

CIENCIA
PENSAMIENTO
Y CULTURA

arbor

VOLUMEN CLXXXII

Nº 718

marzo-abril [2006]

MADRID [ESPAÑA]

ISSN: 0210-1963



MINISTERIO
DE EDUCACIÓN
Y CIENCIA



Consejo Superior
de Investigaciones Científicas

CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

LA TINTA INVISIBLE: DARWIN Y LA FUERZA DE LA HERENCIA

ARBOR Ciencia, Pensamiento y Cultura
CLXXXII 718 marzo-abril (2006) 207-217 ISSN: 0210-1963

Ricardo Noguera Solano

*Departamento de Biología Evolutiva,
Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F.
rns@ciencias.unam.mx*

Rosaura Ruiz Gutiérrez

*Secretaría de Desarrollo Institucional, Torre de Rectoría, 8° piso,
UNAM, México
rosaura@servidor.unam.mx*

ABSTRACT: *In this paper we analyze the way in which Darwin interpreted some notions of the problem of inheritance. First we describe how he used various nineteenth century categories of inheritance: atavism, constitution, genealogy, prepotency and morbid tendency. Afterward, by identifying in his texts these categories it is shown that his investigation on the transformation of species was conceptually linked with the problem of inheritance but his interpretation differed with hereditarism, the dominant point of view from which the history of the research on inheritance has been written.*

KEY WORDS: *Darwin. Genealogy. Inheritance. Variation.*

INTRODUCCIÓN

En *La Variación de plantas y animales en domesticación* (1868) Darwin escribió tres capítulos sobre la herencia; "el tema -comenta- es inmenso y ha sido tratado por diversos autores", citando en especial al Doctor Prosper Lucas,¹ médico francés cuyo trabajo sobre las enfermedades hereditarias (*Tratado de la herencia natural*, 1847) influyó en Darwin² y en otros pensadores del siglo XIX. El encuentro de Darwin con las ideas de Lucas y de otros autores marcó el camino para que sus reflexiones fueran de la interpretación del problema de la herencia como efecto del desarrollo embrionario hasta una idea que se fue convirtiendo en algo más que un simple efecto de esos procesos, primero como un "problema importante" asociado a los estudios de la generación y después como una causa del desarrollo.

En el contexto de sus explicaciones evolutivas exploró en las tradiciones familiarizadas con el problema de la herencia,³ tratando de entender la naturaleza de categorías como *genealogía, constitución, tendencia mórbida y reversión*. En esa búsqueda encontró la propuesta de Lucas sobre la herencia, una propuesta que tenía como objetivo mostrar cómo todo el conjunto de patrones de ocurrencia de rasgos, principalmente de enfermedades hereditarias a través de las

RESUMEN: En este escrito revisamos la forma en la que Darwin interpretó algunas nociones del problema de la herencia. Primero describimos como utiliza las categorías de la herencia del siglo XIX: atavismo, constitución, genealogía, prepotencia y tendencia mórbida. Después, identificando en sus escritos el uso de esas categorías se muestra que su investigación sobre la transformación de las especies estaba conceptualmente ligada a la problemática de la herencia, pero su interpretación difirió de la corriente hereditarista, versión hegemónica a partir de la cual se ha escrito la historia de las investigaciones de la herencia.

PALABRAS CLAVE: Darwin. Genealogía. Herencia. Variación.

generaciones podía ser explicado por la interacción coordinada de dos principios opuestos: la herencia y una fuente de variación. Lucas procedió aceptando la realidad de ambas fuerzas y a partir de ahí organizó toda la información que se había colectado siglos atrás (López, 1992, 164).

El esquema teórico que Lucas presentó fue ignorado por los historiadores que han escrito sobre el problema de la herencia,⁴ pero fue crucial, tanto en su empresa como en la fuerza de la evidencia que colectó. El principio de la variación fue pensado como una forma de variación espontánea e impredecible, especialmente de variación congénita. Para Lucas lo que ocurre en este primer momento es un compromiso multifactorial entre muchas influencias. Los parecidos son promovidos por la herencia. Las disimilitudes por la variación. Si la herencia prevalece, la opción de similitudes se abre. Si la variación gana los caracteres adoptan un estado modificado (López, 1992, 166). Lucas relacionó esta fuerza de cambio con la capacidad para la innovación que muestra la naturaleza, pero en relación con la variabilidad biológica no en el sentido adaptativo. Negó la posibilidad de transformaciones continuas que podría conducir a la formación de nuevas especies, es decir no aceptó las ideas transformistas. También hizo una distinción entre la transmisión directa de un

carácter y la transmisión de las causas que producen el carácter. Darwin incorporó parte de estas ideas a su teoría de la descendencia con modificación, teoría en la cual, la variación era la fuerza última de la transformación de las especies. A diferencia de Lucas, Darwin piensa en la variación como una fuerza que puede mejorar la relación con el ambiente, es decir la consideraba como una fuerza adaptativa, y una vía eficaz de transformación.

A partir de la lectura de Lucas, Darwin reelaboró las categorías de la herencia ya mencionadas y logró establecer en ellas la coexistencia antagónica de la fuerza de la herencia con la fuerza de la variación. La primera, le permitía entender la constancia de la variación y la segunda le permitía entender la base de la diversidad. Algo central fue que con Lucas comprendió la diferencia entre heredar un carácter y heredar la o las causas que generan dicho carácter. En su afán por entender esa interacción dinámica entre herencia y variación, terminó por atribuir al ambiente un papel fundamental en la producción de la variación. Esta asociación fue extendida hasta los cimientos de su explicación fisiológica de la pangénesis. Esta manera de asociar un marco conceptual como el que proponía Lucas con la participación fundamental del ambiente en los problemas hereditarios (problema conocido como herencia de caracteres adquiridos) marcó una ruta distinta a los planteamientos hereditaristas que trazaron la historia del problema de la herencia después de la segunda mitad del siglo XIX⁵. Consideramos que esta asociación particular ha sido una de las causas por las que ha estado ausente el análisis sistemático de las ideas sobre la herencia en el trabajo de Darwin y de que se concluya en general que sus ideas sobre la herencia fueron erróneas.

Para aportar elementos que contribuyan a ese análisis nuestro objetivo consiste en mostrar que las categorías de la herencia del siglo XIX: *atavismo*, *constitución*, *genealogía*, *prepotencia* y *tendencia mórbida* fueron interpretadas por Darwin en un sentido muy particular, distanciándolo de la senda en la que se forjó el endurecimiento del concepto de herencia, vía en la que se anulaba por completo el papel del ambiente en la explicación de la herencia.

En este ensayo se muestra como cada uno de esos términos fue utilizado para expresar en distintos ámbitos la simultaneidad y el antagonismo de la herencia y la variación con la

intención de fortalecer los fundamentos de su teoría de la descendencia con modificación. Primero se describe el sentido en el que Darwin utiliza cada uno de los conceptos mencionados y después se presentan algunos fragmentos donde Darwin reflexiona sobre la constancia, la variación y la expresión de los caracteres. Con ello se muestra la cercanía con el problema de la herencia y al mismo tiempo la diferencia con la corriente hegemónica a partir de la cual se ha escrito la historia oficial de las investigaciones sobre la transmisión hereditaria.

I. LAS CATEGORÍAS

1. Atavismo

Para Darwin atavismo (derivado de la palabra *atavus*: antepasado) significaba la reaparición súbita de un carácter que no había sido visible, que no se había expresado en varias generaciones, el término también era intercambiado por el de regresión, o retorno a características ancestrales. El principio de atavismo era relacionado comúnmente por algunos grupos como los ganaderos con la expresión de los caracteres, con la transmisión hereditaria y con el principio de la herencia. Darwin hizo uso de él para poder clasificar dos patrones más o menos regulares de la expresión de caracteres. En un primer grupo colocó los casos en que los rasgos atávicos aparecen en una variedad que no ha sido objeto de cruce y en el segundo todos aquellos casos en que se cruce un individuo dotado de algún carácter diferenciado (Darwin, 1883, vol, 2, 28-29).

2. Genealogía

Darwin admitía que el principio de la herencia era un misterio, pero se mostraba satisfecho con la idea de la herencia como una constancia de parecidos entre los miembros de un linaje, es decir con el concepto genealógico de herencia, por ello no es sorprendente que en ocasiones se refiera a su teoría como si fuera una herencia con modificación. Su idea de genealogía era una serie de progenitores ascendientes de cada individuo conectados a través de una filiación de origen evolutivo, y no en un sentido de un linaje como sistema cerrado que no permite la transformación de las especies, por el contrario los linajes en el esquema de Darwin eran los reflejos de las distintas líneas

divergentes. Darwin suponía que "Las afinidades reales de todos los seres orgánicos, en oposición con sus semejanzas de adaptación, eran debidas a la herencia o a la comunidad de origen" (Darwin, 1859, 478-479). Para Darwin El *sistema natural* era un ordenamiento genealógico, en el que se expresaban los grados de diferencias adquiridas en los términos de *variedades, géneros, familias*, etc. Nuestra tarea, escribía: "...consiste en descubrir las líneas genealógicas a través de los caracteres con mayor capacidad de permanencia o continuidad, sean cuales fueren y por pequeña que sea su importancia para la vida" (Darwin, 1859, 479).

3. Constitución

La constitución, fue entendida por Darwin en términos de las cualidades básicas o la esencia básica compartida por todos los miembros de una clase. Pero no en el sentido de propiedades inmutables otorgadas por el creador como generalmente se entendía antes y durante el siglo XIX. Darwin hacía uso del término para señalar diferencias entre los elementos de la forma externa y los elementos básicos o constitutivos a partir de los cuales se conformaban algunas de las diferencias externas (Darwin, 1883, vol. 1, 39). Pensaba que algunas peculiaridades constitucionales⁶ eran estrictamente heredadas (Darwin, 1883, vol. 1, 379). Creía también que algunos cambios constitucionales, a diferencia de otros tipos de variación, aparecían en uno o en varios individuos sin que tuvieran relación con las condiciones de vida. Aceptaba que la misma peculiaridad podría aparecer en individuos que vivía bajo condiciones diferentes. Darwin concluye, que tales peculiaridades no son debidas a la acción directa de las condiciones circundantes, sino a leyes desconocidas que actúan sobre la organización o la constitución del individuo (Darwin, 1883, vol. 2, 448). El tipo de variación que se generaba dependía en el mayor de los casos de la naturaleza o constitución de los organismos y no de las condiciones del ambiente (Darwin, 1883, vol. 2, 237).

4. Prepotencia

Darwin pensaba que la prepotencia era la capacidad de transmitir con mayor fuerza las características a la descendencia. Estaba convencido que el principio de prepotencia llegaba ser a ser más claro cuando se cruzaban razas distintas, "como lo sabían muy bien los ganaderos

que poseían ganado Shorthorns" (Darwin, 1883, vol. 2, 41). Entre sus ejemplos cita el caso de "*favorito*", un toro famoso con una gran "prepotencia" en la raza *shorthorn*. También recurre a observaciones similares obtenidas con razas *pura sangre* de caballos ingleses; en particular los casos en que ciertas yeguas transmitían generalmente sus propios caracteres, mientras otras igualmente *pura sangre* permitían que prevalecieran los caracteres del macho (Darwin, 1883, vol. 2, 399). Señala que cuando dos razas bien diferenciadas o dos especies eran cruzadas, el resultado usual era que la descendencia de la primera generación fuera intermedia respecto a los caracteres de sus padres, o una parte parecida a uno de los padres y la otra al otro, pero esto no significaba una regla invariable, en muchos casos, sugería "...se ha encontrado que ciertos individuos, razas y especies son prepotentes en transmitir sus semejanzas" (Darwin, 1883, vol 2, 40). Este tema comentaba ha sido ampliamente discutido por Prosper Lucas, pero faltaba mucho por entender, sobre todo por qué la prepotencia en ocasiones era exclusiva de alguno de los sexos.

Darwin señala que en algunas familias humanas había un *gran poder* para transmitir sus parecidos a través de la línea masculina, de lo contrario no podría comprenderse cómo la misma característica aparecía en la descendencia de un hombre después de que se había casado con distintas mujeres. A partir de los hechos proporcionados en su obra sobre la variación, Darwin señala que la sola antigüedad de un carácter no significa necesariamente que esto lo hiciera prepotente. En algunos casos la prepotencia aparentemente depende de que el mismo carácter este presente y sea visible en una de las dos razas y latente o invisible en la otra; y en este caso es natural que el carácter el cual está potencialmente presente en ambas razas pueda ser prepotente (Darwin, 1883, vol, 1, 45).

5. Tendencia mórbida

Para Darwin la *tendencia mórbida* estaba relacionada con las características perjudiciales, principalmente con la disminución del vigor constitucional o la falta de fertilidad (Darwin, 1883, vol. 2, 159). En el siglo XIX se aceptaba que la *tendencia mórbida* era resultado de las relaciones reproductivas consanguíneas. Darwin creía que dicha tendencia y sus resultados perjudiciales eran resultado de otras causas como el deterioro gradual cuando los organismos estaban sujetos a condiciones ambientales particulares.

Aunque reconocía que era difícil distinguir los daños directos ocasionados por el ambiente y el inevitable aumento de alguna *tendencia mórbida*, la cual podía estar latente o ser visible en los individuos que se reproducían (Darwin, 1883, vol. 2, 93). Creía que cuando la condición mórbida se encontraba presente en dos organismos y estos eran apareados, los daños se incrementaban considerablemente (Darwin, 1883, vol. 1, 311). Estaba seguro de que podía demostrar que la consanguinidad por sí misma no tenía ningún efecto, que los daños se daban únicamente a partir de organismos que tenían generalmente daños constitucionales similares por que habían sido expuestos a condiciones similares. A pesar de esa convicción señala que una inter-fecundación prolongada durante mucho tiempo llevaban generalmente a la pérdida de tamaño, del vigor constitucional y de la fertilidad, y en ocasiones acompañado por alguna tendencia a la malformación; pero esa inter-fecundación prolongada no llevaba necesariamente al deterioro general de la forma o de la estructura. En términos generales reconocía que los efectos nocivos de las cruzas en linajes muy cercanos, eran resultado del aumento de la *tendencia mórbida* común en ambos progenitores y no como resultado de la reproducción consanguínea.

II. CONSTANCIA, VARIACIÓN Y EXPRESIÓN DE CARACTERES

1. Descendencia común: regresión

Darwin fue un apasionado de la cría de palomas domésticas, pero más que una gran afición, fue una empresa sistemática que tenía como objetivo determinar la genealogía de las palomas. Estaba seguro de que podía probar la procedencia genealógica de todas las razas domésticas a partir de una forma única, la *Columba livia*. Para conseguir tal objetivo concentró su atención en características cuantitativas y cualitativas de individuos generados a través de diferentes cruzas de variedades domésticas. Entre el primer conjunto de características estaba por ejemplo la longitud, que iba del extremo del pico al extremo de la cola, longitud de alas extendidas y plegadas, así como peso de los individuos y del cráneo. Entre los segundos, estaba el color en el dorso, lomo y alas. Su intención era observar la expresión de los caracteres de la

paloma silvestre para entender el principio de la reversión. Para ello hizo diferentes tipos de cruzas como por ejemplo, cruzó un híbrido hembra de polonesa y colipavo con otro híbrido macho de polonesa y heurté. Esa primera generación no presentaba alguna tonalidad de color azul; pero la descendencia de ambos híbridos tuvo en el lomo y en las alas el mismo color azul que tienen las palomas silvestres (*C. livia*). De esta manera a partir de dos palomas negras, una heurté roja y una colipavo blanca, que descendían de los cuatro abuelos puros, pudo obtener una paloma con los colores característicos de la *Columba livia* (Darwin, 1868, vol. 1, 200).

Darwin consideraba que era muy probable que él mismo hubiese podido a lo largo de un siglo crear palomas polonasas, heurtés, monjiles puras negras o colipavos y palomas blancas, etcétera, sin obtener ni una sola zurita o con bandas azuladas. "Sin embargo al cruzar estas razas" –decía– "conseguí en la primera y segunda generación en el transcurso de sólo tres o cuatro años una considerable cantidad de pichones más o menos claramente azulados que eran portadores de la mayoría de las bandas características de la *Columba livia*" (Darwin, 1868, vol. 1, 201).

Darwin se dio cuenta de que había caracteres que podían transmitirse en estado de latencia, sin manifestarse, lo cual explicaba con el principio de regresión o atavismo. Gracias a esto pudo reconstruir la genealogía de las palomas y concluir que los patrones de expresión eran un conjunto de fenómenos regulares para todos los descendientes de una craza: "Por regla general, –escribía– los descendientes de la primera generación se sitúan en una posición casi intermedia entre sus progenitores". Esta era una suposición que establecía con la regla conocida como ley de Yarrell (Barret, *et al*, 1986, 204); a partir de ella aceptaba que no había un híbrido que tuviera mitad y mitad de las características de los progenitores, pero las generaciones posteriores, escribe:

Retroceden constantemente en mayor o menor grado hasta uno o ambos antepasados. Varios autores han afirmado que los híbridos y mestizos no poseen todos los caracteres de los padres fundidos, sino combinados en diferentes partes del cuerpo en proporciones diversas; o en expresión de Naudin: Un híbrido es un mosaico viviente (Darwin, 1868, vol. 2, 23).

Darwin terminó concibiendo a los organismos como un mosaico de rasgos característicos, combinables libres e

independientes unos de otros.⁷ A través de los problemas sobre la segregación de caracteres en plantas y animales trataba de entender la magnitud y la naturaleza de las modificaciones de plantas y animales domesticados con la finalidad de entender la persistencia o latencia de las modificaciones a lo largo de las generaciones.

2. Descendencia común: latencia y prepotencia

Siempre le resultó problemática la aparición de la prepotencia (el predominio de uno o varios caracteres) en el cruce de diferentes razas o especies en cuya descendencia predominaban las características de alguna de las dos. Este predominio desempeñaba una función importante, visible en el hecho de que un mismo carácter podía estar presente y ser perceptible en un progenitor mientras que en los demás estaba latente o se mantenía en un estado potencial. Esa idea de latencia de los caracteres lo llevó cada vez más a considerar que: "Ciertos caracteres, capacidades e instintos, pueden permanecer latentes en un individuo, e incluso en una sucesión de individuos, sin que muestren señales de su presencia" (Darwin, 1868, vol. 2, 54).

Esta noción de latencia relacionada con el fenómeno de la reversión hizo que Darwin concluyera: "...esta tendencia o forma peculiar de transmisión es una parte integral de las leyes generales de la herencia." (Darwin, 1868, vol. 2, 56). También observó en el caso de individuos de reproducción sexual, casos donde algunos caracteres se encuentran asociados específicamente a uno de los dos sexos, teniendo como intermedio un individuo del sexo opuesto. Esto lo advierte en la transmisión de un rasgo cualquiera del padre a su nieto a través de la hija y a su vez de la madre a la nieta a través de su hijo. Después de analizar algunas de estas cuestiones Darwin escribió:

Los antepasados de la mayoría de los vegetales y animales han dejado en el germen de sus descendientes una huella capaz de desarrollarse posteriormente aunque éstos hayan experimentado más tarde profundas modificaciones (Darwin, 1868, vol. 2, 61).

Esa *huella* transmitida en el germen hacía posible la generación y el desarrollo de un estado embrionario hasta un estado adulto, y al mismo tiempo era capaz de integrar las modificaciones, fenómenos que Darwin no entendía con precisión, pero creemos que se adentraba de manera

particular al núcleo del problema de la herencia como causa de los caracteres y no como efecto del desarrollo, esta idea vaga quizás, se interpreta mejor en el siguiente comentario:

Un hecho sorprendente es que los elementos sexuales masculinos y femeninos, brotes e incluso animales adultos conserven escritos con una especie de tinta invisible una serie de caracteres dispuestos a desarrollarse en algún momento en determinadas circunstancias (Darwin, 1868, vol. 2, 83).

La "tinta invisible" darwiniana refleja una conexión clara entre los caracteres, y una entidad que los hace posibles, refleja que no se transmiten los caracteres, sino es "algo" que se trasmite de generación en generación. Esta idea es similar a los planteamientos que Lucas hace en su *Tratado de la herencia natural* (1847) cuando habla sobre la enfermedad y la "prepotencia" a la enfermedad. Una diferencia que Darwin había leído en 1856.⁸

Darwin establece que existe una gran diferencia entre la mera herencia de algo y la "prepotencia" de este último poder: "oscuro para nosotros o inadvertido pero que en algunos casos actúa muy caprichosamente" (Darwin, 1868, vol. 2, 69). La prepotencia, para Darwin, señalamos anteriormente, se volvía natural cuando el mismo carácter estaba presente y era visible en alguno de los dos linajes que son cruzados y latente o invisible en el otro, bajo esta condición, era inevitable que un carácter se convirtiera en "prepotente".

3. Similitudes entre reproducción sexual y asexual

En sus reflexiones Darwin refleja una inquietud por entender la diferencia entre la transmisión de los caracteres y la transmisión de las causas de los caracteres, pero además le surge la necesidad de entender cómo se relaciona la variación con el problema anterior. En el fondo es la vaga percepción de dos fuerzas actuando simultáneamente por las mismas causas, en sus términos: "Las leyes de la herencia parecen ser muy cercanas a las mismas leyes de la variación seminal" (Darwin, 1868, vol. 1, 409).

La variación seminal, variación generada en la reproducción sexual es importante para Darwin, tanto como la variación en brotes, generada en la reproducción asexual. Suponía, en un principio, que eran dos formas distintas de

variación, después se convenció que ambas se generaban por las mismas causas:

Finalmente, los hechos presentados en este capítulo muestran cuán estrecha es la manera en la que el germen de una semilla fertilizada (reproducción sexual) y la pequeña masa celular que forma un brote (reproducción asexual) se parecen en todas sus funciones, en su poder de herencia con reversión ocasional, y en su capacidad de variación de la misma naturaleza, en obediencia a las mismas leyes (Darwin, 1868, vol. 1, 411).

De esta manera extiende el principio de la variación a todo el mundo natural, y considera que la interacción entre las fuerzas de la herencia y la variación es generada por las mismas causas y genera los mismo efectos (cuando el ambiente no interviene) tanto en los tipos de reproducción asexual como en de la reproducción sexual.

4. Expresión de caracteres y reproducción sexual

El trabajo de Darwin, *Los efectos de la auto-fertilización y fertilización cruzada en el reino vegetal* (1876), contiene resultados de investigaciones sobre la reproducción de las plantas (auto-fertilización y fertilización cruzada) y sus efectos en la descendencia. La investigación también tenía como objetivo entender algunas cuestiones de la herencia. Darwin estaba sorprendido por el llamativo contraste del vigor constitucional y la fertilidad entre los linajes obtenidos por auto-fertilización y los obtenidos por entrecruzamiento. Gracias a su experiencia y conocimiento sobre la práctica y cría de animales domésticos, sabía que tanto en la cruce de progenitores "puros" como en la de progenitores híbridos rara vez se producían consecuencias dañinas en la descendencia por lo que esperaba que algo muy parecido ocurriera en el reino vegetal.

Una de sus creencias iniciales era que la reproducción cruzada en las plantas casi siempre produce "organismos superiores, a diferencia de los generados en la auto-fertilización". Esa "superioridad" se manifestaba por ejemplo en el peso y talla. Su creencia era compartida con observadores que insistían que la descendencia de una cruce de variedades era superior a los progenitores. Darwin consideraba que estas conclusiones no eran muy precisas y que no se había hecho ningún estudio comparativo entre los efectos de las cruces y la auto-fertilización de los individuos de

la misma variedad. Encontró en sus resultados varios casos en los cuales las plantas producidas por reproducción cruzada resultaban "inferiores",⁹ comparadas con la descendencia de un auto-cruzamiento, esto, suponía, requería de una buena explicación.

La evidencia de la prepotencia de acuerdo a Darwin podía ser deducida a través de la evaluación comparativa de dos lotes de plantas, para conseguirlo realizó los experimentos y le pidió a Francis Galton que ordenara en tablas estadística el conjunto de los datos obtenidos del peso, talla, etc., y le proporcionara los resultados del análisis estadístico.¹⁰ En las conclusiones de su trabajo sobre los experimentos de estos dos tipos de reproducción, señala una diferencia importante entre plantas y animales. Con los animales, apunta, es difícil seguir la presencia de lo perjudicial en pocas generaciones a partir de la auto-fertilización. Considera, que lo más cercano posible en la reproducción por auto fertilización con animales, es entre hermano y hermana y la unión no puede ser considerada tan estrecha como la unión que se da entre el polen y óvulo de la misma flor, por lo que lo perjudicial, en estos últimos casos podría incrementarse en menor número de generaciones sucesivas.

También señala que puede inferirse que después de que las plantas han sido propagadas por auto-fertilización por varias generaciones, en una sola cruce con un linaje distinto, puede restablecerse la pureza de su vigor:

Tenemos un resultado estrictamente análogo al de nuestros animales domésticos. Los buenos efectos del entrecruzamiento serán posteriormente transmitidos por las plantas a la próxima generación y a juzgar de las variedades del chícharo común, por muchas generaciones sucesivas, pero esto último sólo puede ocurrir cuando las plantas de la primera generación, resultado del entrecruzamiento, sean extremadamente vigorosas y puedan transmitir su vigor o algún otro carácter a sus sucesores (Darwin, 1876, 444).

Entre las conclusiones de Darwin se encuentra el principio de *predisposición o vigor constitucional* y la presencia de la *tendencia mórbida*, así como el de la *prepotencia*, cuestiones relacionadas con la manifestación de un tipo u otro de caracteres, sean éstos vigorosos o débiles y estas propiedades, consideraba, son a veces más importantes que el simple hecho de un entrecruzamiento o una

auto-fertilización. Esto implicaba que el tipo de proceso reproductivo en sí mismo y el desarrollo embriológico posterior, reducen su influencia directa en la variación, así Darwin enfatiza como una causa mayor de la organización estructural y fisiológica de los organismos al *vigor constitucional*, a la *tendencia mórbida* y a la *prepotencia*.

Consideramos que Darwin abandona la idea de la herencia y variación como resultados de los procesos de la generación (reproducción y desarrollo), aunque mantiene la idea de herencia de caracteres adquiridos. Abandona la idea de que alguna parte de la variación sea resultado del proceso de reproducción tal como lo creía en 1842: "cierta cantidad de variación parece ser un efecto inevitable del proceso de reproducción" (Darwin, F., 1909, 1). En 1844 señalará con relación a las especies domésticas:

Podría parecer como si los poderes reproductivos fallarán en su función ordinaria de producir nuevos organismos cercanamente parecidos a sus padres; y como si la organización entera del embrión bajo domesticación llegará a ser en cierto grado plástica (Darwin, F., 1909, 6).

Incluso en su apreciación sobre los efectos de una cruce una vez que se han formado las razas o especies definidas, pero que conservan fertilidad entre sí, considera que los cruzamientos podían llegar a ser una fuente conspicua de razas nuevas (Darwin, F., 1909, 7). Estos efectos de las cruces que fueron sobrevalorados en esta época por Darwin, son considerados con menor fuerza en *El origen de las especies*, incluso en su discusión sobre las relaciones genealógicas de las palomas, el efecto de las cruces es completamente contrario, dado que en los híbridos, se recuperan con frecuencia los caracteres de los antepasados (Darwin, 1872, 23-27).

Si comparamos las ideas de Darwin de 1844 y las de 1876 podemos ver como sus ideas sobre "lo hereditario" abandonan el marco referencial del desarrollo (reproducción) y se acerca hacia los bordes del problema de la herencia biológica, en la conclusión de su obra de 1876, señala que la fertilización cruzada es benéfica y la auto-fertilización es dañina, por lo menos con las plantas con las que él ha experimentado, basando la fuerza de su proposición en la evidencia de las diferencias en talla, peso, vigor constitucional y fertilidad de la descendencia en cuanto al número de semillas producidas por las plantas parentales.

También menciona ciertos beneficios de la fertilización cruzada, pero concluye: "...el mero acto del cruzamiento no es bueno en sí. Lo bueno depende de que los individuos que son cruzados difieran ligeramente en su constitución"; esto se debe, pensaba, a que sus progenitores han estado sujetos durante varias generaciones a condiciones ligeramente diferentes, o se presentó en ellos "bajo nuestra ignorancia" una variación espontánea. Incluso consideraba que un vigor asombroso podía adquirirse cuando las plantas migraban, debido a que sus elementos sexuales masculinos y femeninos podían llegar en tales casos a ser diferentes a través de la acción de las nuevas condiciones (Darwin, 1876, 441).

Respecto a esta conclusión, Darwin consideraba una relación estrechamente conectada con varios problemas fisiológicos importantes tales como el beneficio derivado de cambios ligeros en las condiciones de vida y en su significado en las conexiones más estrechas con la vida misma. Esto, decía, podrá arrojar luz sobre el origen de los dos sexos y sobre su separación o unión en un solo individuo, y por último, sobre todo el tema del hibridismo, que consideraba como uno de los más grandes obstáculos para la aceptación general y progreso del gran principio de la evolución.¹¹

El esfuerzo de Darwin era mostrar que efectivamente los efectos sobre la fertilidad de las plantas parentales obtenidos a través de la fertilización entrecruzada o vías la autofertilización no siempre corresponden con lo que se obtiene en cuanto a talla, vigor o fertilidad en la descendencia (Darwin, 1876, 447). De los resultados y análisis de sus experimentos llegó a establecer dos proposiciones importantes; primero que la ventaja de una cruce no es resultado de alguna virtud misteriosa en la unión de individuos distintos, sino de que tales individuos han estado sujetos durante varias generaciones a condiciones diferentes, o que han variado de una manera espontánea, y por ello, sus elementos sexuales son modificados y en algún grado diferenciados. Segundo, que los daños o caracteres perjudiciales presentes en linajes obtenidos por autofertilización es consecuencia de la presencia de lo perjudicial (*tendencia mórbida*) en los elementos sexuales, y no como resultado de las relaciones reproductivas consanguíneas.

En el caso de cruces con plantas enfermizas y sanas Darwin esperaba que se transmitiera a la descendencia la

mitad de la *tendencia mórbida*. Sin embargo la descendencia de este tipo de cruza parecía perfectamente saludable. En otros casos en plantas perfectamente saludables después de un entrecruzamiento surgía una descendencia con muchos individuos enfermizos o débiles que mostraban formas bastante peculiares: inferiores en talla, peso, vigor constitucional y fertilidad.

Darwin encuentra una coincidencia en la expresión de enfermedades en plantas, animales y humanos, esto lo hace pensar que la manifestación de algunas enfermedades estaba relacionada directamente con la naturaleza constitutiva de los seres. Comprendía que a partir de sus datos no podía extender la aplicación de la naturaleza de la *tendencia mórbida*, pero por lo menos se permitía discordar con el uso que a dicha noción se le asignaba, ya que Darwin no atribuye el incremento de esa tendencia a las cercanías genealógicas, sino a las condiciones de vida en las que se encuentran los individuos; en última instancia era resultado de cambios generados por las circunstancias o por las modificaciones "espontáneas" de la constitución y no por las cercanías genealógicas.

5. Transmisión y expresión de caracteres en las cruza

Darwin hizo un gran esfuerzo por comprender el comportamiento de la "prepotencia" en las distintas vías de reproducción, y principalmente en los híbridos de familias, razas o especies distintas. Suponía que cuando los miembros de la misma familia, raza o especies distintas estaban sometidos al entrecruzamiento, el resultado común era que la descendencia en la primera generación fuera intermedia en algunos casos o mantuviera similitudes hacia alguno de los padres en ciertos caracteres y al otro progenitor en otros, pero parecía evidente que en ciertos individuos, razas o especies había una prepotencia para transmitir sus semejanzas. Como era el caso de algunas familias humanas que presentaban la peculiaridad de la prepotencia, como un ejemplo señala el caso de la realeza austriaca cuyos individuos tenían un gran poder en legar sus características a través de la línea paterna y no podía comprender cómo a menudo podía transmitirse también por línea materna.

Respecto al asunto de la prepotencia —dice Darwin—, ha sido hábilmente tratado por Prosper Lucas y por otros autores que aventuraron alguna ley de la prepotencia como Ch. Naudin y Gärtner de quien cita lo siguiente:

Cuando *Nicotiana paniculata* y *N. viciiflora* son cruzadas, el carácter de *N. paniculata* desaparece por completo en el híbrido, pero si *N. quadrivalvis* se cruza con *N. viciiflora*, esta última especie, que antes era prepotente, ahora sus caracteres casi desaparecen bajo el poder de *N. quadrivalvis*, es notable como la transmisión de la prepotencia de una especie es independiente en la relación con otras especies (Darwin, 1868, vol. 2, 67).

A pesar de que Darwin piensa que se han dado numerosas reglas sobre la transmisión de la prepotencia da cuenta de que casi siempre ocurre un rompimiento a esas reglas:

El Doctor Prosper Lucas ha discutido ampliamente este punto mostrando que ninguna de las reglas (y yo podría añadir otras a las citadas por él) se aplican a todos los animales. Reglas similares han sido anunciadas para las plantas y probadas por Gärtner demostrando que todas son erróneas (Darwin, 1868, vol. 2, 68).

Las reglas de la transmisión de caracteres constante difícilmente podían ser aceptadas por Darwin quien continuamente asociaba ese proceso de transmisión "constante" con el principio de la variación, ya fuera que las variaciones se dieran como resultado de las condiciones de vida o surgieran como cambios espontáneos. Esa fuerza de cambio estaba ligada a un concepto de herencia que le permitía la integración del cambio. Así la herencia y la variación para Darwin estaban fundidas en distintas categorías: *pre disposición, constitución, genealogía y tendencia mórbida* que definían la constancia y la plasticidad de la organización.

En *Los efectos de la autofertilización y fertilización cruzada* (1876) proporcionó observaciones y resultados experimentales con la intención de armonizar: la transmisión constante de caracteres a través de generaciones sucesivas y la aparición de desviaciones y su fijación hereditaria.

Darwin sugería que la constitución de un organismo se transmitía de generación en generación, que esa constitución era plástica y en algunos casos, era la causa directa de la naturaleza de algunos caracteres importantes:

En casi todos mis experimentos, usando el mismo número de semillas auto-fertilizadas y de fertilización cruzada, la altura, el peso y la fertilidad de las plantas resultado de las cruza pueden ser atribuidos a la posesión de un gran vigor constitucional o innato (Darwin, 1876, 285).

Esta misma fuerza de la herencia podía claramente dar cuenta de la continuidad de los caracteres:

Hasta aquí puede observarse una conexión de muchos puntos con la fuerza de la herencia, es tan fuerte en las plantas (de la cual hay evidencia que puede ser presentada) que es casi cierto que las plantas nacidas de semillas de la misma cápsula, de la misma planta, pueden tender a heredar casi la misma constitución (Darwin, 1876, 385).

6. Simultaneidad y antagonismo entre herencia y variación

Bajo el programa de la generación, tal y como se había desarrollado desde la antigüedad hasta el siglo XVIII el problema de la herencia y la variación quedaban subordinadas a la cuestión del desarrollo embrionario como lo señalan Rasmus Winther (2000) y Jonathan Hodge (1985) Winther llega a pensar que Darwin casi da un giro al dilema; sobre todo cuando Darwin escribe en *El origen del hombre* (1871): "Hay dos elementos distintos que están incluidos bajo el término de herencia: transmisión y desarrollo de caracteres, pero como éstos generalmente van juntos, la distinción frecuentemente no es considerada" (Darwin, 1871, vol. 1, 279).

Consideramos que Darwin separa la embriología o el desarrollo embrionario de la transmisión de caracteres, pero además pensaba que los dos primeros problemas podían subordinarse al problema de la herencia, ya que todos los hechos principales de la embriología, podían ser explicados por dos tipos fundamentales de herencia que se combinaban con las variaciones que surgían en edades tempranas del desarrollo y con las que surgían en estadios tardíos de la vida (Darwin, 1881, 257).

Esos dos tipos de herencia publicado en su último artículo *Inheritance* (1881), están asociados a las variaciones que surgen en las primeras etapas de la vida y que se convierten en peculiaridades de familia, así como con aquellas variaciones que se dan cuando los individuos son adultos, ambos tipos de herencia y en consecuencia, ambos tipos de variación están ligados a la idea de herencia de caracteres adquiridos. En este último escrito publicado antes de su muerte, refleja que el problema de la herencia formaba parte de sus reflexiones científicas como un campo autónomo e independiente, ello está asociado a un cambio

conceptual respecto al problema: la herencia como una causa involucrada en el desarrollo y no como un mero efecto del desarrollo embriológico. También se refleja en este breve ensayo que el problema de la herencia está integrado a la idea de la herencia de caracteres adquiridos, Darwin conservó el papel de las circunstancias como un factor importante en el origen de la variación, aunque siempre reconoció que no era lo único, porque también era importante la naturaleza constitutiva de los organismos. La sobre-valoración del ambiente lo distanció profundamente de las líneas de investigación que excluyeron al ambiente de las explicaciones de la herencia.

F. Churchill (1987), considera que Darwin se ocupa de la herencia -en un sentido moderno- sólo en el problema de la transmisión, y considera un ligero acercamiento por parte de Darwin hacia el pensamiento de Lucas. Encuentra el asunto de la transmisión en tanto está pensado como un doble problema. Pero Darwin, dice, sólo enfatiza una parte de él, la idea del vehículo y el parecido entre padres e hijos, pero respecto al vehículo y la transmisión de "rasgos menores", las enfermedades y malformaciones las considera irrelevantes. Pero además escribe: "Darwin sólo escribe casos de *no-herencia*. En éstos están incluidas restricciones y circunstancias hostiles a la herencia, la mezcla de caracteres durante la reproducción sexual, la reversión y rasgos limitados al sexo. Churchill concluye que a diferencia de Lucas, Darwin se abstiene de formular una antítesis primordial entre cambio y herencia, pero que en sus escritos se puede percibir una somera versión de la misma tensión. Por el uso de las categorías señaladas en la primera parte del escrito pensamos que la tensión señalada no era una versión somera, era una fuerte tensión que indica la aproximación de Darwin a las fronteras de un campo teórico distinto, pues su viejo programa de la generación, no tenía elementos suficientes para dar cuenta de los nuevos problemas que buscaba resolver: la constancia y la variación.

Lucas señaló como fuerzas antagónicas a la herencia y la variación pero que actuaban siempre en forma inseparable, Darwin percibía esta contradicción desde 1839 cuando formula su programa de investigación al preguntarse: "por qué si hay una tendencia a la variación, las especies parecen mantenerse constantes" (Barret, *et al*, 1986, 171-172).

La lectura que Darwin hizo de la obra de Lucas le marcó los lineamientos del nuevo problema de la herencia, esa vía puede encontrarse en los comentarios que Darwin hizo en

los márgenes de la obra de Lucas. Por ejemplo el siguiente, donde puntualiza la somera distinción entre la herencia de la predisposición y la enfermedad misma (Di Gregorio, 1990, 518); como creía, ocurría con la diabetes o la poli-dactilia.¹² Esta distinción también puede verse en la diferencia entre la trasmisión de un carácter y el desarrollo (*development*) de éste. (Darwin, 1868, vol. 2, 398).

Esta distinción, era apreciada por Darwin en aquellos casos en los que un abuelo trasmite a su nieto a través de su hija, caracteres que la madre no manifestará; o también aquellos casos en que los caracteres no se manifiestan y permanecen en forma latente en cada generación, como ocurre con los caracteres secundarios, sobre esta cuestión escribe: muchos o quizá todos los caracteres secundarios que aparecen en un sexo, permanecen latentes en el otro. Esto es, las gémulas capaces de desarrollarse en caracteres sexuales masculinos están incluidos en el sexo femenino, y a la inversa, caracteres femeninos, están en el sexo masculino.

Estas categorías en conjunto, *prepotencia*, *constitución*, *genealogía*, *reversión* y *tendencia mórbida*, fueron relacionadas por Darwin a los atributos especiales de la herencia bajo las cuales todos los caracteres, tanto las *dotes* [cualidades] mentales como *poderes* corporales eran heredados. Incluso —dice Darwin— "cuando escuchamos decir que un hombre lleva en su constitución las semillas de una enfermedad heredada hay mucha verdad literal en la expresión. (Darwin, 1868, vol. 2, 404). Esta unificación de conceptos le aclaraba conceptualmente la continuidad de los linajes y al mismo tiempo la modificación continua.

CONCLUSIÓN

En sus reflexiones Darwin concedió un espacio a las cuestiones de la herencia como tema clave de la teoría de la evolución y formuló un problema decisivo: la búsqueda de

una respuesta fisiológica que explicara la transmisión de la causalidad de la continuidad y la variación, sin encontrar por sí mismo una respuesta válida. Esa búsqueda se dio por que Darwin comprendió la propuesta del nuevo problema propuesto por Lucas: la herencia y la variación como dos fuerzas antagónicas y simultáneas.

Su interpretación de los efectos de la herencia (junto con otros problemas de la generación: regeneración, hibridismo, reproducción, etc.), lo llevaron a la búsqueda de una explicación causal y eficiente, es decir el análisis y la reflexión lo hicieron convencerse de que había una explicación causal a esas manifestaciones externas, tanto de los caracteres constante como de los emergentes. Relacionó el problema a su viejo programa de la generación y erró en su propuesta fisiológica, sin embargo fortaleció la visión mecanicista y fisiológica en la que se buscaron los supuestos sustratos materiales responsables de constancia, modificación y la expresión de los caracteres.

La historia hegemónica de las investigaciones de la herencia muestra las líneas fundamentales donde se fortaleció el concepto duro de la herencia biológica menospreciando las alternativas donde la idea de la herencia estaba relacionada con las circunstancias ambientales, ese hecho ha marcado la pauta para que las reflexiones de Darwin sobre la herencia sean interpretadas como ideas erróneas. Mostramos cómo Darwin hizo uso de los conceptos fundamentales que sirvieron de base para fortalecer otras posturas, y cómo cada uno de esos conceptos los utilizó para armonizar "la fuerza de la herencia" compuesta por distintas categorías como *constitución*, *vigor*, *predisposición*, y las continuas fuentes de variación, impulsando y fortaleciendo las investigaciones fisiológicas de los pilares fundamentales del moderno problema de la herencia: la constancia y la variación.

NOTAS

1 Prosper Lucas fue un médico francés que contribuyó durante el siglo XIX a la construcción del problema de la herencia. Esta historia puede consultarse en López Beltrán. C., 1992.

2 La obra de Lucas fue leída por Darwin en 1856. Las conexiones, entre la obra de Lucas y las reflexiones de Darwin sobre la herencia son analizadas en Noguera Solano, R, *Darwin y la herencia: vitalismo y teleología en la explicación de la transmisión de la*

Recibido: 26 de enero de 2006

Aceptado: 24 de febrero de 2006

- constancia y variación de los caracteres, Tesis de Doctorado. Fac. de Ciencias, UNAM, México, (tesis en proceso).
- 3 Parte de esas exploraciones son analizadas en Gayon, 1998.
 - 4 La importancia de la obra de Lucas ha sido señalada en Churchill, 1987 y López, 1992.
 - 5 Una historia distinta a la versión hegemónica sobre la historia del origen y desarrollo de las ideas de la herencia puede consultarse en López, 2004.
 - 6 Algunas peculiaridades consideradas por Darwin eran: el color, la capacidad para resistir ciertas enfermedades, el ataque de parásitos, el calor o la acción de ciertos venenos.
 - 7 Esta idea fue retomada por su primo Galton, Véase Galton, 1889, 193.
 - 8 De acuerdo a la lista de Lecturas que Darwin elaboró. Véase Vorzimmer, 1977, 107-153.
 - 9 Los estudios estaban basados en el peso, talla, tasa de germinación de las semillas, periodo relativo de floración, y productividad: número de cápsulas con semillas, y número promedio de semillas de cada cápsula. Los valores más altos eran interpretados como "superiores" y los más bajos como inferiores".
 - 10 Contrario a la postura de su primo Darwin, F. Galton asumía que la herencia estaba por encima de las condiciones ambientales, una vía distinta que reflejaba el extremo del concepto de heredabilidad señalada en Galton, F., *Hereditary Genius*, 1914.
 - 11 Contrario a lo que Mendel pensaba cuando escribía: «En realidad requiere cierto ánimo emprender un trabajo tan extenso; no obstante, hacerlo parece ser la única vía buena para alcanzar finalmente la solución de una cuestión de tanta importancia en relación con la historia de la evolución de los seres orgánicos» Mendel, 1866, 9.
 - 12 La polidactilia también era explicada por Darwin en términos de una disminución del poder de la *materia formativa*. En Noguera y Ruiz, 2005, se explica la forma en la que Darwin utiliza conceptos de la generación y del vitalismo científico para explicar su idea de "materia formativa".

BIBLIOGRAFÍA

- Barrett, P. H., et al. (1987): *Charles Darwin's notebooks, 1836-1844: Geology, transmutation of species, metaphysical enquiries*, Ithaca: British Museum (Natural History) y Cornell University Press.
- Churchill, F. B. (1987): "From heredity theory to Vererbung: the transmission problem, 1850 - 1915". *ISIS*, 78: 336-364.
- Darwin, Ch. (1868): *The variation of animals and plants under domestication*. London, John Murray. 2 Vols.
- Darwin, Ch., (1871): *The descent of man and selection in relation to sex*. Facsimil de la primera edición. 2 vols. Princeton University Press. [1981].
- Darwin, Ch. (1872): *The Origin of Species*, Oxford University Press, Reimpresión de la edición de 1956.
- Darwin, Ch. (1876): *The effects of cross and self-fertilization in the vegetable Kingdom*. London, John Murray.
- Darwin, Ch. (1881): "Inheritance". *A Weekly Illustrated Journal of Science*. 24: 257.
- Darwin, Ch. (1883): *The variation of animals and plants under domestication*. The Johns Hopkins University Press, Reeditada de la segunda Edición, 1998, 2 Vols.
- Darwin, F. (1909): *The foundations of the Origin of Species: two essays written in 1842 and 1844 by Charles Darwin*. Cambridge.
- Di Gregorio, M. A. (1990): *Charles's Darwin Marginalia*. Garland Publishing, INC.
- Gayon, J. (1998): *Darwinism's struggle for survival: heredity and the hypothesis of Natural selection*. Cambridge University Press.
- Galton, F. (1914): *Hereditary Genius*. London: Macmillan.
- Galton, F. (1889): *Natural inheritance. Genetics Heritage*. Press, New Mexico. (ed. Facsimilar, 1997).
- Hodge, M. J. S. (1985): "Darwin as a Life-long generations theorist". En David Kohn (ed.) *The Darwinian Heritage*. Princeton University Press. Pp. 207-244.
- López Beltrán, C. (1992): *Human Heredity 1750-1870; The Construction of a Domain*. Tesis doctoral. University of London.
- López Beltrán, C. (2004): *El sesgo hereditario. Ámbitos históricos del concepto de herencia biológica*. UNAM, México.
- Lucas, P. (1847-1850): *Traité philosophique et physiologique de l'hérédité Naturelle dans les états de santé et de maladie du système nerveux*, 2 vols., Paris, J. B. Bailliére.
- Mendel, G. (1866): *Experimentos de hibridación en plantas*. A. Prevosti (traductor). UNAM, México.
- Noguera Solano, R. y Ruiz Gutiérrez, R., (2005): "Pangénesis y vitalismo científico", *Asclepio*, 57: 219-236.
- Vorzimmer, P. J. (1977): "The Darwinian reading Notebooks (1838-1860)". *Journal of the History of Biology*, 10: 107-153.
- Winther, R. G. (2000): "Darwin on Variation and Heredity". *Journal of the History of Biology*. 33: 425-455.