

DARWIN Y EL ARGUMENTO DE JENKIN

Desiderio Pap

Nada, en la vasta obra de Darwin, es tan reñido con el desarrollo posterior de la biología, como la Pangénesis, la singular teoría de la herencia del gran naturalista. Ajena al espíritu de la genética mendeliana del siglo XX, la Pangénesis ocupa en el proceso de la formación del ideario darwiniano un lugar *sui generis*. Efectivamente, en 1859, al publicar el "Origen de las Especies", Darwin declara categóricamente: "Las leyes que gobiernan la herencia son completamente desconocidas. Nadie sabe decir por qué la misma peculiaridad, en individuos distintos de la misma especie o de especies distintas, unas veces se hereda, otras no; por qué el hijo a menudo retrocede, respecto a ciertas características, a su abuelo, su abuela o algún otro antecesor más remoto" (1). Sin embargo, en 1868 describe, con lujo de detalles, el mecanismo de la transmisión hereditaria (2), lo cual no le impide aseverar en 1872 que las leyes de la herencia siguen desconocidas, repitiendo en la última edición de su clásico tratado las palabras ya citadas (3).

Hoy en día, en la perspectiva de un siglo que habrá transcurrido desde la sexta y definitiva edición del "Origen de las Especies", la retrospección no sólo puede aclarar la aparente contradicción que acabamos de señalar, sino que per-

mite también contestar la pregunta —a menudo planteada por eminentes genetistas como Goldschmidt y C. D. Darlington y tratadistas de la genética como R. C. Olby, E. C. Colin y otros— de cuál habría sido el impacto de los descubrimientos mendelianos, si en vez de pasar inadvertidos, sepultados en una revista provinciana de escasa circulación, hubieran llegado al conocimiento de Darwin. ¿Habría introducido el ilustre naturalista inglés profundas modificaciones en su teoría de la selección natural, ajustando sus ideas acerca de la herencia biológica a los resultados de las investigaciones del oscuro monje austriaco? ¿O bien, habría descartado lo que iba a convertirse en la base de la genética de nuestro siglo? Podría parecer que la respuesta, en uno u otro sentido, sólo podría ser subjetiva. Veremos, sin embargo, que los aludidos interrogantes permiten una contestación objetiva, anclada en un hecho histórico bien establecido.

Cuando Darwin reunía en perseverante labor el material empírico destinado a apuntalar su teoría de la evolución, preveía, en el ámbito de las confusas ideas acerca de la transmisión de los caracteres, el principio de la herencia fusionada. Se admitía que los caracteres de los progenitores se mezclan en los de sus descendientes; éstos ostentan pues, en mayor o menor medida, caracteres intermedios entre los de sus padres. Esta creencia adquirió respetabilidad científica a partir del séptimo decenio del siglo XVIII merced a los notables experimentos de hibridación del botánico Joseph Koelreuter, cuya obra ya citada una decena de veces en el "Origen de las Especies" iba luego a conquistar la más alta estima de Darwin.

(1) "On the Origin of Species", I ed., p. 13.

(2) Variation of Animals and Plants under Domestication, II vol.

(3) O. Sp., VI ed. Everymans Library, p. 26.

Experimentador de gran habilidad Koelreuter logró cruzamientos entre variedades de una especie, como también entre individuos de distintas especies, observando que sus híbridos de la primera generación filial resultaban uniformes, y presentaban, en muchos casos y grosso modo, caracteres intermedios entre las especies que les habían dado origen. Observó la esterilidad total o parcial de los híbridos. Al obtener la segunda generación filial comprobó las significativas diferencias presentadas por los individuos que parecían menos a los híbridos paternos; semejaban más bien, salvo pocas excepciones, a las formas originarias. Sorprendido de que la homogeneidad de la F_1 haya desaparecido en los individuos de la F_2 , Koelreuter suponía que la intervención del hombre termina por perturbar el equilibrio de las mezclas naturales de los caracteres y que tan sólo éstas logran productos intermedios estables, mientras las artificiales, híbridos interespecíficos, retornan, tras un número más o menos reducido de generaciones, a una u otra de las especies originarias.

En los raciocinios de Koelreuter, el principio de la herencia fusionada posee la certidumbre de una ley natural, pese a las ocasionales excepciones que infringen sus premisas teóricas y que no podían escapar a su vigilante observación. Sin embargo, sus estudios microscópicos del acto de la fecundación vegetal respaldaron —cuando menos así parecía— su teoría. Como la rudimentaria técnica microscópica de su tiempo no permitía seguir las fases del proceso, creía que la etapa decisiva de la fecundación consistía en la mezcla de una materia oleosa producida por el polen con otra similar segregada por el pistilo, reuniéndose ambas para formar una sustancia volátil y homogénea que Koelreuter compara a la formación de una sal por la unión de un ácido y una base.

Cuando tras ochenta años de intervalo, Carl Friedrich Gärtner (1772-1850) retomó, sobre una base más amplia, los experimentos de hibridación de su predecesor, las analogías químicas invocadas en la argumentación de Koelreuter estaban aún olvidadas; mas, su teoría explicativa de la herencia, pese a varias ex-

periencias contradictorias, seguía siendo. en lo esencial, admitida por aquellos que preferían una teoría simple aunque deficiente a una interrogante abierta. La uniformidad de la primera generación filial de los híbridos, la heterogeneidad de las generaciones siguientes, su retorno a las formas progenitoras, se explicaban de manera similar como lo había hecho Koelreuter, es decir, mediante la hipótesis de la unión de elementos concebidos como flúidos o esencias miscibles e infinitamente divisibles. Estos, al compenetrarse disminuyen las variaciones asegurando la semejanza parcial de los descendientes a los progenitores. Tal era la idea general de la herencia fusionada que los tiempos predarwinianos legaron al autor del "Origen de las Especies".

Al escribir su clásico tratado, Darwin se dio perfectamente cuenta que no conocía las leyes de la herencia. Investiga la desconcertante diversidad de las posibles causas de las variaciones que muestran las formas vivas. Si bien se inclinaba a admitir —al igual que los evolucionistas que le habían precedido— la influencia modeladora del clima, del suelo, de la cualidad y calidad de los alimentos, de los cambios ambientales, no obstante terminó su exhaustivo análisis con la conclusión de que "ni aún en un caso entre un centenar podemos pretender haber descubierto por qué uno u otro componente en la progenie difiere en mayor o menor medida, del mismo componente en los progenitores" (4). Sin embargo, no les parecía tan importante conocer las causas de las variaciones, sino más bien indagar las consecuencias de las mismas. Lo único que necesitaba saber era que las variaciones son transmisibles, lo cual le parecía demostrado por muchas pruebas empíricas. Por ello, en 1859, al publicar el "Origen de las Especies", Darwin no sentía la necesidad de proponer una propia hipótesis de la herencia. Admitió simplemente —se podría decir casi calladamente— la hipótesis tradicional de la herencia fusionada. Sobre las pequeñas variaciones fluctuantes de los individuos mezcladas por la herencia, podía actuar la selección natural acumulando las ven-

(4) O. Sp., I ed. p. 17.

tajas y creando paulatinamente nuevas formas viables. Así, la hipótesis de herencia fusionada parecía ajustarse sin dificultad a las exigencias de la teoría darwiniana. En 1859 nada permitía prever que precisamente esta hipótesis daría origen a una objeción radical, poniendo en peligro —aunque sólo temporariamente— la base misma de la construcción teórica del gran inglés.

Efectivamente, cuando ya se había aplacado el oleaje de las objeciones a la teoría —anticipadas en parte desde la primera edición de su gran tratado por la prudencia previsora de Darwin— cuando parecía que los recursos de la crítica estaban por agotarse, surgió en 1867 repentinamente un argumento de tanto peso que amenazaba invalidar la idea central misma de la teoría. El temible desafío, publicado en junio de 1867 en el "North British Review", no procedió de ninguno de los eminentes adversarios del ideario darwiniano. Su autor era un ingeniero de gran erudición: Fleeming Jenkin, profesor de Tecnología en Edinburg, que hacía del examen crítico de las nuevas ideas en los más distintos campos de la ciencia, su ocupación predilecta. Anticipando el sagaz análisis, al que Johansen iba a someter las variaciones fluctuantes, Jenkin descubrió una deficiencia oculta en el mecanismo genético de la teoría darwiniana.

La selección natural —advirtió— es tanto más activa cuanto mayores son las diferencias hereditarias transmisibles en el conjunto considerado de seres vivos. Si las aludidas diferencias disminuyen indefinidamente, la eficacia de la selección natural tiende necesariamente hacia cero. Sin embargo, la herencia fusionada reduce con cada generación la variabilidad, anulando pronto la eficacia de la selección natural, puesto que su inferioridad numérica termina por eliminar el carácter ventajoso. Tal es el alcance de lo que Jenkin llamó "swamping effect" (efecto de sumersión), que supo ilustrarlo mediante ejemplos gráficos. Supongamos, propuso, que un hombre blanco llega después de un naufragio a una isla lejana poblada exclusivamente por negros. Más inteligente y más fuerte que los indígenas, triunfa en la lucha por la supervi-

vencia. Tendrá muchas esposas y una abundante prole. ¿Podemos acaso suponer que se volverá algún día blanca toda la población de la isla? Por cierto, no. La descendencia mulata del blanco volverá a contraer matrimonio con negros. En pocas generaciones la variante blanca desaparecerá completamente como una gota de leche en un mar de tinta, de acuerdo al "efecto de sumersión" de Jenkin.

Darwin no contestó a Jenkin, ni mencionó en ninguno de sus libros a su sagaz adversario. Pero sus cartas no dejan duda de su honda preocupación frente a la imprevista objeción. "Fleeming Jenkin me inquieta sobremanera", escribió al botánico Hooker en enero de 1869; pocas semanas después —febrero de 1869— comunicó a Wallace que "las razones aducidas por Jenkin contra la transmisibilidad duradera de las variaciones individuales me han convencido" (5). Finalmente, en la última edición del "Origen de las Especies", intercala, sin nombrar a Jenkin, la observación de lo justificado de dicha objeción es, a su juicio, indiscutible (6).

Es una prueba más del genio de Darwin, la de haber salido airoso, aunque no sin sacrificio, del atoladero creado por la crítica de Jenkin. Esta destruyó indudablemente el valor selectivo de una variación sólo propia del individuo o de algunos individuos. Sin embargo, si un carácter ventajoso aparece simultáneamente en un número elevado de componentes de la especie, el "efecto de sumersión" pierde su eficacia, recobrando la selección natural su poder. Mas, esta condición restrictiva exige variaciones persistentemente dirigidas en uno y mismo sentido ya sea por alguna tendencia interna y ortogenética ya sea por factores externos del medio biofísico, lo cual —particularmente en el segundo caso— equivale a un principio genuinamente lamarckniano. Para liberarse del fantasma de la objeción jenkinsiana que tan gravemente perturbaba su quietud de teórico Darwin se veía obligado a buscar un compromiso, admitiendo parcialmente el

(5) L. L. D. vol. II, p. 379; citado según Fiseley D. C. p. 209-10º.

(6) O. Sp., Modern Library ed., p. 71.

enfoque lamarckiano. Este implicaba no sólo la herencia de los caracteres adquiridos, que Darwin —al igual que la casi totalidad de los biólogos contemporáneos— compartía, sino también, como indicáramos, la dirección ectogenética de las variaciones, orientadas por adaptaciones mesológicas, muy diferentes de las variaciones fortuitas postuladas originalmente por Darwin e íntimamente vinculadas con su concepto de la selección natural.

Su concesión al enfoque lamarckiano, impuesta por el contundente argumento de Jenkin, se refleja lo más inmediatamente en sus cartas, aludiendo a los cambios, aparentemente pequeños, pero hondamente significativos, en la nueva edición de su tratado. “Me veía obligado —escribe el zoólogo alemán Carus, en 1869— a atribuir mayor importancia a la acción directa y definitiva de las condiciones externas” (7). Dirigiéndose al biólogo M. Wagner asevera: “El error que he cometido fue el no haber insistido bastante en la acción directa del ambiente” (8). En este orden de ideas sostiene en la última edición del “Origen de las Especies” que “para cada variación debe existir alguna causa eficiente, y si esta causa actuara persistentemente, es casi seguro que todos los individuos de la especie serían en forma similar modificados” (9). La hipótesis expresada en estas líneas —conforme tanto a la sugestión de Jenkin como el enfoque de Lamarck— ilustra, junto con otros agregados y cambios introducidos en el texto final del tratado, el paulatino corrimiento de las ideas darwinianas. De acuerdo a su nueva fórmula, los cambios de las condiciones exteriores causan variaciones hereditarias y dirigen la selección encargada de conservar entre las variaciones las mejor adaptadas a las condiciones cambiadas (10). Así, los efectos mesológicos se imponen tanto a la herencia como a la

selección natural, convirtiendo la evolución en un proceso, a la vez, causada y encausada, dirigida y seleccionada: un singular compromiso, amalgama del darwinismo y lamarcknismo, que probablemente jamás se hubiera insinuado en el espíritu del gran biólogo sin la intervención de la crítica corrosiva de Jenkin.

Sin el impacto del desafío jenkinsiano, las modificaciones operadas por Darwin en los conceptos básicos de su teoría, su acercamiento a la línea lamarckiana, serían difícil de explicar, máxime cuando ha manifestado anteriormente, más de una vez, el juicio completamente negativo que le merecían las ideas teóricas de su predecesor (11). Sin duda, una de las sensibles deficiencias de la “Filosofía Zoológica” de Lamarck, era la falta de un adecuado mecanismo genético capaz de dar cuenta cómo los cambios producidos en el organismo por la acción de factores ambientales están recogidos específicamente por los órganos reproductores, de tal manera que en la descendencia aparezca el nuevo carácter sin la necesidad de estar expuesta a las condiciones que lo engendraron. Admitida la importancia de los factores mesológicos para la herencia, Darwin se veía obligado a proponer un mecanismo genético que correspondiera a la aludida exigencia. Siguiendo las huellas del filósofo Spencer, innovó una idea griega. Su “Pangénesis” es una hipótesis hipocrática expresada en términos de la biología darwiniana e ilustrada por una larga gama de ejemplos. No es el propósito de este ensayo analizarlo. Recordemos, sin embargo, su idea rectora. Darwin supone que cada célula del organismo despide *gémulas* que llevan la copia ultramicroscópica de la célula de donde proceden. Pasando por la savia en las plantas, por la hemolinfa en los animales inferiores, por el torrente sanguíneo en los superiores, las *gémulas* se reúnen en los elementos sexuales. Los órganos reproductores no crean, pues, los elementos sexuales, sino

(7) Darwin: “Life and Letters”, vol I, p. 290.

(8) Op. cit., vol. II, p. 338.

(9) O. Sp., Modern Library ed., p. 156.

(10) C. D. Darlington llama la forma final a la teoría de Darwin “directed plus selected evolution (Op. cit. I, p. 40). En otro ensayo (“Science, Medicine, History”, Oxford, 1953, vol. II, p. 474) observa, no sin ironía, “Lamarck se convirtió en el darwinista póstumo.

(11) En 1844 escribe a Hooker: “Heaven defend me from Lamarck nonsense” (D. L. L., vol. II, p. 23); en 1863, en una carta a Lyell, llama al tratado de Lamarck, “wretshed book” (D. L. L., vol. II, p. 199).

sólo determinan la reunión de las gémulas procedentes de todas partes del organismo. Cuando se engendra un embrión, las gémulas reproducen las células somáticas que les han dado origen. Cabe subrayar que —en oposición a las partículas duras de los actuales cromosomas y genes, sólo excepcionalmente mutables— las gémulas son corpúsculos blandos y modificables; merced a estas propiedades permiten que los caracteres adquiridos por el organismo— es decir, las modificaciones sufridas por el soma— se transmitan a la descendencia. En las células sexuales las gémulas se mezclan, lo cual explicaría los caracteres intermedios de los híbridos. La eventual mayor semejanza de la progenie con respecto a uno de los progenitores sería la consecuencia de la superioridad numérica de las gémulas correspondientes a uno de los padres. Por otra parte, las gémulas pueden permanecer a veces latentes durante varias generaciones, determinando, por sus oportunas combinaciones y mezclas, la aparición de un carácter ancestral en un descendiente remoto. En resumen: El Darwin de la “Pangénesis” sigue manteniendo el concepto de la herencia fusionada, fiel a la convicción del Darwin del “Origen de las Especies”. Las gémulas blandas y miscibles de su teoría, pese a ser aparentemente partículas, se comportan como los flúidos y las esencias de Koelreuter y Gärtner.

Los postulados de la Pangénesis tenían la virtud de poder ser fácilmente sometidos al veredicto del experimento. La prueba de su falsedad —como es bien sabido— fue suministrada por Francis Galton (1875). Este demostró que la transfusión sanguínea entre variedades blancas y negras de conejos, contrariamente a la expectativa, no conducía a la formación de una progenie manchada blanca y negra. El propio Darwin se daba perfectamente cuenta de las deficiencias de su Pangénesis, calificándola “hipótesis provisional”. En realidad, las causas de las variaciones y las leyes de su transmisibilidad no dejaron de preocuparlo hasta el fin de su vida. Refiriéndose a las mismas escribió en una carta a un amigo, pocos meses antes de su muerte, que la heren-

cia biológica seguía presentando un “problema sumamente perturbador” (12).

Sin embargo, el problema que perturbaba la quietud del máximo biólogo de su siglo, introduciéndolo en confusas concesiones al lamarckismo, el problema que le hizo retroceder ante el desafío de Jenkin, ya había sido resuelto por Mendel tres años antes que publicara su “Pangénesis”. Los portadores de los caracteres hereditarios no eran “esencias” ni “gémulas” blandas y miscibles, sino “factores” que no se mezclaban, asimilables a partículas duras, que conservaban, inalterados y en pureza, los caracteres hereditarios. Por otra parte, estos caracteres no se transmitían en un bloque indivisible; eran unidades separables, independientes unos de los otros, que confieren al patrimonio hereditario una estructura discontinua.

Estos descubrimientos de Mendel privaron de su base el argumento de Jenkin, anularon el “efecto de sumersión”, y colocaron las variaciones transmisibles en una nueva y reveladora luz. Allí, en las dos densas memorias del monje austriaco estaba la clave de los problemas cuya solución Darwin en vano buscaba en la Pangénesis y en otros capítulos de su extenso tratado sobre “Variaciones de Animales y Plantas domesticados”. Mas, una extraña conjugación de la lógica de la ciencia con lo ilógico de su historia, hizo que las leyes mendelianas, formuladas antes que se conocieran los fenómenos nucleares de la célula, pasaran inadvertidas, y permanecieran ignoradas durante más de tres decenios hasta que los adelantos de la citología —dieciocho años después de la muerte de Darwin— crearon las condiciones adecuadas para redescubrir, a la vez, al descubridor olvidado y sus leyes de la herencia. Parece una ironía de la historia que el renombrado botánico y filósofo Carlos Nägeli, en Munich, el único científico de primera fila que estaba en contacto con Mendel y conocía la labor experimental del monje de Brünn, no comprendiera en absoluto el alcance excepcional de la misma,

(12) “It is a most perplexing problem” (Carta al Profesor Semper, julio de 1881), “Life and Letters”, vol. II, p. 157.

a pesar de haber podido encontrar en el concepto de la herencia mendeliana, determinada por unidades discretas, un poderoso apoyo para su propia teoría de la evolución que suponía discontinua y realizada por cambios bruscos. Durante los treinta y cuatro años de olvido, fuera de Nägeli, sólo tres especialistas en hibridación, los alemanes Armando Hofmann, Guillermo Focke y el inglés I. G. Romanes, se refieren al trabajo de Mendel sin darle mayor importancia que la de completar una lista bibliográfica.

Mas, ¿acaso los destinos del descubrimiento de Mendel habrían sido diferentes, si sus dos memorias, cuyo valor no era inferior a aquel del "Origen de las Especies", hubieran llegado al conocimiento de Darwin? ¿Acaso el desarrollo de las teorías de la evolución habría tomado otro rumbo? Varios autores han contestado en los últimos decenios afirmativamente estas preguntas, como los tratadistas y biógrafos, Colin (1947), Kombiegall (1957), Olby (1966); una opinión opuesta fue manifestada por los destacados genetistas Darlington (1961) y Goldschmidt. El interrogante permanecería abierto si el propio Darwin no se hubiera encargado de disipar nuestras dudas, al descartar varias conclusiones certeras del biólogo Naudin que llegó a adelantarse a la genética de su tiempo.

Hábil experimentador dedicado al estudio de la hibridación, el francés Charles Naudin entreveía significativos fenómenos de la transmisión del patrimonio hereditario como lo son la homogeneidad de la primera generación, la heterogeneidad de la segunda generación de los híbridos, la segregación de los caracteres y la recesividad, anticipando algunos aspectos del mendelismo. Aunque carece del rigor matemático de su genial sucesor y permanece cautivo de la terminología de su tiempo, sin embargo, las "esencias" y "flúidos" de su genética actúan mayormente como si fueran partículas resistentes y separables en oposición a las "gémulas" darwinianas, partículas aparentes, que se mezclan como si fueran esencias infinitamente divisibles. Ahora bien, Darwin está plenamente de acuerdo con Naudin, cuando éste permanece den-

tro del sistema conceptual de la Pángénesis (13), mas, descarta sus conclusiones cuando Naudin logra acercarse al ideario de Mendel. Así, por ejemplo, la interpretación de la reversión (recesividad y atavismo) por el biólogo francés que supone la segregación de las "esencias" del híbrido y la reaparición de una de las mismas en el descendiente más o menos remoto, no encuentra el asentimiento de Darwin. "No puedo admitir —escribe al botánico Hooker— que esta interpretación sea cierta. La tendencia de los híbridos a asemejar a uno de los progenitores es parte de una ley general. Razas y especies cruzadas tienden a reiterar caracteres existentes en sus progenitores con una anterioridad de centenares o aún miles de generaciones. ¿Por qué debe ser así? Sólo Dios lo sabe" (14). Naudin deduce de sus experimentos, como lo hace Mendel, que un solo polen —es decir, una partícula— es suficiente para fecundar un óvulo de la planta. Darwin en cambio llega a la conclusión que la fecundación —y por lo tanto la transmisión de los caracteres— requiere una gran cantidad de materia formativa propia sólo de una pluralidad de granos polínicos o espermatozoos (15).

Empero, si Darwin descartó las anticipaciones mendelianas de Naudin— anticipaciones atenuadas por el confinamiento de su autor dentro del ideario de los flúidos y esencias— ¿cómo suponer que habría admitido la genética articulada de Mendel cuyo ideal cardinal, la discontinuidad del patrimonio genético, era incompatible con el de la herencia fusionada? Admitir el mendelismo habría exigido renunciar al principio de las pequeñas variaciones fluctuantes, base misma de la construcción de su teoría de la evolución tal como la levantara en 1859. Mas, este principio básico está firmemente anclado en otro más general y

(13) Coinciden por ejemplo en la interpretación de demás casos de la "prepotencia" de uno de los progenitores. Véase "Variations of Animals and Plants under Domestication", tomo II, págs. 43 y 302, ed. Appleton, 1890.

(14) Darlington: Op. cit. I, p. 52. Carta de 13 de septiembre de 1864.

(15) Darwin: Variation of Animals and Plants under Domestication, II, p. 356.

de venerable antigüedad. Darwin lo señala en el VI capítulo del "Origen de las Especies": "Natura non facit saltum", haciéndolo seguir por las siguientes palabras: "la selección puede sólo actuar ventajosamente por pequeñas y sucesivas variaciones; sin emprender jamás saltos

debe adelantarse por cortos y lentos pasos". Termina aseverando solemnemente: "Este axioma quizá no sea cierto si tenemos en cuenta sólo a los moradores del mundo actual, sin embargo, si incluimos las edades pasadas, el axioma adquiere incommovible certidumbre".