

G581.158

M522vTSp

cop.2

Mendel, Gregor, 1822-1884

Experimentos de hibridación en plantas.

G581.158 M522VTSP LAC COP.2



THE LIBRARY
OF
THE UNIVERSITY
OF TEXAS

G581.158
M522vTsp
cop.2

GREGORIO MENDEL

**EXPERIMENTOS
DE HIBRIDACIÓN
EN PLANTAS**

**Trabajo leído en las reuniones del 8 de febrero
y del 8 de marzo de 1865**



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

EXPERIMENTOS DE HIBRIDACIÓN EN PLANTAS

THE UNIVERSITY OF CHICAGO PRESS
CHICAGO, ILL. 60607

GREGORIO MENDEL

EXPERIMENTOS DE HIBRIDACIÓN EN PLANTAS

Trabajo leído en las reuniones del 8 de febrero
y del 8 de marzo de 1865

Versión del
DR. ANTONIO PREVOSTI



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
México, 1965

Como un homenaje a Gregorio Mendel, la Universidad Nacional Autónoma de México edita esta versión de su obra *Experimentos de hibridación en plantas*, en el año del centenario de su primera lectura pública

Primera edición: 1965

Derechos reservados conforme a la ley
© 1965, Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad Universitaria, México 20, D. F.

DIRECCIÓN GENERAL DE PUBLICACIONES

Impreso y hecho en México
Printed and made in Mexico

Gregor ^{von} Menzel.

Einleitende Bemerkungen

Derer theilhaftigen Jahren fruchtbringende Beschreuer, wie Hildebrandt, Gärtner, Heubert, Lecoz, Wiesner u. a. einem Theil Jener Arbeit mit warmmüthiger Theilnahme zugesendet. Namentlich hat Jost Gärtner in seinem Abh. die Buchhaltungsmittel im Pflanzenreich: theils theilweise Beschreibungen mittheilend, und so mancher Zeit werden von Wiesner gesandte Untersuchungen über die Buchhaltung des Thierreichs gewisslich. Wenn es auch nicht gelungen ist, ein allgemeines systematische System der Bildung und Entwicklung der Hypothesen aufzustellen, so kann das Nimmanten Thierreich aufweisen, das den Ursprung der theilhaftigen Arbeit mit der Befriedigung über die wünschenswerten, mit deren Aufhebung

Primera página del manuscrito original de sus *Experimentos de hibridación en plantas*; la nota "40 separatas", fue añadida por el editor G. von Niessl. El doctor Iltis encontró el manuscrito del clásico artículo de Mendel en una vieja caja de papeles que iban a ser quemados.

INTRODUCCIÓN

Es muy grato para la Universidad Nacional Autónoma de México, presentar a los genetistas esta traducción española de uno de los trabajos primordiales de Mendel.

Ha pasado un siglo, y el desarrollo acelerado de la citología, la genética y la tecnología, nos ha llevado de las experiencias inteligentes y bien planeadas de Mendel a la genética molecular de nuestros días. En esta centuria hemos avanzado desde los primitivos, pero fundamentales, conceptos de Mendel sobre los caracteres dominantes y los recesivos, que impresionan nuestros sentidos con el color de las flores, a través de la concepción de los genes, hasta ese maravilloso dinamismo en virtud del cual un gene da, desde su palacio cromosómico, una orden que trasmite con presteza el ácido ribonucleico mensajero, a las plantas de montaje citoplásmicas, en las que un rico arsenal enzimático con exquisita especificidad va uniendo un aminoácido tras otro a una cadena polipeptídica, siempre la misma, plegada siempre de igual manera, que conduce a la formación de una proteína, propia de la especie, dando así una expresión química a la transmisión de los caracteres hereditarios.

Estamos en plena marcha, quién sabe hasta dónde podrán penetrar nuestros hijos en los fugitivos secretos de los fenómenos vitales; pero ellos, como nosotros, sabrán detenerse un momento en el rodar del tiempo, para rendir homenaje a quienes les abrieron horizontes y les mostraron hechos nuevos.

Nosotros, ahora, hacemos una parada en el camino de los siglos, para rendir un homenaje al Abate Gregor Mendel, quien nos señaló el camino para saber de dónde venimos, por qué biológicamente somos como somos y cuáles serán los caminos por los que nos adentraremos en el futuro.

I. GONZÁLEZ GUZMÁN

Observaciones introductorias *

La experiencia de la fecundación artificial, tal como se realiza en plantas ornamentales para obtener nuevas variaciones en el color, ha conducido a los experimentos que se van a describir aquí. La notable regularidad con que reaparecen siempre las mismas formas híbridas cuando la fecundación se realiza entre las mismas especies indujo a ulteriores experimentos, cuyo objeto fue seguir el desarrollo de los híbridos en su descendencia.

A este objeto han dedicado parte de su vida con inagotable perseverancia, cuidadosos observadores como Kölreuter, Gärtner, Herbert, Lecoq, Wichura y otros. Especialmente Gärtner, en su trabajo *Die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche* (*La producción de híbridos en el reino vegetal*), ha recopilado observaciones muy valiosas; y muy recientemente Wichura publicó los resultados de unas profundas investigaciones en los híbridos del sauce. Que hasta ahora no haya sido formulada con éxito una ley general aplicable a la formación o al desarrollo de los híbridos no debe maravillar a nadie que conozca la extensión del trabajo y pueda apreciar las dificultades con que se tiene que luchar en experimentos de esta clase. Sólo podrá llegarse a una decisión final cuando dispongamos de los resultados de experimentos detallados, hechos en plantas de diversos órdenes.

Los que recopilen el trabajo hecho en este campo llegarán a la convicción de que entre los numerosos experimentos realizados, ninguno se ha llevado a cabo en extensión y en forma tales que hagan posible determinar el número de formas diferentes que aparecen en la descendencia de los híbridos, o que permitan clasificar estas formas con certeza por generaciones separadas, o bien establecer con precisión sus relaciones estadísticas.¹

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.

El trabajo presentado aquí reúne los resultados de un experimento detallado de este tipo. Este experimento se limitó, prácti-

* La traducción al inglés de la edición original fue hecha por la *Horticultural Society of London* y se reimprime, con el permiso del Consejo de la Sociedad, con notas de pie de página añadidas y pequeños cambios sugeridos por el profesor W. Bateson encerrados entre []. El trabajo original fue publicado por los *Verhandlungen naturforschender Verein in Brünn, Abhandlungen*, rv. 1865, que aparecieron en 1866.

¹ [A la clara concepción de estas tres necesidades primarias se debe todo el éxito de Mendel. Hasta donde llegan mis conocimientos, esta concepción era absolutamente nueva en sus días].

camente, a un pequeño grupo de plantas y ahora, después de 8 años de duración, está acabado en todos sus aspectos esenciales. Si el plan según el cual se llevaron a cabo los diversos experimentos es el más apropiado para alcanzar el objeto perseguido queda a la benévola decisión del lector.

Selección de las plantas experimentales

El valor de la utilidad de un experimento depende de lo apropiado que sea el material para el objeto con que se emplea y, por ello, en el caso que nos ocupa no carece de importancia qué plantas se emplean para experimentar y de qué manera se han llevado a cabo los experimentos.

La selección del grupo de plantas que debe emplearse para experimentos de esta clase debe hacerse con todo el cuidado posible, si se desea evitar desde el principio todo riesgo de obtener resultados dudosos.

Las plantas experimentales deben necesariamente:

1. Poseer caracteres diferenciales constantes.
2. Los híbridos de estas plantas deben, durante el periodo de floración, estar protegidos de la influencia de polen extraño o debe ser fácil protegerles de él.

Los híbridos y su descendencia no deben presentar preturbaciones marcadas en su fertilidad en generaciones sucesivas.

Si ocurriera durante los experimentos, sin darnos cuenta, la impregnación accidental con polen extraño conduciría a conclusiones completamente erróneas. La fertilidad reducida o la esterilidad completa de ciertas formas, tal como aparece en la descendencia de muchos híbridos, haría muy difíciles o imposibles los experimentos. Para descubrir en qué relaciones están las formas de los híbridos entre sí y respecto a sus progenitores parece ser necesario que todos los miembros de la serie desarrollada en cada generación sucesiva estén, *sin excepción*, sujetos a observación.

En un principio se prestó especial atención a las leguminosas, debido a su peculiar estructura floral. Se hicieron experimentos con varios miembros de esta familia que condujeron al resultado de que el género *Pisum* posee las cualidades necesarias.

Algunas formas completamente distintas de este género poseen caracteres que son constantes y fáciles de reconocer con seguridad; y cuando sus híbridos se cruzan entre sí producen descendencia totalmente fértil. Además, no es fácil que ocurra una perturbación por polen exterior, ya que los órganos fertilizadores están estrechamente envueltos dentro de la quilla y las ánteras re-

vientan dentro del capullo, de manera que el estigma queda recubierto de polen incluso antes de que se abra la flor. Esta circunstancia tiene especial importancia. Otras ventajas que merece la pena mencionar, son fácil cultivo de esta planta en el suelo y en tiestos también su periodo de crecimiento relativamente corto. La fecundación artificial es, ciertamente, un proceso algo laborioso, pero tiene casi siempre éxito. Para realizarla se abre el capullo antes de que esté completamente desarrollado, se elimina la quilla y con unas pinzas se extraen cuidadosamente todos los estambres; después de ello puede espolvorearse en seguida el estigma con el polen ajeno.

En total se obtuvieron de varios jardineros 34 variedades más o menos diferentes de guisantes que fueron sujetas a una prueba de dos años. En una variedad se observaron, entre un gran número de plantas todas iguales, unas pocas formas que eran marcadamente diferentes. Estas, no obstante, no variaron en el siguiente año y coincidían completamente con otra variedad obtenida del mismo jardinero; es indudable, por tanto, que las semillas se habían mezclado incidentalmente. Todas las demás variedades produjeron descendencias perfectamente constante e igual; por lo menos, no se observó ninguna diferencia durante la prueba de dos años. Para la fecundación, 22 de estas variedades se seleccionaron y cultivaron durante todo el periodo de los experimentos. Todas permanecieron constantes sin excepción.

Su clasificación sistemática es difícil e incierta. Si aceptamos la definición estricta de especies, según la actual sólo pertenecen a una misma especie los individuos que en idénticas circunstancias presentan precisamente caracteres similares, no habría dos de estas variedades que pudiera decirse que pertenecen a la misma especie. No obstante, según la opinión de los expertos, la mayor parte pertenece a la especie *Pisum sativum*, mientras que en el resto se consideran y clasifican, algunas como subespecies de *Pisum sativum* y otras como especies independientes, tales como *P. quadratum*, *P. saccharatum* y *P. umbellatum*. No obstante, la posición que se les puede asignar en un sistema de clasificación no importa para el objeto de los experimentos en cuestión. Hasta ahora, se ha visto que es posible trazar una línea definida entre los híbridos de especies y de variedades, lo mismo que ocurre entre las especies y variedades mismas.

División y distribución de los experimentos

Si se cruzan dos plantas que difieren constantemente en uno o varios caracteres, numerosos experimentos han demostrado que los caracteres comunes a ambas se transmiten sin cambio a los

híbridos y su descendencia, pero cada par de caracteres diferentes se une en el híbrido para formar un nuevo carácter, que en la descendencia de los híbridos suele ser variable. El objeto del experimento era observar estas variaciones en cada par de caracteres diferentes y deducir la ley según la cual aparecen en las generaciones sucesivas. Por consiguiente, el experimento se divide en tantos experimentos separados, como caracteres diferentes hay en las plantas experimentales.

Las varias formas de guisantes seleccionadas para cruzarlas mostraban diferencia de longitud y el color del tallo; en el tamaño y la forma de las hojas; la posición, color y tamaño de las flores; en la longitud del pedúnculo floral; en el color, tamaño y forma de las legumbres, en la forma y tamaño de las semillas; y en el color de la cubierta de las semillas y del albumen (cotiledones). Algunos de los caracteres indicados no pueden separarse de una manera precisa y segura, ya que la diferencia es de "más o menos", lo que a menudo es difícil de precisar. Tales caracteres no pudieron emplearse para experimentos separados; de éstos sólo pudieron realizarse con caracteres que se presenten clara y definidamente en las plantas. Por último, el resultado debe demostrar que todos ellos observan un comportamiento regular en sus uniones híbridas y si puede sacarse de estos hechos alguna conclusión respecto a los caracteres que poseen un significado subordinado en el tipo.

Los caracteres que se seleccionaron para los experimentos son:

1. *La diferencia en la forma de la semilla madura.* Estas son redondas o redondeadas, con las depresiones, si las presentan, en la superficie y siempre poco profundas; o son irregularmente angulosas y regularmente angulosas y profundamente rugosas (*P. quadratum*).

2. *La diferencia en el color del albumen de la semilla (endospermo).*² El albumen de las semillas maduras es amarillo pálido, de color amarillo brillante y naranja o... [de] un tinte verde más o menos intenso. Esta diferencia de color se ve fácilmente en las semillas como [=si] sus cubiertas son transparentes.

3. *La diferencia en el color de las cubiertas de la semilla.* Esta es blanca, carácter con el cual están constantemente correlacionadas las flores; o es gris, gris pardo, con o sin manchas violeta, en cuyo caso el color del estandarte es violeta, el de las alas púrpura y el tallo, en las axilas de las hojas, tiene un tinte

² [Mendel emplea los términos "albumen" y "endospermo", algo ligeramente, para indicar los cotiledones, que contienen sustancias alimenticias dentro de la semilla].

rojizo. Las cubiertas grises de las semillas se vuelven pardo obscuras en agua hirviendo.

4. *La diferencia en la forma de las legumbres maduras.* Estas son simplemente hinchadas, sin estrechamientos en ciertos puntos; o están profundamente constreñidas entre las semillas y son más o menos angulosas (*P. saccharatum*).

5. *Diferencia del color de las legumbres no maduras.* Son verde claro u oscuro, o amarillo vivo, en cuyo color participan los tallos, las venas de las hojas y el cáliz.³

6. *La diferencia en la posición de las flores.* Son axiales, esto es, están distribuidas a lo largo del tallo principal; o son terminales, esto es, reunidas en el extremo del tallo y dispuestas casi en falsa umbela; en este caso la parte superior del tallo tiene una sección más o menos ensanchada (*P. umbellatum*).⁴

7. *La diferencia en la longitud del tallo.* La longitud del tallo⁵ es muy variable en algunas formas; no obstante, es un carácter constante en cada una de ellas, ya que las plantas sanas, desarrolladas en el mismo suelo, sólo están sujetas a variaciones de este carácter sin importancia.

Para poder discriminar con certeza en los experimentos con este carácter, se cruzó siempre un eje más largo de 6 a 7 pies con otro más corto de 3/4 de pie a 1 1/2.

Cada par de caracteres diferenciales enumerados antes se unió por fecundación cruzada. Se hicieron de la

1ª prueba	60 fecundaciones sobre 15 plantas
2ª prueba	58 fecundaciones sobre 10 plantas
3ª prueba	35 fecundaciones sobre 10 plantas
4ª prueba	40 fecundaciones sobre 10 plantas
5ª prueba	23 fecundaciones sobre 5 plantas
6ª prueba	34 fecundaciones sobre 10 plantas
7ª prueba	37 fecundaciones sobre 10 plantas

³ Una especie posee la legumbre de bello color pardo-rojo, que al madurar se vuelve violeta y azul. Sólo el último año se empezaron pruebas con este carácter. Parece que no se publicaron los resultados de estos ulteriores experimentos. [Correns ha trabajado con esta variedad.]

⁴ [Este guisante se llama, a menudo, momia. Presenta ligera fasciación. La forma que yo conozco tiene el estandarte blanco y las alas salmón-rojo].

⁵ [En mi descripción de estos experimentos (*R.H.S. Journal*, vol. xxv, p. 54) comprendí mal este párrafo y tomé "axis" en el sentido de eje floral, en lugar de eje principal de la planta. La unidad de medida, por estar indicada en el original por una coma (,), yo la tomé sin fijarme como si significara una pulgada, pero evidentemente la traducción que se da aquí es la correcta].

De un cierto número de plantas de la misma variedad sólo se escogieron para la fecundación las más vigorosas. Las plantas débiles siempre dan resultados inciertos, debido a que incluso en la primera generación de híbridos, y todavía más en las siguientes, muchos de los descendientes o no florecen en absoluto o sólo forman unas pocas semillas defectuosas.

Además, en todos los experimentos se efectuaron cruzamientos recíprocos, de manera que la variedad que en un conjunto de fecundaciones sirvió como portadora de semillas en la otra serie se empleó como planta portadora de polen.

Las plantas se desarrollaron en suelos de jardín, unas pocas también en macetas, y se mantuvieron en su posición erguida normal mediante bastones, ramas de árboles y cordeles tendidos entre ellas. Para cada experimento se colocaron en un invernadero varias plantas en macetas durante el periodo de la floración, para servir de plantas testigo del experimento principal realizado a cielo abierto y controlar posibles perturbaciones producidas por insectos. Entre los insectos⁶ que visitan los guisantes el escarabajo *Bruchus pisi* podría ser perjudicial para los experimentos, si apareciera en número elevado. Se sabe que la hembra de esta especie pone los huevos en la flor y al hacer esto abre la quilla; sobre los tarsos de un ejemplar, que se cogió en una flor, con una lupa se podían ver claramente unos granos de polen. Debe mencionarse una circunstancia que posiblemente podría conducir a la introducción de polen extraño. Por ejemplo, ocurren algunos casos raros en los que ciertas partes de una flor, en otros aspectos completamente normal, tienen descubiertos parcialmente los órganos reproductores. También se ha observado un desarrollo defectuoso de la quilla, debido al cual el estigma y las anteras permanecen parcialmente descubiertos.⁷ También ocurre, a veces, que el polen no alcanza su perfecto funcionamiento. En este caso el pistilo se va alargando gradualmente durante el periodo de la floración, hasta que el extremo del estigma sale junto a la quilla. Este notable aspecto se ha observado también en híbridos entre *Phaseolus* y *Lathyrus*.

El riesgo de una falsa fecundación por polen extraño, es no obstante, muy ligero en *Pisum*, y no puede perturbar el resultado general. Entre más de 10,000 plantas que fueron cuidadosamente examinadas sólo hubo pocos casos en que indudablemente ocurrieron falsas fecundaciones. Ya que en el invernadero no se

⁶ [Es algo sorprendente que no se mencionen los *trips*, que pululan en las flores del guisante. Yo he llegado a la conclusión de que éstos constituyen una fuente real de error y veo que Laxton es de la misma opinión].

⁷ [Esto también ocurre en los guisantes de olor].

encontró nunca un caso de éstos, parece acertado suponer que *Bruchus pisi* y, posiblemente, también las anomalías de la estructura floral que se han descrito, fueron la causa.

[F₁] *Las formas de los híbridos*⁸

Los experimentos que se hicieron en años previos con plantas ornamentales ya han suministrado pruebas de que los híbridos, por regla general, no son exactamente intermedios entre las especies paternas. En algunos de los caracteres más notables, por ejemplo, los que se refieren a la forma y el tamaño de las hojas, la pubescencia de varias partes, etcétera, casi siempre se presentan formas intermedias; en otros casos, no obstante, uno de los dos caracteres paternos predomina tanto, que es difícil o completamente imposible detectar el otro en el híbrido.

Esto es precisamente lo que ocurre en los híbridos del guisante. En cada uno de los 7 cruzamientos, el carácter de los híbridos⁹ se parece a una de las formas paternas tan estrechamente, que el otro o bien escapa totalmente a la observación o no puede detectarse con seguridad. Esta circunstancia es de gran importancia para determinar y clasificar las formas que aparecen en la descendencia de los híbridos. En lo sucesivo, en este trabajo, los caracteres que se transmiten completos o casi sin cambio en la hibridación, y constituyen por lo tanto los caracteres del híbrido, se denominan *dominantes* y los que quedan latentes en el proceso, *recesivos*. Se ha escogido el término “recesivos” porque los caracteres así designados se retiran o desaparecen completamente en los híbridos pero, no obstante, reaparecen sin cambiar en su descendencia, como se demostrará más adelante.

Además, en todos los experimentos se demostró que no importa si el carácter dominante pertenece al progenitor portador de las semillas o del polen; la forma del híbrido es la misma en ambos casos. Este interesante hecho fue también señalado por Gärtner, quien hace observar que incluso el tráfico más experto no sería capaz de determinar, en un híbrido, cuál de las dos especies paternas fue la portadora de las semillas o del polen.¹⁰

De los caracteres diferenciales que se emplearon en los experimentos son dominantes los siguientes:

⁸ [Mendel a lo largo de su trabajo habla de guisantes, obtenidos por fecundación cruzada, llamándolos “híbridos”, término que muchos limitan a la descendencia de dos especies distintas. Él, como explica, considera que esto es sólo cuestión de grado].

⁹ [Nótese que Mendel, con verdadera penetración, evita hablar del carácter híbrido como “transmitido” por uno de los padres así evita el error que prevalece en las antiguas concepciones de la herencia].

¹⁰ [Gärtner, p. 223].

1. La forma redonda o redondeada de las semillas, con o sin depresiones poco profundas.
2. La coloración amarilla del albumen de las semillas (cotiledones).
3. El color de la cubierta de las semillas gris, gris pardo o pardo de cuero, asociado con flores rojo violeta y manchas rojizas en las axilas de las hojas.
4. La forma simplemente hinchada de la legumbre.
5. La coloración verde de la legumbre no madura, asociada con el mismo color de los estambres, las venas de las hojas y el cáliz.
6. La distribución de las flores a lo largo del tallo.
7. La mayor longitud del tallo.

Respecto a este carácter debe decirse que el tallo más largo de los progenitores suele ser superado por el híbrido, hecho que posiblemente sólo puede atribuirse a la mayor exuberancia que aparece en todos los órganos de las plantas cuando se cruzan tallos de longitudes muy diferentes. Así, por ejemplo, en repetidos experimentos, tallos de 1 pie y 6 pies produjeron, sin excepción híbridos cuya longitud variaba entre 6 pies y 7½ pies.

Las semillas híbridas, en los experimentos sobre el color de la cubierta de la semilla, son a menudo manchadas y a veces las manchas son coalescentes formando pequeñas huellas azul violeta. El manchado también aparece, frecuentemente, cuando no es un carácter paterno.¹¹

La forma de las semillas de los híbridos y de albumen (color) se desarrollan inmediatamente después de la fecundación artificial, por la mera influencia del polen extraño. Por lo tanto, pueden observarse incluso en el primer año del experimento, mientras que todos los demás caracteres, naturalmente, sólo aparecen el siguiente año, en las plantas que se han desarrollado a partir de las semillas cruzadas.

[F₂] *La generación (criada) de los híbridos*

En esta generación reaparecen, junto con los caracteres dominantes, también los recesivos con sus peculiaridades completamente desarrolladas y esto ocurre en una proporción media de tres a uno completamente definida, de manera que de cada cuatro plantas de esta generación tres presentan el carácter dominante

¹¹ [Esto se refiere a las cubiertas de las semillas formadas en plantas F₁].

y una el recesivo. Esto se refiere, sin excepción, a todos los caracteres que se investigaron en los experimentos. La forma angulosa y rugosa de las semillas, el color verde del albumen, el color blanco de la cubierta de las semillas y de las flores, las constricciones de las legumbres, el color amarillo de la legumbre no madura, del tallo, del cáliz y de la venación de las hojas, la forma de umbela de la inflorescencia y los tallos enanos, reaparecen todos en la proporción numérica dada, sin alteraciones esenciales. *En ningún experimento que observaron formas de tránsito.*

Ya que los híbridos obtenidos de cruzamientos recíprocos se forman igualmente y no presentan diferencias apreciables en su desarrollo subsiguiente, los resultados (de los cruzamientos recíprocos) pueden reunirse en cada experimento. El número relativo que se obtuvo de cada par de caracteres diferenciales es el siguiente:

Exp. 1. Forma de la semilla. — De 253 híbridos se obtubieron 7,324 semillas en el segundo año de prueba. Entre ellas había 5,474 redondas o redondeadas y 1,850 angulosas rugosas. De ello se deduce la proporción de 2,96:1.

Exp. 2. Color del albumen. — 258 plantas produjeron 8,023 semillas, 6,002 amarillas y 2,001 verdes; su proporción, por lo tanto, es de 3,01 a 1.

En estos dos experimentos cada legumbre produjo, por lo regular, dos clases de semillas. En las legumbres bien desarrolladas, que contenían por término medio de seis a nueve semillas, ocurrió a menudo que todas las semillas eran redondas (Exp. 1) o todas amarillas (Exp. 2); por otra parte, no se observaron nunca más de cinco semillas rugosas o de cinco semillas verdes en una misma legumbre. No parece tener importancia que las legumbres se desarrollen antes o después en el híbrido, ni que se formen sobre el eje principal o sobre el lateral. En algunas plantas sólo se desarrollaron unas pocas semillas en las legumbres en que se formaron primero y, éstas, sólo poseían uno de los dos caracteres, pero en las legumbres que se desarrollaron luego se conservaron las proporciones normales.

Lo mismo que en diferentes legumbres, también varió la distribución de los caracteres en plantas diversas. A manera de ilustración pueden servir los 10 primeros individuos de las dos series de experimentos.

Como extremos de la distribución en una planta de los dos caracteres de las semillas, se observaron en el Experimento 1, por ejemplo, en un caso 43 redondas y sólo 2 angulosas y en otro 14 semillas redondas y 15 angulosas. En el Experimento 2 hubo

un caso de 32 semillas amarillas y sólo 1 verde, pero también uno con 20 amarillas y 16 verdes.

EXPERIMENTO 1		
Forma de la semilla		
Plantas	Redondas	Angulosas
1	45	12
2	27	8
3	24	7
4	19	10
5	32	11
6	26	6
7	88	24
8	22	10
9	28	6
10	25	7

EXPERIMENTO 2	
Color del albumen	
Amarillo	Verde
25	11
32	7
14	5
70	27
24	13
20	6
32	13
44	9
50	14
44	18

Estos dos experimentos son importantes para determinar las proporciones medias, debido a que demuestran que si el número de plantas experimentales es menor pueden ocurrir muy considerables oscilaciones. Al contar las semillas, especialmente en el Exp. 2, se requiere algún cuidado, ya que en algunas de las semillas de muchas plantas el color verde del albumen está menos desarrollado y, al principio, puede pasar fácilmente desapercibido. Esta desaparición parcial de la coloración verde no tiene conexión con el carácter híbrido de las plantas, ya que ocurre visiblemente en la variedad paterna. Esta peculiaridad [decoloración] se limita además al individuo y no la hereda de la descendencia. En las plantas exuberantes se notó frecuentemente este rasgo. Las semillas dañadas por insectos durante su desarrollo varían a menudo de color y de forma, pero, con un poco de práctica para clasificarlas, se evitan fácilmente los errores. Es casi superfluo decir que las legumbres deben permanecer en la planta hasta que se hayan madurado completamente la forma y el color de las semillas.

Exp. 3. Color de la cubierta de la semilla. — Entre 929 plantas 705 tenían flores rojo violeta y cubiertas de las semillas gris pardo; 224 tenían flores blancas y cubiertas de las semillas blancas, dando una proporción de 3,15 a 1.

Exp. 4. Forma de las legumbres. — De 1,181 plantas 882 tenían las legumbres simplemente hinchadas y 299 las tenían con constricciones. Proporción resultante 2,95 a 1.

Exp. 5. Color de las legumbres no maduras. — El número de plantas probadas fue de 580, de las cuales 428 tenían legumbres verdes y 152 las tenían amarillas. Por consiguiente estaban en la proporción de 2,82 a 1.

Exp. 6. Posición de las flores. — Entre 858 casos, 651 tenían inflorescencias axiales y 207 terminales. Proporción, 3,14 a 1.

Exp. 7. Longitud del tallo. — De 1,064 plantas, en 787 casos el tallo fue largo y en 277 corto. Por consiguiente, la proporción fue de 2,84 a 1. En este experimento las plantas enanas fueron cuidadosamente trasplantadas a un suelo especial. Esta precaución era necesaria, ya que de otro modo hubieran perecido por quedar cubiertas por sus parientes altos. Incluso en sus fases más juveniles pueden reconocerse fácilmente por su porte compacto y por su follaje verde oscuro.¹²

Si ahora se reúnen los resultados de todos los experimentos, se encuentra, para el conjunto de formas con caracteres dominantes y recesivos, una proporción media de 2,98 a 1, o sea de 3 a 1.

El carácter dominante puede tener aquí una *doble significación*: a saber, la de un carácter paterno o la de un carácter híbrido.¹³ En cada caso particular, sólo puede determinarse en la generación siguiente cuál de las dos significaciones tiene. Cuando se trata de un carácter paterno debe pasar sin cambio a toda la descendencia; como carácter híbrido, por otra parte debe mantener el mismo comportamiento que en primera generación [F_2].

[F_3] *La segunda generación (criada) de los híbridos*

Las formas que en la primera generación [F_2] presentan el carácter recesivo no varían más en la segunda generación [F_3] en lo que a este carácter se refiere; su descendencia permanece constante.

Es distinto el comportamiento de las que poseen el carácter dominante en la primera generación [descendientes de híbridos]. De éstas, dos tercios producen descendencia con el carácter dominante y el recesivo en la proporción de 3 a 1 y, por lo tanto, muestran exactamente la misma proporción que las formas híbridas, mientras que sólo un tercio conserva constante el carácter dominante.

Los distintos experimentos produjeron los siguientes resultados:

Exp. 1. Entre 565 plantas desarrolladas a partir de semillas redondas de la primera generación, 193 produjeron sólo semillas redondas y permanecieron, por lo tanto, constantes en este carácter; 372, no obstante, dieron semillas redondas y angulosas en la proporción de 3 a 1. Por lo tanto, el número de híbridos, comparado con el de constantes, es de 1,93 a 1.

¹² [Esto también es así en los guisantes de olor enanos "Cupid"].

¹³ [Este párrafo considera el carácter híbrido como algo incidental en el híbrido y no "transmitido" a él —una concepción exacta y fundamental—, probablemente expresada aquí por primera vez].

Exp. 2. De las 519 plantas desarrolladas de semillas cuyo albu-men era amarillo en la primera generación, 166 produjeron se-millas exclusivamente amarillas, mientras que 353 produjeron semillas amarillas y verdes en la proporción de 3 a 1. Por lo tanto, resultó una separación entre plantas híbridas y formas constantes en la proporción de 2,13 a 1.

En los siguientes experimentos que seleccionaron por cada prueba 100 plantas que representaban el carácter dominante en la primera generación y para dilucidar el significado de esto se cultivaron 10 semillas de cada una de ellas.

Exp. 3. La descendencia de 36 plantas produjo exclusivamente semillas con cubierta gris pardo, mientras que en la descendencia de 64 plantas algunas la tenían gris pardo y otras blanca.

Exp. 4. La descendencia de 29 plantas tuvo solamente las legumbres simplemente hinchadas; en la descendencia de 71, por otra parte, algunas las tenían hinchadas y otras con constricciones.

Exp. 5. La descendencia de 40 plantas sólo dio legumbres ver-des; en los descendientes de 60 plantas algunas las tenían verdes y otras amarillas.

Exp. 6. La descendencia de 33 plantas tenían sólo flores axiales; en la descendencia de 67, por otra parte, algunas tenían flores axiales y otras terminales.

Exp. 7. La descendencia de 28 plantas heredó el tallo largo, y parte de la de 72 plantas tenía el tallo largo y parte corto.

En todos estos experimentos hubo cierto número de plantas que dio en su descendencia constantemente el carácter dominante. Para determinar la proporción en que se presentan las formas con carácter constantemente persistente, tienen especial importancia los dos primeros experimentos, ya que en ellos puede compararse un mayor número de plantas. Las proporciones de 1,93 a 1 y 2,13 a 1 dan conjuntamente, casi exactamente la proporción media de 2 a 1. El sexto experimento dio un resultado en completa concordancia; en los demás la proporción varía más o menos, como cabía esperar por ser menor el número de las 100 plantas probadas. Se repitió el experimento 5, que muestra la mayor desviación y, entonces, en lugar de la proporción de 60 a 40, resultó la de 65 a 35. *Por tanto, resulta que la proporción media de 2 a 1 está fijada con certeza.* Por consiguiente está demostrado que, de las formas que poseen el carácter dominante de la primera generación, dos tercios tienen el carácter híbrido, mientras que un tercio permanece constantemente con el carácter dominante.

La proporción de 3 a 1, según la cual se distribuye el carácter dominante y el recesivo en la primera generación se convierte, por tanto, en todos los experimentos, en la proporción de 2 : 1 : 1 si el carácter dominante se diferencia según que signifique un carácter híbrido o paterno. Ya que los miembros de la primera generación [F_2] proceden directamente de la semilla de los híbridos [F_1], *resulta ahora claro que los híbridos forman semillas que tienen el uno o el otro de los dos caracteres diferenciales*,¹⁴ *y de éstos la mitad vuelven a desarrollar la forma híbrida, mientras que la otra mitad produce plantas que permanecen constantes y reciben el carácter dominante o el recesivo [respectivamente] en igual número.*

Las generaciones subsiguientes (obtenidas) de los híbridos

Las proporciones en que se desarrollan y segregan los descendientes de los híbridos en la primera y segunda generación, probablemente son las mismas en toda la descendencia subsiguiente. Los experimentos 1 y 2 ya se han llevado a cabo durante seis generaciones, los 3 y 7 durante cinco y los 4, 5 y 6 durante cuatro, habiéndose continuado estos experimentos a partir de la tercera generación con un número pequeño de plantas, y no se han encontrado desviaciones perceptibles de la regla. La descendencia de los híbridos segregó en cada generación en la proporción de 2 : 1 : 1, entre híbridos y formas constantes.

Si se simboliza por A uno de los caracteres constantes, por ejemplo el dominante y por a el recesivo, y por Aa la forma híbrida en que están reunidos los dos, la expresión

$$A + 2 Aa + a$$

presenta los términos de la serie de la descendencia de los híbridos por dos caracteres diferenciales.

La observación hecha por Gärtner, Kölreuter y otros, de que los híbridos tienden a revertir a las formas paternas, también se confirma en los experimentos descritos. Se ve que el número de híbridos que se originan de una fecundación y su descendencia de generación en generación comparado con el número de formas que se hacen constantes, disminuye continuamente, pero, no obstante, no pueden desaparecer por completo. En el siguiente resumen, en el que A y a indican de nuevo los caracteres paternos y Aa las formas híbridas, se da la proporción del número de descendientes en cada generación, si suponemos que la fertilidad

¹⁴ Este es el principio de la segregación (véase el capítulo 3).

media es igual en todas las plantas de todas las generaciones y si, además, la mitad de las semillas que forma cada híbrido vuelve a formar híbridos, mientras que la otra mitad es constante para ambos caracteres, que aparecen en igual proporción. Para ser breve, puede suponerse que cada planta, y cada generación, sólo produce 4 semillas.

En la décima generación, por ejemplo, $2^n - 1 = 1.023$. Resulta, por tanto, que cada 2,048 plantas que se originen en esta generación 1,023 tienen el carácter dominante constante, 1,023 el recesivo constante y sólo hay dos híbridos.

Generación	A	Aa	a	Proporciones
				A:Aa: a
1	1	2	1	1: 2: 1
2	6	4	6	3: 2: 3
3	28	8	28	7: 2: 7
4	120	16	120	15: 2: 15
5	496	32	496	31: 2: 31
n				$2^n - 1$: 2: $2^n - 1$

La descendencia de híbridos en los que se hallan asociados varios caracteres diferenciales

En los experimentos descritos antes se emplearon plantas que sólo diferían en un carácter esencial.¹⁵ La tarea inmediata consistió en dilucidar si la ley del desarrollo, descubierta en éstos, es aplicable a cada pareja de caracteres diferenciales cuando varios caracteres diversos se han unido por cruzamiento en un híbrido. En estos casos, en lo que se refiere a la forma de los híbridos, los experimentos demostraron siempre que éstos invariablemente se aproximan más al progenitor que tiene mayor número de caracteres dominantes. Si, por ejemplo, la planta productora de las semillas tiene el tallo corto, flores terminales blancas y legumbres simplemente hinchadas; la planta productora de polen, por otra parte, un tallo largo, flores rojo violeta distribuidas a lo largo del tallo y legumbres con estrechamientos; el híbrido se parece a progenitor productor de las semillas sólo en la forma de la legumbre; en los otros caracteres concuerda con el progenitor

¹⁵ [Esta afirmación de Mendel, a la luz de los conocimientos actuales se presta a malas interpretaciones. Aunque su trabajo patentiza que pueden existir tales variedades, es muy improbable que Mendel hubiera logrado encontrar 7 pares de variedades tales que los miembros de cada pareja difirieran, uno de otro, sólo por un carácter importante (*wesentliches Merkmal*). La cuestión tiene, probablemente, pocas consecuencias prácticas y teóricas, pero se pone un énfasis un poco acentuado en "*wesentlich*".]

productor del polen. Si uno de los dos tipos paternos poseyera sólo caracteres dominantes, entonces el híbrido apenas se distinguiría de él, si es que se distinguía en algo.

Se hicieron dos experimentos con un número considerable de plantas. En el primer experimento las plantas paternas diferían en la forma de la semilla y en el color del albumen; en el segundo en la forma de la semilla, en el color del albumen y en el color de la cubierta de las semillas. Los experimentos con caracteres de las semillas dan resultados más sencillos y más seguros.

Para facilitar el estudio de los datos de estos experimentos, los diferentes caracteres de la planta productora de semillas se indicarán por A, B, C, y los de la productora de polen por a, b, c y las formas híbridas de los caracteres por Aa, Bb y Cc.

Experimento 1

AB, progenitores productores de las semillas;	ab, progenitores productores de polen;
A, forma redonda;	a, forma rugosa;
B, albumen amarillo.	b, albumen verde.

Las semillas fecundadas resultaron redondas y amarillas como las de las plantas paternas productoras de semillas. Las desarrolladas luego produjeron semillas de cuatro clases, que frecuentemente se presentaban en una misma legumbre. En total, se obtuvieron 556 semillas de 15 plantas y en éstas había:

315 redondas y amarillas,
101 rugosas y amarillas,
108 redondas y verdes,
32 rugosas y verdes.

Todas se sembraron el siguiente año. Once de las semillas redondas y amarillas no produjeron plantas, y tres plantas no formaron semillas. En el resto:

38 tenían semillas redondas y amarillas	AB
65 semillas redondas amarillas y verdes	ABb
60 semillas redondas amarillas y rugosas amarillas	AaB
138 redondas amarillas y verdes, rugosas amarillas y verdes	AaBb

96 plantas resultantes de las semillas rugosas amarillas formaron semillas, de las cuales:

28 sólo tenían semillas amarillas rugosas	aB
68 semillas rugosas amarillas y verdes	aBb

De las 108 semillas verdes redondas, 102 plantas resultantes fructificaron, de las cuales:

35 sólo tenían semillas redondas y verdes	<i>Ab</i>
67 semillas verdes redondas y rugosas	<i>Aab</i>

Las semillas rugosas verdes produjeron 30 plantas que produjeron todas las semillas con los mismos caracteres; permanecieron constantes *ab*.

En la descendencia de los híbridos aparecieron, por tanto, nueve formas diferentes, algunas de ellas en números muy desiguales. Cuando éstas se recopilaron y ordenaron se obtuvo:

38 plantas con el signo <i>AB</i>
35 plantas con el signo <i>Ab</i>
28 plantas con el signo <i>aB</i>
30 plantas con el signo <i>ab</i>
65 plantas con el signo <i>ABb</i>
68 plantas con el signo <i>aBb</i>
60 plantas con el signo <i>AaB</i>
67 plantas con el signo <i>AaB</i>
138 plantas con el signo <i>AaBb</i>

El conjunto de formas puede clasificarse en tres grupos, esencialmente diferentes. El primero incluye los que tienen los signos *AB*, *Ab*, *aB* y *ab*; es el único que posee caracteres constantes y no vuelve a variar en la generación siguiente. Cada una de estas formas aparece, por término medio, 33 veces. El segundo grupo incluye los signos *ABb*, *aBb*, *Aab*: éstos son constantes en un carácter e híbridos en el otro y en la próxima generación sólo varían en el carácter híbrido. Cada uno de éstos aparece por término medio 65 veces. La forma *AaBb* se presenta 138 veces: es híbrida en ambos caracteres, y se comporta exactamente como los híbridos de los cuales procede.

Si se comparan los números en que aparecen las formas pertenecientes a estas clases, son evidentes las proporciones 1, 2, 4. Los números 38, 65, 138 se aproximan mucho a los números de la proporción 33, 66, 132.

La serie de desarrollo está formada, pues, por nueve clases, de las cuales cuatro aparecen siempre y son constantes en los dos caracteres; las formas *AB*, *ab*, se parecen a las formas paternas, las otras dos presentan combinaciones entre los caracteres reunidos *A*, *a*, *B*, *b*, cuyas combinaciones también es posible que sean constantes. Cuatro clases aparecen siempre dos veces y son constantes en un carácter e híbridadas en el otro. Una clase aparece cuatro veces y es híbrida en ambos caracteres. Por consiguiente,

la descendencia de los híbridos, si se combinan dos clases de caracteres diferentes, está representada por la expresión.

$$AB + Ab + aB + ab + 2ABb + 2aBb + 2AaB + 2Aab + 4AaBb$$

No hay duda de que esta expresión es una serie combinatoria en la que las dos expresiones de los caracteres *A* y *a*, *B* y *b*, están combinadas. Llegamos al número completo de clases de la serie, combinando las expresiones:

$$\begin{array}{l} A + 2Aa + a \\ B + 2Bb + b \end{array}$$

Experimento 2

ABC, plantas productoras de semillas;	abc, plantas productoras de polen;
A, forma redonda;	a, forma rugosa,
B, albumen amarillo;	b, albumen verde;
C, cubierta de la semilla gris parda;	c, cubierta de la semilla blanca.

Este experimento se realizó exactamente de la misma manera que el anterior. De todos los experimentos fue el que requirió más tiempo y cuidados. De 24 híbridos, se obtuvieron en total 687 semillas; éstas eran todas manchadas, gris pardo o verde gris, redondas o angulosas.¹⁶ A partir de éstas, el año siguiente fructificaron 639 plantas y, según las investigaciones ulteriores demostraron, entre ellas había:

8 plantas ABC	45 plantas ABbCc	22 plantas ABCc	78 plantas AaBbCc
14 plantas ABc	36 plantas aBbCc	17 plantas AbCc	
9 plantas AbC	38 plantas AaBCc	25 plantas aBCc	
11 plantas Abc	40 plantas AabCc	20 plantas abCc	
8 plantas aBC	49 plantas AaBbC	15 plantas ABbC	
10 plantas aBc	48 plantas AaBbc	18 plantas ABbc	
10 plantas abC		19 plantas aBbC	
7 plantas abc		24 plantas aBbc	
		14 plantas AaBC	
		18 plantas AaBc	
		20 plantas AabC	
		16 plantas Aabc	

¹⁶ [Nótese que Mendel en este caso no precisa el color de los cotiledones de los primeros cruzamientos; puesto que las cubiertas eran gruesas, no podía haberlo visto sin abrir las semillas o pellarlas].

La expresión completa contiene 27 términos. De éstos, 8 tienen los caracteres constantes, y cada uno aparece por término medio 10 veces; 12 son constantes en dos caracteres e híbridos en el tercero, cada uno aparece por término medio 19 veces; 6 son constantes en un carácter e híbridos en los otros dos, cada uno aparece por término medio 43 veces; una forma aparece 78 veces y es híbrida por todos los caracteres. Las proporciones 10, 19, 43, 78 concuerdan tan estrechamente con las proporciones 10, 20, 40, 80 ó 1, 2, 4, 8, que estos últimos indudablemente son los verdaderos valores.

El desarrollo de los híbridos, cuando los progenitores originales difieren en tres caracteres, está, por tanto, de acuerdo con la siguiente expresión:

$$\begin{aligned} &ABC + ABc + AbC + Abc + aBC + aBc + abC + abc \\ &+ 2ABcC + 2AbCc + 2aBCc + 2abCc + 2ABbC + 2ABbc \\ &+ 2aBbC + 2aBbc + 2AaBC + 2AaBc + 2AabC + 2Aabc \\ &+ 4AbbCc + 4aBbCc + 4AaBcC + 4AabCc + 4AaBbC \\ &+ 4AaBcC + 8ABabCc. \end{aligned}$$

En este caso se trata de una serie combinatoria en que las expresiones de los caracteres A y a, B y b, C y c, están reunidas. Las expresiones

$$\begin{aligned} &A + 2Aa + a \\ &B + 2Bb + b \\ &C + 2Cc + c \end{aligned}$$

dan todas las clases de la serie. Se presentan las combinaciones constantes que son posibles entre los caracteres A, B, C, a, b, c; dos de ellas, ABC y abc, se parecen a las cepas paternas originales.

Además, se hicieron otros experimentos con un número menor de plantas experimentales, en los cuales los restantes caracteres se unieron de dos en dos y de tres en tres en los híbridos: todos produjeron aproximadamente los mismos resultados. Por tanto, no hay duda de que a todos los caracteres que intervinieron en los experimentos se aplica el principio de que la *descendencia de los híbridos, en que se combinan varios caracteres esenciales diferentes, presenta los términos de una serie de combinaciones, que resulta de la reunión de las series de desarrollo de cada pareja de caracteres diferenciales*. Al mismo tiempo se demuestra que la *relación de cada pareja de caracteres diferentes en la unión híbrida es independiente de las otras diferencias que presentan las dos cepas paternas originales*.¹⁷

¹⁷ Este es el principio de la transmisión independiente (véase capítulo 6).

Si n representa el número de caracteres diferenciales en las dos cepas originales, 3^n da el número de términos de la serie de combinaciones, 4^n el número de individuos que pertenecen a la serie y 2^n el número de uniones que permanecen constantes. Por lo tanto, la serie contiene, si las cepas originales difieren en cuatro caracteres, $3^4 = 81$ clases, $4^4 = 256$ individuos y $2^4 = 16$ formas constantes; o, lo que es lo mismo, de cada 256 descendientes de los híbridos hay 81 combinaciones diferentes, 16 de las cuales son constantes.

Todas las combinaciones constantes posibles en los guisantes por la combinación de los siete caracteres diferenciales indicados, se obtuvieron realmente por cruzamientos repetidos. Su número se obtiene por $2^7 = 128$. Con ello se obtiene simultáneamente la prueba práctica de *que los caracteres constantes que aparecen en las diferentes variedades de un grupo de plantas pueden obtenerse en todas las asociaciones posibles según las leyes [matemáticas] de la combinatoria, mediante repetidas fecundaciones artificiales.*

En lo que se refiere al tiempo de floración de los híbridos, los experimentos todavía no han concluido. No obstante, ya puede decirse que el tiempo queda situado casi exactamente entre el de los progenitores productores de las semillas y del polen; y que la constitución de los híbridos respecto a este carácter sigue, probablemente, la regla indicada en el caso de los demás caracteres. Las formas que se han seleccionado para experimentos de esta clase deben presentar una diferencia por lo menos de 20 días en el tiempo medio de floración de la una respecto al de la otra; además, al sembrarse las semillas deben colocarse todas a la misma profundidad en la tierra, para que germinen simultáneamente. También, durante todo el periodo de floración deben tenerse en cuenta las variaciones más importantes en temperatura y el parcial adelanto o retraso de la floración que puede resultar de ello. Es evidente que estos experimentos presentan muchas dificultades y que necesitan gran atención.

Si tratamos de recopilar en forma breve los resultados conseguidos, vemos que los caracteres diferenciales que admiten un reconocimiento fácil y seguro en las plantas experimentales, se comportan todos exactamente igual en sus asociaciones híbridas. La descendencia de los híbridos de cada pareja de caracteres diferenciales es la mitad otra vez híbrida, mientras que la otra mitad es constante, habiendo igual proporción con los caracteres de la planta productora de semillas que con los de la productora del polen, respectivamente. Si se combinan en un híbrido varios caracteres diferenciales por fecundación cruzada, la descendencia resultante forma los términos de una serie combina-

toria que resulta de la reunión de las series combinatorias de cada pareja de caracteres diferenciales.

La uniformidad de comportamiento que muestran el conjunto de caracteres sometidos a experimento, permite y justifica completamente, la aceptación del principio de que existe una relación semejante en otros caracteres que aparecen menos claramente definidos en las plantas y que, por lo tanto, no pudieron incluirse en los diversos experimentos. Un experimento con pedúnculos de longitudes diferentes dio, en conjunto, resultados muy satisfactorios, aunque la diferenciación y la disposición sería de las formas no pudiera realizarse con la seguridad que es indispensable para que el experimento sea correcto.

Las células reproductoras de los híbridos

Los resultados de los experimentos descritos previamente condujeron a nuevos experimentos, los resultados de los cuales parecen apropiados para sacar algunas conclusiones respecto a la constitución de las células huevo y del polen de los híbridos. *Pisum* nos resuelve un punto clave por la circunstancia de que en la descendencia de los híbridos aparecen formas constantes y de que esto ocurra también para todas las combinaciones de los caracteres asociados. Según indican hasta ahora los experimentos, encontramos en todos los casos confirmado que sólo puede formarse descendencia uniforme cuando la célula huevo y el polen fecundante tienen iguales caracteres, de manera que ambos estén provistos de materiales para crear individuos completamente similares, como en el caso de la fecundación normal en las especies puras. Por consiguiente, debemos aceptar como cierto que en la producción de formas constantes en las plantas híbridas también deben actuar factores exactamente iguales. Ya que las varias formas constantes son producidas por *una* planta, o incluso por *una* flor de una planta, parece lógico concluir que en los ovarios de los híbridos se forman tantas clases de células huevo, y en las anteras tantas clases de polen, como formas de combinaciones constantes son posibles y que estas células huevo y de polen tienen una composición interna concordante con la de las formas separadas.

De hecho, es posible demostrar teóricamente que esta hipótesis sería completamente suficiente para explicar el desarrollo de los híbridos en las diversas generaciones, si pudiésemos al mismo tiempo suponer que en los híbridos las varias clases de células huevo y de polen se forma, por término medio, en igual número.¹⁸

¹⁸ [Este párrafo y el precedente contienen la esencia de los principios mendelianos de la herencia].

Para someter estas suposiciones a una prueba experimental, se proyectó el siguiente experimento. Dos tipos que eran constantemente diferentes en la forma de la semilla y en el color del albumen se unieron por fecundación.

Si los caracteres diferenciales se indican de nuevo por *A*, *B*, *a*, *b*, tenemos:

<i>AB</i> , progenitor productor de semillas;	<i>ab</i> , progenitor productor de polen;
<i>A</i> , forma redondeada;	<i>a</i> , forma angulosa;
<i>B</i> , albumen amarillo.	<i>b</i> , albumen verde.

Las semillas fecundadas artificialmente se sembraron junto con varias semillas de ambas cepas originales y se escogieron los ejemplares más vigorosos para verificar cruzamientos recíprocos. Se fecundaron:

1. Los híbridos con el polen *AB*.
2. Los híbridos con el polen *ab*.
3. *AB* con el polen de los híbridos.
4. *ab* con el polen de los híbridos.

En cada uno de estos cuatro experimentos se fecundaron todas las flores de tres plantas. Si la teoría anterior es correcta, deberían desarrollarse a partir de las células huevo híbridas y de los granos de polen de las formas *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*, y deberían combinarse:

1. Las células huevo *AB*, *Ab*, *aB*, *ab* con las células de polen *AB*.
2. Las células huevo *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*, con las células de polen *ab*.
3. Las células huevo *AB* con las células de polen *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*.
4. Las células huevo *ab* con las células de polen *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*.

De cada uno de estos experimentos podrían resultar sólo las siguientes formas:

1. *AB*, *ABb*, *AaB*, *AaBb*.
2. *AaBb*, *Aab*, *aBb*, *ab*.
3. *AB*, *ABb*, *AaB*, *AaBb*.
4. *AaBb*, *Aab*, *aBb*, *ab*.

Si, además, las varias formas de células huevo y de polen de los híbridos se produjeran, por término medio, en igual número,

en cada experimento las cuatro combinaciones indicadas deberían estar en la misma proporción entre sí. No obstante, no era de esperar una concordancia perfecta en las relaciones numéricas ya que en cada fecundación, incluso en los casos normales, quedaron sin desarrollar o murieron luego, algunas células huevo e incluso muchas de las semillas bien formadas no germinaron al ser sembradas. La suposición anterior está limitada también por el hecho de que, si bien requiere la formación de igual número de las varias clases de células huevo y de polen, no requiere que esto se cumpla en cada híbrido con exactitud matemática.

El primero y el segundo experimento tenían como primer objetivo probar la composición de las células huevo de los híbridos, mientras que el tercero y el cuarto experimento se hicieron para decidir la de las células del polen.¹⁹ Como lo indica la demostración anterior, el primer y el tercer experimento deberían producir precisamente las mismas combinaciones que el segundo y el cuarto experimento e incluso en el segundo año el resultado debería ser parcialmente visible en la forma y en el color de las semillas fecundadas artificialmente. En el primero y en el tercer experimentos, los caracteres dominantes de la forma y del color, *A* y *B*, aparecen en cada unión y son en parte constantes y en parte están en unión híbrida con los caracteres recesivos *a* y *b*, por cuya razón deben imprimir sus peculiaridades sobre todas las semillas. Por lo tanto, todas las semillas deberían ser redondas y amarillas, si la teoría estuviese justificada. En el segundo y en el cuarto experimentos, por otra parte, una unión es híbrida en la forma y en el color, y por consiguiente las semillas son redondas y amarillas; otra es híbrida en la forma pero es constante en el carácter recesivo del color, por lo que las semillas son redondas y verdes; la tercera es constante en el carácter recesivo de la forma, pero es híbrida en el color, por consiguiente las semillas son angulosas y amarillas; la cuarta es constante en ambos caracteres recesivos, de manera que las semillas son angulosas y verdes. Por consiguiente, en estos dos experimentos eran de esperar cuatro clases de semillas —a saber— redondas y amarillas, redondas y verdes, angulosas y amarillas, angulosas y verdes.

La cosecha cumplió completamente estas previsiones. Se obtuvieron en el

Primer experimento, 98 semillas exclusivamente redondas y amarillas.

¹⁹ [Para probar, principalmente, que ambos estaban igualmente diferenciados y no sólo el uno o el otro].

Tercer experimento, 94 semillas exclusivamente redondas y amarillas.

En el segundo experimento, 31 semillas redondas y amarillas; 26 redondas y verdes, 27 angulosas y amarillas, 26 angulosas y verdes.

En el cuarto experimento, 24 semillas redondas y amarillas, 25 redondas y verdes, 22 angulosas y amarillas, 26 angulosas y verdes.

Ahora, apenas puede haber dudas del éxito del experimento; la próxima generación debe suministrar la prueba final. De las semillas sembradas resultaron en el primer experimento 90 plantas y en el tercero 87 plantas que fructificaron; éstas produjeron en el

1er. Exp. 3er. Exp.

20	• 25	semillas redondas y amarillas	<i>AB</i>
23	19	semillas redondas amarillas o verdes	<i>ABb</i>
25	22	semillas redondas o angulosas verdes	<i>AaB</i>
22	21	semillas redondas o angulosas, verdes o amarillas	<i>AaBb</i>

En el segundo y en el cuarto experimento las semillas redondas y amarillas produjeron plantas con semillas redondas o angulosas, amarillas o verdes, *AaBb*.

De las semillas redondas y verdes, resultaron plantas con semillas redondas o angulosas verdes, *Aab*.

Las semillas angulosas amarillas dieron plantas con semillas angulosas amarillas o verdes, *aBb*.

Aunque en estos dos experimentos probablemente algunas semillas no germinaron, las cifras obtenidas el año anterior no quedaron afectadas, ya que cada clase de semillas dio plantas que, en lo que se refiere a sus semillas, eran iguales entre sí y diferentes de las otras. Por lo tanto resultaron del

2º Exp. 4º Exp.

31	24	plantas de forma <i>AaBb</i>
26	25	plantas de forma <i>Aab</i>
27	22	plantas de forma <i>aBb</i>
26	27	plantas de forma <i>ab</i>

En todos los experimentos, por lo tanto, aparecieron todas las formas que demanda la teoría, y casi en igual número.

En un experimento posterior se experimentó con los caracteres del color de la flor y de la longitud del tallo, y se hizo la selección de manera que en el tercer año del experimento cada carácter

debiera aparecer en la mitad de todas las plantas si la teoría anterior es cierta. *A*, *B*, *a*, *b*, se emplearon de nuevo como indicadores de los varios caracteres.

A, flores rojo violeta

a, flores blancas

B, tallo largo

b, tallo corto

La forma *Ab* se fecundó por *ab*, lo que produjo el híbrido *Aab*. Además, *aB* se fecundó también por *ab*, de donde se obtuvo el híbrido *aBb*. En el segundo año, por ulterior fecundación, se empleó el híbrido *Aab* como padre productor de semillas y el híbrido *aBb* como padre productor de polen.

Semilla paterna, *Aab*

Polen paterno, *aBb*

Células huevo posibles,

Células del polen, *aB*, *ab*

Ab, *ab*

De la fecundación entre las células huevo y de polen posibles deberían resultar cuatro combinaciones, a saber:

$$AaBb + aBb + Aab + ab$$

De esto se deduce que, según la teoría anterior, en el tercer año del experimento, de todas las plantas

La mitad deberían tener flores rojo violeta (<i>Aa</i>)	Clases 1, 3
La mitad deberían tener flores blancas (<i>a</i>)	Clases 2, 4
La mitad deberían tener un tallo largo (<i>Bb</i>)	Clases 1, 2
La mitad deberían tener un tallo corto (<i>b</i>)	Clases 3, 4

De 45 fecundaciones realizadas en el segundo año, resultaron 187 semillas, de las cuales sólo 166 alcanzaron la fase de floración en el tercer año. En éstas, las distintas clases aparecieron en los números siguientes:

Clase	Color de las flores	Tallo
1	rojo violeta	largo 47 veces
2	blanco	largo 40 veces
3	rojo violeta	corto 38 veces
4	blanco	corto 41 veces

Por tanto, apareció

El color rojo violeta de las flores	(<i>Aa</i>) en 85 plantas
El color blanco de la flor	(<i>a</i>) en 81 plantas
El tallar largo	(<i>Bb</i>) en 87 plantas
El tallo corto	(<i>b</i>) en 79 plantas

Por lo tanto, la teoría aducida está satisfactoriamente confirmada por este experimento.

Para los caracteres de la forma de la legumbre, color de la legumbre y posición de las flores, se hicieron también experimentos en pequeña escala y los resultados obtenidos concuerdan plenamente. Todas las combinaciones que eran posibles por la unión de los caracteres diferenciales aparecieron debidamente en número casi igual.

Experimentalmente, por lo tanto, está confirmada la teoría de que los híbridos del guisante forman células huevo y de polen que, en su constitución, representan en igual número todas las formas constantes que resultan de la combinación de los caracteres unidos en la fecundación.

Las diferencias de forma en la descendencia de los híbridos, así como las proporciones respectivas de los números en que se observan, se explican suficientemente en el principio deducido antes. El caso más simple es la serie de desarrollo de cada par de caracteres diferenciales. Esta serie está representada por la expresión $A + 2Aa + a$, en la cual A y a significan las formas con caracteres diferenciales constantes y Aa la forma híbrida de ambos. Comprende, en tres clases diferentes, cuatro individuos. En la formación de éstas, las células huevo y del polen de la forma A y a verifican, por término medio, la fecundación con igual frecuencia; por consiguiente cada forma [se presenta] dos veces, ya que se forman cuatro individuos. Por consiguiente, participan en la fecundación

Las células de polen $A + A + a + a$

Las células huevo $A + A + a + a$

Es, por tanto, simplemente cuestión de azar cuál de las dos clases de polen se unirá con cada célula huevo determinada. Luego, de acuerdo con la ley de probabilidad, siempre sucederá, en el promedio de muchos casos, que cada forma de polen, A y a , se unirá con igual frecuencia con cada forma de célula huevo, A y a ; por consiguiente, una de las dos células de polen A se encontrará en la fecundación con la célula huevo A y la otra con una célula huevo a e igualmente una célula de polen a se unirá con una célula huevo A y la otra con una célula huevo a .

Células de polen	A	A	a	a
	$\downarrow$	$><$		$\downarrow$
Células huevo	A	A	a	a

El resultado de la fecundación puede quedar claro poniendo en forma de fracciones los símbolos de las células huevo y de

polen que se unen, los de las células de polen encima y los de las células huevo debajo de la línea. Entonces tenemos

$$\begin{array}{cccc} A & A & a & a \\ \hline A & a & A & a \end{array}$$

En el primero y en el cuarto términos las células huevo y de polen son de la misma clase y, por consiguiente, el producto de su unión debe ser constante, a saber: A y a ; en el segundo y en el tercero, por otra parte, vuelve a producirse la unión de los dos caracteres que diferencian a las cepas y, por consiguiente, las formas que resultan de esta fecundación son idénticas a las del híbrido de que proceden. *Se verifica, por tanto, una repetida hibridización.* Esto explica el notable hecho de que los híbridos sean capaces de producir, además de las dos formas

paternas, descendencia que es igual a ellos; $\frac{A}{a}$ y $\frac{a}{A}$ dan ambos

la misma unión Aa , ya que, como se ha indicado anteriormente, no afecta al resultado de la fecundación, cuál de los dos caracteres se halle en el polen o en el huevo. Por tanto, podemos escribir

$$\begin{array}{cccc} A & A & a & a \\ \hline A & a & A & a \end{array} = A + 2Aa + a$$

Esto representa el resultado medio de la autofecundación de los híbridos, cuando en ellos se unen dos caracteres diferenciales. En las flores y en las plantas individuales, no obstante, las proporciones en que aparecen las formas de las series pueden sufrir fluctuaciones considerables.²⁰ Aparte del hecho de que el número en que ambas clases de células de huevo se presentan en los vasos de las semillas sólo puede considerarse igual en el promedio, queda como mera cuestión de azar cuál de las dos clases de polen puede fecundar a cada célula huevo determinada. Por esta razón los diversos valores deben necesariamente estar sujetos a fluctuaciones, e incluso son posibles casos extremos, como los que se indicaron antes al tratar de los experimentos sobre la forma de la semilla y el color del albumen. Las verdaderas proporciones numéricas sólo pueden deducirse por un promedio obtenido sumando tantos valores individuales como

²⁰ [Quizás por seriación pueda determinarse si la segregación de estas unidades es más que puramente fortuita].

sea posible; cuanto mayor sea su número, tanto más serán eliminados los efectos de mero azar.

La serie de desarrollo para los híbridos, cuando se unen dos caracteres diferenciales, contiene en 16 individuos nueve formas diferentes, a saber:

$$AB + Ab + aB + ab + 2ABb + 2aBb + 2AaB + 2Aab + 4AaBb$$

Entre los caracteres diferenciales de las cepas originales, *Aa* y *Bb*, son posibles cuatro combinaciones constantes y, por consiguiente, los híbridos producen las cuatro formas correspondientes de células huevo y de polen *AB*, *Ab*, *aB*, *ab* y cada una de éstas figurará, por término medio, cuatro veces en la fecundación, ya que la serie comprende 16 individuos. Por lo tanto, los participantes en al fecundación son:

$$\begin{array}{l} \text{Células de polen } AB + AB + AB + AB + Ab + Ab + Ab \\ \quad + Ab + aB + aB + aB + aB + ab + ab \\ \quad + ab + ab. \end{array}$$

$$\begin{array}{l} \text{Células huevo } AB + AB + AB + AB + Ab + Ab + Ab \\ \quad + Ab + aB + aB + aB + aB + ab + ab \\ \quad + ab + ab. \end{array}$$

En el proceso de la fecundación, cada forma de polen se une, por término medio, con igual frecuencia con cada forma de célula huevo, de manera que cada una de las cuatro células de polen *AB* se une una vez con una de las formas de células huevo *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*. Exactamente de la misma manera el resto de las formas de células de polen, *Ab*, *aB*, *ab*, se unen con todas las demás células huevo. Obtenemos, por tanto:

$$\begin{array}{cccccccccc} AB & AB & AB & AB & Ab & Ab & Ab & Ab & aB \\ \hline AB & Ab & aB & ab & AB & Ab & aB & ab & AB \\ + & + & + & + & + & + & + & + & + \\ & aB & aB & aB & ab & ab & ab & ab & \\ & Ab & aB & ab & AB & Ab & aB & ab & \end{array}$$

o

$$\begin{array}{l} AB + ABb + Aab + AaBb + ABb + Ab + AaBb + Aab \\ + AaB + AaBb + aB + aBb + AaBb + Aab + aBb \\ + ab = AB + Ab + aB + ab + 2ABb + 2aBb + 2AaB \\ + 2Aab + 4AaBb^{21} \end{array}$$

²¹ [En el original el signo de igualdad (=) está representado por +, evidentemente un error de imprenta].

De una manera exactamente igual se presenta la serie de desarrollo de los híbridos cuando se reúnen en ellos tres clases de caracteres diferenciales. Los híbridos forman ocho clases distintas de células huevo y de polen —*ABC*, *ABc*, *AbC*, *Abc*, *aBC*, *aBc*, *abC*, *abc*— y cada forma de polen se une otra vez, por término medio, una vez con cada forma de célula huevo.

Por lo tanto, la ley de la combinación de caracteres diferentes, que rige el desarrollo de los híbridos se funda y explica por el principio enunciado, de que los híbridos producen células huevo y células de polen que representan en igual número a todas las formas constantes que resultan de la combinación de los caracteres que se han juntado en la fecundación.

Experimentos con híbridos de otras especies de plantas

Averiguar si la ley del desarrollo descubierta para *Pisum* se aplica también a los híbridos de otras plantas debe ser el objeto de ulteriores experimentos. Con este objeto se iniciaron recientemente varios experimentos. Han sido completados dos pequeños experimentos con especies de *Phaseolus* y pueden mencionarse aquí.

Un experimento con *Phaseolus vulgaris* y *Phaseolus nanus* dio resultados concordantes. *Ph. nanus* tenía, juntamente con el tallo enano, legumbres verdes, simplemente hinchadas. *Ph. vulgaris* tenía, por otra parte, un tallo de 3 a 3.5 metros de altura y legumbres de color amarillo y con constricciones en la madurez. Las proporciones numéricas en que aparecieron las diferentes formas, en las distintas generaciones, fueron las mismas que en *Pisum*. También, el desarrollo de las combinaciones constantes resultó según la ley de la combinación simple de caracteres, exactamente como en el caso de *Pisum*. Se obtuvieron:

Combinaciones constantes	Tallo	Color de las legumbres no maduras	Forma de las legumbres maduras
1	Largo	Verde	Hinchadas
2			Con constricciones
3		Amarillo	Hinchadas
4			Con constricciones
5	Corto	Verde	Hinchadas
6			Con constricciones
7		Amarillo	Hinchadas
8			Con constricciones

El color verde de la legumbre, la forma hinchada y el tallo largo fueron, como en *Pisum*, caracteres dominantes.

Otro experimento con dos especies muy diferentes de *Phaseolus* sólo dio un resultado parcial. *Phaseolus nanus*, L., que sirvió como progenitor productor de las semillas, es una especie perfectamente constante, con flores blancas, racimos cortos y semillas pequeñas y blancas, dentro de legumbres rectas, hinchadas y lisas; como progenitor productor del polen se empleó *Ph. multiflorus*, W., con largo tallo voluble, flores rojo púrpura en racimos muy largos, legumbres rugosas, de forma de hoz y ganchudas y semillas grandes con manchas y salpicaduras negras sobre un fondo melocotón-rojo de sangre.

Los híbridos tenían mayor semejanza con el progenitor productor del polen, pero las flores eran menos intensamente coloreadas. Su fecundidad fue muy limitada; de 17 plantas, que en conjunto formaron muchos centenares de flores, sólo se obtuvieron 49 semillas en total. Éstas eran de tamaño medio, manchadas y salpicadas como las de *Ph. multiflorus*, mientras el color del fondo no presentó una diferencia sensible. El año siguiente se criaron 44 plantas de estas semillas, de las cuales sólo 31 llegaron a la fase de floración. Los caracteres de *Ph. nanus*, que habían quedado todos latentes en los híbridos, reaparecieron en varias combinaciones; su proporción, no obstante, con relación a las plantas dominantes, necesariamente fluctuó mucho debido al pequeño número de plantas probadas. En ciertos caracteres, como en los del tallo y la forma de la semilla fue casi exactamente de 1:3, como en el caso de *Pisum*.

Aunque los resultados de este experimento sean insignificantes en lo que se refiere a la determinación del número relativo en que aparecen las varias formas, presentan, en cambio, el fenómeno de un notable cambio de color en las flores y en las semillas de los híbridos. Es sabido que en *Pisum* los caracteres del color de la flor y de la semilla no presentan cambio en la primera generación ni en las siguientes, y que la descendencia de los híbridos muestra exclusivamente el uno o el otro de los caracteres de las cepas originales. Es distinto lo que ocurre en el experimento que estamos considerando. Las flores blancas y el color de las semillas de *Ph. nanus* aparecieron, es cierto, en seguida en la primera generación [de los híbridos] en un ejemplo bastante fértil, pero las 30 plantas restantes desarrollaron diverso color de las flores desde varios grados de rojo púrpura a violeta pálido. El color de la cubierta de las semillas no fue menos variado que el de las flores. Ninguna planta pudo considerarse completamente fértil; muchas no produjeron un solo fruto; otras sólo produjeron frutos de las flores que se desarrollaron más tarde y

no maduraron. Sólo de 15 plantas se obtuvieron semillas bien desarrolladas. La mayor tendencia a la infertilidad se observó en las formas con flores preponderantemente rojas, ya que de 16 de éstas sólo 4 produjeron semillas maduras. Tres de éstas tenían un tipo de semillas parecido al de *Ph. multiflorus*, pero con un color de fondo más o menos pálido; la cuarta planta sólo produjo una semilla de tinte pardo uniforme. Las formas con flores de coloración preponderantemente violeta, tuvieron semillas pardas, negro pardas o completamente negras.

El experimento se continuó durante dos generaciones más en circunstancias igualmente desfavorables, ya que incluso en la descendencia de plantas bastante fértiles aparecieron de nuevo algunas que eran menos fértiles o incluso completamente estériles. Otros colores de las flores y de las semillas, distintos de los citados, no se presentaron en lo sucesivo. Las formas que en la primera generación [criada de los híbridos] contenían uno o más caracteres recesivos permanecieron, en lo que a éstos se refiere, constantes sin excepción. También entre las plantas que poseían flores violeta y semillas pardas o negras, algunas no volvieron a variar en estos caracteres en la generación siguiente; la mayor parte, no obstante, produjo junto con descendencia exactamente igual a ellas mismas, algunas flores blancas y semillas blancas. Las plantas de flores rojas fueron tan poco fértiles que no puede decirse nada con certeza respecto a su ulterior desarrollo.

A pesar de los muchos factores perturbadores con que tuvieron que enfrentarse las observaciones se ve, por este experimento, que el desarrollo de los híbridos, respecto a los caracteres que se refieren a la forma de las plantas, sigue las mismas leyes que en *Pisum*. Respecto a los caracteres del color, ciertamente parece difícil percibir una concordancia substancial. Aparte del hecho de que de la unión de una coloración blanca y púrpura resulta una serie completa de colores [en la F_2], desde púrpura a violeta pálido y blanco, es notable la circunstancia de que entre 31 plantas que florecieron, una recibió el carácter recesivo color blanco, mientras que en *Pisum* esto ocurre, por término medio, en una planta de cada cuatro.

No obstante, incluso estos enigmáticos resultados pueden explicarse por la ley que rige a *Pisum* si suponemos que el color de las flores y de las semillas de *Ph. multiflorus* es una combinación de dos o más colores completamente independientes, que individualmente actúan como cualquier otro carácter constante de la planta. Si el color de la flor A fuese una combinación de caracteres independientes $A_1 + A_2 + \dots$ que produjeran la impresión resultante de color púrpura, entonces, por fecundación con el carácter diferencial, color blanco, a , se producirían las

uniones híbridas $A_1a + A_2a + \dots$ y lo mismo ocurriría con la coloración correspondiente de las cubiertas de las semillas.²² Según la anterior suposición, cada una de estas unidades de colores híbridos sería independiente y, por consiguiente, se desarrollaría con completa independencia de las otras. Entonces, es fácil de ver que de la combinación de series de desarrollo separadas debe resultar una serie completa de color. Si, por ejemplo, $A = A_1 + A_2$, los híbridos de A_1a y A_2a forman las series de desarrollo.

$$A_1 + 2A_1a + a$$

$$A_2 + 2A_1a + a$$

Los miembros de esta serie pueden entrar en nueve combinaciones diferentes, y cada una de éstas determina otro color

$$1A_1A_2$$

$$2A_1aA_2$$

$$1A_2a$$

$$2A_1A_2a$$

$$4A_1aA_2a$$

$$2A_2aa$$

$$1A_1a$$

$$2A_1aa$$

$$1aa$$

Las cifras prescritas para las distintas combinaciones también indican cuántas plantas de cada color forman la serie. Ya que el total es 16, el conjunto de los colores están distribuidos, por término medio, en 16 plantas, pero, como la misma serie indica, en proporciones desiguales.

Si el desarrollo del color realmente se produjera de esta manera, tendríamos una explicación del caso antes descrito, a saber, que las flores blancas y el color de la cubierta de las semillas también blanco, aparezca sólo una vez en 31 plantas de la primera generación. Esta coloración sólo aparece una vez en la serie y podría, por lo tanto, también desarrollarse una sola vez por término medio en cada 16 y con tres caracteres de color una sola vez incluso, en cada 64 plantas.

No obstante, no debe olvidarse que la explicación que se ha intentado aquí se basa en una mera hipótesis, sostenida únicamente por el resultado muy imperfecto del experimento que se acaba de describir. Mas, estaría bien seguir el desarrollo del color en los híbridos mediante experimentos semejantes, ya que es probable que de esta manera pudiéramos averiguar el significado de la extraordinaria variedad de colores de nuestras flores ornamentales.

²² [En tanto que tiene el defecto de no tener en cuenta los factores introducidos por el albino, esta representación es imperfecta. No obstante, es interesante ver que Mendel se dio cuenta de la existencia de caracteres compuestos y de que la rareza de los recesivos blancos era una consecuencia de esta resolución].

De momento, poco sabemos con certeza además del hecho de que el color de las flores en la mayor parte de plantas ornamentales es un carácter extremadamente variable. A menudo se ha expresado la opinión de que la estabilidad de la especie está mucho o completamente alterada por el cultivo y, por consiguiente hay una tendencia a considerar el desarrollo de las formas cultivadas como una cuestión de azar en la que no intervienen reglas; la coloración de las plantas ornamentales en realidad suele citarse como ejemplo de gran inestabilidad. No obstante, no está claro por qué la simple transferencia al suelo de un jardín debe tener por consecuencia una revolución tan completa y persistente en el organismo de la planta. Nadie sostendrá seriamente que en el campo abierto el desarrollo de las plantas esté regido por leyes distintas que en el suelo de un jardín. Aquí, como allí, deben ocurrir cambios de tipo si se alteran las condiciones de vida y la especie posee capacidad de adaptarse al ambiente nuevo. Es aceptable que por el cultivo se favorezca la aparición de nuevas variedades y que por el trabajo del hombre se hayan obtenido muchas variedades que, en condiciones naturales se perderían; mas, nada justifica la suposición de que la tendencia a la formación de variedades aumente tan extraordinariamente que la especie pierda rápidamente su estabilidad y su descendencia diverja en una serie infinita de formas extremadamente variables. Si fuese el cambio en las condiciones la única causa de la variabilidad cabría esperar que las plantas cultivadas que crecen hace siglos en condiciones casi idénticas habrían alcanzado de nuevo la constancia. Esto, como es bien sabido, no es así, ya que precisamente en estas circunstancias es cuando se encuentran no sólo las formas más variadas sino también las más variables. Sólo las leguminosas como *Pisum*, *Phaseolus*,²³ *Lens*, cuyos órganos de la fecundación están protegidos por la quilla, constituyen una notable excepción. Incluso en este caso se han originado numerosas variedades durante el periodo de cultivo, de más de 1,000 años, en las más variadas condiciones; no obstante, éstas conservan una estabilidad tan grande como la de las especies salvajes.

Es más que probable que en lo que se refiere a la variabilidad de las plantas cultivadas exista un factor que hasta ahora ha recibido poca atención. Varios experimentos nos fuerzan a concluir que nuestras plantas cultivadas, con pocas excepciones, son *miembros de varias series de híbridos*, cuyo ulterior desarrollo, de acuerdo con una ley, varía y es interrumpido por frecuentes cruzamientos *inter se*. No debe olvidarse la circunstancia de que las plantas cultivadas, en su mayor parte se cultivan en gran número

²³ [No obstante, *Phaseolus* es fecundado por insectos].

y unas junto a otras, dándose las más favorables condiciones para la fecundación recíproca entre las variedades presentes dentro de la misma especie. La probabilidad de que esto sea así está reforzada por el hecho de que entre el gran despliegue de formas variables siempre se hallen ejemplos aislados, que permanecen constantes en un carácter o en otro, sólo con tal de que se elimine cuidadosamente la influencia extraña. Estas formas se comportan precisamente como aquellas que se sabe que son miembros de la serie del híbrido compuesto. También en lo que se refiere al más susceptible de todos los caracteres, el color, no puede escapar a un observador cuidadoso que en las distintas formas la inclinación a variar se presenta en grados muy diversos. Entre las plantas que se originan de una fecundación espontánea hay a menudo algunas cuya descendencia varía ampliamente en la constitución y disposición de los colores, mientras que la de otras muestra pocas diferencias y, entre un gran número, se presentan ejemplos aislados que transmiten sin cambios el color de las flores a sus descendientes. Las especies cultivadas de *Dianthus* suministran un instructivo caso de éstos. Un ejemplar de flores blancas de *Dianthus caryophyllus*, que procedía a su vez de una variedad de flores blancas, fue encerrado durante su periodo de floración en un invernadero; las numerosas semillas de él obtenidas produjeron plantas de flores enteramente blancas como él mismo. Se obtuvo un resultado semejante en una subespecie, con flores rojas algo teñidas de violeta y en una con flores blancas, listadas de rojo. Otras muchas, sin embargo, que fueron también protegidas, produjeron descendencia con una coloración más o menos variada y marcada.

Quienquiera que estudie la coloración que resulta de fecundaciones semejantes en las plantas ornamentales, es difícil que no se convenza de que en este caso también el desarrollo sigue una ley definida, que posiblemente encuentra su expresión en la combinación de varios caracteres independientes del color.

Observaciones finales

No carece de interés comparar las observaciones realizadas estudiando *Pisum* con los resultados conseguidos en sus investigaciones por las dos autoridades en esta rama del conocimiento, Kölreuter y Gärtner. Según la opinión de ambos, o bien los híbridos presentan en su aspecto externo una forma intermedia entre la de las especies originales, o se parecen estrechamente a uno de los dos tipos, y algunas veces apenas pueden distinguirse de él. De sus semillas suelen formarse, si la fecundación se efectuó con su propio polen, varias formas que difieren del tipo

normal. Por regla general, la mayoría de los individuos obtenidos de una misma fecundación mantienen la forma híbrida, mientras que algunos pocos se parecen más al progenitor productor de las semillas y alguno que otro individuo se aproxima al progenitor productor del polen. Esto, no obstante, no ocurre en todos los híbridos sin excepción. Algunas veces parte de la descendencia se aproxima más a una de las cepas originarias y parte a la otra, o toda se inclina más hacia el uno o el otro lado; mientras que en otros casos *se conserva perfectamente igual al híbrido* y continúa constante en su descendencia. Los híbridos de las variedades se comportan como los híbridos de las especies, pero poseen mayor variabilidad de forma y una más pronunciada tendencia a revestir a los tipos originales.

Con respecto a la forma de los híbridos y su desarrollo, por regla general es inconfundible una concordancia con las observaciones realizadas en *Pisum*. No así con los casos excepcionales citados. Gärtner confiesa, incluso, que la determinación exacta de la mayor semejanza de una forma a una o a otra de las dos especies originales, a menudo comporta grandes dificultades, que dependen mucho del punto de vista subjetivo del observador. Otra circunstancia podría contribuir a que los resultados sean fluctuantes e inciertos, a pesar de la más cuidadosa observación y diferenciación. Para los experimentos, se emplearon principalmente plantas que se consideran buenas especies y están diferenciadas por un gran número de caracteres. Además de los caracteres bien definidos, donde la cuestión es de mayor o menor semejanza, también deben tenerse en cuenta caracteres que a menudo es difícil definir con palabras, pero que bastan, como sabe todo especialista en plantas, para dar a las formas un aspecto peculiar. Si se aceptara que el desarrollo del híbrido sigue la ley válida en *Pisum*, en cada experimento distinto la serie debe contener muchas formas, ya que el número de términos, como es sabido, aumenta con el número de caracteres diferenciales, según las potencias de tres. Con un número relativamente pequeño de plantas experimentales los resultados, por tanto, sólo podrían ser aproximadamente correctos, y en casos aislados podrían fluctuar considerablemente. Si, por ejemplo, las dos cepas originales diferían en 7 caracteres, y se cultivaran 100 ó 200 plantas a partir de semillas de sus híbridos para determinar el grado de relación de la descendencia, podemos ver fácilmente lo incierta que puede llegar a ser la decisión, ya que para 7 caracteres diferenciales la serie combinatoria contiene 16,384 individuos con 2,187 formas diferentes; puede predominar en un caso una y en otro caso otra relación, según que el azar presente esta forma o la otra al observador en una mayoría de casos.

Si, además, entre los caracteres diferenciales aparecen al mismo tiempo caracteres *dominantes*, que se transmiten enteramente o casi sin cambios a los híbridos, entonces en los términos de las series de desarrollo debe siempre predominar el progenitor que posee mayor número de caracteres dominantes. En el ejemplo descrito referente a *Pisum*, en el cual intervinieron tres clases de caracteres diferenciales, todos los caracteres dominantes pertenecían al progenitor productor de las semillas. Aunque los términos de la serie, en su composición interna, se aproximan igualmente a ambos progenitores originales, en este experimento el tipo del progenitor productor de las semillas obtuvo tan gran preponderancia que de 64 plantas de la primera generación, 54 se parecían exactamente a él o sólo diferían en un carácter. Se ve lo difícil que debe ser en ciertas circunstancias deducir de los parecidos externos del híbrido, conclusiones acerca de su naturaleza interna.

Según menciona Gärtner en los casos en que el desarrollo fue regular, en la descendencia de los híbridos, no reaparecían las dos especies originales, y sólo unos pocos individuos se aproximaban a ellas. Con series de desarrollo muy extensas no podía ser de otra manera. Por ejemplo, con 7 caracteres diferenciales entre más de 16,000 individuos —descendientes de los híbridos— cada una de las dos especies originales aparecería una sola vez. Es por lo tanto muy difícil que éstas aparecieran entre un pequeño número de plantas experimentales; con alguna probabilidad, no obstante, podríamos reconocer la aparición en la serie de unas pocas formas que se aproximaran a ellas.

Nos encontramos con una *diferencia esencial* en los híbridos que permanecen constantes en su progeñe y que se propagan como verdaderas especies puras. Según Gärtner pertenecen a esta clase los *híbridos notablemente fértiles*, *Aquilegia atropurpurea canadensis*, *Lavatera pseudolbia thuringica*, *Geum urbano-rivale*, y algunos híbridos de *Diathus*; y, según Wichura, los híbridos de la familia del sauce. Para la historia de la evolución de las plantas esta circunstancia tiene especial importancia, ya que los híbridos constantes se convierten en nuevas especies. La corrección de los hechos está garantizada por eminentes observadores y no puede ponerse en duda. Gärtner tuvo la oportunidad de seguir *Dianthus Ameria deltoides* hasta la décima generación, ya que se propagó regularmente en el jardín.

En *Pisum* se demostró experimentalmente que los híbridos forman células huevo y de polen de *distintas* clases y que en ello está la razón de la variabilidad de su descendencia. En otros híbridos, cuya descendencia se comporta de una manera similar, también podemos suponer una causa semejante; por otra parte,

para aquellos que permanecen constantes, parece justificable la suposición de que sus células reproductoras son todas iguales y coinciden con la célula fundadora [óvulo fecundado] del híbrido. En opinión de renombrados fisiólogos, en las Fanerógamas ²⁴ para la propagación se unen una célula de polen y una célula huevo formando una sola célula, que es capaz por asimilación y formación de nuevas células de convertirse en un organismo independiente. Este desarrollo sigue una ley constante, que se basa en la composición material y la disposición de los elementos que se encuentran en la célula en una unión vivificadora. Si las células reproductoras son de la misma clase y coinciden con la célula fundadora [óvulo fecundado] de la planta madre, el desarrollo del nuevo individuo seguirá la misma ley que rige para la planta madre. Si, por azar, una célula huevo se uniese con una célula de polen *disimilar*, deberíamos suponer que entre los elementos de ambas células, que determinan caracteres opuestos, se produce un cierto compromiso. La célula compuesta resultante se convierte en la fundadora de un organismo híbrido, el desarrollo del cual sigue necesariamente un esquema diferente del que tienen cada una de las dos especies originarias. Si se considera que el compromiso es total, en el sentido de que el embrión híbrido se forma a partir de dos células similares, en las cuales las diferencias están *entera y permanentemente acomodadas* unas a otras, se sigue la consecuencia de que los híbridos, como cualquier otra especie de planta estable, se reproducen completamente en su descendencia. Las células reproductoras que se forman en los vasos de sus semillas y en las anteras son de una clase y concuerdan con la célula compuesta fundadora [huevo fecundado].

Respecto a estos híbridos cuya descendencia es *variable* quizás podemos suponer que entre los elementos diferenciales del huevo y del polen ocurre también un compromiso, en el sentido de que es posible la formación de una célula fundadora del híbrido;

²⁴ [En *Pisum* está fuera de dudas que para la formación del nuevo embrión debe tener lugar una unión perfecta de los elementos de ambas células reproductoras. ¿Cómo podríamos, sino, explicar que en la descendencia de los híbridos reaparezcan ambos tipos originales en igual número y con todas sus peculiaridades? Si la influencia de la célula huevo sobre la célula del polen fuese sólo externa, y si representara sólo un papel de nodriza, entonces el resultado de cada fecundación artificial no podría ser otro que el híbrido se pareciera exactamente al progenitor productor del polen o, por lo menos, que esto fuese casi así. Esto no lo han confirmado de ninguna manera los experimentos. Una prueba evidente de la completa unión del contenido de ambas células es la experiencia adquirida, en todos sentidos, de que no afecta a la forma de los híbridos, cuál de las especies originales sea el progenitor productor de las semillas y cuál el productor del polen.]

pero, no obstante, la disposición de los elementos que están en conflicto es sólo temporal y no persiste durante toda la vida de la planta híbrida. Ya que en el hábito de la planta no se perciben cambios durante todo su periodo vegetativo, debemos suponer que esto se debe a que los elementos diferenciales sólo se liberan de la unión forzada al desarrollarse las células fecundadoras. En la formación de estas células participan todos los elementos existentes, que se comportan de una manera enteramente libre y equivalente, en virtud de la cual sólo los elementos diferenciales se separan unos de otros. Así pueden formarse tantas clases de células huevo y de polen como combinaciones son posibles de los elementos formativos.

El papel que se atribuye aquí para explicar la diferencia esencial en el desarrollo de los híbridos a una *unión permanente o temporal* de los elementos celulares diferentes, naturalmente, sólo puede considerarse como una hipótesis, la cual, por falta de datos precisos abre mucho campo para explorar. La opinión expresada se justifica algo por las pruebas aportadas por *Pisum*, según las cuales el comportamiento de cada pareja de caracteres diferenciales, en la unión híbrida, es independiente de las otras diferencias entre las dos plantas originales y, además, por el hecho de que el híbrido produzca precisamente tantas clases de células huevo y de polen como combinaciones posibles hay de formas constantes. Los caracteres diferenciales de dos plantas pueden, finalmente, depender sólo de diferencias en la composición y agrupamiento de los elementos que existen en las células fundadoras [huevos fecundados] de las mismas en interacción vital.²⁵

Incluso la validez de la ley formulada para *Pisum* requiere todavía confirmación, y es muy de desear una repetición de los experimentos más importantes, por ejemplo, de los que se relacionan con la composición de las células fecundadoras de los híbridos. Un [elemento] diferencial puede escapar a un solo observador,²⁶ lo cual aunque inicialmente pueda parecer poco importante, luego puede acumularse en tal grado que no deba ignorarse en el resultado final. También debe decidirse, sobre todo experimentalmente si los híbridos variables de otras especies de plantas observan una concordancia completa. Entretanto, podemos suponer que en los puntos materiales es difícil que se presente alguna diferencia esencial, ya que no es dudosa la unidad en el plan de desarrollo de la vida orgánica.

En conclusión, merecen especial mención los experimentos lle-

²⁵ "Welche in den Grundzellen derselben in lebendiger Wechselwirkung stehen".

²⁶ "Dem einzelnen Beobachter kann leicht ein Differenziale entgehen".

vados a cabo por Kölreuter, Gärtner y otros respecto a *la transformación de una especie en otra por fecundación artificial*. Se ha dado particular importancia a estos experimentos y Gärtner reconoce que son “de los más difíciles de todos en hibridación”.

Para que una especie A se transforme en la especie B, ambas deben unirse por fecundación y los híbridos resultantes deben entonces fecundarse con el polen de B; entonces, de los varios descendientes formados, se escogerán aquellos que estén más estrechamente relacionados con B y se fecundarán de nuevo con polen B, y así continuamente hasta que por último se llega a una forma que es como B y con descendencia constante. Por este proceso se cambiará la especie A en la especie B. Gärtner sólo ha realizado treinta de estos experimentos con plantas del género *Aquilegia*, *Dianthus*, *Geum*, *Lavatera*, *Lychnis*, *Malva*, *Nicotiana* y *Oenothera*. El periodo de transformación no fue igual en todas las especies. Mientras que en algunas bastó una triple fecundación, ésta tuvo que repetirse cinco o seis veces en otras e incluso en la misma especie se observaron fluctuaciones en varios experimentos. Gärtner atribuye estas diferencias al hecho de que “el poder específico [típico] por el que una especie, durante la reproducción, efectúa el cambio y transformación de los tipos maternos, varía considerablemente en las diferentes plantas, y que, por consiguiente, también deben variar los periodos que necesita una especie para cambiar en la otra, así como también el número de generaciones y en otras en menos”. Además, el mismo observador hace notar “que en estos experimentos de transformación mucho depende de qué tipo y qué individuo se escoge para las ulteriores transformaciones”.

Puede suponerse que si en estos experimentos la constitución de las formas resultase semejante a la de *Pisum*, se tendría una explicación muy sencilla de todo el proceso de transformación. El híbrido forma tantas clases de células huevo como combinaciones constantes son posibles de los caracteres reunidos en ellas, y una de éstas es siempre de la misma clase que la de las células de polen fecundantes. Por consiguiente, en estos experimentos siempre existe la posibilidad de que incluso en la segunda fecundación pueda resultar una forma constante idéntica a la del progenitor productor del polen. Que realmente se obtenga esto depende, en cada caso particular, del número de plantas experimentales así como del número de caracteres diferenciales que se unen en la fecundación. Supongamos, por ejemplo, que las plantas seleccionadas para el experimento diferían en tres caracteres y que la especie ABC debe transformarse en otra especie *abc*, por repetida fecundación con polen de la última; los híbridos

que resultan del primer cruzamiento forman ocho clases diferentes de células huevo, a saber:

$ABC, ABc, AbC, aBC, Abc, aBc, abC, abc$

Éstas, en el segundo año del experimento, se unen de nuevo con las células de polen abc , y obtenemos la serie

$AaBbCc + AaBbc + AabCc + aBbCc + Aabc + aBbc + abCc + abc$

Ya que la forma abc se presenta una vez en la serie de ocho términos, es por consiguiente poco probable que no se halle entre las plantas experimentales, incluso cuando éstas se cultivan en pequeño número, y la transformación ya sería perfeccionada por una segunda fecundación. Si por azar no aparece, entonces la fecundación debe repetirse con una de las formas más próximas, $Aabc, aBbc, abCc$. Se ve que este experimento debe prolongarse tanto más *cuanto menor sea el número de plantas experimentales y mayor el número de caracteres diferenciales* en las dos especies originales; y que, además, en la misma especie puede fácilmente ocurrir un retraso de una o incluso de dos generaciones, tal como Gärtner observó. La transformación de especies muy divergentes generalmente sólo podría completarse en cinco o seis años de experimentos, ya que el número de células huevo diferentes que se transforman en el híbrido aumenta, como las potencias de dos, con el número de caracteres diferenciales.

Gärtner encontró, por repetidos experimentos, que el periodo de transformación recíproca no es el mismo en muchas especies, de manera que una especie A frecuentemente puede ser transformada en la especie B una generación antes que la especie B en A. De ello se deduce que es difícil de sostener la opinión de Kölreuter según la cual “en los híbridos las dos naturalezas están perfectamente en equilibrio”. No obstante, parece que Kölreuter no merece este criticismo sino más bien que Gärtner no ha tenido en cuenta un punto material, al cual él mismo en otros lugares presta atención, a saber, que “depende del individuo que se escoge para ulterior transformación”. Experimentos sobre este problema realizados con dos especies de *Pisum* demostraron que, en lo referente a la elección de los individuos más apropiados para ulteriores fecundaciones, puede haber una gran diferencia según cuál de las dos especies se transforma en la otra. Las dos plantas experimentales diferían en cinco caracteres, y los de la especie A eran todos dominantes y los de la especie B todos recesivos. Para lograr una transformación mutua se fecundó A con polen de B y B con polen de A y esto se repitió con ambos híbridos el año si-

guiente. Del primer experimento, B/A, se dispuso de 87 plantas en el tercer año del mismo, para la selección de individuos para nuevos cruzamientos y éstos fueron de todas las 32 formas posibles; en el segundo experimento, A/B, resultaron 73 plantas, que *concordaron completamente en hábito con la planta progenitora productora del polen*; en su composición interna, no obstante, debían ser tan variables como las formas de los otros experimentos. Por consiguiente, sólo fue posible una selección definida en el primer experimento; en el segundo la selección tuvo que hacerse simplemente al azar. En el último sólo una parte de las flores se cruzaron con polen A, las otras se dejaron para que se fecundaran ellas mismas. En ambos experimentos de cada cinco plantas seleccionadas para la fecundación concordaron, como el siguiente año de cultivo demostró, con el progenitor productor del polen:

Primer experimento	Segundo experimento	
2 plantas	—	en todos los caracteres
3 plantas	—	en 4 caracteres
—	2 plantas	en 3 caracteres
—	2 plantas	en 2 caracteres
—	1 planta	en 1 carácter

En el primer experimento, por lo tanto, se completó la transformación; en el segundo, que luego no se continuó, habrían sido necesarias, probablemente dos o más fecundaciones.

Aunque deba ser frecuente el caso de que los caracteres dominantes pertenezcan exclusivamente a una o a la otra de las plantas paternas originales, siempre tendrá importancia cuál de las dos posea más dominantes. Si el progenitor productor del polen tiene la mayoría, la selección de formas para nuevos cruzamientos será menos segura que en el caso inverso, lo que implicará un retraso en el periodo de transformación, si el experimento no se considera terminado hasta que se haya conseguido una forma que no sólo se parezca exactamente a la planta productora del polen, sino que también permanezca constante en su descendencia.

Los resultados de estos experimentos de transformación, condujeron a Gärtner a oponerse a la opinión de los naturalistas que disputan la estabilidad de las especies de plantas y creen en una continua evolución de los vegetales. Él ve ²⁷ en la completa transformación de una especie en otra una prueba indudable de que la especie está fijada, dentro de límites por fuera de los

²⁷ ["Es sieht", en el original, es claramente un error de imprenta, en lugar de "Ersieht"].

cuales no puede cambiar. Aunque esta opinión no pueda aceptarse incondicionalmente, por otra parte, en los experimentos de Gärtner se encuentra una notable confirmación de la suposición antes indicada referente a la variabilidad de las plantas cultivadas.

Entre las especies experimentales había plantas cultivadas, tales como *Aquilegia atropurpurea* y *canadensis*, *Dianthus caryophyllus*, *chinensis* y *japonicus*, *Nicotiana rustica* y *paniculata*, y los híbridos entre estas especies no perdieron nada de su estabilidad después de cuatro o cinco generaciones.

INDICE

Introducción	7
Observaciones introductorias	9
Selección de las plantas experimentales	10
División y distribución de los experimentos	11
Las formas de los híbridos	15
La generación (criada) de los híbridos	16
La segunda generación (criada) de los híbridos	19
Las generaciones subsiguientes (obtenidas) de los híbridos	21
La descendencia de híbridos en los que se hallan asociados varios caracteres diferenciales	22
Experimento 1	23
Experimento 2	25
Las células reproductoras de los híbridos	28
Experimentos con híbridos de otras especies de plantas	36
Observaciones finales	41

Universitaria, bajo la
én Bonifaz Nuño, se
sión de este libro el
de 1965. La edición
de Jesús Arellano y
z G. Se imprimieron
ejemplares.

Edición autorizada. Tomada del texto del libro
Principios de Genética, de Sinnott, Dunn y
Dobzhansky, impreso por la "Editorial Omega".





En la Imprenta Universitaria, bajo la dirección de Rubén Bonifaz Nuño, se terminó la impresión de este libro el día 10 de julio de 1965. La edición estuvo al cuidado de Jesús Arellano y Heriberto Malvárez G. Se imprimieron 2,000 ejemplares.



UNIVERSITY OF TEXAS AT AUSTIN - UNIV LIBS



3023968790

0 5917 3023968790