmente cuestionada,¹ todavía hoy en día es repetida, total o parcialmente, como la historia de la genética *par excellence* tanto en libros de texto –sobre todo en las introducciones– como en artículos y manuales de biología y genética y aun en libros de historia de la biología en general y la genética en particular, deviniendo así *historia tradicional, ortodoxa* u *oficial*.²

¹ En relación con esto, ver los interesantes comentarios hechos por uno de los “redescubridores” (Correns 1922) o por el primer biógrafo de Mendel (Iltis 1924).

² Olby (1979) y Bowler (1989) utilizan, para referirse a tal interpretación, las expresiones “traditional account” y “orthodox image”, respectivamente; por mi parte, y haciéndome eco del film argentino que ganara en 1985 el Oscar como mejor película extranjera, prefiero llamarla “historia oficial de la genética”.

En esta interpretación se presenta la genética como una disciplina cuya historia habría discurrido de forma *continua, acumulativa y lineal*. Desde sus supuestos orígenes con el trabajo de Mendel, pasando por la obra de los llamados “*redescubridores*” de Vries, Correns y Tschermak, y del mendeliano inglés Bateson hasta el trabajo de Morgan y su escuela, la genética habría transcurredo –omitiendo algunos retrasos insignificantes, si bien interesantes desde un punto de vista histórico– sin fricciones. Tanto los *problemas* y las *intenciones* de investigación de los científicos arriba mencionados así como, en mayor o menor grado, el *significado de los conceptos* fundamentales por ellos utilizados y *de los sistemas conceptuales* a partir de los que los conceptos adquieren sus significados, se suponen como *constantes*.

Desde hace más de treinta años la interpretación presentada más arriba es seriamente discutida y cuestionada por parte de los historiadores de la genética, de forma tal que en la actualidad se cuenta con una amplia variedad de posiciones al respecto, que van desde las que sugieren la modificación de sólo algunos puntos particulares hasta las que sostienen la necesidad de revisar la totalidad del relato historiográfico oficial. Dentro de estas últimas, están las que han enfatizado las *discontinuidades* y *rupturas* existentes entre (al menos algunos de) los desarrollos realizados por los investigadores arriba mencionados.³

Desde que Kuhn (1962/1970) y Feyerabend (1962) formularan separadamente la tesis de la inconmensurabilidad, algunos filósofos de la ciencia han considerado que teorías sucesivas en las que se detectan discontinuidades y rupturas deberían ser vistas como teorías inconmensurables entre sí. Sin embargo, una de las críticas reiteradas a esta propuesta de análisis se basa en la idea de que la inconmensurabilidad entre teorías implica su incomparabilidad, aun cuando tanto Kuhn como Feyerabend han señalado en distintos lugares⁴ que pares de teorías (no trivialmente) inconmensurables son de hecho comparables. Cuando Kuhn (1983a, 1990) formula sus ideas sobre las revoluciones científicas en términos de la taxonomía compartida por una comunidad, a partir de los años ochenta, hace explícito el carácter local (parcial) de la inconmensurabilidad, y deja en claro que las teorías inconmensurables cuentan con una considerable base semántica común, y por tanto con un cuerpo de información compartida.

³ Para las distintas posiciones adoptadas en relación con la “historia oficial”, ver Lorenzano (1995) y la bibliografía allí citada.

⁴ Kuhn (1969b, § 6, 1969c, § 5, 1976, § 4, 1983) y Feyerabend (1965, pp. 213-215, 1981, p. xi).

En esta trabajo exploraré la posibilidad de tratar la relación existente entre las propuestas de Mendel, de los “redescubridores” –de Vries, Correns y Tschermak–, de Bateson y colaboradores y de Morgan y discípulos, e.e. la historia de la genética “clásica” (“formal” o “mendeliana”), en términos de “inconmensurabilidad”, de forma tal de poder capturar y precisar tanto la idea de que entre éstas se dan ciertas discontinuidades y rupturas (del tipo de las señaladas por los detractores de la “historia oficial”) como de que éstas tienen “algo” que ver de algún modo entre sí (y que permitiría comprender la existencia de la “historia oficial”), apelando a los conceptos aquí introducidos en el marco de la concepción estructuralista de las teorías de “inconmensurabilidad teórica” y “comparabilidad empírica” (correspondientes a la “inconmensurabilidad parcial” y a la “base semántica común” de Kuhn, respectivamente).

2. Kuhn y la tesis de la inconmensurabilidad

Pocos conceptos en la filosofía contemporánea de la ciencia han resultado tan controvertidos como el de inconmensurabilidad. Por otro lado, ningún concepto tuvo un papel tan decisivo en el pensamiento de Kuhn ni ha sido tan central en sus reflexiones como éste. Desde que lo introdujera en 1962, el análisis de la inconmensurabilidad realizado por Kuhn sufrió diversos cambios, que éste considera sólo como un cierto refinamiento en la presentación de su posición, refinamiento al que únicamente la muerte le pusiera fin, ya que incluso el libro sobre el que estuviera trabajando los últimos años de su vida, y del que dejó escritas las dos terceras partes, trata justamente acerca de este tema.⁵

En Kuhn (1962), la inconmensurabilidad es una relación que se predica de paradigmas sucesivos, alternativos o rivales.⁶ En los episodios de revolución científica, un paradigma es reemplazado por otro nuevo e incompatible con el anterior. Sin embargo, la relación existente entre los paradigmas sucesivos (alternativos o rivales) separados por un episodio de revolución científica es no sólo de novedad o incompatibilidad, sino que queda mejor caracterizada como de inconmensurabilidad, debida a que, en el paso de un paradigma al otro, se producen cambios en: 1) el significado de los términos y conceptos científicos (entendiendo esto tanto exten-

⁵ Para un tratamiento más pormenorizado de los cambios experimentados por la tesis de la inconmensurabilidad a lo largo de la obra de Kuhn, ver Falguera (2004).

⁶ Debido a que Kuhn considera que un nuevo paradigma se presenta como alternativo al anterior, siendo rival de éste, la relación de inconmensurabilidad puede plantearse, indistintamente, entre paradigmas sucesivos, alternativos o rivales.

sional como intencionalmente, e indicando diferentes cosas sobre la población del universo y sobre el comportamiento de esa población); y, debido a ello, 2) cambios en (la forma (*Gestalt*) de ver) el mundo de investigación; y 3) en los métodos, campo de problemas y normas de solución aceptadas.

En sus trabajos de fines de los años sesenta y los años setenta, Kuhn restringe el dominio de la relación de inconmensurabilidad. Las entidades de las que se predica son las teorías,⁷ y si bien todavía lo hace

⁷ Este cambio se debe al abandono gradual por parte de Kuhn del término “paradigma”, “aunque no del concepto que llevó a su introducción” (Kuhn 1969a, p. 482), en favor del término “teoría”. En 1969, escribe tres trabajos (Kuhn 1969a, b, c) con la finalidad de aclarar algunos de los puntos de vista desarrollados en *La estructura*, entre otros su concepción acerca de los paradigmas, intentando “recuperar el sentido original del concepto” (Kuhn 1977, p. xx). Este término, *paradigma*, introducido en Kuhn (1959), “era una palabra perfecta hasta que yo la estropeé” (Kuhn 1997, p. 298): “[h]abiendo empezado sencillamente como soluciones a problemas selectos, su alcance se amplió hasta incluir, primero, los libros clásicos en que aparecieron por primera vez estos ejemplos aceptados y, por último, el conjunto total de compromisos compartidos por los miembros de una determinada comunidad científica. Ese empleo global del término es el único que han reconocido la mayoría de los lectores, y el resultado inevitable ha sido caer en la confusión: muchas de las cosas que allí se dicen acerca de los paradigmas se aplican tan sólo al sentido original del término. Aunque ambos sentidos me parecen importantes, es preciso distinguirlos, y la palabra ‘paradigma’ se adecua exclusivamente al primer sentido. Admito, pues, que he hecho las cosas innecesariamente difíciles para muchos lectores” (Kuhn 1977, pp. xix-xx). Es así que, tratando de aclarar la situación, introduce el término “matriz disciplinaria” para el “conjunto total de compromisos compartidos por los miembros de una determinada comunidad científica” y el de “ejemplar” para el “sentido original del término” (Kuhn 1969a, b, c). Sin embargo, incluso en esos textos, además de utilizar los términos de “paradigma”, “matriz disciplinaria” y “ejemplar”, Kuhn habla de “elección de teoría” (Kuhn 1969b, p. 259, Kuhn 1969c, p. 199), de “los procedimientos por los cuales los científicos eligen entre teorías rivales” (Kuhn 1969b, p. 259), de “científicos debatiendo la elección entre teorías sucesivas” (Kuhn 1969c, p. 199), de “[l]a comparación punto por punto de dos teorías sucesivas” (Kuhn 1969b, p. 259), y aun de “los proponentes de teorías inconmensurables” (Kuhn 1969c, p. 198) y de que “[l]as teorías sucesivas son así, digamos, inconmensurables” (Kuhn 1969b, p. 267). Este abandono gradual continúa en el siguiente artículo relevante para este tema (Kuhn 1971), completándose en el trabajo “Objectivity, Value Judgment, and Theory Choice” (Kuhn 1973) presentado en 1973, pero recién publicado en Kuhn (1977). Sin embargo, como señalamos más arriba, esto no significa que Kuhn abandone el *concepto* de paradigma, sino sólo el término; por otro lado, que utilice el término “teoría” tampoco significa que acepte el concepto tradicional de teoría. De hecho, Kuhn es muy explícito en su rechazo de la “concepción heredada” de las teorías (“tales concepciones tradicionales son al mismo tiempo demasiado ricas y demasiado pobres para representar lo que los científicos tienen en la mente cuando hablan de su adhesión a una teoría particular”, Kuhn 1969a, p. 501) y en el planteo de una concepción que, aunque incipiente y poco desarrollada (“Una teoría consta, entre otras cosas, de generalizaciones verbales y simbólicas *junto con* ejemplos de su

refiriéndose a divergencias de diversa índole, cobran especial importancia dos aspectos: el relativo a las variaciones lingüístico-conceptuales, y el relativo a las *Gestalten* (formas de percibir), siendo las diferencias perceptivas manifestaciones de divergencias lingüístico-conceptuales (ver Kuhn 1969a, b, c, 1973). Debido a esto último, no es de extrañar que más adelante Kuhn predique la relación de inconmensurabilidad no sólo de teorías, sino, más precisamente, de sus términos, vocabularios o lenguajes. Asimismo, para elucidar el concepto de inconmensurabilidad recurre al concepto de no-traducibilidad: dos teorías sucesivas (alternativas o rivales) son inconmensurables si no son intertraducibles, y sólo lo serían si se dispusiera de un lenguaje observacional neutral.

En los años ochenta, Kuhn no apela a la noción de lenguaje observacional neutral para elucidar el concepto de no-traducibilidad, sino a los de léxico y estructura del léxico, y subraya que, en realidad, ya desde el comienzo restringía la inconmensurabilidad a unos pocos términos específicos (un pequeño subgrupo de términos –o conceptos– intrínsecamente conectados (interconectados), a través de los enunciados que los contienen, y cuyos significados son interdependientes), siendo así un fenómeno local.⁸ Veamos ahora con un poco más de detalle la forma que adopta la tesis de la inconmensurabilidad en esa década.

Un tipo de términos, centrales en esta elucidación tardía del concepto de inconmensurabilidad, lo constituyen los términos de clase o género. Tales términos, que Kuhn llama “categorías taxonómicas”, están siempre dispuestos jerárquicamente, de acuerdo con lo que Kuhn llama “el principio de no-solapamiento”: dos de estas categorías, clases o géneros pueden tener algunos casos en común sólo si una de ellas incluye a la otra.

función en uso”, Kuhn 1969a, p. 501), puede ponerse muy fácilmente en relación con la concepción semántica, en especial la concepción estructuralista, de las teorías. De esta situación Kuhn mismo se da cuenta rápidamente, llegando más tarde a afirmar no sólo que “[e] parecido que ambos [Sneed y Stegmüller] ven es auténtico, como queda suficientemente demostrado por el hecho de que Stegmüller, abordando mis trabajos a partir de Sneed, los ha entendido mejor que cualquier otro filósofo que se haya detenido en su análisis” (Kuhn 1976, p. 179), y que “la discusión de Stegmüller de los paradigmas [en términos de la concepción estructuralista] me dio desde el comienzo un importante nuevo modo de mirar mi propio trabajo y ha continuado desde entonces influenciando el modo en que lo formulé” (Kuhn 1992, p. 4), sino incluso que “[c]on respecto a la concepción semántica de las teorías [de las cuales la concepción estructuralista es una variante], mi posición se parece a la de M. Jourdain, el *burgués gentilhombre* de Molière, quien descubrió a mediana edad que había estado hablando en prosa toda su vida” (Kuhn 1992, p. 3).

⁸ Si bien la referencia a la “inconmensurabilidad local”, y su caracterización explícita, recién aparecen en Kuhn (1983).

Desde un punto de vista gramatical, los términos de clase o género son sustantivos que pueden tomar el artículo indefinido (“un”, “una”) –llamados también “términos contables”, tales como “tigre” o “electrón”–, o bien sustantivos que sólo toman el artículo indefinido cuando se unen a un sustantivo contable –los llamados “términos de masa”, tales como “agua” u “oro”–, y en cuanto a su forma lógica son predicados monádicos. Desde un punto de vista lógico-conjuntista, estos términos inducen una partición en el dominio de investigación, o ámbito de referencia, de una teoría.

En las teorías científicas, hay otro tipo de términos, además de los de clase o género. Tales términos –como “fuerza” y “masa”, que expresan conceptos cuantitativos en la física newtoniana– se tienen que aprender simultáneamente, pero no porque formen una clase o conjunto de contraste, sino porque están insertos en generalizaciones nómicas –del tipo de la segunda ley de Newton– que establecen la forma de su mutua dependencia. Desde el punto de vista de su forma lógica, este tipo de términos son, si expresan conceptos comparativos, de carácter *relacional*, y si expresan conceptos cuantitativos, de carácter *funcional*.

La totalidad de las relaciones en que se encuentran los distintos términos –sean de clase (o género) o no– de un determinado sistema de términos, de un determinado “léxico”, es la “estructura del léxico”.

La versión semántica de la tesis de la inconmensurabilidad afirma que: dos teorías sucesivas son inconmensurables cuando están articuladas en lenguajes que no son mutuamente traducibles, y sólo lo serían si todo término del lenguaje de partida pudiera ser correlacionado de un modo sistemático con uno o varios términos del lenguaje de llegada que posea (n) la misma extensión y la misma intensión (e.e., los mismos elementos, así como el mismo conjunto de propiedades de los elementos de la extensión del concepto, las mismas características definitorias o el mismo significado, establecido a través de sus relaciones, sean de contraste o legales, con otros términos dentro de un mismo campo semántico). Cuando los léxicos no poseen la misma estructura, no se satisface la condición. El cambio revolucionario, por su parte, se caracteriza por el cambio de la estructura del léxico. Así llegamos a la “formulación taxonómica” de la inconmensurabilidad: dos teorías son inconmensurables cuando sus estructuras taxonómicas no son homologables (congruentes o isomorfas).

3. Inconmensurabilidad, ¿implica incomparabilidad?

La tesis de la inconmensurabilidad propuesta por Kuhn (en cualquiera de sus versiones) ha desatado una serie de malentendidos que

dificultan su discusión. El más importante de ellos es que la inconmensurabilidad de teorías sucesivas (alternativas o rivales) implica su incomparabilidad.⁹

En relación con tal malentendido, Kuhn (1976, 1983a) nos recuerda que el término “inconmensurabilidad” proviene de la matemática, en donde no tiene esas implicaciones. Allí se afirma, por ejemplo, que la hipotenusa de un triángulo rectángulo isósceles es *inconmensurable* con su lado, o que la circunferencia de un círculo es *inconmensurable* con su radio, queriendo decir que “no hay una unidad de longitud contenida un número entero de veces sin resto en cada miembro del par. No hay, así, medida común. Pero la falta de una medida común no hace imposible la comparación. Por el contrario, magnitudes inconmensurables pueden compararse con cualquier grado de aproximación requerido” (Kuhn 1983a, p. 670); así, por ejemplo, podemos afirmar que la hipotenusa de un triángulo rectángulo isósceles, comparándola con los lados, es mayor, aun cuando la longitud de éstos la expresemos mediante un número racional y la longitud de la hipotenusa no la podemos expresar mediante tales números; “[l]o que falta”, entonces, “no es la comparabilidad sino una unidad de longitud en términos de la que se pueda medir ambas cosas directa y exactamente” (Kuhn 1976, p. 191).

La *falta de una unidad común de medida* de la inconmensurabilidad matemática se utiliza metafóricamente cuando se aplica al vocabulario de teorías científicas empíricas, convirtiéndose en la *falta de un lenguaje común* que permita su intertraducibilidad sin residuos ni pérdidas. Pero así como el uso literal (matemático) de la inconmensurabilidad no implica la incomparabilidad, tampoco lo hace el uso metafórico (empírico). Kuhn subraya que la afirmación de inconmensurabilidad nunca supuso que en el cambio revolucionario se modificaría el significado de *todos* los términos utilizados en ambas teorías, pre- y postrevolucionarias. Sostiene que siempre concibió a la inconmensurabilidad como “inconmensurabilidad local”, restringida a sólo “un pequeño subgrupo de términos (que usualmente se interdefinen) y” a “los enunciados que los contienen” (Kuhn 1983a, pp. 670-671); únicamente con ellos surgen problemas de traducción, ya que “[l]a mayoría de los términos comunes a las dos teorías funcionan de la misma manera en ambas; sus significados, cualesquiera

⁹ Ya de por sí un tema controvertido, la traducción castellana de Kuhn (1962) no aporta mucho a su clarificación, pues, en un par de sitios, en donde en inglés se lee “inconmensurable” allí figura “incomparable” (Kuhn 1962, pp. 103 y 112 del original y pp. 166 y 177 de la versión castellana). (Por cierto, algo similar ocurre en la traducción alemana, ver Hoyningen-Huene 1987, p. 203, n. 62.)

ra que puedan ser, se preservan; su traducción es simplemente homófona” (Kuhn 1983a, p. 670) y, así, “proporcionan una base suficiente para la discusión de las diferencias, y para las comparaciones relevantes para la elección de teorías” (Kuhn 1983a, p. 671).

En un texto que reitera en dos notas al pie en trabajos distintos, Kuhn señala que “muchas de las consideraciones que siguen (así como unas pocas de las introducidas más arriba) [referidas a ese pequeño subgrupo de términos en donde surgen problemas de traducción] fueron sugeridas por la contemplación de las técnicas desarrolladas por J.D. Sneed y Wolfgang Stegmüller para la formalización de las teorías físicas, especialmente por el modo de introducir términos teóricos” (Kuhn, 1989, pp. 17-18 n. 15; 1990, pp. 316 n. 13).

Veamos ahora, entonces, el tratamiento que efectúan Sneed y Stegmüller de los términos teóricos, en el marco de lo que se llamaría “la concepción estructuralista de las teorías”.

4. Términos *T*-teóricos y términos *T*-no-teóricos

La concepción estructuralista de las teorías rechaza la distinción tradicional “teórico/observacional” por ambigua. Esta distinción –como argumenta Bar-Hillel (1970)– esconde en realidad dos distinciones no coextensivas: “observacional/no-observacional”, de un lado, y “no-teórico/teórico”, de otro. Mientras que para una teoría de la observación, de la percepción o del conocimiento en general, la distinción relevante es la primera, para el análisis de la estructura local de las teorías, en cambio, lo es la segunda. Así, en el conjunto de términos descriptivos de una teoría *T* puede establecerse una distinción entre aquellos que son teóricos y aquellos que no son teóricos (o son no-teóricos), en el sentido delineado por Hempel (1966, 1969, 1970) –en una formulación intuitiva y temporal– y por la concepción estructuralista de las teorías –en una formulación más rigurosa y sistemática–. Un término, o un concepto, o una entidad, sin embargo, no es teórico o no-teórico sin más, sino *relativamente a una teoría dada*. Por eso no se debe hablar tanto de teoriedad como de *T*-teoriedad, teoriedad relativamente a la teoría *T*. La idea es que un término o concepto es *T*-teórico si es un término o concepto *propio* (o distintivo) de la teoría *T*, si es *introducido* por ella, y es *T*-no teórico si es un término o concepto previamente disponible (o “disponible antecedentemente”, en terminología de Hempel) a *T*. La cuestión es precisar esta intuición. La formulación precisa del criterio de *T*-teoriedad usa la noción técnica de *procedimiento de determinación*, que no podemos presentar aquí en detalle. Bastará a nuestros fines una caracterización informal.

Los conceptos se aplican o no a las cosas, o, si son cuantitativos, asignan valores numéricos a ciertas cosas de manera empíricamente significativa. Determinar un concepto es determinar si se aplica o no a un objeto particular dado, o si es cuantitativo, determinar el valor de la magnitud para el objeto particular. Los modos para proceder a ello son los procedimientos de determinación de los conceptos. Pues bien, si un concepto es *T*-no-teórico, si es *anterior* a *T*, entonces tiene procedimientos de determinación *independientes* de *T*; en cambio si es *T*-teórico, si es propio de *T*, su determinación depende *siempre* de *T*. Un procedimiento de determinación se considera dependiente de la teoría *T* si presupone la aplicabilidad de *T*, la validez de sus leyes, esto es, si usa o presupone modelos efectivos de *T* (que constituyen la contraparte modeloteórica de las leyes de *T* en tanto enunciados). La idea es que un concepto es *T*-teórico si no se puede determinar sin presuponer la aplicabilidad de *T*, si *todo* procedimiento para su determinación la presupone; y es *T*-no-teórico si tiene *algún* procedimiento de determinación *T*-independiente, si es posible determinarlo sin suponer la aplicación de la teoría, por más que también tenga otros *T*-dependientes.

En la concepción estructuralista, las posibles extensiones de los términos básicos de la teoría que constituyen su marco conceptual o “lenguaje” se presentan como estructuras o sistemas, llamados *modelos potenciales* (de la teoría en cuestión), y su conjunto es denotado mediante “ \mathbf{M}_p ”, que representan posibles parcelas del mundo. Las diferentes entidades que conforman los modelos potenciales son precisamente posibles extensiones de los diferentes términos básicos de una teoría. Si dejamos de lado los términos básicos auxiliares (aquellos que tienen una interpretación puramente matemática, tal como el conjunto IR de números reales) y nos restringimos a los términos básicos principales o descriptivos (aquellos que obtienen una interpretación empírica), las estructuras o sistemas se expresan formalmente mediante una secuencia de conjuntos (de la forma $\langle D_1, \dots, D_l, R_1, \dots, R_m \rangle$), los primeros de los cuales (las D_i), llamados “conjuntos base”, contienen los individuos del sistema, los “objetos” de los que habla la teoría, su “ontología”, mientras que los restantes (las R_j) son relaciones, o funciones, entre dichos individuos, e.e. construidas a partir de los conjuntos base ($R_i \subseteq D_{j_1} \times \dots \times D_{j_k}$). Los modelos potenciales que satisfacen las leyes de las teorías son denominados *modelos* y su conjunto se simboliza mediante \mathbf{M} , en donde $\mathbf{M} \subseteq \mathbf{M}_p$.

Tomando en cuenta la noción de *T*-teoricidad, podremos distinguir entre el *aparato conceptual global* de la teoría y el *aparato conceptual específico* de ella, diferencia de la cual depende la adecuada caracterización de la base “empírica” de la teoría. Hemos visto que los modelos potencia-

les expresan el aparato conceptual de la teoría. Consideremos ahora un nuevo conjunto de modelos, el conjunto \mathbf{M}_{pp} de *modelos (potenciales) parciales*, que se obtienen al “recortar” de los modelos potenciales sus componentes T -teóricos (que constituyen el aparato conceptual específico). Se puede definir una *función recorte* \mathbf{r} que genera los modelos parciales a partir de los potenciales: si los modelos potenciales de T son estructuras del tipo $x = \langle D_1, \dots, D_k, \dots, D_l, \dots, R_1, \dots, R_n, \dots, R_m \rangle$ y $D_{k+1}, \dots, D_l, R_{n+1}, \dots, R_m$ son T -teóricos, entonces $\mathbf{r}(x) = \langle D_1, \dots, D_k, \dots, R_1, \dots, R_n \rangle$. El conjunto \mathbf{M}_{pp} de los modelos parciales es simplemente el conjunto de los modelos potenciales de los que hemos recortado los dominios y las relaciones o funciones T -teóricas, en donde $\mathbf{M}_{pp} = \mathbf{r}(\mathbf{M}_p)$, o bien, si denominamos “ y ” a las estructuras así obtenidas a partir de las estructuras del tipo x (en donde $y \in \mathbf{M}_{pp}$ y $x \in \mathbf{M}_p$), la relación que se establece entre unas y otras es de “ser una subestructura”, simbólicamente, $y \sqsubseteq x$. Con su ayuda podemos representar aquellos sistemas empíricos que la teoría pretende sistematizar, explicar y predecir, y que constituyen la base “empírica” relativa a la teoría en cuestión.

5. Inconmensurabilidad kuhniana y concepción estructuralista de las teorías: inconmensurabilidad teórica y comparabilidad “empírica”

Poniendo en relación la propuesta taxonómica de Kuhn con el análisis estructuralista recién expuesto, podemos decir que las categorías taxonómicas y los demás términos mencionados por Kuhn se corresponden con los conjuntos base o dominios de objetos (las D_i) y con las relaciones o funciones de la teoría (las R_j) de la concepción estructuralista, respectivamente. Si, además, relacionamos las observaciones de Kuhn sobre los términos que presentan problemas de traducción y los que preservan su significado en teorías sucesivas (alternativas o rivales) con la distinción teórico/no-teórico de los análisis estructuralistas, y asumimos que establecen dicotomías coextensivas, podemos reformular la tesis de la inconmensurabilidad de forma tal de establecer condiciones tanto de ruptura como de continuidad entre teorías, que nos permitirán arrojar luz sobre la historia de la genética. Así tenemos, por un lado, que:

Dos teorías sucesivas (alternativas, rivales) son *teóricamente inconmensurables* cuando los conceptos teóricos, y los correspondientes modelos potenciales, de ambas teorías son diferentes.

Y, por otro, que:

Dos teorías son *empíricamente comparables* cuando los conceptos no-teóricos, y los correspondientes modelos parciales, de ambas teorías son iguales.

Este es el caso más claro y sencillo de relacionar los términos que presentan problemas de traducción y los que preservan su significado en teorías sucesivas de Kuhn con la distinción teórico/no-teórico de la concepción estructuralista, pero no el único. Otros modos de caracterizar la inconmensurabilidad *cum* comparabilidad, introduciendo distintos grados o niveles de inconmensurabilidad o, lo que es lo mismo, de comparabilidad empírica, podrían obtenerse modificando el supuesto de la coextensividad, ya sea debilitándolo o fortaleciéndolo (ver al respecto Falguera 1999, Moulines 1984, Stegmüller 1979). Podría plantearse así que los términos que presentan problemas de traducción no se identifiquen con *todos* los términos teóricos (de objetos, relacionales o funcionales), sino, por ejemplo, que sólo lo hagan con *algunos* de ellos, o que también lo hagan con *algunos* de los términos no-teóricos (de objetos, relacionales o funcionales), o bien, dejando de lado los términos relacionales y/o funcionales y yendo directo a “aquello de lo que hablan las teorías”, para establecer en qué medida lo hacen “de lo mismo”, que puedan establecerse ciertas conexiones particulares, distintas de la identidad, entre las respectivas ontologías, e.e. entre los dominios (teóricos o no-teóricos) de ambas teorías, tales como la inclusión o la reducción. Nada excluye, por otro lado, que se den casos de divergencia total de significado y referencia entre los términos básicos principales o característicos de teorías inconmensurables. Estos casos supondrían la inexistencia de una ontología parcialmente común entre las teorías rivales, dada por los conjuntos base, y, en caso de poderse establecer alguna conexión entre dichas teorías, ésta debería hacerse a través de los términos no-característicos (Falguera 1999), de las “teorías observacionales básicas” (Zamora Bonilla 2003) o de “escenas observacionales” (Díez 2006). Sin embargo, la caracterización de la inconmensurabilidad teórica y la comparabilidad empírica presentada más arriba servirá para nuestros fines, a saber: el tratamiento de la historia de la genética.

6. La historia de la genética clásica

6.1. Johann Gregor Mendel y la tradición hibridista

De acuerdo con el relato más extendido sobre la historia de la genética (la “historia oficial”), Johann Gregor Mendel (1822-1884) funda –en sus “Experimentos sobre híbridos de plantas” comunicados en 1865 en la

Sociedad de Investigadores de la Naturaleza de Brünn y publicados en 1866 en las *Actas* de dicha Sociedad— la genética “clásica”, “formal” o “mendeliana” cuando, al intentar resolver el problema de la herencia, introduce sus conceptos fundamentales y propone las leyes más tarde llamadas en honor suyo “leyes de Mendel”: la ley de la segregación de los genes o primera ley de Mendel y la ley de la transmisión independiente de los genes o segunda ley de Mendel. Sin embargo, una lectura atenta de sus trabajos originales, así como también la ubicación de su obra en el contexto de la biología del siglo XIX, podría proporcionarnos una imagen distinta.¹⁰

Según ella, Mendel no dijo ni hizo todo lo que dicen que dijo y que hizo. En primer lugar, estimulado por los cruzamientos del tipo de los realizados por una de las dos tradiciones de investigación dedicadas al estudio de la variación biológica existentes en el siglo XIX, la de los *criadores* (cruzamiento de variedades que difieren en algunas pocas características), el *problema* central al que Mendel intenta dar solución con su trabajo *no es el problema de la herencia* (cuya formulación más general podría ser “¿por qué la descendencia se parece a los padres?” o, alternativamente, “¿por qué los organismos (la descendencia) son en parte semejantes y en parte distintos a sus progenitores?” o, de manera más conceptualmente comprometida, “¿cómo se transmiten las características biológicas de los padres a sus descendientes?”), sino otro, si bien relacionado, distinto de éste: *el problema de la hibridación* (“¿pueden originarse nuevas especies a partir del cruzamiento de especies preexistentes?”), planteado dentro de la otra de las tradiciones aludidas, la de los *hibridistas*, e intentado solucionar afirmativamente por algunos de sus integrantes. Mendel, para el cual éste era el problema central en la historia evolutiva de los seres vivos, se propone encontrar “una ley de validez universal sobre la formación y la evolución de los híbridos” (“ein allgemein gültiges Gesetz für die Bildung und Entwicklung der Hybriden”),¹¹ a partir de un análisis estadístico de sus experimentos.¹²

¹⁰ Para un análisis más extenso de la obra de Mendel y su contexto, ver Lorenzano (1995, 1997).

¹¹ La traducción usual de “Entwicklung” es “desarrollo”. Sin embargo, dicho término es ambiguo. Mientras que en el alemán corriente actual significa “desarrollo”, en ese entonces —hacia mediados del siglo XIX— era utilizado para referirse a cualquier proceso de desarrollo, incluyendo tanto a la ontogenia como a la filogenia, e.e. tanto al desarrollo embriológico como a lo que posteriormente se denominaría “evolución”, libre de toda connotación embriológica.

¹² Dicho análisis constituía una novedad en las tradiciones mencionadas (aunque no en las ciencias biológicas en general), novedad de la cual Mendel era plenamente consciente: “Quien considere los trabajos en este campo llegará a la conclusión que entre

En segundo lugar, dicha ley –“la ley encontrada en *Pisum*”, que se descompone en “la ley de la combinación simple de las características”¹³ y “la ley de la combinación de las características diferenciales”¹⁴ no se identifica con las leyes que más tarde llevan su nombre: Mendel plantea estas leyes en términos de las características mismas, o sea, en términos de lo que a partir de Johannsen (1909) sería denominado “fenotipo”, y no en términos de “genes” o “factores”, como suele hacerse en la presentación hoy habitual de las llamadas “leyes de Mendel”.

Por otro lado, Mendel intenta *fundamentar y explicar* esta ley, que rige el comportamiento de los denominados “híbridos *variables*” –entre los que se encuentran las arvejas, del género *Pisum*, con las que realizó gran parte de sus experimentos–, mediante la relación entre la producción y comportamiento de las células germinales y polínicas y el de las formas (o características) constantes (Mendel 1865, p. 32) y, en última instancia, la constitución y agrupamiento de lo que denomina “elementos” (Mendel 1865, p. 58) o “elementos celulares” (Mendel 1865, p. 60).¹⁵ Estos *elementos*, sin embargo, no se identifican con los genes, factores, alelos o factores alelos o alélicos de la genética “clásica”, “formal” o “mendeliana”, ya que: (a) en ningún lugar estipula Mendel que los elementos sean partículas; sí parecen ser elementos materiales, pero bien podrían ser concebidos como fluidos –sustancias fluidas, pinturas, emulsiones– en vez de

los numerosos experimentos ninguno fue realizado en la amplitud y el modo que hiciera posible determinar el número de formas diferentes bajo las cuales aparecen los descendientes de los híbridos, que se clasificaran esas formas con seguridad en las generaciones individuales y que se pudieran fijar las proporciones numéricas mutuas” (Mendel 1865, p. 4).

¹³ “Si *A* denota una de las características constantes, por ejemplo la dominante; *a* denota la recesiva y *Aa* la forma híbrida, así da la expresión: $A + 2Aa + a$ la serie de desarrollo/evolución para los descendientes de los híbridos para dos características diferenciales” (Mendel 1865, pp. 34-35).

¹⁴ “[L]os descendientes de los híbridos en los cuales se han unido varias características esencialmente diferentes, presentan los miembros de una serie combinatoria en la que se han unido las series de desarrollo para dos características diferenciales. Con esto se demuestra, al mismo tiempo, que el comportamiento de cada dos (tipos de) características diferenciales es independiente en la unión híbrida de cualesquiera otras diferencias en las plantas parentales” (Mendel 1865, p. 40).

¹⁵ Esta es una segunda diferencia importante entre la(s) ley(es) que propone Mendel y las que le atribuyen y llevan su nombre: aquélla(s) no sólo viene(n) formulada(s) en términos de las características mismas y no de aquellas entidades responsables por la aparición de dichas características (“factores”, “genes” o “elementos”), sino que, de acuerdo con él, aquélla(s) requiere(n) fundamentación y explicación, en tanto que las que se le atribuyen a él, no requieren explicación, sino que son ellas mismas consideradas explicativas.

como partículas; (b) Mendel nunca se expresó acerca del número de elementos necesarios para cada característica y utilizó dos letras (Aa) para simbolizar la presencia de elementos diferentes, pero sólo una (ya sea A o a) para simbolizar la presencia de elementos iguales; de acuerdo con la genética clásica, el número de elementos (factores o genes) para cada característica debería ser igual a dos, es decir, éstos deberían venir por pares, independientemente del hecho de que sean iguales (condición homocigótica) o distintos (condición heterocigótica); (c) Mendel afirma que “sólo los [elementos] diferenciales se excluyen mutuamente” (1865, p. 60); tal afirmación se condice con el mecanismo que propone a título de hipótesis para explicar el comportamiento de los híbridos variables, a saber: la *unión pasajera* de los elementos celulares *diferentes* (1865, p. 60); según la genética clásica, no sólo los elementos (factores o genes) diferentes deberían separarse, sino también los iguales, esto es, la segregación tiene lugar siempre, tanto en el caso de la condición heterocigótica como en el de la homocigótica; además, si los elementos pudieran contarse, y sólo los distintos segregaran, al fusionarse las células mediante el cruzamiento, aumentaría el número de elementos iguales que determinan una característica, algo igualmente incompatible con los planteos de la genética clásica; así, mientras que el término “gen” (o “factor”) es un término contable, parece que el término “elemento” (o “elemento celular”) habría que interpretarlo mejor como un término de masa, tal como “agua”; (d) el mecanismo propuesto por Mendel para explicar la existencia de híbridos constantes –entre los cuales se encuentran, según Mendel (1865), *Aquilegia atropurpureo-canadensis*, *Lavatera pseudolbbo-thuringiaca*, *Geum urbano-rivale*, algunos híbridos de *Dianthus*, los híbridos de las especies de sauces y, de acuerdo con Mendel (1869), *Hieracium*–, es decir, de híbridos cuyos descendientes conservan la apariencia de las formas híbridas y se propagan sin modificación, alcanzando el estatus de nuevas especies (respondiendo así afirmativamente a la pregunta discutida por los hibridistas) –la *unión duradera* de los elementos celulares diferentes (1865, p. 60)– es nuevamente incompatible con lo afirmado por la genética clásica, debido a que para ella, repetimos, siempre tiene lugar la segregación, sea entre elementos (genes o factores) iguales o distintos.

En conclusión, Mendel podría ser considerado un investigador que trabaja, de un modo similar a la de los “criadores”, en la tradición “hibridista”, pero que lleva a cabo un tratamiento novedoso (respecto de los hibridistas y aun de los criadores que lo precedieron o contemporáneos) de los rasgos o características (siendo éste un análisis matemático o estadístico), sin proponer exactamente aquello que luego sería conocido con el nombre de “genética clásica”, “formal” o, incluso, “mendeliana”.

6.2. El “redescubrimiento” de Mendel y sus “redescubridores” de Vries, Correns y Tschermak

Continuando con el relato de la “historia oficial”, no sólo se supone que Johann Gregor Mendel funda en 1865 el nuevo campo de la genética, sino que su trabajo permanece en general desconocido, y cuando éste no es el caso, incomprendido, hasta que en el año 1900 es “redescubierto” simultánea e independientemente por tres investigadores (Hugo de Vries en Holanda, Carl Correns en Alemania y Erich Tschermak en Austria) que trabajando en el mismo problema obtienen los mismos resultados a los que Mendel supuestamente había arribado con anterioridad, esto es, a las proporciones 3:1 y 9:3:3:1 (para los cruzamientos mono y dihíbridos, respectivamente) y a su explicación por medio de la ley de la segregación y la ley de la transmisión independiente de los genes.

En realidad, los llamados “redescubridores” no realizaron ningún *redescubrimiento*, sino que más bien *proyectaron* sobre el trabajo de Mendel *su propia problemática y conceptos*, adjudicándole *cosas distintas*. Además, *ninguno* de ellos *creyó en la validez universal* de aquello que le adjudicaron a Mendel. Por otro lado, lo que “redescubrieron” de Vries, Correns y Tschermak, es decir, lo que ellos exponen en sus trabajos del año 1900, *no* es lo posteriormente presentado como *genética clásica*.¹⁶

Hugo de Vries (1848-1935), que fue el primero en hablar con el nacimiento del siglo XX de la “ley de la segregación de los híbridos” (“*loi de disjonction des hybrides*”, en francés (Vries 1900a, c), “*Spaltungsgesetz der Bastarde*”, en alemán (Vries 1900b)) y en señalar a Mendel como su descubridor,¹⁷ se refería en dicha ley a la segregación de las *características* (“*caractères*” en francés y “*Merkmale*” en alemán)¹⁸ y no de unidades hereditarias (“genes” o “factores”), a pesar de que él ya había aceptado su existencia en la teoría de la pangénesis, en donde las denomina pangenes (“*Pangene*”, Vries 1889),¹⁹ y a las que alude en sus trabajos “redescubri-

¹⁶ Para un análisis más extenso del trabajo de los “redescubridores”, tanto durante el “redescubrimiento” como posterior, ver Lorenzano (1995, 1998, 1999, 2000a).

¹⁷ En Vries (1900b, c), pero no, debido a su brevedad, en Vries (1900a) que, a pesar de haber sido escrito posteriormente, fue el primero en ser publicado.

¹⁸ “*En la formación del polen y de los óvulos, las dos características antagónicas se separan*. En ello siguen, en la mayoría de los casos, leyes simples del cálculo de probabilidad” (Vries 1900a, p. 84).

¹⁹ En su libro *Intracellulare Pangenesis* (Vries, 1889), poco considerado en su tiempo, de Vries discute las teorías articuladas de la herencia de Spencer, Darwin, Nägeli y Weismann, y propone una versión propia de la teoría de la pangénesis, sosteniendo que a las características hereditarias individuales (“propiedades”) presentes en cada

dores” (Vries 1900, a, b, c), y de sostener que “[e]n el híbrido yacen ambas propiedades antagónicas la una al lado de la otra como *Anlagen* [*capacidades o disposiciones*]” (Vries 1900b, p. 86), considerando que la ley de la segregación de los híbridos “posee una importancia fundamental para el estudio de las unidades de las que están compuestas las características de la especie” (Vries 1900b, p. 90). El procedimiento habitual utilizado por de Vries era el de informar sobre los porcentajes de individuos que mostraban una característica determinada, pero no sobre sus proporciones relativas. Los valores esperados son igualmente dados como porcentajes, en lugar de serlo como proporciones numéricas.²⁰ Por otro lado, en los artículos “redescubridores” de Vries no considera que las características se encuentren necesariamente por pares en las células somáticas: en los híbridos “verdaderos” o “auténticos” sí están apareadas (representándolas mediante D^2 y R^2 o, alternativamente, d^2 y r^2 , en donde D o d simbolizaba la característica dominante, visible o activa, y R o r , la recesiva o latente) y se comportan de acuerdo con la ley de la segregación de Mendel; mientras que en los híbridos “falsos” o “inauténticos”, más tarde llamados por él “unisexuales” –p.e. en los de *Hieracium*, también estudiados por Mendel (1869)– no lo están y se comportan de acuerdo con otras reglas. Además, de Vries elevó en los artículos “redescubridores” el concepto de dominancia al rango de regla o ley, pues el siguiente enunciado: “*De los dos caracteres antagónicos, el híbrido lleva siempre sólo uno, y ése en desarrollo completo. Así, en este punto, él [el híbrido] no se distingue de uno de los dos padres. En ellos no aparecen formas intermedias*”

célula germinal les corresponden determinadas partículas materiales, los *pangenes* –algunas características se encuentran ligados a un pangén, otras lo están a más de uno, siendo dominante la característica con el mayor número de pangenes, y poseyendo mayor intensidad la propiedad de la que se trate, mientras mayor sea el número de pangenes ligados a ella–, que se alimentan, crecen, multiplican por división y pasan, durante la formación de las células, de las células maternas a las células hijas, de forma tal que cada célula hija obtiene de la célula madre un juego completo de ellas; los pangenes se trasladan *intracelularmente*, desde el núcleo (en donde, a excepción de aquellos que son necesarios para la división celular, se encuentran en estado latente) hacia los distintos elementos del plasma (en donde se activan cuando son requeridos).

²⁰ Escribe así “75pCt. [...] 25pCt.” (Vries 1900b, p. 87) en vez de la proporción 3:1 de los cruzamientos monohíbridos, “50pCt. [...] 50 pCt.” (Vries 1900b, p. 88) en lugar de la relación 1:1 de los cruzamientos retrógrados de individuos de la generación F_1 con progenitores recesivos, “24pCt. [...] 51pCt. [...] 25 pCt.” (Vries 1900b, p. 87), por la proporción 1:2:1 de los cruzamientos monohíbridos respecto de cada característica individual, y “18,75pCt. [...] 18,75pCt. [...] 56,25pCt. [...] 6,25pCt.” (Vries 1900b, p. 89) o “19pCt. [...] 19pCt. [...] 56pCt. [...] 6pCt.” (Vries 1900b, p. 89) en vez de la relación 9:3:3:1 de los cruzamientos dihíbridos.

(Vries 1900a, p. 84) tenía para él validez en todos los híbridos “verdaderos” o “auténticos” (fueran monohíbridos, dihíbridos o polihíbridos), al igual que la ley de la segregación.

Carl Correns (1864-1933), por su parte, utiliza la expresión “regla de Mendel” (“Mendels Regel”) para referirse a una formulación general que incluye tanto a la “ley de segregación” de de Vries, para los casos monohíbridos, como a su generalización para los casos di- y trihíbridos, comenzando a separar claramente entre las características o rasgos, por un lado, y las entidades responsables de ello, por el otro, que él también denomina, siguiendo la terminología de su maestro y corresponsal de Mendel, Carl von Nägeli, “Anlage”, y planteando que éstas siempre se encuentran por pares en las células somáticas, aun cuando no utilizara el modo de escritura habitual posterior *AA* para los homocigotos dominantes, *Aa* para los heterocigotos y *aa* para los homocigotos recesivos, ni hiciera un uso consistente de la terminología (Correns 1900a). Sin embargo, la denominación de “regla de Mendel” se debe a que Correns consideraba que ésta, como todas las reglas, y a diferencia de las leyes, poseía un ámbito limitado y no universal de validez (Correns 1900b, p. 22). En Correns también encontramos el origen de la “historia oficial” de la genética, cuando neutraliza la disputa por la prioridad del descubrimiento, tanto de los resultados de los cruzamientos con arvejas como de su explicación, que hubiera podido surgir fundamentalmente entre él y de Vries, al atribuírselo a un investigador anterior, Mendel, si bien reconociendo al mismo tiempo que la explicación dada por éste era la misma que la proporcionada por ellos, sólo “hasta donde era posible en 1866” (Correns 1900a, p. 158), y al ser el primero en hablar de un “redescubrimiento” (“Nach-Entdeckung”; expresión luego sustituida por “Wiederentdeckung”) con referencia a lo planteado en los trabajos suyos, de de Vries y de Tschermak (Correns 1900a, p. 159).

Por último, Erich Tschermak (1871-1962) no interpretó el trabajo de Mendel del modo en que se lo interpreta habitualmente, sino que permanece en el nivel puramente descriptivo de las características –como él mismo reconoce muchos años después (Tschermak 1925, p. 345)–, aunque sólo encontrando dominancia *casi* exclusiva de una de las características en la generación F_1 (Tschermak 1900a, p. 535), y sin presentar proporciones definidas constantes entre ellas, sino 2,8:1, 3,1:1 (Tschermak 1900a, pp. 536, 554, 1900c, p. 594) y 3:1 para los cruzamientos con monohíbridos en la generación F_2 (Tschermak 1900a, p. 535), y 8,3:3:2,6:1 para los cruzamientos con dihíbridos en F_2 (Tschermak 1900a, p. 536), y aun los porcentajes 57 % y 43,5 % para casos de cruzamientos retrógrados, esto es, de individuos de la generación F_1 con progenitores recesivos

(Tschermak 1900a, p. 555, 1900b, p. 237, 1900c, p. 595). Además, no pudo encontrar una regla o ley simple para cubrir todos estos resultados, ni postuló la existencia de proporciones teóricas, además de las empíricas. Por ello es que afirma que el mayor aporte realizado por Mendel consistió en su concepción de la relación dominancia-recesividad, a la cual se refiere como al “enunciado [...] del desigual valor de acuerdo con leyes de las características para la herencia” (Tschermak 1900a, p. 553, 1900c, p. 594) o a “la teoría del distinto valor de acuerdo con leyes de las características para la herencia” (Tschermak 1902a, p. 783). Sin embargo, es digno de mencionarse que el concepto de dominancia de Tschermak es distinto al de Mendel o al que luego fuera adoptado en la llamada “genética clásica”, “formal” o “mendeliana”. Por un lado, no parecía disponer de un concepto de dominancia bien delineado o inequívoco –como parece que debería serlo al menos en la llamada “dominancia completa”– ni que la presencia de “transiciones” implique la carencia de dominancia (Tschermak 1900b, p. 235). Por otro lado, cuando se refiere a los cruzamientos recíprocos, Tschermak –en abierta oposición a Mendel, quien había mostrado que los resultados de fertilizaciones recíprocas eran idénticos, y a los otros “redescubridores”– subraya la influencia desigual de las semillas y polen parentales (Tschermak 1900a, p. 554, 1900b, p. 236, 1900c, p. 594), obteniendo así, según afirma, resultados distintos a partir de dichos cruzamientos. Por último, y más importante aún, los resultados empíricos y la dominancia –a la que también se refiere utilizando el término “prevalencia” y el correlativo “prevaleciente”– eran interpretados por Tschermak en términos del diferente “valor” o “potencia hereditaria” de las diversas características (Tschermak 1900a, p. 534, 1900b, p. 236). La “prevalencia” de una característica determinada es la demostración de la dominancia de esa característica. Si es la característica con la mayor potencia la que es transmitida, se mostrará dominancia completa; mientras que si lo es la de menor potencia, dicha característica no aparecerá en lo absoluto. Si ambas características son igualmente potentes, aparecerán ambas en igual número, y entonces será esa una forma de transición. En esa clase de sistemas se medirá la dominancia de una característica en relaciones numéricas, que, a su vez, no constituirán una propiedad permanente de tal característica, sino que ésta puede variar ampliamente.

Luego de lo dicho, parecería más razonable considerar a de Vries, Correns y Tschermak como trabajando en un período de “cristalización”, es decir, en un período de investigación “desorganizada” con intentos en direcciones diferentes, más que como “redescubridores”, simultáneos e independientes, del trabajo de Mendel y/o de la genética clásica.

6.3. William Bateson, la emergencia de la genética y el “mendelismo”

La “historia oficial” de la genética afirma que, en el año 1900, y mientras el trabajo de Mendel era “redescubierto” por de Vries, Correns y Tschermak, William Bateson lee en Inglaterra el artículo de Mendel, reconoce inmediatamente su importancia, y empieza a difundirlo, de forma tal que Mendel es festejado como el padre de la genética y se le asegura, de este modo, un lugar en la historia de la ciencia.

En realidad, la genética cristalizó como disciplina biológica separada dificultosamente, a través del trabajo de William Bateson (1861-1926) y sus colaboradores. Esto no sucedió ni de un día para el otro, ni sin oposición. Por el contrario, este es un proceso que tuvo lugar durante gran parte de la primera década del siglo XX²¹ y en donde el llamado “mendelismo” de Bateson tuvo que afirmarse frente a otras perspectivas que entonces también abordaban el problema de la herencia, tales como la biometría, la citología y la embriología experimental. Sin embargo, y a pesar de no haberse alcanzado en el campo de la herencia, *ni antes ni después* de dicha cristalización, *acuerdo completo* por parte de la comunidad cien-

²¹ Olby (1987 ha argumentado convincentemente que Bateson tuvo conocimiento sobre la ley de la segregación a través primero de Vries (1900a), el breve artículo “redescubridor” de de Vries en donde no menciona a Mendel, que leyera durante un viaje en tren en el que se dirigía a dar una conferencia el 8 de mayo de 1900, impresionándolo tan favorablemente que, a su regreso a Cambridge, leyó Vries (1900b), notando la referencia al artículo de Mendel, obteniendo recién entonces el trabajo de Mendel (1865) y leyéndolo por primera vez. Parte del entusiasmo inicial de Bateson fue debido al hecho de que vio en la segregación una confirmación de la tesis, sostenida en Bateson (1894), de que la especiación es el resultado de la variación discontinua. Además, Bateson vio específicamente a la segregación como relacionada al fenómeno del desarrollo embriológico, que todavía entonces consideraba una parte necesaria del dominio de la herencia. Previo a dichas lecturas, Bateson no estaba convencido de ninguna de las teorías de la herencia propuestas por entonces; si bien aceptaba que la ley de Galton de la herencia ancestral tenía aplicaciones, consideraba abierta la cuestión de hasta qué punto era válida. Luego de tomar conocimiento de la ley de la segregación, Bateson encuentra que la ley de Galton de la herencia ancestral no es aplicable a todos los casos que muestran dominancia, al menos en la forma en que se la presenta habitualmente: dichos casos son explicados con ayuda de la ley de la segregación de de Vries, que requiere para su formulación –según afirma Bateson entonces– sólo una modificación de la ley de Galton. Dos años más tarde pensó Bateson, en contra de lo anterior, que las leyes anteriormente citadas no eran teóricamente conciliables, y que, por lo tanto, no se trataba más de decir cuál de las leyes se subordinaba a cuál, sino, antes bien, de determinar en qué medida el campo de aplicación –la herencia por mezcla, que no muestra dominancia– hasta ese entonces aceptado de una de las leyes –la de Galton– lo sería en realidad de la otra –la de Mendel–.

tífica acerca de cuáles eran los problemas a resolver, cuáles serían las respuestas aceptables, cuáles los criterios que deberían satisfacer tales respuestas, cuáles las técnicas adecuadas y cuáles los fenómenos interesantes, fue el programa de investigación cuyas bases sentara Bateson el que llegaría a ser sinónimo de genética y que, a comienzos de la segunda década del siglo XX, poseería la mayor aceptación por parte de la comunidad científica. Este programa de investigación difiere, por otra parte, tanto de los trabajos realizados por Mendel y sus redescubridores como de los posteriores de Morgan y sus colaboradores, cuyo programa de investigación desplazaría a la postre al de Bateson en la preferencia de la comunidad científica.²²

Uno de los cambios ocurridos durante la primera década del siglo XX tiene que ver con el problema central al cual quiere dársele respuesta y a la consiguiente restricción del campo de aplicación. Las cuestiones de la variación y la herencia ganan independencia gradualmente con relación a la problemática evolutiva y embriológica, hasta tal punto que pasan a constituir un nuevo dominio, una nueva disciplina, la genética.²³

El camino a la claridad teórica no fue sencillo en genética, así como tampoco fue alcanzado inmediatamente, sino sólo en el transcurso del tiempo y a través de constantes propuestas, contrapropuestas, discusiones y modificaciones que tuvieron lugar dentro de la comunidad científica. Y a pesar de que Bateson tenía una concepción distinta a la que en los libros de texto de la actualidad se describe con el nombre de “genética clásica”, él aportó mucho a ese proceso y desarrolló, aproximadamente desde 1905, una teoría de la herencia basada en factores —el “mendelismo”—²⁴ que, hasta el surgimiento de la teoría de Morgan y sus discípulos, fue sinónimo de

²² Para un análisis más pormenorizado de la cristalización del “mendelismo” de Bateson, ver Lorenzano (2006).

²³ El término “genética” fue utilizado por Bateson por primera vez en una carta dirigida al zoólogo de Cambridge Adam Sedgwick en 1905 y en 1906 en un medio público, a resultados de lo cual la “Third Conference on Hybridisation and Plant-Breeding” fue rebautizada para la publicación de sus actas como “Third International Conference on Genetics”, para referirse a la elucidación de los fenómenos de la herencia y la variación.

²⁴ La denominación “mendelismo” aparece por primera vez por el año 1903 para referirse a los trabajos de Bateson y otros “mendelianos” realizados antes del establecimiento de la genética como disciplina autónoma e independiente (ver, p.e., Bailey 1903), y se continuó utilizando posteriormente para referirse ante todo a los desarrollos teóricos de Bateson y colaboradores, y que, de acuerdo con nuestra interpretación, constituyen el primer programa de investigación en genética (su primera exposición sistemática lo constituye el libro *Mendelism*, de Reginald C. Punnett, editado por primera vez en 1905, y reeditado seis veces con sucesivas modificaciones en años posteriores, siendo la última edición de 1927).

“genética”. Según ella, las características no son literalmente transmitidas por los gametos. Los responsables por la transmisión y consiguiente aparición de ciertos rasgos o características son determinados elementos o unidades, denominados “caracteres-unidad” (“unit-characters”) primero y “factores” luego, que se transmiten de padres a hijos en las células germinales o gametos durante la fecundación. En el individuo dichos factores se encuentran por pares (llamados “alelomorfos”²⁵ y siendo obtenidos uno por cada progenitor), mientras que durante la formación de gametos éstos se separan (“segregan”), encontrándose así un solo factor aleomorfo por gameto. En ella se plantea entonces una clara distinción entre las características hereditarias, por un lado, y las unidades hereditarias o factores responsables de dichas características, por el otro, aun cuando su naturaleza (material o no)²⁶ sea desconocida.

La hipótesis factorial estuvo en Bateson asociada desde el comienzo a otra hipótesis, característica del mendelismo, denominada “de la *presencia-y-ausencia*”, según la cual, los dos únicos estados posibles de cualquier factor presente en el gameto son o bien su presencia o bien su ausencia. Cuando el factor está presente, se manifiesta el carácter por él determinado; cuando el factor está ausente, algún otro carácter oculto previamente es susceptible de manifestarse. Bajo esta interpretación, la hipótesis factorial explica sin dificultades las proporciones 3:1 de los cruzamientos monohíbridos. Y si se supone que los factores se heredan de forma completamente libre e independiente los unos de los otros, también se pueden explicar las proporciones 9:3:3:1, 27:9:9:9:3:3:3:1, etc., de los cruzamientos dihíbridos, trihíbridos, etc., de un modo sencillo. Del mismo modo, la hipótesis de la presencia-y-ausencia permite interpretar y comprender la interacción de los factores, es decir, que los factores no sólo son elementos subyacentes separados con efectos individuales y aislados,

²⁵ Con ayuda de los conceptos de carácter y caracteres-unidad, introduce, en 1902, los términos “homocigoto” y “heterocigoto”, para aquellos individuos que poseen en el cigoto dos gametos o bien del mismo tipo (con el mismo carácter-unidad) o bien de un tipo distinto (con caracteres-unidad diferentes). La expresión “aleomorfo” –más tarde abreviada por Morgan y colaboradores a “alelo”, designando los estados alternativos de un gen– fue introducida originalmente para referirse a un par de caracteres-unidad diferenciales observables. A partir de 1905 se consideran individuos homocigotos aquellos que poseen en el cigoto (factores) alelomorfos del mismo tipo y heterocigotos aquellos que poseen (factores) alelomorfos distintos.

²⁶ Coleman (1970), por ejemplo, sugiere que las preferencias de Bateson estaban del lado de la naturaleza no-materialista de estas entidades postuladas (ver Bateson, 1928, pp. 39-46; Bateson, 1902, p. 274 ss.; Bateson, 1917; Bateson, 1913, caps. 2 y 3; Bateson, 1916, p. 462). Por otro lado, no parecían así las preferencias del más cercano colaborador de Bateson (ver Punnett, 1907, p. 24).

sino que también pueden interactuar entre sí, y de este modo dar lugar a caracteres completamente nuevos, como en el caso de la cresta de los gallos, o dar lugar a las proporciones 9:4:3 y 9:7 de los cruzamientos dihíbridos.²⁷ También le permite a Bateson tratar algunas de las excepciones, transformando en éxitos los aparentes fracasos. Así, cuando Bateson, Saunders y Punnett hallaron casos en cruzamientos dihíbridos, en los que las proporciones numéricas en F_2 se apartaban por completo de la proporción habitual 9:3:3:1, explicaron dichas proporciones a través de lo que denominaron “acoplamiento” y “repulsión” de los factores.²⁸

Al mismo tiempo en que Bateson desarrolla, en el período que va de 1905-6 a 1909-10, el esquema conceptual conocido con el nombre de “mendelismo”, amplía su campo de aplicaciones, primero a los caracteres denominados “discontinuos” y luego también a los denominados “intermedios” o “continuos”, tanto dentro del reino vegetal como también, y conjuntamente con el francés Cuénot, al reino animal, y desarrolla una creciente confianza en dicha conceptualización y en la “promesa” de ésta para el trabajo de investigación fructífero.

Del modo así relatado, se obtiene la cristalización del primer programa de investigación, paradigma o teoría en genética.

6.4. Thomas Hunt Morgan y el inicio de la genética clásica

La “historia oficial” de la genética clásica concluye afirmando que, diez años después de llevarse a cabo el “redescubrimiento” de Mendel y de que Bateson se “convirtiera” al “mendelismo”, Thomas Hunt Morgan y sus discípulos se incorporan a la investigación básica en genética, y relacionándola con los conocimientos de entonces de la citología, investigan y explican las aparentes excepciones, amplían su campo de aplicación, y ayudan así a conformar a la genética llamada “formal”, “clásica” o “mendeliana” como a la teoría de la herencia universalmente reconocida, lo que le termina valiéndole el primer Premio Nobel de Fisiología o Medicina, por investigaciones en genética, en 1933.

Thomas Hunt Morgan (1866-1945), que comenzó trabajando en embriología experimental (1895-1902) y después continuó en evolución,

²⁷ Bateson & Punnett (1905), Bateson (1909).

²⁸ Bateson (1907, 1909), Bateson, Saunders, Punnett & Killby (1905), Bateson, Saunders & Punnett (1905, 1906, 1908). A partir de 1911, Bateson intentó explicar los fenómenos de acoplamiento y repulsión mediante una segregación de los pares de factores, que tendría lugar durante los primeros estados embrionales de la planta, y de la reproducción (*reduplicación*) de ciertos tipos de gametos durante su formación (*teoría de la reduplicación*), es decir, mediante hipótesis citológicas (Bateson and Punnett, 1911a, b).

y en especial en la relación de la herencia y la citología con el problema de la determinación del sexo (1903-1910), desarrolla junto a sus discípulos y colaboradores Alfred Henry Sturtevant, Calvin Blackman Bridges y Hermann Joseph Muller –más tarde conocidos como “el grupo de la *Drosophila*”, “la escuela de la *Drosophila*” o “la escuela de Columbia”– a partir de 1910 la teoría genética que devendría estándar en el período clásico (hasta ca. 1939), y que sería conocida con el nombre de “teoría del gen” o, simplemente, “genética clásica”, “formal” o “mendeliana”.²⁹

Morgan (1913) fue el primero en utilizar el término “transmisión independiente”. También fue el primero (Morgan 1919) en hablar explícitamente de dos leyes, “la ley de la segregación de los genes” y “la ley de la transmisión independiente de los genes”, atribuyéndole su descubrimiento a Mendel, y refiriéndose a ellas como “primera ley de Mendel” y “segunda ley de Mendel”, respectivamente, formulándolas de la manera que es estándar en la literatura genética. En esta formulación, las leyes no se refieren a las características o a los caracteres-unidad, sino a los *factores* o a aquello que desde la propuesta de Johannsen (1909) se denominaría *genes* –aun cuando para éste la palabra “gen” se encontrara libre de toda hipótesis referente a su naturaleza (Johannsen 1909, 1911) y en Morgan y colaboradores se pensara en los genes como entidades físicas (materiales), en especial como partículas discretas de, en o sobre, los cromosomas–.³⁰

Entre 1910 y 1915, el grupo de la *Drosophila* trabajaría en al menos las dos siguientes direcciones: 1) distintas líneas de investigación, que ampliaron y modificaron las “leyes de Mendel”, y 2) la construcción de mapas genéticos –también llamados “mapas cromosómicos”–. Respecto

²⁹ Otra denominación que a veces aparece en la literatura es la de “teoría cromosómica de la herencia” (o “teoría cromosómica de la herencia mendeliana”). Tal denominación refiere tanto a los intentos realizados a principios de siglo por Sutton y Boveri como a los llevados a cabo por Morgan y sus colaboradores diez años después, de vincular la teoría de la herencia con la citología. De este modo, la teoría cromosómica de la herencia (mendeliana) conformaría una teoría que incluye, junto a una teoría de la herencia, sus interrelaciones con otro cuerpo de conocimiento biológico, a saber: la citología. La expresión “teoría del gen” (siguiendo el uso de Morgan 1926), al igual que las de “teoría del gen formal” o de “teoría formal del gen” o, simplemente, de “genética formal”, refieren a la teoría de la herencia desarrollada por Morgan y sus colaboradores, sin incluir los vínculos esenciales que esta teoría tiene con otras, en especial con la teoría celular. Ver más adelante y notas 32, 33 y 35.

³⁰ Otros términos propuestos por Johannsen y adoptados por la genética clásica fueron los de “fenotipo” y “genotipo”, entendiéndose por el primero el conjunto de rasgos o características de un individuo y por el segundo el conjunto de genes o factores alelos de un individuo.

de la primera de las direcciones, expondremos brevemente las líneas de investigación relacionadas con la postulación de alelos múltiples, de factores múltiples y del principio de enlace. En relación con la segunda, presentaremos su punto de partida e idea básica.

El grupo de la *Drosophila* se enfrentó al problema de la existencia de variedades con más de dos estados posibles de una característica determinada. En 1913, Sturtevant propuso para el tratamiento de algunos de esos casos la existencia de “alelos múltiples” (Sturtevant 1913). La teoría cromosómica de la herencia –según la cual los alelos³¹ son partes de cromosomas homólogos apareados– excluía la posibilidad de que estuvieran presentes más de dos alelos diferenciales en cada organismo. Los alelos múltiples son variaciones de los factores (“mutaciones”) del tipo salvaje, localizados en una y la misma posición (llamada “locus”) de un cromosoma; son, por así decir, estados alternativos del mismo *locus*. En una población pueden estar presentes muchos alelos distintos.³²

La herencia cuantitativa era un fenómeno que puso en cuestión algunos de los enunciados fundamentales de las propuestas de los primeros “mendelianos”. Éstos fueron aplicadas en 1900 sólo a caracteres “alternativos”, grandes y *discontinuos*. A partir de 1908 y 1909, la herencia cuantitativa había sido observada y analizada por distintos investigadores, tales como H. Nilsson-Ehle (1909) en Suecia y E.M. East (1910, East

³¹ Acortando la expresión, y modificando la concepción, de los “alelomorfos” de Bateson.

³² Cuando Morgan comenzó en los años 1908-1909 a cruzar moscas de la fruta –también llamadas “moscas de la banana” o “del vinagre”–, *Drosophila* –este animalito que fue el objeto de estudio predilecto (el objeto más investigado) de la genética clásica, así como las arvejas en las plantas, y los ratones y gallos en los animales, lo habían sido para el mendelismo–, con el objetivo de poner a prueba la teoría de la mutación de de Vries en animales, los mutantes que primero encontró eran variaciones en un carácter (color de ojos). El color blanco de los ojos era una variación estable, que Morgan denominó “mutación”, pero que era bastante distinta a las que de Vries había encontrado. La mutación hallada por Morgan era pequeña, discreta y recesiva, y no era la causante de la formación de una nueva especie. Morgan nunca obtuvo mutaciones del tamaño de las que de Vries creyó haber observado en *Oenothera*. En una cepa de *Drosophila* se observaron, por ejemplo, tres distintos colores de ojos diferenciales –rojo, blanco y eosin–. Se postularon entonces tres alelos diferentes para el color de ojos, surgidos por mutación del factor original (tipo salvaje). Cada mosca de la fruta poseía, sin embargo, a lo sumo dos de los tres alelos distintos. A pesar, entonces, que en la cepa original fueron encontrados los tres alelos, ellos apareaban en cada organismo sólo en pares. Una mosca heterocigótica podía tener, por ejemplo, los alelos para ojos rojos y blancos, o para eosin y blanco, o para rojo y eosin. Hubo, además de los colores de ojos rojo (normal, tipo salvaje), blanco (mutante) y eosin, también bermellón, rosa y una cantidad más de otros colores.

and Hayes 1911) en los Estados Unidos.³³ Un caso de herencia cuantitativa apareció en las cepas de Morgan relativamente temprano. Éste informó en 1911 sobre la existencia de una mutación especial, la llamada ala “trunca” (“beaded”) (Morgan 1911). J.S. Dexter, que trabajaba con el grupo de la *Drosophila*, realizó en 1912 una serie de experimentos de selección con cepas de alas truncas casi puras, y demostró que, mediante métodos de selección adecuados, podía provocarse casi cualquier variación intermedia entre las alas normales y las truncas. Dexter interpretó sus resultados con la hipótesis de los factores múltiples en la forma propuesta por E.C. Mac Dowell (1914), señalando la existencia de un factor principal para alas truncas, sobre el que actuaban cuantitativamente –de forma aditiva– una serie de otros factores distintos (Dexter, 1914). Los otros factores –“genes modificadores” (“modifiers”), según denominación de Sturtevant– ejercían influencia sobre la manifestación del gen principal.

Por otro lado, según la llamada “segunda ley de Mendel” –también llamada “regla (o ley) de la independencia” y “ley de la distribución” o “de la transmisión independiente”– la proporción 9:3:3:1 de los cruzamientos dihíbridos con dominancia completa se explica suponiendo que cada par de factores se comporta independientemente de los demás.³⁴ La heredabilidad libre e independiente de los factores de un par respecto de los factores de otro par es explicado en la teoría cromosómica de la herencia por el supuesto de que los distintos pares de factores están localizados en cromosomas distintos que, durante el proceso de maduración y fecundación, son combinados y distribuidos libre e independientemente los unos

³³ Ellos observaron una cantidad de características que mostraban una serie casi continua de gradaciones, y que diferían entre sí de un modo más cuantitativo que cualitativo. Un ejemplo de ello lo era el color en el trigo. Para explicar la relación observada de 63 rojos a 1 blanco, Nilsson-Ehle y East propusieron que la coloración estaba condicionada no por un único par de alelos sino por un conjunto de pares que actuaban conjuntamente de forma aditiva. El concepto de “factores múltiples” –o “poligenes”, como fueron llamados más tarde– fue aceptado, debido a que ahora los distintos factores podían ser analizados por separado, según los principios mendelianos. Esto significa que muchos pares de alelos que contribuían a la determinación de cada característica podían ser separados por selección de mutaciones de uno u otro de los *locus*. Todo par de alelos segregaba según los principios mendelianos y se ligaba con otros factores en un cromosoma determinado.

³⁴ Bateson y Punnett ya habían encontrado casos en los que las combinaciones de factores, tal como ellas son introducidas por los progenitores, aparecen en F_2 de forma exclusiva, y trataron de dar cuenta de ellos mediante las nociones de acoplamiento y repulsión, y, a partir de 1911, mediante la multiplicación diferencial, proliferación, o *reduplicación*.

de los otros. Pero ya que hay muchos factores distintos y pocos cromosomas, muchos factores deben encontrarse en el mismo cromosoma. Debido a que los cromosomas durante la reducción y la reproducción se distribuyen como totalidades, también los factores que se encuentran en el mismo cromosoma se heredan conjuntamente, acoplados los unos a los otros, y no de forma independiente.

Morgan y sus colaboradores estudiaron en *Drosophila* la herencia de cantidad de características ligadas al sexo, primero, y, partiendo de esos grupos de enlace, descubrieron otros grupos de características o factores ligados y localizaron a cada uno de esos grupos en alguno de los cromosomas. El hecho del enlace de las características es designado por Morgan como el “principio del enlace” y añadido como tercer principio fundamental a los otros dos ya atribuidos a Mendel –el de la segregación y el de la libre combinación–.³⁵

Pero como ya habían observado Bateson y Punnett, las ocurrencias de enlace se complicaban debido a que éste no siempre era completo (Bateson *et al.* 1902, 1905, 1906, 1908), lo cual significaba que, en la generación F_2 , se formaban las combinaciones de características paternas en un número mucho mayor que lo que habría de esperarse según las leyes de Mendel y que las otras dos combinaciones “ilícitas” se mostraban en un porcentaje pequeño pero regular. Apariciones similares de acoplamientos incompletos fueron también observadas en otros casos, p.e. en *Drosophila*. La aparición de las combinaciones ilícitas –llamadas “recombinaciones”– mostraba que había tenido lugar, en los individuos de la F_1 , un entrecruzamiento (*crossing-over*) o *intercambio factorial* entre un cromosoma paterno y su homólogo del otro padre. Morgan planteó la hipótesis según la cual los factores se encuentran en una secuencia lineal en los cromosomas. El enlace representa así una relación material entre los factores, que pueden ser intercambiados a través de un entrecruzamiento (*crossover*) físico que ocurre durante la meiosis entre pares de factores de cromosomas homólogos. Esta teoría del *crossover* encajaba muy bien con la teoría propuesta por Janssens (1909), según la que un quiasma citológico observado representa un punto de intercambio entre cromosomas homólogos.

Cuando Morgan descubrió en 1911 el enlace de factores en *Drosophila*, manifestó ya la suposición de que existía alguna relación entre las frecuencias de recombinación de los factores enlazados y su

³⁵ Morgan (1919), pp. 16-17. Los otros principios que allí añade son el del ordenamiento lineal de los genes, el de la interferencia y el de la limitación numérica de los grupos de enlace.

distancia en el cromosoma. Según esto, un pequeño número de nuevos tipos combinados significa que la distancia entre los factores involucrados en el cromosoma es pequeña; un número grande, por su parte, que los factores se encuentran muy separados los unos de los otros. La frecuencia de recombinación representa así una medida relativa de la distancia entre los factores de un mismo cromosoma. Las distancias entre los factores vienen dadas en términos de porcentajes de frecuencias de recombinaciones y representan medidas que se basan completamente en datos genéticos de crossover.³⁶

Sturtevant y Morgan reconocieron la fuerza y el significado de la técnica de mapeo para la investigación de la arquitectura del plasma germinal (es decir, de la estructura del cromosoma) en relación con los factores mendelianos. Sin embargo, Sturtevant reconoció desde el comienzo algunos de los supuestos e inseguridades relacionados con el proceso del mapeo.³⁷ Pero, a pesar de reconocer dichas limitaciones inherentes, Morgan y Sturtevant mantuvieron su confianza fundamental en la técnica del mapeo genético. Al comienzo no afirmaron que el mapa genético fuera más que una representación gráfica abstracta y conveniente del posible ordenamiento de los factores en el cromosoma. Sturtevant y Morgan fueron muy cuidadosos en relación con la afirmación de que los mapas genéticos representaban los hechos realmente. Distinguieron así entre la teoría de los factores y la teoría cromosómica de la herencia. Y no obstante aceptar desde el comienzo que ambas teorías se encontraban en una relación muy estrecha (relación que se supone sería, en su forma más extrema, de cierto tipo de reducción ontológica), también aceptaron

³⁶ De acuerdo con dicha concepción, la medida de separación entre los factores *A* y *B* así como entre *B* y *C* permiten una predicción sobre la medida de separación entre los factores *A* y *C*, si los tres factores están dispuestos en orden lineal en el mismo cromosoma. Si el orden lineal es *A-B-C* y se utiliza la frecuencia de recombinación como medida para la separación o distancia, entonces la suma de las frecuencias de recombinación entre *A* y *B* así como entre *B* y *C* debería ser igual a la frecuencia de recombinación entre *A* y *C*. Esto significa que las relaciones de enlace deben ser aditivas.

³⁷ En primer lugar, las posiciones en los mapas representan sólo distancias *relativas* de los factores. No hay procedimiento para establecer una relación necesaria entre una posición de factores *específica* (*locus*) y una parte física del cromosoma. Segundo, el proceso de mapeo se basó sólo en el supuesto de que las rupturas de los cromosomas eran igualmente probables en cada *locus* del cromosoma. Si el cromosoma tuviera lugares particularmente débiles, las distancias mostradas en los mapas no serían correctas relativamente las unas a las otras, mucho menos representarían la posición cromosómica real (Sturtevant 1913, p. 49). Además, era a menudo muy difícil obtener distancias correctas en los mapas, ya que los pequeños números de recombinación podían ser modificados por errores estadísticos debidos a pruebas estocásticas.

que debían ser tratadas y evaluadas independientemente la una de la otra (Morgan *et al.* 1915, p. VIII-IX). Además, el método descrito del mapeo genético se basaba completamente, como ya fue subrayado más arriba, en datos de cruzamientos genéticos y no en análisis citológicos. A través de los resultados obtenidos mediante el mapeo genético, gana plausibilidad la teoría cromosómica de la herencia –es decir, la analogía entre ambas teorías es fortalecida–, pero no se justifica. Para ello se necesitarían pruebas citológicas independientes.³⁸

En realidad, la *genética clásica*, en la forma desarrollada por Morgan y colaboradores, debió al principio afirmarse *en contra del mendelismo* de Bateson,³⁹ y si bien su relación conceptual con la de Bateson era realmente fuerte, ambas teorías son *distintas*. La *diferencia* fundamental, aunque no exclusiva, entre ellas se da *en la forma que adoptan y la interpretación que reciben los factores* (también llamados “genes”, en el caso de Morgan) responsables de las distintas características: mientras que en Bateson sólo poseen dos formas alternativas, en su terminología sólo hay dos “alelomorfos” –presencia y ausencia–, para Morgan los factores, ahora llamados “alelos”, pueden poseer muchas formas alternativas.⁴⁰ Esta posibilidad, presente en la teoría de Morgan, de encontrar “alelos múltiples” es en la de Bateson una imposibilidad conceptual. Por otro lado, en la “genética clásica” nos encontramos con un concepto nuevo, que no tiene equivalente en el “mendelismo”: el *mapeo genético*, que permite la representación de *loci* sobre una línea de números reales, tales que el orden y las distancias como aparecen en el material genético son

³⁸ Recién en 1932 se creyó haberlas obtenido. Stern (1931) y Creighton and Mc Clintock (1931) mostraron en sus experimentos que el crossing-over genético entre cromosomas homólogos iba acompañado de un intercambio material entre los mismos cromosomas.

³⁹ De hecho, Morgan fue un gran crítico del “mendelismo” durante la primera década del siglo XX (y lo continuó siendo luego de desarrollar su propia teoría), mientras que Bateson nunca terminó de aceptar del todo las propuestas de Morgan y colaboradores.

⁴⁰ De acuerdo con la sugerencia de Vicedo (1990a, 1990b, 1991) de distinguir entre el concepto *formal* de gen (que carece de toda especificación acerca de su naturaleza) y el concepto *biológico* de gen (que interpreta el concepto formal en términos citológicos), aquí nos referimos al primero de los conceptos de gen (el formal) y no al segundo (el biológico). Por ello cuando hablamos de “mendelismo” consideramos a la teoría factorial y no a sus relaciones con aquella parte de la citología que se ocupa de las células germinales o gametos, y cuando hablamos de la “teoría del gen” –y no de la “teoría cromosómica de la herencia (mendeliana)”– dejamos de lado las relaciones que esta teoría guarda con la citología, en particular con la teoría cromosómica. Sin embargo, también hay diferencias entre la teoría de Bateson y la de Morgan si nos referimos al concepto biológico: mientras que para Bateson los factores son entidades presentes en los gametos, cuya naturaleza podría no ser material, para Morgan son partículas discretas de naturaleza física o material, que se encuentran presentes en los cromosomas.

representados homomórficamente por el orden y las distancias de los números que están por ellos.

De este modo, mientras que con el trabajo de Bateson se obtiene la cristalización del primer programa de investigación, paradigma o teoría en genética, el de Morgan y colaboradores debería ser considerado un programa de investigación, paradigma o teoría sucesor.

7. Inconmensurabilidad teórica y comparabilidad “empírica” en la historia de la genética

Dejando de lado los aspectos erotéticos (es decir, los aspectos relacionados con la pregunta central a la cual pretende dar respuesta con su trabajo) y concentrándonos en los conceptuales, vimos que Mendel presenta sus resultados, y los sistematiza en “la ley encontrada en *Pisum*”, mediante ciertos conceptos que, si los agrupamos en una estructura, pueden ser representados del siguiente modo: $\langle J, P, APP, MAT, DIST \rangle$, en donde J representa el conjunto de individuos (progenitores y descendientes), P el conjunto de las características, APP una función que le asigna a los individuos sus características o apariencia, MAT una función de cruce que le asigna a dos padres cualesquiera su descendencia y $DIST$ las frecuencias relativas de las características observadas en la descendencia. Los cuatro primeros de estos conceptos no son ajenos a las tradiciones de los “criadores” y de los “híbridos”; el que sí es “novedoso”, y de esto, como ya fue señalado, era Mendel plenamente consciente (ver nota 12), es el que representa el análisis estadístico que lleva a cabo de los cruzamientos y proporciona las frecuencias relativas de las características observadas en la descendencia: la función $DIST$, que describe la transición de las características de los progenitores a distribuciones de características en la descendencia. Por otro lado, introduce otro término nuevo, el de “elemento” o “elemento celular”, que refiere a la entidad en cuya “constitución y agrupamiento” pretende fundamentar y explicar tanto “la ley” que propone “sobre la formación y la evolución de los híbridos”, y que rige el comportamiento de los “híbridos variables”, como la existencia de los “híbridos constantes”. De este modo, si representáramos todos los conceptos que ocurren en la obra de Mendel mediante una estructura del siguiente tipo $\langle J, P, E, APP, MAT, DIST, DET, COMB \rangle$, J, P, APP, MAT y $DIST$ simbolizarían lo mismo que más arriba —e.e. el conjunto de individuos (progenitores y descendientes), el conjunto de las características, una función que le asigna a los individuos su apariencia o características, una función de cruce que le asigna a dos padres cualesquiera su descendencia y las frecuencias relativas de las características observadas en la descenden-

cia, respectivamente—, mientras que E simbolizaría el conjunto de los elementos, y, para que éstos cumplan su cometido, también una función DET , que simbolizaría las relaciones postuladas entre los elementos y las características, y una función $COMB$, las distribuciones de los elementos en la descendencia, recordando que “sólo los [elementos] diferenciales se excluyen mutuamente” y que en los “híbridos *constantes*” tiene lugar una *unión duradera* de los elementos celulares diferentes.

Si ahora nos preguntamos qué ocurrió luego en la historia de la genética, constatamos que no todos los términos básicos principales o característicos propuestos por Mendel pasaron a formar parte del vocabulario no-teórico (o “disponible antecedentemente”, si lo consideramos de un modo temporal, como en Hempel 1966) para los que trabajaron después, pero sí un gran número de ellos, a saber: aquellos utilizados para expresar los resultados obtenidos tanto en los “híbridos variables” como en los “híbridos constantes”. De hecho, las regularidades empíricas encontradas por Mendel, y sistematizadas en “la ley encontrada en *Pisum*”, pasan a constituir (parte de) la “base empírica” de las teorizaciones posteriores. Los resultados de Mendel, obtenidos en determinado contexto teórico y problemático, fueron así incorporados o, mejor, subsumidos, sin cambios, en las teorizaciones posteriores, desarrolladas en distintos contextos de aquel en el que trabajara Mendel, proporcionándoles el instrumental conceptual por medio del cual formular los sistemas empíricos a los que los “redescubridores” —al menos de Vries y Correns, ya que en Tschermak no está tan claro el uso apropiado de métodos estadísticos en la presentación y análisis de sus resultados—, así como también Bateson y Morgan, querían aplicar sus teorías, o sea, para expresar aquello de lo que pretendían dar cuenta, aquello que querían explicar y predecir. Es así que el trabajo de Mendel es “leído” por los investigadores posteriores en un contexto distinto en el que fuera producido, en parte “recortándolo” y en parte “resignificándolo”. Las teorizaciones que éstos desarrollan son acerca de la transmisión de características hereditarias, en la cual se sigue la herencia de diversas características de generación en generación de individuos que se cruzan y en donde se disciernen razones numéricas (frecuencias relativas) en la distribución de esas características en la descendencia de los individuos. Los sistemas empíricos de esta clase pueden representarse mediante estructuras, digamos y , como las señaladas en primer lugar con relación a Mendel, del siguiente tipo: $\langle J, P, APP, MAT, DIST \rangle$, en donde los distintos componentes se interpretan del modo ya indicado. Estructuras así, en donde figuran los conceptos que son no-teóricos para dichas teorías, constituyen el conjunto \mathbf{M}_{pp} de *modelos parciales* de estas teorías y, como decíamos, posibilitan la representación de los sistemas a los cuales pretenden

aplicarse (las *aplicaciones intencionales*) y a los que se supone ya se han aplicado (las *aplicaciones* consideradas *exitosas*, tales como las proporcionadas por las arvejas, género *Pisum*, investigadas por Mendel).

El término básico principal, descriptivo o característico que figura en la propuesta de Mendel y que no es incorporado en las teorizaciones posteriores es el de “elemento”. Si bien es cierto que en dichas teorizaciones –con la excepción de la de Tschermak, que apela al (mayor o menor) “valor” o “potencia” de las características– ocurren términos que juegan un papel análogo al que éste juega en la de Mendel –tales como los de “pangén”, en la de de Vries, “Anlage”, en la de Correns, “factor”, en la de Bateson, y “factor” o “gen” en la de Morgan–, ya nos hemos encargado de subrayar la distinta naturaleza de las entidades a las que refieren dichos términos. Además, también fue señalada otra diferencia, a saber: que mientras que en Mendel “la ley” que propone “sobre la formación y la evolución de los híbridos”, que viene formulada como una distribución de las características de los individuos parentales en la descendencia, es fundamentada y explicada por la naturaleza y comportamiento (“constitución y agrupamiento”) de los elementos, en los autores posteriores la regla o ley (o leyes) que proponen (y que relacionan con Mendel) está por lo general formulada en términos de esas entidades semejantes, aunque claramente distintas, a los elementos de Mendel, y no son ellas las que requieren fundamentación y explicación, sino que ellas mismas son las que explican el comportamiento de las características poseídas por los individuos (su distribución, dada mediante frecuencias relativas, en la descendencia), gracias a la relación que guardan con las características las entidades que postulan y al modo en que éstas se distribuyen en la descendencia.

Si a continuación representáramos los marcos conceptuales de las teorizaciones desarrolladas por los autores mencionados más arriba mediante estructuras, de cierto tipo, digamos x , con cuya ayuda se caracterizan los conjuntos M_p de *modelos potenciales* respectivos, obtendríamos lo siguiente. Para el caso de de Vries, y en la medida en que vayamos más allá del plano no-teórico (o “empírico”), estructuras del tipo $\langle J, P, PAN, APP, MAT, DIST, DET, COMB \rangle$, en donde J, P, APP, MAT y $DIST$, reciben la interpretación ya dada –conjunto de individuos, conjunto de características, una función que le asigna a los individuos sus características o apariencia, una función de cruza que le asigna a dos individuos su descendencia y una función de distribución de las características de los individuos progenitores en la descendencia, respectivamente–, y PAN se debe interpretar como un conjunto de *pangenes*, DET , como una *función que asigna características a los pangenes* y $COMB$, como una *función que representa la transición de pangenes paternos a pangenes en la descendencia*.

En relación con Correns, las estructuras que representan su marco conceptual son del siguiente tipo: $\langle J, P, ANL, APP, MAT, DIST, DET, COMB \rangle$, donde J, P, APP, MAT y $DIST$ se interpretan del modo ya indicado, en tanto que ANL se debe interpretar como un conjunto de *Anlagen*, DET , como una *función que asigna características a pares de Anlagen* y $COMB$, como una *función que representa la transición de Anlagen paternos a Anlagen en la descendencia*.

Con respecto a Tschermak, y siempre y cuando sea susceptible de ser reconocido un cuerpo teórico estructurado, tendríamos estructuras del tipo siguiente: $\langle J, P, POT, APP, MAT, DIST, DET \rangle$, en las que J, P, APP, MAT y $DIST$ podrían interpretarse de la manera ya señalada (en tanto tengamos distribuciones precisas de las características de los individuos paternos en la descendencia), mientras que POT es una *relación que ordena las características según su mayor o menor valor o potencia* y DET es una *función que asigna características a características, dependiendo de su valor o potencia*.

Con relación al marco conceptual del “mendelismo” de Bateson, puede representarse mediante estructuras como la siguiente: $\langle J, P, F, APP, MAT, DIST, DET, COMB \rangle$, en donde J, P, APP, MAT y $DIST$ se interpretan del modo ya habitual, F , como un conjunto de *factores* que sólo poseen dos formas alternativas, dos “alelomorfos” –presencia y ausencia–, DET , como una *función que asigna características a pares de factores* y $COMB$, como una *función que representa la transición de factores paternos a factores en la descendencia*.

Por último, respecto de Morgan y la genética clásica, su marco conceptual se puede representar por medio de estructuras del siguiente tipo: $\langle J, P, G, APP, MAT, DIST, DET, COMB, h \rangle$, con J, P, APP, MAT y $DIST$ interpretadas de la manera usual, pero con G interpretada como un conjunto de *factores* o *genes* que pueden poseer distintas formas alternativas, aunque vengan dadas por pares en los individuos, llamadas “alelos”, DET , como una *función que asigna características a pares de factores* o *genes*, $COMB$, como una *función que representa la transición de factores* o *genes paternos a factores* o *genes en la descendencia*, y h es una *función de mapa genético*, que representa los *factores* o *genes* sobre una *línea de números reales*, tales que *el orden y las distancias como aparecen en el material genético son representados homomórficamente por el orden y las distancias de los números que están por ellos*.⁴¹

⁴¹ Para un mayor análisis del “mendelismo” de Bateson y la teoría del gen o genética clásica, ver Lorenzano (1995, 2000b, 2002a, 2002b).

Todas estas estructuras constituyen extensiones teóricas de aquellas que permiten la representación de los sistemas a los cuales las respectivas teorías pretenden aplicarse, a saber: el conjunto M_{pp} de *modelos parciales* de estas teorías, caracterizable mediante las estructuras del tipo $y = \langle J, P, APP, MAT, DIST \rangle$, o, lo que es lo mismo, estas estructuras se obtienen a partir de aquéllas si les “recortamos” los componentes teóricos, es decir, son subestructuras de ellas. Todas las teorizaciones presentadas, incluida la de Mendel, entonces, tienen los mismos conceptos no-teóricos, y los mismos modelos parciales, pero diferentes conceptos teóricos, y diferentes modelos potenciales (aunque, con excepción eventualmente de la de Morgan, éstos posean el mismo tipo lógico), siendo así *empíricamente comparables y teóricamente inconmensurables*. De este modo, dichos conceptos permiten capturar y precisar la idea de que entre las sucesivas teorizaciones desarrolladas por los investigadores mencionados hay tanto continuidades (y que permitiría comprender la existencia de la “historia oficial”), como discontinuidades y rupturas (del tipo de las señaladas por los detractores de la “historia oficial”). Ya se afirmó que el modo particular aquí presentado de elucidar la noción de inconmensurabilidad *cum* comparabilidad no es el único modo de hacerlo ni que daría cuenta de toda situación posible entre teorías sucesivas, alternativas o rivales. Sin embargo, averiguar si es adecuado para el tratamiento de otros casos similares al aquí analizado, ameritaría una labor que excede los límites de este trabajo.

Bibliografía

- Bailey, L. H. (1903), “Some Recent Ideas on the Evolution of Plants”, *Science*, Vol. XVII, No. 429, Friday, March 20, pp. 441-454.
- Bar-Hillel, Y. (1970), “Neorealism vs. Neopositivism. A Neo-Pseudo Issue”, en Bar-Hillel, Y., *Aspects of Language*, Jerusalem, The Magnes Press, The Hebrew University, pp. 263-272.
- Bateson, B. (1928), *William Bateson, F.R.S., Naturalist. His Essays and Addresses together with a short account of his life*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Bateson, W. (1917), “Gamete and Zygote. A Lay Discourse. The Henry Sidgwick Memorial Lecture, 1917”, en Bateson, B. (1928), *William Bateson, F.R.S., Naturalist. His Essays and Addresses together with a short account of his life*, Cambridge, Cambridge University Press, pp. 201-214.
- (1916), “Review of *The Mechanism of Mendelian Heredity* by T.H. Morgan, A.H. Sturtevant, H.J. Muller and C.B. Bridges, New York, 1915”, *Science*, 44, pp. 536-543.

- Bateson, W. (1913), *Problems of Genetics*, London, Oxford University Press, reimpresso en New Haven and London, Yale University Press, 1979.
- (1909), *Mendel's Principles of Heredity*, Cambridge, Cambridge University Press, 1a. edición, marzo de 1909; 2a. edición inmodificada, agosto de 1909; 3a. edición ampliada, 1913; 4a. edición casi inmodificada, 1930.
- (1907), "Facts Limiting the Theory of Heredity", *Science*, 26, pp. 649-662.
- (1906a), "The Progress of Genetic Research. An Inaugural Address to the Third Conference on Hybridisation and Plant-Breeding", *Reports of the Third International Conference on Genetics, Royal Horticultural Society*, pp. 90-97.
- (1906b), "A Text Book of Genetics. Review of J.P. Lotsy's *Vorlesungen über Deszendenztheorien*, 1 Theil, Jena, 1906", *Nature*, 74, pp. 146-147.
- (1905a), "Letter to Adam Sedgwick from 18.4.1905", reimpressa en Bateson, B. (1928), *William Bateson, F.R.S., Naturalist. His Essays & Addresses together with a short account of his life*, Cambridge, Cambridge University Press, p. 93.
- (1905b), "Letter to *Nature*", *Nature*, 71, p. 390.
- (1902), *Mendel's Principles of Heredity. A Defence*, Cambridge, Cambridge University Press.
- (1894), *Materials for the Study of Variation, treated with special regard to Discontinuity in the Origin of Species*, London, Macmillan and Co.
- Bateson, W. y Punnett, R. C. (1911a), "On Gametic Series involving Reduplication of Certain Terms", *Journal of Genetics*, I, pp. 293-302.
- (1911b), "On the Interrelations of Genetic Factors", *Proceedings of the Royal Society B* 84, pp. 3-8.
- (1905), "A Suggestion as to the Nature of the 'Walnut' Comb in Fowls", *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, 13, pp. 165-168.
- Bateson, W. y Saunders, E. R. (1902), "Experimental Studies in the Physiology of Heredity", *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society*, Report I.
- Bateson, W., Saunders, E. R. y Punnett, R. C. (1908), "Experimental Studies in the Physiology of Heredity", *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society*, Report IV.
- (1906), "Experimental Studies in the Physiology of Heredity", *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society*, Report III.
- (1905), "Further Experiments on Inheritance in Sweet Peas and Stocks: Preliminary Account", *Proceedings of the Royal Society B* 77, pp. 236-238.

- Bateson, W., Saunders, E. R., Punnett, R. C. y Kilby, H (1905), "Experimental Studies in the Physiology of Heredity", *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society*, Report II.
- Bowler, P. (1989), *The Mendelian Revolution*, London, The Athlone Press.
- Coleman, W. (1970), "Bateson and Chromosomes: Conservative Thought in Science", *Centaurus*, 15, pp. 228-314.
- Correns, C. (1922), "Etwas über Gregor Mendels Leben und Wirken", *Die Naturwissenschaften*, 29, pp. 623-631.
- (1900a), "G. Mendels Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde", *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 18, pp. 158-168.
- (1900b), "Gregor Mendel's 'Versuche über Pflanzen-Hybriden' und die Bestätigung ihrer Ergebnisse durch die neuesten Untersuchungen", *Botanische Zeitung*, 58, pp. 229-235
- Creighton, H. y Mc Clintock, B. (1931), "A Correlation of Cytological and Genetical Crossing Over in *Zea mays*", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 17, pp. 492-497.
- Dexter, J. S. (1914), "The Analysis of a Case of Continuous Variation in *Drosophila* by a Study of its Linkage Relations", *American Naturalist*, 48, pp. 712-758.
- Díez, J. A. (2006), "Rivalry and Comparability: Looking Outside the Theories", en Ernst, G. y Niebergall, K.-G. (eds.), *Philosophie der Wissenschaft – Wissenschaft der Philosophie. Festschrift für C. Ulises Moulines zum 60. Geburtstag*, Paderborn, Mentis-Verlag, pp. 31-49.
- East, E. M. (1910), "A Mendelian Interpretation of Variation that is Apparently Continuous", *American Naturalist*, 44, pp. 65-82.
- East, E. M. y Hayes, H. K. (1911), "Inheritance in Maize", *Connecticut Agricultural Station Bulletin*, 167, pp. 1-141.
- Falguera, J. L. (2004), "Las revoluciones científicas y el problema de la inconmensurabilidad", en González, W. J. (ed.), *Análisis de Thomas Kuhn: Las revoluciones científicas*, Madrid, Editorial Trotta, 2004, pp. 177-223.
- (1999), "Ontosemantic Divergence and Comparability of Theories", *Logica Trianguli*, 3, pp. 33-53.
- Feyerabend, P. K. (1981), *Realism, Rationalism, and Scientific Method*, New York, Cambridge University Press.
- (1965), "Problems of Empiricism", en Colodny, R. (ed.), *Beyond the Edge of Certainty*, Englewood Cliffs, N.J., Prentice-Hall, 1965, pp. 145-260.
- (1962), "Explanation, Reduction, and Empiricism", en Feigl, H. y Maxwell, G. (eds.), *Minnesota Studies in the Philosophy of Science*, III, Minneapolis, University of Minnesota Press, 1962, pp. 28-97.

- Hempel, C. (1970), "On the 'Standard Conception' of Scientific Theories", en Radner, M. y Winokur, S. (eds.), *Minnesota Studies in the Philosophy of Science*, vol. IV, Minneapolis, University of Minnesota Press, 1970, pp. 142-161.
- (1969), "On the Structure of Scientific Theories", en Suter, R. (ed.), *Isenberg Memorial Lectures Series, 1965-1966*, East Lansing, Michigan State University Press, pp. 11-38.
- (1966), *Philosophy of Natural Science*, Englewood Cliffs, N.J., Prentice-Hall.
- Iltis, H. (1924), *Gregor Johann Mendel: Leben, Werk und Wirkung*, Berlin, J. Springer.
- Kuhn, T. S. (1997), "A Discussion with Thomas S. Kuhn", en Conant, J. y Haugeland, J. (eds.), *The Road Since Structure*, Chicago, The University of Chicago Press, 2000, pp. 255-323.
- (1993), "Afterwords", en Horwich, P. (ed.), *World Changes: Thomas Kuhn and the Nature of Science*, Cambridge, MA, M.I.T. Press, 1993, pp. 311-341.
- (1992), "Introduction to Presidential Address", en Hull, D., Forbes, M. y Okruhlick, K. (eds.), *PSA 1992*, Vol. 2, East Lansing, Philosophy of Science Association, 1992, pp. 3-5.
- (1990), "Dubbing and Redubbing: The Vulnerability of Rigid Designation", en Savage, W. (ed.), *Scientific Theories*, Minnesota Studies in the Philosophy of Science, 14, Minneapolis, University of Minnesota Press, 1990, pp. 289-318.
- (1989), "Possible Worlds in History of Science", en Allén, S. (ed.), *Possible Worlds in Humanities, Arts, and Sciences*, Berlin, de Gruyter, 1989, pp. 9-32.
- (1983a), "Commensurability, Comparability, Communicability", en Asquith, P. D. y Nickles, T. (eds.), *PSA 1982*, East Lansing: Philosophy of Science Association, 1983, 2, pp. 669-688.
- (1983b), "Rationality and Theory Choice", *Journal of Philosophy*, 80 (1983), pp. 563-570.
- (1981), "What are Scientific Revolutions?", Occasional Paper #18: Center for Cognitive Science, M.I.T., 1981; reimpresso en Krüger, L., Daston, L.J. y Heidelberger, M. (eds.): *The Probabilistic Revolution, Vol. I: Ideas in History*, Cambridge, M.I.T. Press, 1987, pp. 7-22.
- (1977), *The Essential Tension. Selected Studies in Scientific Tradition and Change*, Chicago, University of Chicago Press.
- (1976), "Theory Change as Structure Change: Comments on the Sneed Formalism", *Erkenntnis*, 10 (1976), pp. 179-199.

- Kuhn, T. S. (1973), "Objectivity, Value Judgment, and Theory Choice", en Kuhn, T.S. (1977), *The Essential Tension. Selected Studies in Scientific Tradition and Change*, Chicago, University of Chicago Press, pp. 320-339.
- (1971), "Notes on Lakatos", en Buck, R.C. y Cohen, R.S. (eds.), *PSA 1970: In Memory of Rudolf Carnap. Proceedings of the Biennial Meeting, Philosophy of Science Association*, Boston Studies in the Philosophy of Science, vol. VIII, Dordrecht, Reidel, 1971, pp. 137-146.
- (1969a), "Second Thoughts on Paradigms", en Suppe, F. (ed.), *The Structure of Scientific Theories*, Urbana, Ill., University of Illinois Press, 1974, 2ª ed. 1977, pp. 459-482.
- (1969b), "Reflections on my Critics", en Lakatos, I. y Musgrave, A. (eds.), *Criticism and the Growth of Knowledge*, Cambridge, Cambridge University Press, 1970, pp. 231-278.
- (1969c), "Postscript-1969", en Kuhn, T.S., *The Structure of Scientific Revolutions*, Chicago, University of Chicago Press, 2ª ed. 1970, pp. 174-210.
- (1962), *The Structure of Scientific Revolutions*, Chicago, University of Chicago Press, 1962, 2ª ed. 1970.
- (1959), "The Essential Tension: Tradition and Innovation in Scientific Research", en Taylor, C.W. (ed.), *The Third (1959) University of Utah Research Conference on the Identification of Scientific Talent*, Salt Lake City, University of Utah Press, 1959, pp. 162-174.
- Janssens, F. A. (1909), "Spermatogénèse dans les Batraciens: V. La théorie de la chiasmotype: nouvelle interprétation des cinèses de maturation", *La Cellule*, 25, pp. 389-406.
- Johannsen, W. (1911), "The Genotype Conception of Heredity", *American Naturalist*, 45, pp. 129-159.
- (1909), *Elemente der exakten Erblichkeitslehre*, Jena, Gustav Fischer.
- Lorenzano, P. (2006), "La emergencia de un programa de investigación en genética", en Lorenzano, P., Martins, L. A.-C.P. y Regner, A. C. (eds.), *Ciências da vida: estudos filosóficos e históricos*, Campinas, Associação de Filosofia e História da Ciência do Cone Sul (AFHIC), 2006, pp. 333-360.
- (2002a), "La teoría del gen y la red teórica de la genética", en Díez, J.A. y Lorenzano, P. (eds.), *Desarrollos actuales de la metateoría estructuralista: problemas y discusiones*, Quilmes, Universidad Nacional de Quilmes/Universidad Autónoma de Zacatecas /Universidad Rovira i Virgili, pp. 285-330.

- Lorenzano, P. (2002b), “Leyes fundamentales, refinamientos y especializaciones: del ‘mendelismo’ a la ‘teoría del gen’”, en Lorenzano, P. y Tula Molina, F. (eds.), *Filosofía e Historia de la Ciencia en el Cono Sur*, Quilmes, Universidad Nacional de Quilmes, pp. 379-396.
- (2000a), “Erich Tschermak: supuesto ‘redescubridor’ de Mendel”, *Epistemología e Historia de la Ciencia*, 6, pp. 251-258.
- (2000b), “Classical Genetics and the Theory-Net of Genetics”, en Balzer, W., Moulines, C.U. y Sneed, J. (eds.), *Structuralist Knowledge Representation: Paradigmatic Examples*, Amsterdam, Rodopi, pp. 251-284.
- (1999), “Carl Correns y el ‘redescubrimiento’ de Mendel”, *Epistemología e Historia de la Ciencia*, 5, pp. 265-272.
- (1998), “Acerca del ‘redescubrimiento’ de Mendel por Hugo de Vries”, *Epistemología e Historia de la Ciencia*, 4, pp. 219-229.
- (1997), “Hacia una nueva interpretación de la obra de Mendel”, en Ahumada, J. y Morey, P. (eds.), *Selección de trabajos de las VII Jornadas de Epistemología e Historia de la Ciencia*, Córdoba, Facultad de Filosofía y Humanidades, Universidad Nacional de Córdoba, pp. 220-231.
- (1995), *Geschichte und Struktur der klassischen Genetik*, Frankfurt am Main, Peter Lang.
- Mac Dowell, E.C. (1914), “Multiple Factors in Mendelian Inheritance”, *Journal of Experimental Zoology*, 16, pp. 177-194.
- Mendel, G. (1869), “Über einige aus künstlicher Befruchtung gewonnenen *Hieracium*-Bastarde”, *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins zu Brünn*, 8, pp. 26-31.
- (1865), “Versuche über Pflanzen-Hybriden”, *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins zu Brünn*, 4, pp. 3-57, reimpresso en *Ostwalds Klassikern der exakten Wissenschaften*, 6, Braunschweig, Friedr. Vieweg & Sohn, 1970.
- Morgan, T.H., (1926), *The Theory of Gene*, New Haven, Yale University Press.
- (1919), *The Physical Basis of Heredity*, Philadelphia, Lippincott.
- (1913), *Heredity and Sex*, New York, Columbia University Press.
- (1911), “Origin of Nine Wing Mutations in *Drosophila*”, *Science*, 33, pp. 496-499.
- Morgan, T. H., Sturtevant, A. H., Muller, H. J. y Bridges, C.B. (1915), *The Mechanism of Mendelian Heredity*, New York, Henry Holt and Company.
- Moulines, C.U. (1984), “Ontological Reduction in the Natural Sciences”, en Balzer, W., Pearce, D. y Schmidt, H.-J. (eds.), *Reduction in Science*, Dordrecht, Reidel, 1984, pp. 51-70.

- Nilsson-Ehle, H. (1909), "Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen", *Lunds Universitets Årsskrift*, 52.
- Punnett, R. C. (ed.) (1928), *Scientific Papers of William Bateson*, Cambridge, Cambridge University Press.
- (1905), *Mendelism*, Cambridge, Macmillan and Co, 1^a ed., 2^a ed., 1907, 3^a ed. 1911, 4^a ed. 1912, 5^a ed. 1919, 6^a ed. 1922, 7^a ed. 1927.
- Olby, R. (1987), "William Bateson's Introduction of Mendelism to England: A Reassessment", *British Journal for the History of Science*, 20, pp. 399-420.
- (1979), "Mendel No Mendelian?", *History of Science*, 17, pp. 53-72; reimpresso en Olby, R. (1985), *Origins of Mendelism*, Chicago, The University of Chicago Press, 2^a ed. aumentada, pp. 234-258.
- Stegmüller, W. (1979), *The Structuralist View of Theories*, New York, Springer.
- Stern, C. (1931), "Zytologisch-genetische Untersuchungen als Beweise für die Morgansche Theorie des Factorenaustauschs", *Biologisches Zentralblatt*, 51, pp. 647-687.
- Sturtevant, A. H. (1913a), "The Himalayan Rabbit, With Some Considerations for Multiple Allelomorphs", *American Naturalist*, 47, pp. 234-238.
- (1913b), "The Linear Arrangement of Six Sex-Linked Factors in *Drosophila*, as Shown by Their Mode of Association", *Journal of Experimental Zoology*, 14, pp. 43-59.
- Tschermak, E. (1925), "Letter to Roberts of January 7, 1925", en Roberts, H.F. (1929), *Plant Hybridization Before Mendel*, New Jersey, Princeton University Press, pp. 343-347.
- (1902a), "Über die gesetzmässige Gestaltungsweise der Mischlinge", *Zeitschrift für das Landwirtschaftliche Versuchswesen in Österreich*, 5, pp. 781-860.
- (1902b), "Der gegenwärtige Stand der Mendel'schen Lehre und die Arbeiten von W. Bateson", *Zeitschrift für das Landwirtschaftliche Versuchswesen in Österreich*, 5, pp. 1365-1392.
- (1900a), "Über künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*", *Zeitschrift für das Landwirtschaftliche Versuchswesen in Österreich*, 3, pp. 465-555.
- (1900b), "Über künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*", *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 18, pp. 232-239.
- (1900c), "Über künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*", *Biologisches Centralblatt*, 20, pp. 593-595.
- Vicedo, M. (1991), "Realism and Simplicity in the Castle-East Debate on the Stability of the Hereditary Units: Rethorical Devices versus

- Substantive Methodology”, *Studies in History and Philosophy of Science*, 22, pp. 201-221.
- (1990a), “The Chromosome Theory of Mendelian Inheritance: Explanation and Realism in Theory Construction”, Fine, A., Forbes, M. y Wessels, L. (eds.) (1990), *PSA 1990*, East Lansing, Michigan, Philosophy of Science Association, 1, pp. 170-191.
- (1990b), “T. H. Morgan, Neither an Epistemological Empiricist nor a ‘Methodological’ Empiricist”, *Biology and Philosophy*, 5, pp. 293-311.
- Vries, H. de, (1889), *Intracellulare Pangenesis*, Jena, Fischer; reimpresso en Vries, H. de, *Opera e Periodicis Collata*, 7 tomos, Utrecht, A. Oosthoek, 1918-1927, tomo V, pp. 1-149.
- (1900a), “Sur la loi de disjonction des hybrides”, *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences*, 130, pp. 845-847.
- (1900b), “Das Spaltungsgesetz der Bastarde (Vorläufige Mitteilung)”, *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 18, pp. 83-90.
- (1900c), “Sur les unités des caractères spécifiques et leur application à l’étude des hybrides”, *Revue générale de Botanique*, 12, pp. 257-271.
- Zamora Bonilla, J. P. (2003), “Meaning and Testability in the Structuralist Theory of Science”, *Erkenntnis*, 59, pp. 47-76.