

---

## DARWIN O EL FALSO CONFLICTO ENTRE LA TEORÍA DE LA SELECCIÓN NATURAL Y LA HIPÓTESIS DE LA PANGÉNESIS

### Darwin or the False Conflict Between the Theory of Natural Selection and the Hypotheses Pangenesis

EUGENIO ANDRADE PEREZ<sup>1</sup>.

<sup>1</sup>Profesor Titular, Departamento de Biología.

Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia.

leandradep@unal.edu.co

Presentado 28 de septiembre de 2009, aceptado 15 de diciembre de 2009, correcciones 28 de mayo de 2010.

#### RESUMEN

Teniendo como objetivo buscar una comprensión más integral de la obra de Darwin, presento una reflexión sobre el desarrollo de sus ideas, resaltando las influencias que la visión mecánica de la naturaleza, el lamarckismo y las teorías recapitulacionistas alemanas, ejercieron sobre él. Se destaca la originalidad de la teoría de la selección natural surgida por comparación con el cruce dirigido y fundamentada en una interpretación de la naturaleza como sistema económico donde se aplica la ley de población de Malthus. Sin embargo, la preocupación de Darwin por el origen de la variación lo llevó a considerar el carácter complejo de este problema y en particular, lo relacionado con la influencia del medio ambiente en la variación evolutiva. En este contexto se destaca la importancia histórica que tiene su fallida presentación de la hipótesis de la pangénesis. Para concluir se muestra que a pesar de que el concepto de evolución por selección natural presupone la existencia de variaciones individuales azarosas, Darwin continuó con su intento obstinado de encontrar las leyes de la variación, las cuales creyó haber explicado mediante esta hipótesis.

**Palabras clave:** selección natural, pangénesis, azar, medio ambiente, Darwin.

#### ABSTRACT

In order to provide a more integral view of Darwin's work, I present the development of his ideas, showing the influence of the mechanical view of nature on one hand, and the Lamarckian recapitulationism on the other. The originality of the theory of evolution by natural selection is highlighted, while showing its connection with the analogy with breeders directed crosses and its theoretical justification inspired in Malthus population theory. However, it is explained how Darwin's concern with the problem of the origin of evolutionary variations led him to consider the role of the environment in the production of variants. In this context it is explained the historical importance of his ill-fated hypothesis of pangenesis. To conclude, it is shown that though the concept of evolution by natural selection assumes the randomness of individual variations, Darwin nevertheless pursued his stubborn search for the laws of variations that he believed to have accounted for with this hypothesis.

**Key words:** natural selection, pangenesis, chance, environment, Darwin.

## INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

La comunidad científica concuerda en afirmar que la teoría de Darwin es la que identifica al evolucionismo por excelencia. Darwin sin duda alguna inauguró un nuevo modo de pensar la naturaleza, al proponer un mecanismo causal de la transformación gradual de las especies conocido como selección natural. Pero este planteamiento notable de Darwin –que se ha divulgado mediante la fórmula condensada de “evolución por selección natural de variaciones aleatorias”– no debe hacernos olvidar que coexistió con la hipótesis, complementaria y aparentemente antagónica, de la pangénesis formulada por él mismo. Es decir, al creador de dos teorías se le otorga el máximo reconocimiento por la primera, dejando la segunda como una curiosidad para los historiadores de la biología.

Estamos pues ante dos facetas disímiles de un mismo Darwin, una reconocida y otra olvidada, o mejor ante un autor creativo y crítico que, en aras de buscar una mayor coherencia, elaboró una hipótesis complementaria a riesgo de que la primera (selección natural) perdiera algo de importancia en favor de la segunda (pangénesis). En la historia que sigue veremos que la estrategia de Darwin consistió en proteger el núcleo central de la teoría de la selección natural, utilizando la segunda como explicación complementaria sobre el origen de las variaciones.

El método de inferencia darwiniana reveló a la ciencia un tipo de objetividad de la cual muchos dudaban y que, como decía William Whewell, se apoya en el hecho de que si dos o más observaciones independientes señalan en una misma dirección debe ser porque indican o apuntan a una verdad. Darwin combinó hábilmente una diversidad de argumentos –al reconocer la gran complejidad del mundo viviente, manifestada en la dificultad de condensar la explicación en una fórmula definitiva–, e integró distintos tipos de evidencias (registros fósiles, diversidad y distribución geográfica de las especies, estudios embriológicos, cruce dirigido para obtención de razas animales, etc.) no solo para justificar el fenómeno de la evolución, del cual G. L. Buffon en 1753 y E. Geoffroy de Saint-Hilaire en 1833 habían proporcionado evidencias convincentes, sino sobre todo para proponer un mecanismo o explicación causal de la misma.

Una vez admitido que existen familias en los vegetales y en los animales, que el asno pertenece a las familias del caballo y que solo se diferencia de él en que es una degeneración suya, podremos igualmente decir que el mono pertenece a la familia del hombre y que es un hombre degenerado. Podremos decir también que hombres y mono, como caballo y asno, tienen un origen común; que en toda la familia, tanto animal como vegetal, hay un único tronco, e incluso que todos los animales proceden de uno solo que con el paso del tiempo, al ir perfeccionándose o degenerando, han dado origen a todas las demás razas animales (Buffon, 1753 en Jahn *et al.*, 1989: 226). El mundo externo altera la forma de los cuerpos organizados. Estas modificaciones se heredan, e influyen en el resto de la organización animal. Cuando estas modificaciones conllevan a efectos perjudiciales, los animales que las presentan perecerán y serán reemplazados por otros de forma diferente, una forma cambiada de modo que se adapta al nuevo medio ambiente (Geoffroy Saint-Hilaire, 1833).

Es de singular importancia conocer la influencia de Jean Baptiste de Monet, caballero de Lamarck, quien en su obra *Filosofía zoológica* publicada en 1809 –el mismo año del nacimiento de Darwin– propuso unas tesis sobre el mecanismo causal de la transformación. Para Lamarck existían dos factores de modificación: primero, el plan de la naturaleza y segundo, el hábito que conlleva al uso y desuso de los órganos. De acuerdo al primero, la naturaleza viviente posee una tendencia intrínseca a modificarse yendo de lo más simple a lo más complejo, proceso que se reinicia permanentemente a partir de cada generación espontánea (Fig. 1).

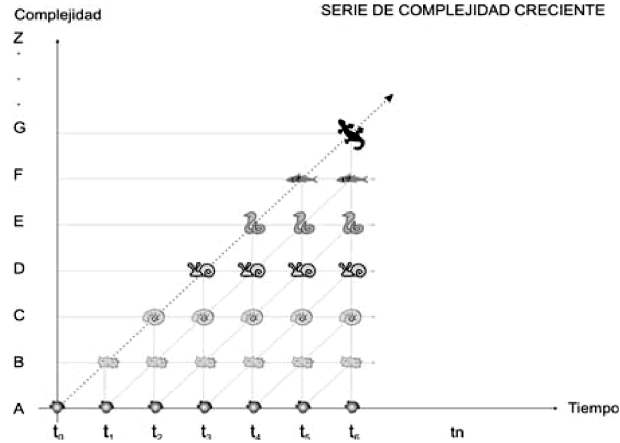


Figura 1. El eje Y representa la complejidad creciente de la serie de formas vivas A, B, C, D, E, F, G..., y el eje X representa el tiempo. Para Lamarck la evolución transcurre por "líneas paralelas" repitiendo la misma serie de formas desde las más simples (A) hasta las más complejas (G), a partir de diferentes eventos de generación espontáneas. Un corte temporal en  $t_6$  permite ver la serie continua de formas (diagrama modificado de Jablonka y Lamb, 1995:5).

En uno de los extremos de la serie encontramos los animales más perfectos en todos los sentidos, y cuya organización es más compleja; mientras que en el extremo opuesto de la misma serie se encuentran los más imperfectos que existen en la naturaleza, aquellos cuya organización es más simple, y que apenas se consideran dotados de animalidad (Lamarck, 1986: 105, [1809]).

De acuerdo al segundo factor, los organismos son desviados de su plan natural por el medio ambiente, y en consecuencia, se ven compelidos a modificar sus hábitos, costumbres y modos de vida, generando modificaciones en el uso y desuso de los órganos que son transmitidas a la descendencia.

Todo lo que la naturaleza ha hecho que los organismos ganen o pierdan por la influencia de las circunstancias a las que han estado expuestos por largo tiempo, y en consecuencia por la influencia predominante del uso y desuso constante de un órgano o parte, se conserva a través de las generaciones en los nuevos individuos que descienden de ellos, provisto que estos cambios son comunes a los dos sexos o al menos en aquellos que producen nuevos individuos (Lamarck, 1986: 175, [1809]).

Para entender el pensamiento de Darwin hay que examinar cómo se gestaron sus teorías, las evidencias empíricas existentes, y el contexto sociocultural de su validación. Al respecto, he identificado cinco etapas, las dos primeras que lo llevaron a proponer la evolución como descendencia con modificación a partir de ancestros comunes en contra de las visiones fijistas<sup>1</sup> y, las tres siguientes, orientadas a la búsqueda de mecanismos causales (Andrade, 2009: 130-131).

<sup>1</sup> Se entiende por fijismo la corriente de pensamiento que considera que las especies vivas han permanecido inalterables desde la creación. Carl von Linné (1707-1778), autor del sistema de clasificación u ordenación de todos los seres vivos, sostuvo que las especies habían sido creadas de un modo independiente. El descubrimiento de fósiles, que sugerían la existencia de formas extinguidas, planteaba un enigma. George Cuvier (1769-1832) intentó solucionar el problema sugiriendo que la Tierra había sufrido cataclismos o catástrofes frecuentes, como el diluvio universal de la Biblia, que provocaron la extinción de todas las especies y que, posteriormente, nuevas formas habían sido creadas.

1. **Darwin mecanicista.** Desde 1831 hasta 1836, Darwin fue influenciado por la teología natural de William Paley y por la doctrina mecanicista recibida mediante la lectura de *Los principios de geología* de Charles Lyell. Esta etapa marcó el inicio de su trayectoria con el convencimiento de que los organismos están adaptados al medio ambiente, la existencia de leyes en la naturaleza y la posibilidad de aceptar transformaciones graduales, sin por eso atentar contra el orden mecánico racional del universo. Esto quiere decir que debería ser posible explicar —de acuerdo a ciertas causas inmediatas y en conformidad a leyes naturales— el indiscutible fenómeno de la adaptación que Paley presentaba como argumento central de la existencia de Dios. Además, este período de su vida estuvo marcado por la huella imborrable que le produjo el contacto con la exuberancia y la diversidad de especies en el trópico. El viaje alrededor del mundo y en particular al continente suramericano fue definitivo en su formación intelectual al constatar, entre otros hechos, la similitud entre los fósiles de mamíferos gigantes extintos y los actuales, la existencia de fósiles de caballos en un continente donde supuestamente no había caballos, y la diversidad de tortugas, iguanas y aves en islas cercanas pertenecientes al archipiélago de las Galápagos que lo indujo a preguntarse si había uno o varios centros de creación o dispersión de las especies, inclinándose por la hipótesis del origen único.

2. **Darwin recapitulacionista.** Desde 1836 hasta 1854, Darwin recibió el influjo de los embriólogos recapitulacionistas que veían en el desarrollo del embrión una repetición breve y comprimida de la larga serie de transformaciones por las cuales transcurrieron las formas ancestrales a lo largo de la evolución de las formas más simples y homogéneas, a las más complejas y heterogéneas. Igualmente fue decisivo el estudio de las leyes del desarrollo de Karl von Baer, 1828, según el cual el desarrollo embrionario transcurre de lo más general a lo más específico, planteamiento que lo indujo a concebir la evolución como un proceso de desarrollo dirigido hacia una mayor diferenciación o especificación por adición de etapas (Richards, 1998: 126-131). De esta manera explicó la unidad de tipo, proponiendo la existencia de ancestros comunes cuya forma podemos descubrir examinando las etapas tempranas de la embriogénesis. La ley de la semejanza embrionaria y la existencia de caracteres homólogos se convirtieron en argumentos a favor de la existencia de un ancestro común (Fig. 2). En la siguiente cita se ve su aproximación a la idea de evolución, a partir de un ancestro común, utilizando como mecanismo la adición de etapas al desarrollo en los organismos jóvenes y su fijación o transmisión a las siguientes generaciones.

Al ver que todos los vertebrados [...] pueden ser rastreados hasta un germen, dotado de principio vital [...] y sabiendo por analogía, que absolutamente todos estos animales descienden de algún tronco único, uno llega a sospechar que el nacimiento de las especies y el de los individuos en sus formas actuales están estrechamente relacionados; por nacimiento, las sucesivas modificaciones de la estructura se añaden al germen, en un cierto momento (incluso en la infancia), cuando la organización es flexible, tales modificaciones se hacen en gran medida fijas, como si se añadieran a los viejos individuos, durante miles de siglos; cada uno de nosotros, entonces, ha pasado por tantos cambios como cualquier otra especie (Darwin, 1838 citado por Richards, 1998: 117).

En esta etapa, Darwin se impuso el reto de estudiar la taxonomía de los cirrípedos o percebes, registrando observaciones minuciosas y detalladas de 10.000 variedades de este grupo de crustáceos marinos (familia Lepadidae), estudio que le sirvió para confirmar su idea de que el desarrollo embrionario muestra la historia filogenética, proponiendo así su correcta ubicación taxonómica derivada de la estructura de su forma larval homóloga a los crustáceos y no a los moluscos a los que se asemejan las formas adultas, derribando así las tesis de Cuvier sobre la discontinuidad entre vertebrados, artrópodos, moluscos y radiolarios (Fig. 3).

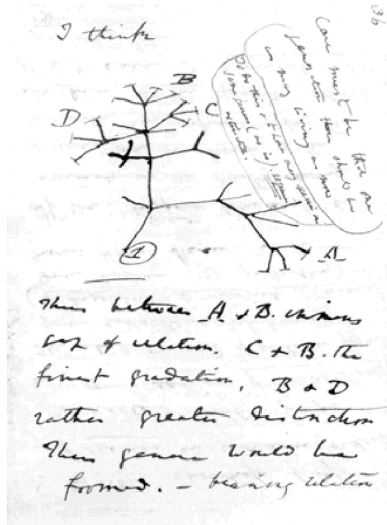


Figura 2. Árbol tomado del cuaderno B de Darwin, 1837, que describe la ramificación de las especies a partir de nodos que representan los géneros, y donde se indican los ancestros. Las ramas terminadas en "T" representan extinciones. Para más información, véase <http://darwin-online.org.uk/>

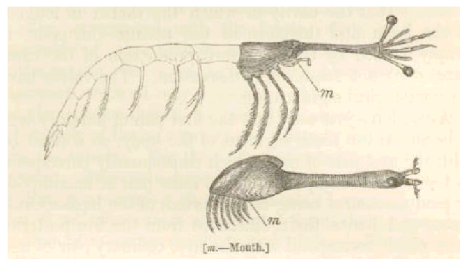
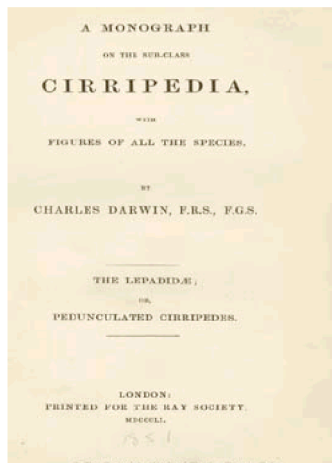


Figura 3. Portada de la monografía sobre los cirrípedos de 1851 y figura donde ilustra las homología entre un crustáceo estomópodo adulto (arriba) y una larva de percebe Lepas (abajo). Para más información, véase <http://darwin-online.org.uk/>

3. Darwin neolamarckiano. Desde 1854 hasta 1859, Darwin reconoció la importancia de los mecanismos lamarckianos de modificación como el hábito, el uso y desuso de los órganos, y la herencia de las características adquiridas como respuesta de los organismos a las condiciones de vida. La idea de selección natural que venía acariciando a partir de la primera lectura del Ensayo de población de Thomas Malthus escrito en 1798 y que incluso había mencionado al comienzo de sus Cuadernos de notas de 1837 a 1839, todavía no cumplía un papel preponderante. En esa época, Darwin sostenía que la presión impuesta por la escasez de recursos, estimula la capacidad inventiva de los organismos que los lleva a proponer nuevas estrategias para sobrevivir, profundizando cada vez más la división del trabajo en la naturaleza. Es el origen del concepto de diver-

gencia entre los individuos de una misma especie, que surge no por azar, sino como respuesta a las condiciones severas impuestas por el medio. En 1855, Darwin conoció un artículo de Alfred Russell Wallace publicado ese mismo año en una revista de historia natural y titulado “Sobre la ley que regula la introducción de nuevas especies”. Wallace demostraba que había una continuidad real entre las variantes y las especies, hecho que motivó a Darwin a acelerar la escritura de una obra que había decidido llamar “Selección natural”.

En este período, en una carta a Joseph Hooker, se expresó acerca del concepto de especie, en torno a la cual los científicos tienen opiniones muy diversas, algunas basadas en la similitud, otras en la capacidad de dejar descendencia, otras en la esencia creada y otros criterios arbitrarios y risibles que provienen de insistir en definir lo indefinible. De ahí su adhesión a una ontología individualista y no esencialista<sup>2</sup>, que explica por qué Darwin en el Origen de las especies se refirió al carácter histórico y contingente de las mismas.

4. Darwin darwiniano. El período entre 1859 y 1868, que caracteriza su madurez intelectual, transcurrió entre las fechas de publicación de sus dos obras más ampliamente conocidas: El origen de las especies por selección natural o la preservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida, y El origen del hombre y selección en relación al sexo, en las cuales expuso la idea de una evolución diversificadora a partir de ancestros comunes como resultado de la selección natural (Fig. 4). Desde entonces no hay retorno posible a la noción de plan de la naturaleza que defendía Lamarck.

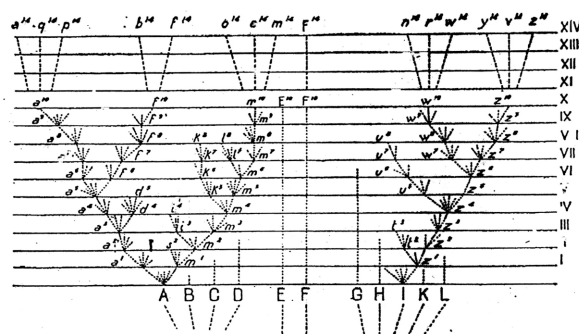


Figura 4. Árbol filogenético publicado en el Origen de las especies donde se observa que la evolución es un proceso de ramificación o diversificación a partir de ancestros comunes, por efecto de la selección natural. El árbol no puede ser simétrico puesto que solamente aparecen los linajes que sobreviven. Los números romanos del I al XIV representan las épocas geológicas, las letras de la A hasta la L representan las especies originales de las que B, C, D, E, G, H, K, L se han extinguido, y F permanece constante hasta el presente. Los descendientes de A e I divergen formando 8 y 6 familias respectivamente que en el momento presente (XIV) pueden agruparse como nuevos géneros, órdenes y familias. (Darwin, 2001: 110 [1859]).

En cuanto al origen de las variaciones evolutivas, Darwin osciló entre variaciones dirigidas a las condiciones de vida al modo lamarckiano y variaciones independientes de las necesidades y condiciones de vida, que caracterizan la contribución propiamente darwiniana. Darwin propuso que el medio ambiente actúa de forma directa e indirecta; en el primer caso, todos los organismos

<sup>2</sup> Para Darwin los individuos tenían una existencia real, no las especies. A partir de esta idea, Mayr, 1942:120, definió el concepto biológico de especie como grupos de poblaciones naturales que se cruzan entre ellos y que están reproductivamente aislados de otros, y no por la posesión de una esencia manifestada en la presencia de características comunes.

se modifican de la misma manera al modo de Lamarck; y en el segundo caso, se generan variabilidades fluctuantes. La variación plástica y fluctuante a la que se refiere Darwin surge como consecuencia del estrés que implica el enfrentarse a ambientes cambiantes; equivale a la variación azarosa y constituye la materia prima de la selección dirigida, la cual conduce a la obtención de razas (Fig. 5). En la naturaleza esta variación es, por analogía, la materia prima para la producción de nuevas especies por selección natural. Por el contrario, la influencia directa del medio ambiente se manifiesta en la capacidad que tienen los organismos de una misma población a ceder o ajustarse a las condiciones de vida de la misma manera, en plena concordancia con las tesis de Lamarck.

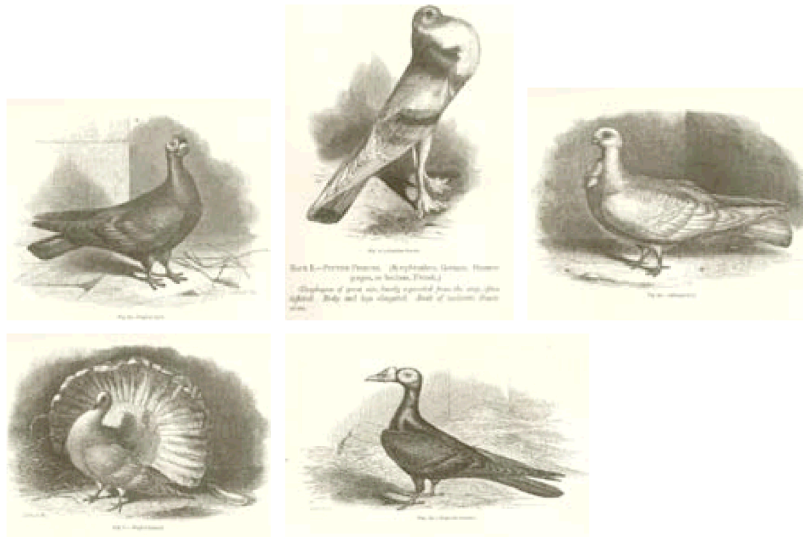


Figura 5. Ejemplos de razas de palomas obtenidas por selección artificial. La variabilidad fluctuante, debida a la acción indirecta de las condiciones de vida o medio ambiente sobre los organismos, es la materia prima de la selección artificial que aumenta la intensidad de los rasgos seleccionados, mediante el cruce dirigido, dando lugar a nuevas razas. De modo análogo la selección natural genera nuevas especies. Las figuras fueron tomadas directamente del libro Las variaciones de plantas y animales en domesticación de Darwin (Darwin, 1868: 131-158). Para mayor información, véase <http://darwin-online.org.uk/>

La acción directa del cambio de condiciones nos lleva a resultados definidos e indefinidos. En este último caso, el organismo se asemeja al plástico, y tenemos una gran variabilidad fluctuante. En el primer caso, la naturaleza del organismo es tal, que cede rápidamente cuando se encuentra influenciada por determinadas condiciones, y todos o casi todos los individuos se modifican de la misma manera (Darwin, 2001: 125 [1859]).

En la siguiente cita, Darwin explica la razón de su preferencia por la producción de variaciones, independientemente de las necesidades y condiciones de vida de los organismos, o azarosas en cuanto se ignoran las causas de cada variación particular.

[...] Además, todo naturalista sabe de innumerables ejemplos de especies que se mantienen constantes o que no varían nada, a pesar de vivir en los climas más opuestos. Consideraciones de este tipo me inclinan a atribuir menos peso a la acción directa de las condiciones ambientales, que a una tendencia a variar debida a causas que ignoramos por completo (Darwin, 2001: 126 [1859]).

Estas variaciones mínimas entre individuos son objeto de la selección natural, que retiene a las más adaptadas y elimina a las menos adaptadas en la lucha por recursos escasos. No se trata de un alejamiento por degeneración de una forma arquetípica ideal, ni de un necesario perfeccionamiento de acuerdo a un plan natural, sino de una selección por adaptación a condiciones locales muy específicas y contingentes del medio ambiente. Dentro de esta perspectiva, el principio de divergencia individual se convirtió en el factor más importante de la evolución de las especies. El concepto de selección natural surgió por analogía a la selección artificial de razas por cruce dirigido, pero adquirió una mayor solidez al adoptar las tesis demográficas de Thomas R. Malthus sobre el crecimiento aritmético de los recursos y el crecimiento geométrico de la población, llegando a un punto de exceso poblacional en el que la fuerza de la escasez de recursos o la selección natural, restablece el equilibrio entre población y recursos eliminando a los menos aptos.

El concepto de selección natural introdujo un modo verbal, que corresponde a una acción continua en el presente, requerido para explicar que el orden en las producciones de la naturaleza no está prefijado, sino definido en cada momento, en el aquí y el ahora, tal como ocurre en el mundo de la competencia y la lucha por los recursos disponibles que son escasos ante una población que tiende a crecer exponencialmente. Metafóricamente, Darwin afirmó que:

Metafóricamente puede decirse que la selección natural está inspeccionando cada día y cada hora, por todo el mundo, las más ligeras variaciones; rechazando las que son malas, conservando y acumulando todas las que son buenas; trabajando sigilosa e insensiblemente, cuando quiera y donde quiera que se presenta la oportunidad, por el perfeccionamiento de cada ser orgánico en relación con sus condiciones orgánicas e inorgánicas de vida (Darwin, 2001: 81 [1859]).

El poder explicativo de la teoría de la selección natural es, sin duda, el legado más importante de Darwin a la cultura humana, idea que ha tenido una fecundidad imprevista por él mismo, ya que está abierta a otro tipo de interpretaciones no solo mecánicas, sino mecánico-estadísticas y, más recientemente, epigenéticas e incluso semióticas (Andrade, 2007).

En este punto hay que insistir una vez más que las teorías no nacen puras e incontaminadas, se gestan en un ambiente de discusión e interpretación de las evidencias empíricas y por tanto, aún en el Origen de las especies, podemos rastrear elementos lamarckianos en cuanto al posible mecanismo de modificación. La descripción general del proceso evolutivo a partir de ancestros comunes defendida por Darwin, impide que haya un retorno al lamarckismo puro que partía de series de modificación dirigidas a mayores grados de complejidad a partir de sucesivas generaciones espontáneas. El lamarckismo de la segunda mitad del siglo XIX es una interpretación del darwinismo con mecanismos lamarckianos, es decir, sin revivir la cosmovisión lamarckiana. Darwin reconoció expresamente la complejidad del mundo viviente y por tanto fue consciente de la dificultad de encontrar una ley de variación, preocupación que lo acosó toda la vida.

La importancia que Darwin concedió en el Origen al uso y desuso en la transformación, que opera adicionando o incorporando modificaciones no puede ser más clara:

Cualquiera que fuere la influencia que el largo y continuado ejercicio o uso, por una parte, y el desuso, por otra parte, hayan tenido en la modificación de un órgano, tal influencia afectaría principalmente al animal maduro, que tuvo que alcanzar por completo sus facultades de actividad y ganarse la vida por sí mismo, y los efectos así producidos, se heredarán a la correspondiente edad madura (Darwin, 1997: 369-370 [1859]).



Y continúa diciendo, en consonancia con su visión embriológica de la variación, que las adquisiciones o modificaciones surgidas a consecuencia del uso y desuso se convierten en extensiones del desarrollo.

[...] el adulto difiere de su embrión debido a las variaciones que sobrevienen en edad temprana y que se han heredado en la época correspondiente. Este proceso que deja casi inalterado el embrión, añade continuamente en el curso de generaciones sucesivas, más y más diferencias en el adulto. De esta manera, viene a resultar el embrión una especie de retrato, preservado por la naturaleza, de la condición antigua y menos modificada de cada animal (Darwin, 1997: 283 [1859]).

**5. La hipótesis provisional de la pangénesis.** Desde 1868 hasta el final de sus días en 1882, reconocemos a un Darwin que prefiguró el carácter discreto de los factores hereditarios los cuales denominó “gémulas”, dentro de un esquema conceptual que para él tenía un carácter provisional, en espera de mejores evidencias para justificar una hipótesis más sólida.

Darwin intentó explicar –en términos de la recién difundida teoría celular– cómo el medio ambiente podía influir o afectar el material hereditario. La pangénesis tiene como trasfondo la idea de que la herencia es una función del sistema reproductivo, cuya ley es transmitir fielmente los caracteres de padres a hijos, mientras que la variación constituye una anomalía producida por cambios en las condiciones de vida o el medio ambiente. Es decir para Darwin variación y herencia operan como fuerzas antagónicas (Churchill, 1987: 343-345; Bowler, 1989: 25, 68).

La pangénesis tenía una importancia fundamental para Darwin, puesto que en el siglo XIX se asumía que cuando dos razas distintas coexistían en igual número, con el tiempo se mezclarían completamente, fenómeno que terminaría por eliminar a las variantes ventajosas dentro de la población. En consecuencia, era esencial postular la existencia de una fuente intensa de variación que contrarrestara la pérdida debida a la herencia por mezcla.

La hipótesis debía explicar, además, los siguientes fenómenos ilustrados con numerosos ejemplos:

1. La reaparición repentina de un carácter perteneciente a un ancestro remoto.
2. La transmisión hereditaria de los efectos del uso y desuso sobre un órgano.
3. La producción de híbridos por injerto (fusión de tejidos pertenecientes a plantas diferentes) sin la participación de los órganos reproductores.
4. La regeneración de miembros amputados.
5. La reproducción de un mismo organismo por procesos diferentes: asexual (propagación vegetativa) y sexual (fecundación).

En Las variaciones de plantas y animales en domesticación (Fig. 6), publicada en 1868, Darwin justificó su esfuerzo citando a Whewell: “Las hipótesis frecuentemente son útiles a la ciencia, aun cuando involucran alguna porción de incompletitud, y de error” (Darwin, 1868: 357; Fig. 6).

Y continúa:

Bajo este punto de vista me atrevo a lanzar la hipótesis de la pangénesis, la cual implica que cada parte del organismo reproduce a ella misma. Óvulos, espermatozoides, granos de polen, huevo fertilizado, semillas, meristemas, incluyen y consisten de una multitud de gérmenes lanzados de cada parte o unidad separada (Darwin, 1868: 358).

Posteriormente se preguntó:

¿Cómo explicar el carácter hereditario de los efectos del uso, o desuso, de determinados órganos? [...]. ¿cómo puede el uso o el desuso de un determinado miembro o del cerebro, afectar a un pequeño conjunto de células reproductoras, asentadas en una parte distante del cuerpo, de tal manera que el desarrollo a partir de estas células herede los caracteres de uno o ambos progenitores? (Darwin, 1868: 372).

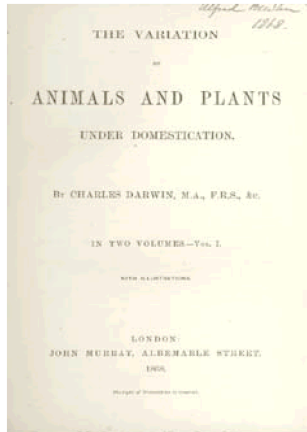


Figura 6. Portada del libro Las variaciones de plantas y animales en domesticación, publicada en 1868. Para más información, véase <http://darwin-online.org.uk/>

Y añadió que una respuesta imperfecta a esta pregunta sería satisfactoria, haciendo una clara invitación a aventurar hipótesis ante la necesidad de abrir caminos que permitan entender mejor las variaciones evolutivas. Darwin enmarcó su propuesta dentro del esquema de la teoría celular de Rudolf Virchow, proponiéndose llevarla hasta sus últimas consecuencias (Fig. 7).

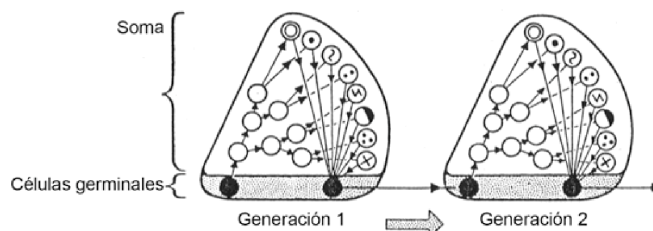


Figura 7. Representación esquemática de la pangénesis de Darwin. Diagrama modificado de G. G. Simpson y citado por L. Buss, 1987:14. De las células somáticas diferenciadas, representadas en blanco, emanan gémulas reproductivas que dan lugar a la formación de las células germinales, representadas en negro.

Los fisiólogos suponen que las unidades del cuerpo son autónomas. Yo voy un paso más allá y conjeturo que producen gémulas reproductivas. Así, un organismo no reproduce su especie como un todo, sino que cada célula por separado la reproduce. Los naturalistas han dicho que cada célula de una planta tiene la capacidad potencial para reproducir la planta en su totalidad. Pero si tiene tal capacidad es solamente porque contiene gémulas dimanadas de cada una de las partes (Darwin, 1868: 368).

Este argumento revivió las propuestas de Demócrito en la Grecia antigua y de Buffon en el siglo XVIII, según las cuales todas las unidades del cuerpo desprendían partículas materiales, "gémulas" o "embriones" diminutos que se repartían por todo el organismo. En otras palabras, el organismo

no se reproducía como un todo sino que cada parte se reproducía a sí misma. Mientras que para Buffon la capacidad que tenían estas moléculas para formar los órganos requería de la existencia de “moldes” y de una fuerza penetrante equiparable a la gravedad, para Darwin las gémulas estarían dotadas de un “principio vital formativo” o tendencia a transformarse en el ser vivo completo o en una parte del mismo (Noguera y Ruiz, 2005).

La hipótesis iba dirigida a explicar la variabilidad evolutiva, la cual habría que buscarla en los cambios ambientales que inducen modificaciones de las partes y en la producción de gémulas, como disminución en caso de desuso de un órgano específico y sobreproducción, en caso de uso. Además, Darwin incluyó –como causa de variación– la reactivación de gémulas que habían permanecido dormidas por mucho tiempo. Tenemos de nuevo los dos tipos de variación que ya habíamos discutido la darwiniana propiamente tal y la lamarckiana. La primera corresponde a la variación fluctuante o azarosa debida a la superabundancia, deficiencia, fusión y transposición de las gémulas que constituiría la materia prima de la selección natural; y la segunda a la modificación de las gémulas debida al uso y desuso en respuesta a las condiciones del medio que daría “forma” a la descendencia independientemente de la selección natural. Los dos modos de variación, azarosa y dirigida coexisten dentro de la misma hipótesis. Darwin escribió:

Cuando la organización ha sido modificada por condiciones cambiantes, por el incrementado uso o desuso de las partes, o por cualquier otra causa, las gémulas emitidas por las unidades modificadas del cuerpo estarán a su vez modificadas y, cuando se multipliquen suficientemente, se desarrollarán en estructuras nuevas y cambiantes (Darwin, 1868: 397).

La idea contraria a la pangénesis era la de la continuidad del plasma germinal. De acuerdo a esta última las similitudes entre padre e hijo se debían a que están condicionadas por una misma causa, mientras que la hipótesis de la pangénesis se basaba en la idea de que la forma del padre determina causalmente la forma del hijo (Fig. 8). La idea sobre una posible continuidad del plasma germinal fue conocida por Darwin gracias a su primo Francis Galton, quien era uno de sus promotores. En 1877, Galton sometió a prueba la hipótesis de su primo, por medio de experimentos de transfusión de sangre entre razas diferentes de conejos sin observar ningún tipo de alteración en la descendencia (Jahn *et al.* 1989: 384-385), pero a pesar de estas evidencias experimentales Darwin siguió insistiendo en la pangénesis. Posteriormente, en el año 1900 la idea de Galton fue desarrollada por August Weismann y se convirtió en un concepto necesario para la unión entre las teorías genéticas y evolutivas en lo que se denomina como neodarwinismo. En 1953, Watson y Crick le otorgaron a este razonamiento la categoría de dogma central, al afirmar contundentemente que están prohibidos los flujos de información de las células somáticas a las germinales, del fenotipo al genotipo, o de las proteínas al ADN.

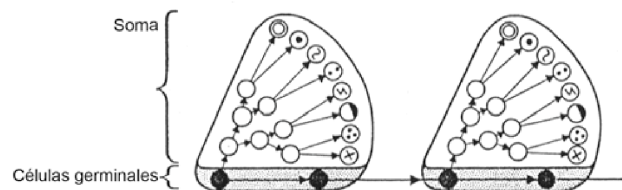


Figura 8. Continuidad del plasma germinal de acuerdo a Weismann, 1892. Las células somáticas (círculos blancos) surgen por mitosis y las germinales (círculos negros) por meiosis. Según esta visión, no hay heredabilidad de las variaciones que surgen en células somáticas (círculos blancos), sino una continuidad de las células germinales (círculos negros). Diagrama modificado de G.G. Simpson y citado por L. Buss, 1987: 14.

## CONCLUSIÓN

Queda pendiente despejar el siguiente interrogante: ¿por qué razón Darwin propuso y defendió la hipótesis de la pangénesis? Parte de la respuesta radica en el hecho de que Darwin creía que las condiciones de vida influyen en la producción de modificaciones que pueden ser heredables, ya que las células germinales se están reconstituyendo en todo momento a lo largo de la vida y no están –como propuso Weismann en 1892, diez años después de su muerte– predeterminadas en las primeras etapas del desarrollo, aisladas, congeladas o secuestradas al amparo de la influencia de los tejidos somáticos y, por tanto, de los factores ambientales externos. Otra de las posibles razones por las cuales Darwin no consideró alternativas diferentes a la pangénesis radica en el hecho de que no contradice la teoría de la selección natural, sino que la complementa y enriquece en dos aspectos.

Primero, porque de acuerdo a los conocimientos de la herencia aceptados entonces, para Darwin era importante responder a la objeción de Fleeming Jenkin, 1867, quien sostenía que por herencia, los rasgos de los dos progenitores se mezclaban y combinaban en la descendencia y, por tanto, cualquier rasgo favorable adaptativo no se podría intensificar por efecto de la selección, sino que se diluiría hasta un valor medio. Para Darwin, el éxito de la teoría de la selección natural dependía de poder responder acertadamente esta objeción; por esta razón, consideró que la variación evolutiva no podía depender exclusivamente de factores contingentes o aleatorios que podrían llevar a la pérdida de las variaciones seleccionadas, mostrando que la producción de variaciones ventajosas y adaptativas –aunque fluctuantes y susceptibles de desaparecer por mezcla o cruce con un organismo que no las poseyera– tendrían no obstante a producirse de nuevo y así era más probable que fueran retenidas por la selección natural.

Segundo, la hipótesis de la pangénesis no contradecía la selección natural, sino que abría la posibilidad de generalizar el principio de selección natural a otros niveles de la organización biológica y no limitarla exclusivamente al caso de los organismos en competición por recursos escasos. En la siguiente cita, Darwin afirma que las gémulas se autorreproducen y proliferan constituyendo un microcosmos de seres minúsculos, es decir, que existen en poblaciones numerosas, lo cual implica que si no todas sobreviven y muchas perecen, debe ser por un factor análogo de la selección natural.

[...] De las cuales unas (gémulas) brotan enseguida, otras dormitan por un tiempo, en tanto que otras perecen [...]. Un organismo es un microcosmos –un universo pequeño– constituido por una multiplicidad de organismos que se autorreproducen y que son increíblemente minúsculos y tan numerosos como las estrellas del cielo (Darwin, 1868: 404).

En los años siguientes a la publicación del *Origen*, Darwin sostuvo que las variaciones influenciadas por el medio ambiente habrían desempeñado un papel destacado. El 24 de noviembre de 1862, escribió a J. D. Hooker diciendo que a pesar de él mismo lamentaba tener que aceptar la influencia directa del ambiente, a riesgo de debilitar la idea de la selección natural.

Apenas entiendo por qué lo siento mucho, pero mi trabajo presente me está conduciendo a creer cada vez más en la acción directa de las condiciones físicas. Presumo que lo lamento porque disminuye la gloria de la selección natural... (Darwin, 1862. Letter 3822 – Darwin, C. R. to Hooker, J. D., 24 [Nov 1862], <http://www.darwinproject.ac.uk/darwinletters/calendar/entry-3822.html>).

Después el 13 de octubre de 1876, escribió a Moritz Wagner:

---

En mi opinión, el mayor error que he cometido ha sido el de no darle suficiente peso a la acción directa del medio ambiente, alimento y clima, independientemente de la selección natural. Las modificaciones así causadas, las cuales ni son ventajosas ni desventajosas para el organismo modificado, estarían favorecidas especialmente, tal como puedo ver ahora a través de sus observaciones, por aislamiento en áreas pequeñas, donde solamente pocos individuos viven bajo condiciones casi uniformes. Cuando escribí el Origen, y durante algunos años después, tenía poca evidencia de la acción directa del ambiente; ahora hay un gran cuerpo de evidencias, y su caso de la Saturnia es uno de los más destacados que haya oído (Darwin, 1888: 159 y además <http://www.fullbooks.com/The-Life-and-Letters-of-Charles-Darwinx29407.html>).

Todas estas reflexiones hacen pensar que Darwin estaba convencido de que la pangénesis explicaba el origen de las variaciones individuales, sobre las cuales actúa la selección natural. En este caso, tanto la transmisión de las características invariantes como las variaciones individuales serían el resultado de gémulas “inconcebiblemente pequeñas” y “tan numerosas como las estrellas del cielo”. Concluyó afirmando que las dos teorías de Darwin se refuerzan, y son coherentes con lo que había escrito al final del prólogo del Origen cuando expresó que la selección natural no era el único, sino el principal medio de modificación (Darwin, 1997: 20 [1859]). Es decir que la adopción de los mecanismos lamarckianos de modificación no menoscabó en nada la gloria de la teoría de la selección natural. Darwin creyó que la pangénesis constituía lo más aproximado a donde se podía llegar en la búsqueda de las leyes de variación que tanto había discutido y explorado en los capítulos I, II y V del Origen de las especies, y en los capítulos XXII, XXIII, XXIV, XXV y XXVI de Las variaciones de plantas y animales en domesticación. Debemos reconocer que la complejidad del mundo natural requiere de una diversidad de interpretaciones que, como en el caso de Darwin, enriquecen la congruencia y coherencia argumentativa del conjunto de su obra. La “gloria de la teoría de la selección natural” no nos exime de profundizar el estudio sobre las causas de la variación evolutiva.

### BIBLIOGRAFÍA

- ANDRADE E. A Semiotic Framework for Evolutionary and Developmental Biology. *BioSystems*. 2007;90:389-404.
- ANDRADE E. La Ontogenia del Pensamiento Evolutivo. Bogotá: Editorial Universidad Nacional; 2009
- BOWLER PJ. The Mendelian Revolution: The Emergence of Hereditarian Concepts in Science and Society. Baltimore: Johns Hopkins University Press; 1989.
- BUSS LW. The Evolution of Individuality. Nueva Jersey: Princeton University Press; 1987.
- CHURCHILL FB. From Heredity Theory to Vererbung: the Transmission Problem 1850-1915. *Isis*. 1987;78:337-364.
- DARWIN C. A monograph on the sub-class CIRRIPEDIA with figures of all species. London: printed for the Ray Society; 1851.
- DARWIN C. [1859]. El Origen de las Especies. Traducción Elizabeth Martínez. Edicomunicación, S.A. Barcelona: Carvigraf; 2001.
- DARWIN C. [1859]. The Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life. First edition. London: John Murray; 1997.
- DARWIN C. Letter 3822 - Darwin CR. to Hooker JD., 24 [Nov 1862] <http://www.darwinproject.ac.uk/darwinletters/calendar/entry-3822.html>. Ver también: Life and Letters of Charles Darwin, Including an Authobiographical Chapter, Vol 1 y Vol. II, edited by his son Francis. London: John Murray; 1862.

DARWIN C. *Animals and Plants Under Domestication*. London: John Murray, Albemarle street; 1868.

DARWIN C. *Charles Darwin: Life and Letters*. Editado por Francis Darwin, London, John Murray, vol. III, p.159. Darwin, 1876, letter to Moritz Wagner, 1888; Oct.13. (III, p. 159).

GEOFFROY SAINT-HILAIRE, E. (1833), *Influence du Monde Ambient Pour Modifier les Formes Animales; Question Intéressant l'origine des Espèces Téléosauriennes et Successivement Celle des Animaux de l'époque Actuelle*. Mémoires de l'Académie des sciences 1833;XII,63. Consultado en <http://www.ucmp.berkeley.edu/history/hilaire.html>; junio de 2009.

JABLONKA E, LAMB M. *Epigenetic Inheritance and Evolution. The Lamarckian Dimension*. Oxford: Oxford University Press; 1995.

JAHN I, LOTHER R, SENGLAUB K. *Historia de la Biología. Teorías, Métodos, Instituciones y Biografías Breves*. Calabria, Barcelona: Labor; 1989.

LAMARCK JB. [1809], *Filosofía Zoológica*. Presentación de Adriá Casinos, Barcelona: Editorial Alta Fulla. Mundo Científico; 1986.

MAYR E. *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press; 1942.

NOGUERA R, RUIZ R. *Pangénesis y Vitalismo Científico*. *Asclepio*. 2005;LVII-1:219-236.

RICHARDS R. *El Significado de la Evolución. La Construcción Morfológica y la Reconstrucción Ideológica de la Teoría de Darwin*. Versión de Susana del Viso y Tomás R. Fernández Rodríguez. Ciencia y Tecnología. Madrid: Alianza Editorial; 1998.