

Experimentos en la Hibridación de las Plantas (1865)

Por Gregor Mendel

1. Observaciones preliminares

La experiencia de la fecundación artificial, tal como se efectúa en plantas ornamentales para obtener variaciones en su color, ha dado lugar a los experimentos que serán analizados aquí. La notable regularidad con la que las mismas formas híbridas siempre reaparecieron cada vez que hubo fecundación entre las mismas especies indujo a emprender los experimentos de más adelante, con el objeto de seguir el desarrollo de los híbridos en su progenie.

A este objetivo un gran número de observadores cuidadosos, como Kölreuter, Gärtner, Herbert, Lecoq, Wichura y otros, han dedicado parte de sus vidas con perseverancia inagotable. Gärtner especialmente en su trabajo *Die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche*, ha registrado observaciones valiosas; y más recientemente Wichura publicó los resultados de algunas investigaciones profundas acerca de los híbridos del sauce. Que a estas alturas no se haya formulado con éxito ninguna ley general aplicable que gobierne la formación y desarrollo de los híbridos difícilmente sorprenderá a cualquiera que esté familiarizado con la extensión de la tarea, y pueda apreciar las dificultades con las que tienen que lidiar los experimentos de esta índole. Sólo podemos llegar a un veredicto final teniendo ante nosotros los resultados de *experimentos detallados* hechos en plantas pertenecientes a los más diversos órdenes.

Aquellos que escudriñen el trabajo hecho en este departamento llegarán a la convicción de que entre los numerosos experimentos llevados a cabo, ninguno ha sido realizado hasta tal punto y de tal manera que permitan determinar el número de formas diferentes bajo el cual la descendencia de los híbridos aparece, o para organizar estas formas con certeza de acuerdo con sus linajes separados, o definitivamente para determinar sus relaciones estadísticas.

Ciertamente se requiere valor para realizar una labor tan extensa; no obstante, parece ser la única forma correcta de conseguir finalmente la solución a una pregunta la importancia de la cual en relación con la historia de la evolución de las formas orgánicas no puede subestimarse.

El artículo presentado a continuación recoge los resultados de un experimento así de detallado. Este experimento se limitó prácticamente a un pequeño grupo de plantas, y está ahora, después de una investigación de ocho años, concluido en lo esencial. Si el plan en base al cual estos experimentos separados fueron dirigidos y llevados a cabo era la mejor manera de conseguir el fin deseado se deja a decisión del lector.

2. Selección de las plantas experimentales

El valor y utilidad de cualquier experimento está determinado por la idoneidad del material para propósito para el que es usado, por lo que en el caso que nos ocupa no puede ser irrelevante qué plantas son sometidas a experimento y de qué manera tal experimento es llevado.

La selección del grupo de plantas que servirá para experimentos de este tipo debe ser hecha con todo el cuidado posible si se desea evitar desde un principio cualquier riesgo de resultados cuestionables.

Las plantas experimentales deben necesariamente:

1. Poseer características diferenciadoras constantes.
2. Los híbridos de estas plantas deben, durante el período de floración, estar protegidas de la influencia de todo polen externo, o ser fácilmente proporcionables de dicha protección.
3. Los híbridos y su descendencia no deben sufrir ninguna alteración notable en su fertilidad en las generaciones sucesivas.

La fecundación accidental por polen extraño, si ocurriese durante los experimentos y no fuese detectada, podría llevar a conclusiones totalmente erróneas. La fertilidad reducida o la completa esterilidad de ciertas formas, como ocurre en la descendencia de muchos híbridos, podría dificultar los experimentos o frustrarlos totalmente. Para descubrir las relaciones en las que las formas híbridas aparecen respecto a ellas mismas o respecto a sus progenitores parece ser necesario que todos los miembros de las cepas desarrolladas en cada generación sucesiva sean *sin excepción* sometidos a observación.

Desde un primer momento se ha prestado especial atención a las *Leguminosae* a causa de su peculiar estructura floral. Experimentos realizados en varios miembros de esta familia llevaron al resultado de que el género *Pisum* cumplía los requisitos necesarios.

Algunas formas completamente distintas de este género poseen caracteres que son constantes, y fácilmente y sin lugar a dudas reconocibles, y cuando sus híbridos son cruzados mutuamente dan progenie perfectamente fértil. Además, una perturbación mediante polen extraño difícilmente puede ocurrir, ya que los órganos reproductores están estrechamente empaquetados dentro de la quilla y las anteras brotan dentro del capullo, de modo que el estigma es cubierto con polen incluso antes de que la flor se abra. Esta circunstancia es especialmente importante. Como ventajas adicionales que vale la pena mencionar, deben ser citados el fácil cultivo de estas plantas en campo abierto y en macetas, y también su relativamente corto período de crecimiento. La fecundación artificial es desde luego un proceso bastante elaborado, pero casi siempre tiene éxito. Para ello, el capullo se abre antes de su desarrollo completo, la quilla es eliminada y cada estambre extraído cuidadosamente con un fórceps, después de lo cual el estigma puede ser espolvoreado con el polen extraño.

En total, 34 variedades distintas de guisantes más o menos, fueron conseguidas de varios vendedores de semillas y sometidas a una prueba de dos años. En el caso de una variedad se observaron, entre un gran número de plantas iguales, unas pocas formas que eran marcadamente diferentes. Estas, sin embargo, no variaron al año siguiente, y coincidieron completamente con otra variedad obtenida del mismo vendedor de semillas; las semillas fueron, sin duda, simplemente mezcladas de forma accidental. Todas las otras variedades produjeron una descendencia perfectamente constante y similar; en cualquier caso, no se observaron diferencias esenciales durante los dos años de prueba. Para la fecundación 22 de ellas fueron seleccionadas y cultivadas durante todo el período de los experimentos, y permanecieron constantes sin excepción.

Su clasificación sistemática es difícil e incierta. Si asumimos la definición estricta de especie, según la cual sólo aquellos individuos que presentan caracteres similares bajo las mismas circunstancias precisas son de la misma especie, no hay dos de estas variedades que puedan ser referidas a una especie. No obstante, de acuerdo con la opinión de los expertos, la mayoría pertenecen a la especie *Pisum sativum*; mientras que el resto han sido considerados y clasificados, algunos como sub especies de *P. sativum*, y algunos como especies independientes, como *P. quadratum*, *P. saccharatum* y *P. umbrellatum*. Las posiciones, aun así, que se les puedan asignar en un sistema clasificatorio son un tanto irrelevantes para el propósito de los experimentos en cuestión. Hasta ahora se ha considerado como simplemente imposible dibujar una línea definida entre los híbridos de una especie y las variedades, así como entre especies y variedades.

3. División y disposición de los experimentos

Si dos plantas que difieren constantemente en uno o varios caracteres se cruzan, numerosos experimentos han demostrado que los caracteres comunes son transmitidos sin cambios a los híbridos y su progenie; pero cada par de caracteres diferenciadores, por otra parte, se unen en el híbrido para formar un nuevo carácter, el cual en la progenie del híbrido es normalmente variable. El objetivo de este experimento fue observar estas variaciones en el caso de cada par de caracteres diferenciadores, y deducir la ley de acuerdo con la cual estos aparecen en las sucesivas generaciones. El experimento se divide por tanto en tantos experimentos separados como caracteres diferenciadores constantes se presenten en las plantas experimentales.

Las diferentes formas de guisantes seleccionadas para el cruce mostraron diferencias en la longitud y el color del estambre, en la forma y tamaño de las hojas; en la posición, color y tamaño de las flores; en la longitud del tallo de la flor; en el color, forma y tamaño de las vainas; en la forma y tamaño de de las semillas; y en el color del revestimiento de la semilla y del albumen (endospermo). Algunos de los caracteres observados no permiten una separación certera y precisa, ya que la diferencia es de una naturaleza de “más o menos”, que es a menudo difícil de definir. Tales caracteres no podrían ser utilizados para los experimentos separados; estos sólo se pueden practicar a caracteres que destacan de forma clara y definitiva en las plantas. Finalmente, el resultado debe mostrar si estos, en su totalidad, siguen un comportamiento regular en sus uniones híbridas, y si de estos hechos se puede llegar a alguna conclusión respecto a estos caracteres que poseen una importancia secundaria en el tipo.

Los caracteres que fueron seleccionados para el experimento se refieren a:

1. La *diferencia en la forma de las semillas maduras*. Estas son redondas o redondeadas, y las depresiones, si hay alguna, ocurren en la superficie, siendo siempre de poca importancia; o son irregularmente angulares y profundamente arrugadas (*P. quadratum*)
2. La *diferencia en el color del albumen de la semilla* (endospermo). El albumen de las semillas maduras puede ser amarillo pálido, amarillo brillante o anaranjado, o bien posee un color verde más o menos intenso. La diferencia de color es fácilmente visible en las semillas ya que su revestimiento es transparente.
3. La *diferencia en el color del revestimiento de la semilla*. Este es blanco, con el cual el carácter de flores blancas está constantemente relacionado; o es gris, gris-parduzco, marrón piel, con o sin manchas violetas, en cual caso el color de los estandartes es violeta, con las alas lilas, y el tallo en las axilas de las hojas es de un color rojizo. Los revestimientos grises se vuelven marrón oscuro en agua hirviendo.
4. La *diferencia en la forma de las vainas maduras*. Estas pueden ser simplemente infladas, no contraídas por partes; o están profundamente contraídas entre las semillas y más o menos arrugadas. (*P. saccharatum*).
5. La *diferencia en el color de las vainas inmaduras*. Pueden ser verde claro u oscuro, o amarillo vistoso, compartida con la coloración de los tallos, venas de las hojas y el cáliz.*
6. La *diferencia en la posición de las flores*. Estas pueden ser axiales, esto es, distribuidas a lo largo de todo el tallo; o terminales, esto es, agrupadas en lo alto del tallo y distribuidas en casi una falsa umbela; en este caso la parte más alta del tallo está más o menos ensanchada en esa sección (*P. umbellatum*).
7. La *diferencia en la longitud del tallo*. La longitud del tallo es muy variada en algunas formas; es, sin embargo, un carácter constante para cada una, y siempre y cuando sean plantas sanas que hayan crecido en el mismo suelo, están sujetas solo a variaciones irrelevantes en este carácter. En los experimentos con este carácter, a fin de que sea posible diferenciar con certeza, los tallos largos de 6 a 7 pies fueron siempre cruzados con uno corto de 3/4 de pie a 1'5 pies.

Cada pareja de caracteres diferenciadores enumerados arriba fueron mezclados mediante polinización cruzada. Se hicieron:

| | |
|-----------------------|--------------------------------|
| <i>1r experimento</i> | 60 fecundaciones en 15 plantas |
| <i>2º experimento</i> | 58 fecundaciones en 10 plantas |
| <i>3r experimento</i> | 35 fecundaciones en 10 plantas |
| <i>4º experimento</i> | 40 fecundaciones en 10 plantas |
| <i>5º experimento</i> | 23 fecundaciones en 5 plantas |
| <i>6º experimento</i> | 34 fecundaciones en 10 plantas |
| <i>7º experimento</i> | 37 fecundaciones en 10 plantas |

*Una especie posee un bonito tallo rojizo, que en la maduración se vuelve violeta y azul. Las pruebas con este carácter recién comenzaron el año pasado.

De un gran número de plantas de la misma variedad solo las más vigorosas fueron elegidas para la fecundación. Las plantas frágiles siempre ofrecen resultados inciertos, debido a que incluso en la primera generación de híbridos, y aún más en las subsecuentes, mucha de la descendencia o falla enteramente en la floración o solo forman semillas escasas e inferiores.

Además, en todos los experimentos se hicieron cruces recíprocos de tal forma que cada una de las dos variedades que en un grupo de fecundaciones sirvió como portadora de semillas en el otro grupo se utilizó como planta polinizadora.

Las plantas fueron cultivadas en macizos, unas pocas también en macetas, y fueron mantenidas en su posición vertical natural mediante estacas, ramas de árboles y cuerdas tendidas en medio. Para cada experimento un número de plantas de maceta fueron colocadas durante la época de floración en un invernadero, para servir de plantas control para el experimento principal en campo abierto como prevención a posibles perturbaciones por insectos. Entre los insectos que visitan el guisante, el escarabajo *Bruchus pisi* podría ser perjudicial para los experimentos que deberían aparecer en los números. Se sabe que la hembra de esta especie pone los huevos en la flor, y en el proceso abre la quilla; sobre el tarso de un espécimen, que fue pillado en una flor, algunos granos de polen podían verse claramente con una lupa. Debe mencionarse también una circunstancia que posiblemente podría llevar a la introducción de polen extraño. Ocurre, por ejemplo, en algunos raros casos en que ciertas partes de una flor, por lo demás normalmente desarrollada, se marchitan, resultando en una exposición parcial de los órganos reproductores. Un desarrollo defectuoso de la quilla ha sido también observado, debido a lo cual el estigma y anteras quedan parcialmente cubiertos. A veces también pasa que el polen no alcanza su total perfeccionamiento. En este caso ocurre un alargamiento gradual del pistilo durante el período de floración, hasta que la punta del estigma sobresale en la punta de la quilla. Este notable aspecto ha sido también observado en híbridos de *Phaseolus* y *Lathyrus*.

El riesgo de falsa impregnación de polen extraño es, aún así, leve en el *Pisum*, y es bastante incapaz de perturbar el resultado general. Entre más de 10.000 plantas que fueron examinadas cuidadosamente sólo en unos pocos casos ocurrió una indudable falsa polinización. Puesto que en el invernadero un caso así nunca se observó, podría bien suponerse que *Bruchus pisi*, y posiblemente también las anomalías descritas en la estructura floral, fueron los responsables.

4. Las formas de los híbridos

Los experimentos llevados a cabo en años anteriores con plantas ornamentales ya han proporcionado evidencia de que los híbridos, por regla general, no son exactamente un intermedio entre las especies progenitoras. Con algunos de los caracteres más notables, aquellos, por ejemplo, relacionados con la forma y tamaño de las hojas, la pubescencia de las diversas plantas, etc. el intermedio, en efecto, era casi siempre observado; en otros casos, sin embargo, uno de los dos caracteres parentales es tan preponderante que es difícil o casi imposible, detectar el otro en el híbrido.

Este es precisamente el caso de los híbridos del guisante. En el caso de cada uno de los 7 cruces el carácter híbrido se parece tanto a una de las formas parentales que la otra o se escapa completamente de la observación o no puede ser detectada con certeza. Esta circunstancia es de gran importancia en la determinación y clasificación de las formas bajo las cuales la descendencia de los híbridos aparece. De aquí en adelante en este documento estos caracteres que son transmitidos por completo o casi inalterados en la hibridación y que por tanto constituyen los caracteres de los híbridos, son llamados los *dominantes*, y aquellos que se vuelven latentes en el proceso *recesivos*. La expresión “recesivo” ha sido elegida porque los caracteres así designados se retiran o desaparecen por completo en los híbridos, pero sin embargo reaparecen inalterados en su progenie, como será demostrado más adelante.

Fue además mostrado en la totalidad de los experimentos que es perfectamente irrelevante si el carácter dominante pertenece a la planta que proporciona las semillas o a la planta polinizadora; la forma del híbrido permanece idéntica en ambos casos. Este interesante hecho fue también enfatizado por Gärtner, con la observación de que incluso el experto con más experiencia no está en posición de determinar en un híbrido cuál de las dos especies progenitoras era la planta de las semillas y cuál la planta polinizadora.

De los caracteres diferenciadores que fueron utilizados en los experimentos, los siguientes eran dominantes:

1. La forma redonda o redondeada de la semilla con o sin depresiones superficiales.
2. El color amarillo del albumen de la semilla.
3. El color gris, gris-parduzco o marrón piel del recubrimiento de la semilla, asociada a flores violetas o rojas y manchas rojizas en las axilas de las hojas.
4. La forma simplemente inflada de la vaina.
5. El color verde de la vaina inmadura, asociada al mismo color en los tallos, venas de las hojas y el cáliz.
6. La distribución de las flores a lo largo de todo el tallo
7. La mayor longitud del tallo

Con respecto a este último carácter cabe mencionar que la longitud de los dos tallos progenitores es normalmente sobrepasada por el híbrido, un hecho posiblemente solo atribuible a la mayor exuberancia que aparece en todas las partes de las plantas cuando tallos de longitudes muy diferentes son cruzados. Así, por ejemplo, en repetidos experimentos, tallos de 1 pie y 6 pies de largo dieron sin excepción híbridos que variaban en la longitud entre 6 y 7'5 pies.

Las *semillas híbridas* en los experimentos con la cobertura de las semillas eran normalmente más manchadas, y las manchas a veces se unían en pequeños parches violeta azulado. Las manchas también aparecen frecuentemente incluso si están ausentes como carácter parental.

Las formas híbridas de la *forma de la semilla* y del *color del albumen* de desarrollan inmediatamente después de la fecundación artificial, por la mera influencia del polen ajeno. Pueden, por tanto, ser observadas incluso en el primer año de experimento, mientras que los otros caracteres de forma natural sólo aparecen al año siguiente de cultivar las semillas cruzadas.

5. La primera generación a partir de los híbridos

En esta generación reaparecen, *junto con los caracteres dominantes*, también los *recesivos* con sus particularidades totalmente desarrolladas, y esto ocurre claramente expresado en una proporción media de 3:1, de manera que por cada 4 plantas de esta generación 3 expresan el carácter dominante y uno el recesivo. Esto se ve reflejado sin excepción en todos los caracteres que fueron investigados en los experimentos. La forma angular y arrugada de la semilla, el color verde del albumen, el color blanco de las coberturas de las semillas y las flores, la constricción de las vainas, el color amarillo de las vainas inmaduras, del tallo, del cáliz, y de las venas de las hojas, la forma semejante a una umbela de la inflorescencia, y el tallo enano, todos reaparecen en la proporción numérica dada, sin ninguna alteración esencial. *No fueron observadas formas de transición en ningún experimento.*

Ya que los híbridos resultantes de cruces recíprocos se generaron de forma semejante y sin diferencias apreciables en sus subsecuentes desarrollos, como consecuencia estos resultados pueden ser considerados juntos en cada experimento. Los números relativos que fueron obtenidos para cada par de caracteres diferenciadores son los siguientes:

- Experimento 1: Forma de la semilla. De 253 híbridos 7.324 semillas fueron obtenidas el segundo año de prueba. Entre ellas 5474 eran redondas o redondeadas y 1.850 angulares y arrugadas. De ahí se deduce una proporción 2'96:1.
- Experimento 2: Color del albumen. 258 plantas dieron 8.023 semillas, 6.022 amarillas, y 2.001 verdes; su proporción, por tanto, es 3'01:1.

En estos dos experimentos cada vaina produjo normalmente ambos tipos de semilla. En vainas bien desarrolladas que contenían un promedio de 6 a 9 semillas, con frecuencia ocurrió que todas las semillas eran redondas (experimento 1) o todas amarillas (experimento 2); por otra parte no se observaron nunca más de 5 arrugadas o 5 verdes en una vaina. Parece no haber diferencia si las vainas son desarrolladas más pronto o más tarde en los híbridos o si brotan del tallo principal o de uno lateral. En unas pocas plantas solo unas pocas semillas se desarrollaron en las primeras vainas formadas, y estas poseían exclusivamente uno de los dos caracteres, pero sin embargo en las subsecuentes vainas desarrolladas se mantuvieron las proporciones normales.

Así como en las vainas separadas, la distribución de los caracteres varía en plantas separadas. Los primeros 10 individuos de ambas series de experimentos pueden servir a modo de ejemplo.

| <i>Plantas</i> | <i>Experimento 1</i> | | <i>Experimento 2</i> | |
|----------------|----------------------|------------------|----------------------|---------------|
| | Forma de la semilla | | Color del albumen | |
| | <i>Redondas</i> | <i>Angulares</i> | <i>Amarillas</i> | <i>Verdes</i> |
| 1 | 45 | 12 | 25 | 11 |
| 2 | 27 | 8 | 32 | 7 |
| 3 | 24 | 7 | 14 | 5 |
| 4 | 19 | 10 | 70 | 27 |
| 5 | 32 | 11 | 24 | 13 |
| 6 | 26 | 6 | 20 | 6 |
| 7 | 88 | 24 | 32 | 13 |
| 8 | 22 | 10 | 44 | 9 |
| 9 | 28 | 6 | 50 | 14 |
| 10 | 25 | 7 | 44 | 18 |

Como extremos en la distribución de los caracteres de las dos semillas de *una* planta, se observaron en el experimento 1 un caso de 43 redondas y sólo 2 angulares y otro de 14 semillas redondas y 15 angulares. En el experimento 2 hubo un caso de 32 amarillas y solo 1 semilla verde, pero también uno con 20 amarillas y 19 verdes.

Estos dos experimentos son importantes para la determinación de las proporciones medias, ya que con un número menor de plantas experimentales se muestra que pueden ocurrir fluctuaciones muy considerables. En el recuento de las semillas, también, especialmente en el experimento 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 podría ser fácilmente pasado por alto. La causa de esta desaparición parcial del color verde no tiene conexión con el carácter híbrido de las plantas, ya que igualmente pasa en la variedad parental. Esta peculiaridad está también limitada al individuo y no es heredada por la descendencia. En plantas vigorosas esta apariencia se observó frecuentemente. Las semillas dañadas por insectos durante su desarrollo frecuentemente varían en color y forma, pero con cierta práctica en la clasificación los errores son fácilmente evitados. Es casi superfluo mencionar que las vainas deben permanecer en la planta hasta que estén bien maduras y se hayan secado, ya que es sólo entonces cuando la forma y color de la semilla están totalmente desarrollados.

- Experimento 3: Color de las coberturas de las semillas. Entre 929 plantas, 705 tenían flores de color violeta-rojo y coberturas de semillas de color gris-parduzco; 224 tenía flores blancas y coberturas de semillas blancas, dando la proporción 3'15:1.
- Experimento 4: Forma de las vainas. De 1181 plantas, 882 las tenían simplemente infladas, y en 299 eran contraídas. La proporción resultante, 2'95:1.
- Experimento 5: Color de las vainas inmaduras. El número de plantas de ensayo fue de 580, de las cuales 428 tenían las vainas verdes y 152 amarillas. Por lo tanto éstos quedan en una relación de 2'82:1.
- Experimento 6: Posición de las flores. Entre 858 casos 651 tenían inflorescencias axiales y 207 terminales. Proporción, 3'14:1.

- Experimento. 7: Longitud del tallo. De 1.064 plantas, en 787 casos el tallo fue largo y en 277, corto. Por lo tanto una relación mutua de 2'84:1. En este experimento las plantas enanas fueron cuidadosamente levantadas y transferidas a un macizo especial. Esta precaución era necesaria, de otra forma habrían perecido por haber sido sobrepasadas por sus familiares altos. Incluso en un estado bastante joven pueden ser fácilmente distinguidas por su crecimiento compacto y su abundante follaje verde oscuro.

Si ahora los resultados de todos los experimentos se reúnen, se encuentra que, entre el número de formas con los caracteres dominantes y recesivos, hay una proporción media de 2'98:1, o 3:1.

El carácter dominante puede tener aquí un *doble significado*; a saber, el de un carácter parental o el de un carácter híbrido. Con cuál de los dos significados aparece en cada caso separado sólo puede ser decidido en la siguiente generación. Como carácter parental debe pasarse inalterado a la descendencia completa; como carácter híbrido, por otra parte, debe mantener el mismo comportamiento que en la primera generación.

6. La segunda generación a partir de los híbridos

Estas formas que en la primera generación exhibían el carácter recesivo no varían más en la segunda generación en lo que respecta a ese carácter; se mantienen *constantes* en su descendencia.

Es de otro modo en aquellos que poseen el carácter dominante en la primera generación. De estos *dos tercios* se da una descendencia que muestra los caracteres dominantes y recesivos en proporción 3:1, y muestran exactamente la misma proporción que en las formas híbridas, mientras que sólo *un tercio* permanece con el carácter dominante constante.

Los experimentos separados produjeron los resultados siguientes:

- Experimento 1: De 565 plantas que crecieron de semillas redondas de la primera generación, 193 produjeron sólo semillas redondas, y permanecieron por tanto constantes en este carácter; 372, no obstante, dieron ambas, semillas redondas y arrugadas en proporción de 3:1. El número de híbridos, por tanto, comparado con el de constantes, es 1'93:1.
- Experimento 2: De 519 plantas que crecieron de semillas cuyo albumen era amarillo en la primera generación, 166 produjeron amarillas exclusivamente, mientras que 353 dieron semillas amarillas y verdes en la proporción 3:1. Resultó, por tanto, una división entre formas híbridas y constantes de proporción 2'13:1.

Para cada experimento separado en los siguientes experimentos 100 plantas que mostraban el carácter dominante en la primera generación fueron seleccionadas, y a fin de comprobar el significado de este, diez semillas de cada fueron cultivadas.

- Experimento 3: La descendencia de 36 plantas dio exclusivamente cubiertas de color gris-parduzco, mientras que en la descendencia de 64 plantas algunas las tuvieron gris parduzco y otras blancas.
- Experimento 4: la descendencia de 29 plantas tuvo sólo vainas simplemente infladas; de la descendencia de 71, por otra parte, algunas eran infladas y otras contraídas.
- Experimento 5: La descendencia de 40 plantas tuvo solo vainas verdes; de la descendencia de 60 plantas algunas tuvieron verdes y algunas amarillas.
- Experimento 6: La descendencia de 33 plantas sólo tenía flores axiales; de la descendencia de 67, por otro lado, algunas tenían flores axiales y otras terminales.
- Experimento 7: La descendencia de 28 plantas heredó el tallo largo, mientras que en 72 plantas algunas heredaron el largo y otras el corto.

En cada uno de estos experimentos un cierto número de plantas permanecieron constantes con el carácter dominante. Para la determinación de la proporción que resulta de separar las formas con el carácter que persiste constantemente, los dos primeros experimentos son especialmente importantes, ya que en estos un gran número de plantas fueron comparadas. Las proporciones 1'93:1 y 2'13:1 dieron juntas casi exactamente una proporción media de 2:1. El experimento 6 dio un resultado poco concordante; en los otros la proporción varía más o menos, como era de esperar en vista del pequeño número de 100 plantas de prueba. El experimento 5, que muestra el mayor desvío, fue repetido, y entonces en lugar de la relación de 60:40, se dio una de 65:35. *La media de una proporción de 2:1 aparece, por tanto, establecida con certeza.* Se demuestra por tanto que, de estas formas que poseen el carácter dominante en la primera generación, dos tercios tienen el carácter híbrido, mientras que un tercio permanece constante con el carácter dominante.

La proporción 3:1, de acuerdo con la cual la distribución de los caracteres dominantes y recesivos resulta en la primera generación, se divide por consiguiente en *todos los experimentos en una proporción de 2:1*, si el carácter dominante es diferenciado de acuerdo con su significado bien como carácter híbrido o bien como uno parental. Debido a que los miembros de la primera generación brotaron directamente de la semilla de los híbridos, *ahora está claro que los híbridos de semillas tienen uno u otro de los dos caracteres diferenciadores, y de estos la mitad desarrollan otra vez la forma híbrida, mientras que la otra mitad da plantas que permanecen constantes y reciben el carácter dominante o recesivo en igual número.*

7. Las generaciones subsecuentes a partir de los híbridos

Las proporciones en las cuales los descendientes de los híbridos se desarrollan y dividen en la primera y segunda generación presumiblemente se mantienen vigentes para toda la progenie posterior. Los experimentos 1 y 2 han sido ya realizados a través de 6 generaciones, el 3 y el 7 durante 5; y el 4, 5 y 6 durante 4; estos experimentos han continuado desde la tercera generación con un número pequeño de plantas, y no ha habido desviaciones perceptibles de la regla. La descendencia de los híbridos se separó en cada generación en una proporción de 2:1:1 en híbridos y formas constantes.

Si **A** es asignado para denotar uno de los caracteres constantes, por ejemplo el dominante, **a** el recesivo, y **Aa** la forma híbrida en la cual ambas se juntan, la expresión

$$A + 2Aa + a$$

muestra los términos para la tanda de la progenie de los híbridos de dos caracteres diferenciadores.

La observación hecha por Gärtner, Kölreuter, y otros, de que los híbridos se inclinan a revertir a las formas parentales, se confirma con los experimentos descritos. Se ha visto que el número de híbridos que surgen de una fecundación, comparado con el número de formas que permanecen constantes, y su progenie de generación en generación, está continuamente disminuyendo, pero sin embargo no podrían nunca desaparecer completamente. Si se asume un promedio de fertilidad igual en las plantas de todas las generaciones, y si, además, la mitad de las semillas de cada forma híbrida producen híbridos de nuevo, mientras que la otra mitad es constante para los dos caracteres en proporciones iguales, la proporción de números de la descendencia de cada generación se puede ver en el sumario siguiente, en el cual **A** y **a** denotan una vez más los dos caracteres parentales, y **Aa** las formas híbridas. Para abreviar se asumirá que cada planta de cada generación suministra sólo 4 semillas.

| 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 | | | | $2^n - 1 : 2 : 2^n - 1$ |

En la décima generación, por ejemplo, $2^{10} - 1 = 1.023$. Resultará, por tanto, que por cada 2.048 plantas que crecerán en esta generación, 1.023 saldrán con el carácter dominante constante, 1.023 con el carácter recesivo y sólo dos serán híbridos.

8. La descendencia de los híbridos en los cuales varios caracteres diferenciadores están asociados.

En los experimentos descritos más arriba se utilizaron plantas que diferían sólo en un carácter esencial. La siguiente tarea considerada es determinar si la ley de desarrollo descubierta en ellas se aplica a cada par de caracteres diferenciadores cuando varios caracteres diferentes están unidos en el híbrido mediante un cruce.

Con respecto a la forma de los híbridos en estos casos, a lo largo de los experimentos se mostro que ésta invariablemente se acerca más a la planta parental que posee el mayor número de caracteres dominantes. Si, por ejemplo, la planta que proporciona la semilla tiene el tallo corto, flores terminales cortas y vainas simplemente infladas; y la planta polinizadora, por otra parte tallo largo, flores rojas-violetas distribuidas a lo largo del tallo y vainas contraídas; el híbrido se parece a la planta de la semilla sólo en la forma de la vaina; en los otros caracteres éste coincide con la planta polinizadora. Podría una de las dos parentales poseer solo caracteres dominantes, y entonces el híbrido es escasamente o difícilmente distinguible de ella.

Dos experimentos fueron hechos con un número considerable de plantas. En el primer experimento las plantas parentales difirieron 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 cobertura de las semillas. Los experimentos con los caracteres de la semilla dan el resultado de la forma más simple y certera posible.

Para facilitar el estudio de los datos en estos experimentos, los diferentes caracteres de la planta portadora de la semilla serán indicados como **A, B, C**, aquellos de la planta polinizadora por **a, b, c**, y las formas híbridas de los caracteres por **Aa, Bb** y **Cc**.

Primer experimento

| AB plantas portadoras de la semilla | ab plantas polinizadoras |
|--|---------------------------------|
| A forma redonda | a forma arrugada |
| B albumen amarillo | b albumen verde |

Las semillas fecundadas fueron redondas y amarillas como las de la planta que proporcionó la semilla. Las plantas que se desarrollaron a partir de ahí dieron semillas de cuatro tipos, que frecuentemente se presentaban juntas en una misma vaina. En total, 556 semillas se cosecharon de 15 plantas, y de ellas eran:

- 315 redondas y amarillas
- 101 arrugadas y amarillas
- 108 redondas y verdes
- 32 arrugadas y verdes

Todas de sembraron al año siguiente.

- 11 de las semillas redondas y amarillas no dieron plantas, y tres plantas no formaron semillas. Del resto:

| | |
|--|-------------|
| 38 tuvieron semillas redondas y amarillas | AB |
| 65 semillas redondas amarillas y verdes | ABb |
| 60 semillas redondas amarillas y arrugadas amarillas | AaB |
| 138 semillas redondas amarillas y verdes, y arrugadas amarillas y verdes | AaBb |

- De las semillas arrugadas amarillas 96 resultaron en plantas que dieron semillas de las cuales:

| | |
|--|------------|
| <i>28 tenían solo semillas arrugadas y amarillas</i> | aB |
| <i>68 semillas arrugadas amarillas y verdes</i> | aBb |

- De 108 semillas redondas verdes 102 de las plantas resultantes dieron fruto, de las cuales:

| | |
|--|------------|
| <i>35 tuvieron solo semillas redondas y verdes</i> | Ab |
| <i>67 semillas redondas arrugadas y verdes</i> | Aab |

- Las semillas arrugadas verdes dieron 30 plantas *las cuales produjeron semillas todas del carácter semejante*; permanecieron constantes (**ab**).

La descendencia de los híbridos apareció por tanto bajo 9 formas diferentes, algunas de ellas en número muy desigual. Cuando son recolectadas y contadas encontramos:

| <i>Símbolo</i> | <i>Cantidad de plantas</i> |
|----------------|----------------------------|
| AB | 38 |
| Ab | 35 |
| aB | 28 |
| ab | 30 |
| ABb | 65 |
| aBb | 68 |
| AaB | 60 |
| Aab | 67 |
| AaBb | 138 |

La totalidad de las formas podría ser clasificada en 3 grupos esenciales diferentes. El primero incluye aquellas con los signos **AB, Ab, aB** y **ab**: poseen solo caracteres constantes y no varían otra vez en la siguiente generación. Cada una de estas formas está representada un promedio de 33 veces. El segundo grupo incluye los símbolos **ABb, aBb, AaB, Aab**; estos son constantes en un carácter e híbridos en otro, y varían en la siguiente generación solo en lo que respecta al carácter híbrido. Cada uno de estos aparece un promedio de 65 veces. La forma **AaBb** ocurre 138 veces; es híbrida en ambos caracteres, y se comporta exactamente como lo hacen los híbridos de los cuales deriva.

Si se comparan los números en los cuales las formas pertenecientes a estas clases aparecen, las proporciones de 1:2:4 son indudablemente evidentes. Los números 33, 65, 138 representan aproximaciones muy ajustadas de los números proporcionales 33, 66, 132.

La serie que se desarrolla consta, por tanto, de 9 clases, de las cuales 4 aparecen siempre una vez y son constantes en los dos caracteres; las formas **AB, ab**, semejantes a las formas parentales, las otras presentan combinaciones entre los dos caracteres unidos **A, a, B, b**, cuyas combinaciones son asimismo posiblemente 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. Como consecuencia, la descendencia de los híbridos, si los dos tipos de caracteres diferenciadores se combinan, se representa con la expresión:

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

Esta expresión es indiscutiblemente una serie combinatoria en la cual las dos expresiones para los caracteres **A** y **a**, **B** y **b** se combinan. Llegamos al número completo de clases de la serie por la combinación de las expresiones:

$$A + 2Aa + a$$

$$B + 2Bb + b$$

Segundo experimento

| ABC plantas portadoras de la semilla | abc plantas polinizadoras |
|---|--|
| A forma redonda | a forma arrugada |
| B albumen amarillo | b albumen verde |
| C cubierta parda de la semilla | c cubierta blanca de la semilla |

Este experimento fue realizado exactamente de la misma forma que el anterior. De todos los experimentos fue el que requirió más tiempo y molestias. De 24 híbridos 687 semillas se obtuvieron en total: estas eran todas o manchadas, gris parduzcas o gris verdoso, redondas o arrugadas. De estas el siguiente año 639 plantas dieron fruto, y como el recuento posterior mostró, había entre ellas:

| Grupo 1 | | Grupo 2 | | Grupo 3 | |
|----------------------------|-------------|----------------------------|-------------|----------------------------|---------------|
| <i>Cantidad de plantas</i> | <i>Tipo</i> | <i>Cantidad de plantas</i> | <i>Tipo</i> | <i>Cantidad de plantas</i> | <i>Tipo</i> |
| 8 | ABC | 22 | ABCc | 45 | ABbCc |
| 14 | ABc | 17 | AbCc | 36 | aBbCc |
| 9 | AbC | 25 | aBCc | 38 | AaBCc |
| 11 | Abc | 20 | abCc | 40 | AabCc |
| 8 | aBC | 15 | ABbC | 49 | AaBbC |
| 10 | aBc | 18 | ABbc | 48 | AaBbc |
| 10 | abC | 19 | aBbC | | |
| 7 | abc | 24 | aBbc | | |
| | | 14 | AaBC | | |
| | | 18 | AaBc | | |
| | | 20 | AabC | | |
| | | 16 | Aabc | | |
| | | | | | |
| | | | | Grupo 4 | |
| | | | | <i>Cantidad de plantas</i> | <i>Tipo</i> |
| | | | | 78 | AaBbCc |

La expresión completa contiene 27 términos. De estos, 8 son constantes en todos los caracteres, y cada uno aparece una media de 10 veces; 12 son constantes en 2 caracteres, e híbridos en el tercero; cada una aparece una media de 19 veces; 6 son constantes en un carácter e híbridos en los otros dos, cada una aparece un promedio de 43 veces. Una forma aparece 78 veces y es híbrida en todos los caracteres. Las proporciones 10:19:43:78 coinciden casi completamente con las proporciones 10:20:40:80, o 1:2:4:8, esta última representa indudablemente el valor real.

El desarrollo de los híbridos cuando los progenitores originales difieren en 3 caracteres resulta por tanto de acuerdo con la siguiente expresión:

$$\begin{aligned}
 &ABC + ABc + AbC + Abc + aBC + aBc + abC + abc + \\
 &2ABCc + 2AbCc + 2aBCc + 2abCc + 2ABbC + 2ABbc + \\
 &2aBbC + 2aBbc + 2AaBC + 2AaBc + 2AaBc + 2Aabc + \\
 &4ABbCc + 4aBbCc + 4AaBCc + 4AabCc + 4AaBbC + 4AaBbc + \\
 &8AaBbCc.
 \end{aligned}$$

Aquí también está implicada combinación de las expresiones en las cuales los caracteres **A** y **a**, **B** y **b**, **C** y **c**, están unidas. Las expresiones

$$A + 2Aa + a$$

$$B + 2Bb + b$$

$$C + 2Cc + c$$

dan todas las clases de la serie. Las combinaciones constantes que ocurren en ella están de acuerdo con todas las combinaciones posibles entre los caracteres **A**, **B**, **C**, **a**, **b**, **c**; dos de las cuales, **ABC** y **abc**, son semejantes a los progenitores.

Además, varios experimentos fueron realizados con un número menor de plantas experimentales en los cuales los caracteres restantes, por parejas y tríos, fueron unidos como híbridos, todos produjeron aproximadamente los mismos resultados. No hay por tanto duda de que para todos los caracteres involucrados en los experimentos se aplica el principio de que *la descendencia de los híbridos en los cuales se asocian varios caracteres esencialmente diferentes exhibe los términos de una serie de combinaciones, en la cual las expresiones desarrolladas para cada par de caracteres diferenciadores se unen*. Se demuestra al mismo tiempo que *la relación de cada par de caracteres diferenciadores en una unión híbrida es independiente de otras diferencias en las cepas de los dos progenitores originales*.

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

Todas las combinaciones constantes que en el guisante son posibles por la combinación de los mencionados 7 caracteres diferenciadores son realmente obtenidas por cruzamientos repetidos. Su número es dado por $2^7=128$. De este modo se da simultáneamente la prueba práctica de que *los caracteres constantes que aparecen en las diferentes variaciones de un grupo de plantas se pueden obtener en todas las asociaciones que son posibles de acuerdo con las leyes de combinación, por medio de fecundación artificial reiterada*.

En cuanto a la época de floración de los híbridos, los experimentos aún no han concluido. Aún así, puede señalarse que el tiempo permanece casi exactamente entre aquellos progenitores de la semilla y del polen, y que la naturaleza de los híbridos respecto a este carácter probablemente sigue la norma establecida en el caso de los otros caracteres. Entre las formas seleccionadas para experimentos de esta clase debe haber una diferencia de por lo menos 20 días entre el tiempo medio de floración de uno y el del otro; además, las semillas cuando se siembran deben ser colocadas a la misma profundidad en la tierra, para que germinen simultáneamente. También, durante el período de floración las variaciones importantes de temperatura deben ser tenidas en cuenta, ya que podría resultar en un aceleramiento o ralentización parcial de la floración. Está claro que este experimento presenta muchas dificultades que superar y necesita mucha atención.

Si tratamos de compilar en forma breve los resultados a los que se ha llegado, encontramos que los caracteres diferenciadores que admiten un fácil y certero reconocimiento en las plantas experimentales, *todas se comportan exactamente igual en sus asociaciones híbridas*. De la descendencia de los híbridos, para cada par de caracteres diferenciadores la mitad son híbridos otra vez, mientras que la otra mitad son constantes en proporciones iguales teniendo los caracteres del progenitor que proporciona la semilla y el polinizador respectivamente. Si varios caracteres diferenciadores se combinan por fecundación cruzada en un híbrido, la descendencia resultante forma los términos de una serie combinatoria en la cual se combinan las expresiones de combinaciones para cada par de caracteres diferenciadores.

La uniformidad del comportamiento mostrado en la totalidad de los caracteres sometidos a experimento permite, y justifica plenamente, la aceptación del principio de que existe una relación similar en los otros caracteres que aparecen de forma más indefinida en plantas, y que por tanto no pueden ser incluidas en los experimentos separados. Un experimento con pedúnculos de diferentes largos dio resultados bastante satisfactorios, aunque la diferenciación y clasificación en serie de las formas no pudiera ser efectuada con la certeza que es indispensable para un correcto experimento.

9. Las células reproductivas de los híbridos

Los resultados de los experimentos descritos previamente llevaron a experimentos adicionales, los resultados de los cuales parecían servir para llegar a algunas conclusiones como la composición de la ovocélula y el polen de los híbridos. Una pista importante se da en *Pisum* por la circunstancia de que entre la progenie de los híbridos aparecen formas constantes, y de que esto ocurre, también, en relación con todas las combinaciones de los caracteres asociados. Hasta donde llega la experiencia, encontramos confirmado en todo caso que la progenie constante sólo puede formarse cuando las ovocélulas y el polen fecundante son de un carácter similar, por tanto ambos están provistos del material para crear individuos bastante similares, como en el caso de la fecundación normal de especies puras. Debemos por ende considerar como cierto que factores exactamente iguales deben participar en la tarea y también en la producción de las formas constantes en las plantas híbridas. Puesto que las diversas formas constantes se producen en *una* planta, o incluso en *una* flor de una planta, en conclusión parece lógico que en los ovarios de los híbridos se forman tantos tipos de ovocélulas, y en las anteras tantos tipos de granos de polen, como posibles formas *constantes* de combinaciones, y que esa ovocélula y grano de polen coinciden en su composición interna, con estas dos formas externas diferentes.

En efecto, es posible demostrar teóricamente que esta hipótesis bastaría para explicar el desarrollo de los híbridos en las generaciones separadas, si pudiésemos al mismo tiempo asumir que los diferentes tipos de ovocélula y grano de polen se formaron en los híbridos en un promedio de cantidades iguales.

Se designaron los siguientes experimentos para dar a estas suposiciones una prueba experimental. Dos cepas que eran constantemente diferentes en la forma de la semilla y el color del albumen se unieron por fecundación.

Si los caracteres diferenciadores son una vez más indicados como **A, B, a, b**, tenemos:

| AB <i>plantas portadoras de la semilla</i> | ab <i>plantas polinizadoras</i> |
|---|--|
| A forma redonda | a forma arrugada |
| B albumen amarillo | b albumen verde |

Las semillas fecundadas artificialmente se plantaron juntas con varias semillas de ambas cepas originales, y los ejemplares más vigorosos fueron elegidos para el cruce recíproco. Fueron fecundados:

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

Para cada uno de estos 4 experimentos la totalidad de las flores en 3 plantas fueron fecundadas. Si la teoría de más arriba es correcta, deben desarrollarse en las ovocélulas y en los granos de polen las formas **AB**, **Ab**, **aB**, **ab**, y se combinarían:

1. Las ovocélulas **AB**, **Ab**, **aB**, **ab** con las células polinizadoras **AB**.
2. Las ovocélulas **AB**, **Ab**, **aB**, **ab** con las células polinizadoras **ab**.
3. Las ovocélulas **AB** con las células polinizadoras **AB**, **Ab**, **aB**, y **ab**.
4. Las ovocélulas **ab** con las células polinizadoras **AB**, **Ab**, **aB**, y **ab**.

De cada uno de estos experimentos podrían entonces 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 diversas formas en la ovocélula y el grano de polen de los híbridos se produjeron en un promedio de cantidades iguales, entonces en cada experimento las mencionadas 4 combinaciones deberían estar en la misma proporción respecto a las demás. Una coincidencia perfecta en la relación numérica no era, de todas formas, esperada puesto que en cada fecundación, incluso en casos normales, algunas ovocélulas permanecen sin desarrollar o posteriormente mueren, e incluso muchas de las semillas formadas correctamente no llegan a germinar cuando se plantan. La suposición de más arriba también está limitada en la medida en que mientras que demanda la formación de un número igual de los diversos tipos de ovocélulas y granos de polen, no quiere decir que deba aplicarse a cada híbrido independiente con exactitud matemática.

El *primer y segundo* experimentos tenían primeramente el objeto de probar la composición de las ovocélulas híbridas, mientras que *el tercer y cuarto* experimentos eran para decidir lo mismo de los granos de polen. Como se muestra en la predicción de más arriba el primer y tercer experimentos y el segundo y cuarto experimentos deberían producir precisamente las mismas combinaciones, e incluso en el segundo año el resultado debería ser parcialmente visible en la forma y color de la semilla artificialmente fecundada. En el primer y tercer experimentos los caracteres dominantes de forma y color, **A** y **B**, aparecen en cada unión, y están en parte constantes y en parte en unión híbrida con los caracteres recesivos **a** y **b**, razón por la cual deberían destacar entre la totalidad de las semillas. Todas las semillas deberían por tanto aparecer redondas y amarillas, si la teoría está en lo cierto. En el segundo y cuarto experimentos, por otra parte, una unión es híbrida en forma y color, y como consecuencia las semillas son redondas y amarillas, y otra es híbrida en forma pero constante en el carácter recesivo de color, por lo que las semillas son redondas y verdes; el tercero es constante en el carácter recesivo de forma per híbrido en color, por tanto las semillas son arrugadas y amarillas, la cuarta es constante en ambos caracteres recesivos, por lo que las semillas son arrugadas y verdes. En ambos experimentos se esperan pues cuatro tipos de semilla; a saber, redonda y amarilla, redonda y verde, arrugada y amarilla, arrugada y verde.

La cosecha cumplió estas expectativas a la perfección. Se obtuvieron:

- En el 1º experimento: 98 semillas exclusivamente redondas y amarillas;
- En el 3º experimento: 94 semillas exclusivamente redondas y amarillas.
- En el 2º experimento: 31 semillas redondas y amarillas, 26 redondas y verdes, 27 arrugadas y amarillas, 26 arrugadas y verdes.
- En el 4º experimento: 24 semillas redondas y amarillas, 25 redondas y verdes, 22 arrugadas y amarillas, 27 arrugadas y verdes.

Si hubiese extrañamente aún alguna duda acerca del éxito del experimento, la siguiente generación debería ser la prueba definitiva.

De las semillas plantadas del primer experimento resultaron 90 plantas, y del tercero 87 plantas que dieron fruto; estas produjeron:

| <i>1r experimento</i> | <i>3r experimento</i> | <i>Apariencia</i> | <i>Tipo</i> |
|-----------------------|-----------------------|--|-------------|
| 20 | 25 | Semillas redondas y amarillas | AB |
| 23 | 19 | Semillas redondas amarillas y verdes | Abb |
| 25 | 22 | Semillas redondas y arrugadas amarillas | AaB |
| 22 | 21 | Semillas redondas y arrugadas verdes y amarillas | AaBb |

En el segundo y cuarto experimentos las semillas redondas y amarillas dieron plantas con semillas redondas y arrugadas amarillas y verdes (**AaBb**).

De las semillas redondas resultaron plantas con semillas redondas y arrugadas (**Aab**).

Las semillas arrugadas y amarillas dieron plantas con semillas arrugadas amarillas y verdes (**aBb**).

De las semillas arrugadas y verdes crecieron plantas que dieron otra vez sólo semillas arrugadas y verdes (**ab**).

Aunque en estos dos experimentos asimismo algunas semillas no germinaron, las cifras a las que ya se había llegado en el año anterior no se ven afectadas por ello, ya que cada tipo de semilla dio plantas las cuales, en lo que respecta a su semilla, eran semejantes entre ellas y diferentes a las demás. Resultaron por tanto del

| <i>2º experimento</i> | <i>4º experimento</i> | <i>Tipo</i> |
|-----------------------|-----------------------|-------------|
| 31 | 24 | AaBb |
| 26 | 25 | Aab |
| 27 | 22 | aBb |
| 26 | 27 | ab |

En todos los experimentos, por tanto, aparecieron todas las formas que la teoría propuesta decía, y sucedieron en números casi iguales.

En un experimento adicional se ensayó con los caracteres de *color de la flor y longitud del tallo*, y la selección fue hecha de forma que al tercer año de experimento cada carácter debería aparecer en *la mitad* de todas las plantas si la teoría anterior fuese correcta. **A, B, a, b** sirven una vez más para indicar los diferentes caracteres.

- **A**, flores rojas o violetas
- **a**, flores blancas
- **B**, tallo largo
- **b**, tallo corto

La forma **Ab** fue fecundada con **ab**, lo que produjo el híbrido **Ab**. Además, **aB** fue también fecundada con **ab**, dando el híbrido **aBb**. En el segundo año, para una fecundación adicional, se utilizó el híbrido **Aab** como planta portadora de la semilla, y el híbrido **aBb** como planta polinizadora.

- Planta de la semilla: **Aab**;
- Planta polinizadora: **aBb**;
- Posibles ovocélulas: **Ab,ab**;
- Posibles Granos de polen: **aB, ab**.

De la fecundación entre las posibles ovocélulas y granos de polen cuatro combinaciones podrían resultar, a saber:

$$AaBb + aBb + Aab + ab$$

De esto se prevé que, de acuerdo con la teoría anterior, en el tercer año de experimento, de todas las plantas,

| <i>La mitad debería tener</i> | <i>flores rojas-violetas (Aa)</i> | Clases | 1, 3 | | |
|-------------------------------|-----------------------------------|--------|----------------------------|---|------|
| " | " | " | <i>flores blancas (a)</i> | " | 2, 4 |
| " | " | " | <i>el tallo largo (Bb)</i> | " | 1, 2 |
| " | " | " | <i>el tallo corto(b)</i> | " | 3, 4 |

De 45 fecundaciones del segundo año resultaron 187 semillas, de las cuales solo 166 alcanzaron el estado de floración al tercer año. De todas estas clases diferentes aparecieron las siguientes cantidades:

| <i>Clase</i> | <i>Color de la flor</i> | <i>Tallo</i> | <i>Cantidad</i> |
|--------------|-------------------------|--------------|-----------------|
| 1 | Violeta – rojo | Largo | 47 |
| 2 | Blanco | Largo | 40 |
| 3 | Violeta – rojo | Corto | 38 |
| 4 | Blanco | Corto | 41 |

Aparecieron, por tanto:

- El color violeta-rojo de la flor (**Aa**) en 85 plantas,
- El color blanco de la flor (**a**) en 81 plantas,
- El tallo largo (**Bb**) en 87 plantas,
- El tallo corto (**b**) en 79 plantas.

La teoría citada es así confirmada satisfactoriamente también en este experimento.

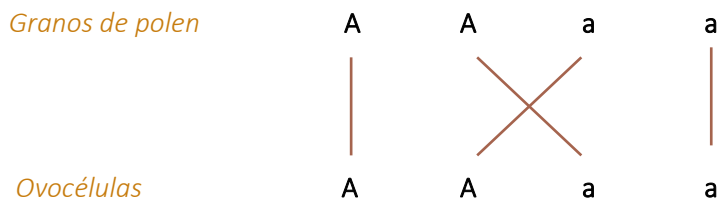
Para los caracteres de *forma de la vaina, color de la vaina y posición de las flores*, también se realizaron experimentos a pequeña escala y los resultados obtenidos están en perfecto acuerdo. Todas las combinaciones, que fueron posibles mediante la unión de los caracteres diferenciadores, aparecieron debidamente, y en números casi iguales.

Experimentalmente, por tanto, se confirma la teoría de *que los híbridos del guisante forman ovocélulas y granos de polen en la constitución de los cuales están representadas en números iguales todas las formas constantes que resultan de la combinación de los caracteres unidos en la fecundación.*

La diferencia de formas entre la progenie de los híbridos, así como las respectivas proporciones de los números en los cuales se han observado, encuentran explicación suficiente en el principio deducido más arriba. El caso más simple se resuelve por las expresiones del desarrollo de *cada par de caracteres diferenciadores*. Esta expresión del desarrollo es $A+2Aa+a$, en la que **A** y **a** representan las formas de caracteres diferenciadores constantes, y **Aa** la forma híbrida de ambas. Esto divide en 3 diferentes clases a 4 individuos. En su formación, la ovocélula y el grano de polen con las formas **A** y **a** forman parte, de media, de forma equivalente en la fecundación; por lo tanto cada forma se da dos veces, ya que se forman cuatro individuos. Participan por tanto en la fecundación:

- Los granos de polen **A+A+a+a**
- Las ovocélulas **A+A+a+a**

Queda, por tanto, puramente como una cuestión de azar cuál de los dos tipos de polen se unirá con cada ovocélula individual. De acuerdo, por tanto, con la ley de la probabilidad, siempre pasará, en la mayoría de casos, que cada polen con la forma **A** y **a** se unirán con la misma frecuencia con cada ovocélula de las formas **A** y **a**, consecuentemente uno de los dos granos de polen **A** en la fecundación se unirá con la ovocélula **A** y la otra con la ovocélula **a**, y de la misma forma un grano de polen **a** se unirá con una ovocélula **A**, y la otra con la ovocélula **a**.



El resultado de la fecundación puede ser aclarado poniendo los signos de la ovocélula y el grano de polen unidos en forma de fracciones, con los granos de polen encima y las ovocélulas debajo de la línea. Tenemos entonces

$$\frac{A}{A} + \frac{A}{a} + \frac{a}{A} + \frac{a}{a}$$

En el primer y cuarto término la ovocélula y el grano de polen son semejantes, consecuentemente el producto de su unión deberá ser constante, a saber **A** y **a**; en el segundo y tercero, por otro lado, son una vez más resultado de la unión de dos caracteres diferenciadores de las cepas, consecuentemente las formas resultantes de las fecundaciones serán idénticas a aquellos híbridos de los que procedieron. *En consecuencia la hibridación se repite.* Esto explica el sorprendente hecho de que los híbridos son capaces de producir, además de las dos formas parentales, descendencia semejante a ellos **A/a** y **a/A**, que ambas dan la misma unión **A/a**, ya que, como ya se ha remarcado más arriba, no hay diferencia en el resultado de la fecundación si los caracteres corresponden a la ovocélula o al grano de polen. Deberíamos escribir por tanto $A/A + A/a + a/A + a/a = A + 2Aa + a$.

Esto representa el promedio de resultados de autopolinización de los híbridos cuando se unen dos caracteres diferenciadores. En flores individuales y en plantas individuales, por tanto, las proporciones en las que se producen las formas de las series no deberían sufrir fluctuaciones considerables. A parte del hecho de que los números en los cuales ambos tipos de ovocélulas se producen en los pericarpios sólo pueden ser considerados como iguales en promedio, queda como puramente una cuestión de azar cuál de los dos tipos de polen fecundará cada ovocélula. Por esta razón los valores por separado deben necesariamente estar sujetos a fluctuaciones, e incluso son posibles casos extremos, como se describió anteriormente en relación con los experimentos de la forma de la semilla y del color del albumen. Las proporciones reales de números solo pueden ser determinadas por una media deducida de la suma del mayor número de valores posible; cuanto más cantidad más se eliminarán los efectos del azar.

Las descendencias de híbridos en los cuales dos tipos de caracteres diferenciadores se unen contienen una media de 16 individuos con 9 formas diferentes, $AB + Ab + aB + ab + 2ABb + 2aBb + 2AaB + 2Aab + 4AaBb$. Entre los caracteres diferenciadores de las cepas originales, **A**, **a** y **B**, **b** son posibles 4 combinaciones constantes, y consecuentemente los híbridos producen las correspondientes 4 formas de ovocélula y grano de polen: **AB**, **Ab**, **aB**, **ab**, y cada una de estas figurará una media de 4 veces en la fecundación, por lo que la serie constará de 16 individuos. Por tanto, los participantes en la fecundación son:

Granos de polen: $AB+AB+AB+AB+Ab+Ab+Ab+Ab+aB+aB+aB+aB+ab+ab+ab+ab$.

Ovocélulas: $AB+AB+AB+AB+Ab+Ab+Ab+Ab+aB+aB+aB+aB+ab+ab+ab+ab$.

En el proceso de fecundación cada forma de grano de polen se une, de media, con la misma frecuencia con cada forma de ovocélula, así que cada una de las 4 formas de grano de polen **AB** se une una vez con una de las formas de la ovocélula **AB, Ab aB, ab**. Precisamente de la misma forma el resto de granos de polen de las formas **Ab, aB, ab** se unen con todas las otras ovocélulas. Obtenemos por tanto:

$$\frac{AB}{AB} + \frac{AB}{Ab} + \frac{AB}{aB} + \frac{AB}{ab} + \frac{Ab}{AB} + \frac{Ab}{Ab} + \frac{Ab}{aB} + \frac{Ab}{ab} + \frac{aB}{AB} + \frac{aB}{Ab} + \frac{aB}{aB} + \frac{aB}{ab} + \frac{ab}{AB} + \frac{ab}{Ab} + \frac{ab}{aB} + \frac{ab}{ab}$$

o

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

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

De una exactamente la misma forma es el desarrollo de las series de híbridos dados cuando *tres tipos de caracteres diferenciadores* se juntan en ellos. Los híbridos forman 8 diferentes tipos de ovocélula y grano de polen: **ABC, ABc, AbC, Abc, aBC, aBc, abC, abc**, y cada forma de polen se une una vez más una media de una vez con cada forma de ovocélula.

La ley de combinación de diferentes caracteres que gobierna el desarrollo de los híbridos encuentra por tanto su *fundamento y explicación* en el principio enunciado, de que los híbridos producen ovocélulas y granos de polen que en números iguales representan todas las formas constantes que resultan de las combinaciones de caracteres puestas juntas por fecundación.

10. Experimentos con híbridos de otras especies de plantas

Debe ser el objeto de experimentos adicionales determinar si la ley de desarrollo descubierta para *Pisum* se aplica también a los híbridos de otras plantas. Para este fin varios experimentos se iniciaron recientemente. Dos experimentos menores con especies de *Phaseolus* han sido completados, y deben ser mencionadas aquí.

Un experimento con *Phaseolus vulgaris* y *Phaseolus nanus* dio resultados que estaban en perfecto acuerdo. *Ph.nanus* tenía a la vez el tallo enano, y vainas simplemente infladas y verdes. *Ph.vlugaris* tenía, por otro lado, un tallo de 10 a 12 pies de alto, y vainas amarillas y contraídas cuando maduraban. La proporción de los números en los cuales las diferentes formas aparecían en las generaciones separadas eran las mismas que con *Pisum*. También el desarrollo de las combinaciones constantes estaba de acuerdo con la ley de combinación simple de caracteres, exactamente como en el caso del *Pisum*. Se obtuvieron:

| <i>Combinaciones constantes</i> | <i>Tallo</i> | <i>Color de las vainas inmaduras</i> | <i>Forma de las vainas maduras</i> |
|---------------------------------|--------------|--------------------------------------|------------------------------------|
| 1 | Largo | Verde | Inflada |
| 2 | " | " | Contraída |
| 3 | " | Amarillo | Inflada |
| 4 | " | " | Contraída |
| 5 | Corto | Verde | Inflada |
| 6 | " | " | Contraída |
| 7 | " | Amarillo | Inflada |
| 8 | " | " | Contraída |

El color verde de la vaina, las formas infladas, y el tallo largo eran, como en *Pisum* caracteres dominantes.

Otro experimento con dos especies muy diferentes de *Phaseolus* tuvo solo un resultado parcial. *Phaseolus nanus* L sirvió como *planta portadora de la semilla*, una especie perfectamente constante, con flores blancas en racimos cortos y semillas pequeñas y blancas en vainas infladas, suaves y rectas y como *planta polinizadora* se usó *Ph. multiflorus* W, con tallo sinuoso y largo, flores púrpuras o rojas en racimos muy largos, vainas torcidas y ásperas en forma de hoz, y grandes semillas salpicadas de manchas negras sobre un fondo color melocotón o rojo sangre.

Los híbridos se parecían más a la planta polinizadora, pero las flores aparecían coloreadas con menos intensidad. Su fertilidad era limitada; de 17 plantas, las cuales todas desarrollaron muchos cientos de flores, sólo se obtuvieron 49 semillas en total. Estas eran de tamaño medio, y eran salpicadas y manchadas de forma similar a las de *Ph. multiflorus*, y el color de fondo no era materialmente diferente. Al siguiente año 44 plantas crecieron de estas semillas, de las cuales solo 31 llegaron al estado de floración. Los caracteres de *Ph. nanus*, que habían estado totalmente latentes en los híbridos, reaparecieron en varias combinaciones, su proporción, sin embargo, en relación con las plantas dominantes era de forma inevitable muy fluctuante debido al pequeño número de plantas de prueba. Con ciertos caracteres, como el tallo y la forma de la vaina, había, aún así, como en el caso del *Pisum*, casi exactamente una proporción de 1:3.

Los resultados de este experimento pueden ser insignificantes en lo que respecta a la determinación de los números relativos en los que las varias formas aparecen, son embargo, por otro lado, se presenta el fenómeno de un *remarcable cambio de color* en las flores y semilla de los híbridos. En *Pisum* se sabe que los caracteres del color de la flor y la semilla se presentan inalterados en la primera y siguientes generaciones, y que la descendencia de los híbridos muestra exclusivamente uno u otro de los caracteres de las cepas originales. Esto ocurre de forma diferente en el experimento que estamos considerando. Las flores blancas y el color de la semilla de *Ph. nanus* aparecieron, es cierto, al principio en la primera generación, en un ejemplar bastante fértil, pero el resto de las 30 plantas desarrollaron colores de flor que eran de varios tonos desde púrpura o rojo hasta violeta pálido. El color de la cobertura de la semilla tampoco era menos variado que el de las flores. Ninguna planta pudo ser clasificada como completamente fértil; muchas al final no produjeron frutos; otras solo dieron frutos de las últimas flores producidas, los cuales no maduraron. De sólo 15 plantas se obtuvieron semillas completamente desarrolladas. La gran disposición a la infertilidad se vio en las formas con preponderancia de flores rojas, puesto que de 16 de ellas solo 4 dieron semillas maduras. Tres de estas tenían un patrón de semilla semejante a *P. multiflorus*, pero con un color de fondo más o menos pálido; la cuarta planta dio solo una semilla de color marrón claro. Los individuos con sobre todo flores de color violeta tenían semillas marrón oscuro, marrón negrozco y algunas negras.

El experimento se continuó dos generaciones más bajo circunstancias desfavorables similares, ya que incluso de la descendencia de plantas todas completamente fértiles se dieron algunas que eran menos fértiles o casi estériles. No hubo posteriormente presencia de otros colores de flor o cobertura de la semilla a parte de los anteriormente citados. Las formas que en la primera generación contenían uno o más de los caracteres recesivos permanecieron, respecto a esto, constantes sin excepción. También de aquellas plantas que poseían flores violetas y semilla marrón o negra, algunas no variaron otra vez en estos aspectos en la siguiente generación; la mayoría, sin embargo, produjeron juntas una descendencia exactamente igual a ellas mismas, y algunas que mostraban flores blancas y coberturas de la semilla blancas.

Las plantas de flores rojas permanecieron tan escasamente fértiles que no se puede decir nada con certeza en lo que respecta a su posterior desarrollo.

A pesar de los muchos factores perturbadores a los que las observaciones han tenido que enfrentarse, se ve sin embargo con este experimento que el desarrollo de los híbridos, respecto a estos caracteres que afectan a la forma de las plantas, sigue las mismas leyes que en *Pisum*. En cuando a los caracteres del color, ciertamente parece difícil percibir un acuerdo sustancial. A parte del hecho de que por la unión del color blanco y el púrpura-rojo toda una gama de colores aparece, desde púrpura a violeta pálido y blanco, hay una notable circunstancia que es que entre 31 plantas floridas solo una recibió el carácter recesivo del color blanco, mientras que en *Pisum* esto ocurre una media de una de cada 4 plantas.

Incluso estos enigmáticos resultados, aún así podrían probablemente explicarse con la ley que gobierna al *Pisum* si asumimos que el color de las flores y las semillas de *Ph multiflorus* es una combinación de dos o más colores totalmente independientes que actúan individualmente como cualquier otro carácter constante en la planta. Si el color de flor **A** fuese una combinación de los caracteres individuales $A(1) + A(2) + \dots$ hasta producir una impresión total de color púrpura, entonces por fecundación con el carácter diferenciador, color blanco, **a**, se producirían las uniones híbridas $A(1)a + A(2)a + \dots$ y esto podría ser también en lo que respecta al color de la cobertura de la semilla. De acuerdo con las suposiciones anteriores, cada una de estas uniones de colores híbridos sería independiente, y consecuentemente se desarrollaría casi independientemente de las otras. Es entonces fácilmente visto que de la combinación de las series independientes que se desarrollan debería surgir una gama completa de colores. Si, por ejemplo, $A = A(1) + A(2)$, entonces los híbridos **A(1)a** y **A(2)a** forman las expresiones de desarrollo:

$$A(1) + 2A(1)a + a$$

$$A(2) + 2A(2)a + a$$

Los miembros de estas series desarrollan una de las 9 posibles combinaciones diferentes y cada una de estas denota otro color:

| | | |
|--------------------|---------------------|-----------------|
| 1 A(1)A(2) | 2 A(1)aA(2) | 1 A(2)a |
| 2 A(1)A(2)a | 4 A(1)aA(2)a | 2 A(2)aa |
| 1 A(1)a | 2 A(1)aa | 1 aa |

Las figuras prescritas para las combinaciones posibles también indican cuántas plantas con el color correspondiente pertenecen a la serie. Si el total es 16, la totalidad de los colores está, en promedio, distribuida entre las 16 plantas, pero, como la serie indica, en proporciones desiguales.

Si el desarrollo del color realmente ocurre de esta forma, podemos ofrecer una explicación del caso descrito más arriba, a saber, que el color blanco de las flores y la cobertura de la semilla solo aparecen una vez de 31 en la primera generación. Esta coloración aparece solo una vez en la serie, y podría por tanto también solo ser desarrollada un promedio de una de cada 16, y con tres caracteres para el color, solo en una de cada 64 plantas.

No debe, sin embargo, ser olvidado que la explicación aquí propuesta está basada en una mera hipótesis, solo apoyada por el resultado realmente imperfecto del experimento recién descrito. Podría, aún así, valer la pena seguir el desarrollo del color en híbridos con experimentos similares, ya que es probable que de esta forma podamos descubrir la causa de la extraordinaria variedad del *color de nuestras flores ornamentales*.

Hasta el momento, en la actualidad poco se sabe con certeza más allá del hecho de que el color de las flores en la mayoría de las plantas ornamentales es un carácter extremadamente variable. La opinión que con frecuencia se expresa es que la estabilidad de las especies está muy dificultada o enteramente impedida por el cultivo, y consecuentemente hay una inclinación a tener en cuenta el desarrollo de formas cultivadas como una cuestión de azar sin ningún tipo de reglas; el color de las plantas ornamentales es ciertamente citado de forma usual como un ejemplo de gran inestabilidad. No está, sin embargo, claro por qué la simple transferencia a una jardinera podría resultar en una revolución tan marcada y persistente el organismo vegetal. Nadie seriamente mantendrá que en campo abierto el desarrollo de las plantas está regido por otras leyes que en una jardinera. Aquí, como allí, cambios de tipo deben producirse si las condiciones de vida son alteradas, y la especie posee la capacidad de adaptarse a este nuevo entorno. Está voluntariamente garantizado que por cultivo la generación de nuevas variedades está favorecida, y que por la labor del hombre muchas variedades son adquiridas, las cuales, en condiciones naturales, se perderían; pero nada justifica el asumir que la tendencia de formación de variedades está tan extraordinariamente incrementada por el hecho de que las especies rápidamente pierden toda estabilidad, y que su descendencia diverge en un sinfín de cepas de formas extremadamente variables. Si fuera el cambio en las condiciones la única causa de variabilidad podríamos esperar que estas plantas cultivadas que han crecido durante siglos bajo condiciones casi idénticas alcanzaran otra vez la constancia. Esto, como es bien sabido, no es el caso ya que es precisamente bajo estas circunstancias que no solo las más variadas sino también las más variables formas se encuentran. Solo las Leguminosas, como *Pisum*, *Phaseolus*, *Lens*, cuyos órganos de fecundación están protegidos por la quilla, los que

constituyen una excepción digna de mencionar. Incluso aquí se han generado numerosas variedades durante el período cultural de más de 1000 años bajo las condiciones más diversas; estas mantienen, sin embargo, bajo ambientes constantes tanta estabilidad como las especies que crecen salvajes.

Es más que probable que en lo que respecta a la variabilidad de las plantas cultivadas exista un factor el cual hasta el momento ha recibido poca atención. Varios experimentos nos llevaron a la conclusión de que nuestras plantas cultivadas, con pocas excepciones, son *miembros de varias cepas híbridas*, cuyo posterior desarrollo en conformidad con la ley es variado e interrumpido por frecuentes cruces *inter se*. No debe pasarte por alto la circunstancia de que las plantas cultivadas son la mayoría cultivadas en gran número y unas cerca de otras, alcanzando las condiciones más favorables para una fecundación recíproca entre las variedades presentes y la especie a sí misma. La probabilidad de esto está apoyada por el hecho de que entre la gran variedad de formas distintas siempre se encuentran ejemplos solitarios, los cuales en un carácter o en el otro permanecen constantes, si simplemente la influencia extraña es cuidadosamente excluida. Estas formas se comportan precisamente como lo hacían aquellas que se sabe que son miembros del conjunto de cepas híbridas. Incluso con el más susceptible de los caracteres, el del color, no puede escapar a la observación cuidadosa que en las formas separadas la inclinación a variar se muestra en grados muy diferentes. Entre las plantas que crecen de *una* fecundación espontánea a menudo hay algunas la descendencia de las cuales varía ampliamente en la constitución y disposición de los colores, mientras que en otras se muestra una pequeña desviación, y entre ellas ocurren un gran número de ejemplos solitarios, los cuales transmiten el color de las flores sin cambios a su descendencia. Las especies cultivadas de *Dianthus* dan un ejemplo instructivo de eso. Un ejemplo de *Dianthus caryophyllus*, de flores blancas, el cual derivó de una variedad de flores blancas, fue aislada durante su período de floración en un invernadero; las numerosas semillas obtenidas de ella dieron plantas enteramente de flor blanca como ella misma. Un resultado similar se obtuvo de una sub especie, con flores rojas, algunas coloreadas de violeta, y una con flores blancas y rayas rojas. Muchas otras, por otra parte, que fueron protegidas de forma similar, dieron progenie que era más o menos variable en color y marcas.

Quiquiera que estudia la coloración que en plantas ornamentales resulta de una fecundación similar, difícilmente puede escapar a la convicción de que aquí el desarrollo también sigue una ley definida que posiblemente encuentra su expresión en *la combinación de varios caracteres independientes para el color*.

11. Observaciones finales

Difícilmente puede no ser de interés comparar las observaciones hechas en lo que respecta a *Pisum* con los resultados a los que llegaron las dos autoridades en esta branca de conocimiento, Köreuter y Gärtner, en sus investigaciones. De acuerdo con la opinión de ambos, los híbridos en apariencia externa presentan o una forma intermedia entre las especies originales, o se parecen estrechamente a uno o al otro tipo, y a veces difícilmente se pueden distinguir de éste. De sus semillas usualmente crecen, si la fecundación fue hecha con su propio polen, varias formas que difieren del tipo normal. Por norma general, la mayoría de individuos obtenidos de una fecundación mantienen la forma híbrida, mientras que otras pocas vienen a ser más como la planta de la semilla, y unos u otros individuos se parecen más a la planta polinizadora. Esto, sin embargo, no es el caso de todos los híbridos sin excepción. A veces la descendencia tiene más que están más cerca, algunas de una y otras de otra de las dos cepas originales, o se inclinan más hacia uno u otro lado; mientras que en otros casos *estas permanecen perfectamente como el híbrido* y continúan constantes en su descendencia. Los híbridos de variedades se comportan como híbridos de especies, pero poseen gran variabilidad de forma y una más pronunciada tendencia a volver a los tipos originales.

En lo que respecta a la *forma* de los híbridos y su *desarrollo*, por norma general un acuerdo con las observaciones hechas en *Pisum* es indudable. Esto es diferente en los casos excepcionales citados. Gärtner confiesa incluso que la determinación exacta de si una forma guarda un gran parecido a una u otra de las dos especies originales muchas veces entrañaba una gran dificultad, dependiendo en gran medida del un punto de vista subjetivo del observador. Otra circunstancia podría, sin embargo, contribuir a volver los resultados fluctuantes e inciertos, a pesar de la más cuidadosa observación y diferenciación. Para los experimentos, las plantas mayormente usadas estaban consideradas

buenas especies y se diferenciaban por un gran número de caracteres. Además de los caracteres bien definidos, donde es una cuestión de gran o poca similitud, deben también ser tomados en cuenta los caracteres que son a menudo difíciles de definir en palabras, pero aún bastan, como todo especialista en plantas sabe, para dar a las formas una apariencia concreta. Si es aceptado que el desarrollo de los híbridos sigue la ley que es válida para *Pisum*, las series en cada experimento separado deben contener muchas formas, ya que el número de términos, como se sabe, aumenta con el número de caracteres diferenciadores como potencias de tres. Con un número relativamente pequeño de plantas experimentales los resultados, por tanto, podrían solo ser aproximadamente correctos, y en casos concretos podrían fluctuar considerablemente. Si, por ejemplo, las dos cepas originales difieren en 7 caracteres, y 100-200 plantas fueran cultivadas de las semillas de sus híbridos para determinar el grado de relación de la descendencia, podríamos ver fácilmente cómo de incorrecta es la decisión ya que para 7 caracteres diferenciadores la serie de combinaciones contiene 16.384 individuos bajo 2.187 formas diferentes; ahora una y luego otra relación podrían afirmarse como predominantes, y para el observador presentarían esta o aquella forma simplemente por azar, en la mayoría de casos.

Si, además, aparecen entre los caracteres diferenciadores al mismo tiempo caracteres *dominantes*, los cuales se transmiten enteros o casi sin cambio a los híbridos, entonces en los términos de la serie de desarrollo uno de los dos progenitores originales que posee la mayoría de caracteres dominantes debe siempre ser predominante. En el experimento descrito en cuanto a *Pisum*, en el cual tres tipos de caracteres diferenciadores estaban involucrados, todos los caracteres dominantes pertenecían a la planta de la semilla. Aunque los términos de la serie en su composición interna se acercaban a ambos progenitores de igual forma, sin embargo, en este experimento el tipo de la planta de la semilla obtuvo una preponderancia tan grande que de cada 64 plantas de la primera generación 54 se parecía exactamente, o sólo diferían en un carácter. Se ve bajo semejantes circunstancias cómo de impulsivo hay que ser para pretender deducir de la apariencia externa de los híbridos conclusiones de su naturaleza interna.

Gärtner menciona que en estos casos en los que el desarrollo era regular entre la descendencia de los híbridos las dos especies originales no eran reproducidas, sino que sólo unos pocos individuos se acercaban a ellos. Con cada serie de desarrollo llevada a cabo no podría de hecho ser de otra forma. De 7 caracteres diferenciadores, por ejemplo, entre más de 16.000 individuos descendientes de los híbridos cada una de las dos especies originales ocurriría solo una vez. Es por tanto casi imposible que estas aparecieran entre un pequeño número de plantas experimentales; con un poco de probabilidad, sin embargo, podríamos calcular la aparición en la serie de unas pocas formas que se aproximaran a ellos.

Encontramos una *diferencia esencial* en aquellos híbridos que permanecen constantes en su proge y que se propagan a sí mismos tan fielmente como las especies puras. De acuerdo con Gärtner, a esta clase pertenecen los *remarcablemente fértiles* híbridos *Aquilegia atropurpurea canadensis*, *Lavatera pseudolbia thuringiaca*, *Geum urbanorivale*, y algunos híbridos de *Dianthus*; y, de acuerdo con Wichura, los híbridos de la familia de los sauces. Para la historia de la evolución de las plantas esta circunstancia es de especial importancia, ya que los híbridos constantes adquieren el estatus de nuevas especies. La corrección de los hechos está garantizada por observadores eminentes, y no puede ser dudada. Gärtner tuvo la oportunidad de seguir *Dianthus Armeria deltoides* hasta la décima generación, ya que esta se propagaba por sí misma en el jardín.

Con *Pisum* se demostró experimentalmente que los híbridos forman ovocélulas y granos de polen de *diferentes* tipos, y que aquí se encuentra la razón de la variabilidad de su descendencia. Asimismo, en otros híbridos cuya descendencia se comporta de forma similar deberíamos asumir una causa parecida; para estos, por otra parte, que permanecen constantes la suposición de que sus células reproductivas son todas iguales y que coinciden con la célula fundadora del híbrido aparece justificada. En opinión de fisiólogos de renombre, para el propósito de la propagación un grano de polen y una ovocélula se unen en Fanerógamas* en una célula individual, la cual es capaz gracias a la integración y formación de nuevas células de convertirse en un organismo independiente. Este desarrollo sigue una ley constante, la cual está fundamentada en la composición del material y disposición de los elementos que se encuentran en la célula de este tipo. Si las células reproductivas son del mismo tipo y coinciden en la célula fundadora de la planta madre, entonces el desarrollo de un nuevo individuo seguirá las mismas leyes que sigue la planta madre. Si coincide que una ovocélula se une con un grano de polen *diferente*, debemos entonces asumir que entre estos elementos de ambas células, que determinan caracteres opuestos algún tipo de acuerdo se efectúa. La célula combinada resultante llega a fundar un organismo híbrido el desarrollo del cual necesariamente sigue un esquema diferente del de en cada una de las dos especies originales. Si el acuerdo llevado a cabo para ser una completa, en el sentido, a saber, de que el embrión híbrido es formado de dos células similares, en el cual las diferencias están *completamente y permanentemente acomodadas* juntas, el resultado posterior sigue que los híbridos, como otra especie estable de planta, se reproducen fielmente en su descendencia. Las células reproductivas que se forman en sus pericarpios y anteras son de un tipo, y coinciden con la célula mezclada inicial.

En lo que respecta a aquellos híbridos cuya progenie es *variable* podríamos tal vez asumir que entre los elementos diferenciadores de la ovocélula y el grano de polen también ocurre un acuerdo; en la medida en que la formación de la célula así como la formación del híbrido llegue a ser posible; pero, sin embargo, la disposición entre los elementos conflictivos es solo temporal y no permanece a través de la vida de la planta híbrida. Dado que habitualmente en la planta no se perciben cambios durante todo el periodo vegetativo, debemos por tanto asumir que solo es posible para los elementos diferenciadores liberarse de la unión forzada cuando las células fecundantes se desarrollan. En la formación de estas células todos los elementos existentes participan en una disposición totalmente libre y equitativa, por el cual solo los diferenciadores se separan. En este método de producción podrían ser posibles tantos tipos de ovocélula y grano de polen como combinaciones posibles de los elementos formadores.

La atribución intentada aquí de la diferencia esencial en el desarrollo de los híbridos a una unión *permanente o temporal* de los elementos diferenciadores puede, por supuesto, reclamar solo el valor de una hipótesis que por falta de datos definidos ofrece un amplio alcance. Alguna justificación de la opinión expresada se apoya en la evidencia conseguida en *Pisum* de que el comportamiento de cada par de caracteres diferenciadores en una unión híbrida es independiente de las otras diferencias entre las dos plantas originales, y, además, el híbrido produce solo tantos tipos de ovocélula y grano de polen como posibles combinaciones constantes hay. Los caracteres diferenciadores de dos plantas pueden finalmente, aun así, depender solo de diferencias en la composición y agrupación de los elementos que existen en las células fundadoras de la misma en interacción vital.

**En Pisum se ha puesto en duda que para la formación de un nuevo embrión se deba llevar a cabo una unión perfecta de los elementos de ambas células reproductivas. ¿Cómo podría ser explicado de otra forma que entre la descendencia de los híbridos ambos tipos originales reaparezcan en números iguales y con todas sus peculiaridades? Si la influencia de la ovocélula sobre el grano de polen fuera solo externa, si tuviese el rol de una simple nodriza, entonces el resultado de cada fecundación no podría ser otro que el que el híbrido desarrollado debería parecerse exactamente a la planta polinizadora, o en alguna proporción estar muy cerca. Hasta ahora los experimentos no han confirmado esto de ninguna forma. Una prueba evidente de la completa unión de los contenidos de ambas células se concede por la experiencia adquirida en que, en cuanto a la forma del híbrido, no es fundamental qué planta progenitora era de una u otra especie.*

Incluso la validez de la ley formulada para *Pisum* requiere aun ser confirmada, y una repetición de los experimentos más importantes debe consecuentemente ser deseada, como, por ejemplo, en relación a la composición de las células fecundadoras híbridas. Una diferencia puede fácilmente escapársele al observador solitario, lo cual aunque puede al principio parecer poco importante, sin embargo se acumula hasta un punto que no debe ser ignorado en el resultado total. Si los varios híbridos de otras especies de plantas coinciden enteramente debe también ser primero decidido experimentalmente. Al mismo tiempo deberíamos asumir que en puntos materiales una diferencia esencial puede apenas ocurrir, ya que la *unidad* en el plan de desarrollo de vida orgánica está puesta en duda.

Para acabar, los experimentos llevados a cabo por Kölreuter, Gärtner y otros respecto a la transformación de una especie en otra por *fecundación artificial* merece una mención especial. Se le ha dedicado una particular importancia a estos experimentos y Gärtner los reconoce “entre los más difíciles de todos en hibridación”.

Si una especie **A** se quiere transformar en la especie **B**, ambas deben estar unidas por fecundación y los híbridos resultantes ser entonces fecundados con el polen de **B**; entonces, de la variada descendencia resultante, la debe ser seleccionada la forma que guarde mayor relación con **B** y otra vez fecundada con polen de **B**, y así sucesivamente hasta que finalmente se llega a una forma que es como **B** y constante en su progenie. Por este proceso la especie **A** cambiará a la especie **B**. Gärtner, él solo, efectuó 30 experimentos así con plantas del género *Aquilegia*, *Dianthus*, *Geum*, *Lavatera*, *Lynchnis*, *Malva*, *Nicotiana*, y *Oenothera*. El periodo de transformación no era igual para todas las especies. Mientras que para una, una triple fecundación fue suficiente, con otras esto tuvo que ser repetido 5 o 6 veces, e incluso en la misma especie se observaron fluctuaciones en varios experimentos. Gärtner atribuye esta diferencia al hecho de que “el poder específico por el que una especie, durante la reproducción, efectúa el cambio y transformación del tipo maternal varía considerablemente en diferentes plantas, y, consecuentemente, los períodos con los que una especie se cambia a otra deben cambiar, así como en el número de generaciones, por tanto la transformación en otra especie es producida en más y otras en menos generaciones”. Además, el mismo observador remarca “que en aquellos experimentos de transformación un buen resultado depende de qué tipo y qué individuo es elegido para su posterior transformación”

Si se asume que en estos experimentos la constitución de las formas resulta de forma similar a la de *Pisum*, el proceso entero de transformación podría encontrar una explicación bastante simple. El híbrido forma tantos tipos de ovocélulas, como posibles combinaciones de los caracteres unidos dentro hay, y una de ellas es siempre del mismo tipo que un grano de polen. Consecuentemente siempre existe la posibilidad con todos estos experimentos de que incluso desde la segunda fecundación pueda resultar una forma constante idéntica a la planta polinizadora. Si ésta realmente se ha obtenido depende en cada caso separado del número de plantas experimentales, así como del número de caracteres diferenciadores que se unen en la fecundación. Déjenos, por ejemplo, asumir que las plantas seleccionadas para el experimento se diferencian en 3 caracteres, y la especie **ABC** se quiere transformar en otra especie **abc** por fecundación repetida con el polen del anterior; los híbridos resultantes del primer cruce forman 8 tipos de ovocélulas, a saber:

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

Las del segundo año de experimento se unen otra vez con los granos de polen **abc**, y obtenemos la serie

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

Ya que la forma **abc** aparece una vez en la expresión de 8 términos, es en consecuencia poco probable que se perdiese entre las plantas experimentales, incluso si se cultivasen en un número reducido, y la transformación debería ser perfeccionada de hecho con una segunda fecundación. Si por casualidad no aparece, entonces la fecundación debe ser repetida con una de estas formas: **Aabc**, **aBbc**, **abCc**. Se percibe que un experimento de este tipo se extenderá al máximo *cuanto menor sea el número de plantas experimentales y mayor el número de caracteres diferenciadores* en las dos especies originales; y que, además, en una misma especie puede ocurrir fácilmente un retraso de una o incluso dos generaciones como Gärtner observó. La transformación de especies muy diferentes podría generalmente completarse en 5 o 6 años de experimento, ya que el número de diferentes ovocélulas que se forman en los híbridos se incrementa como potencias de 2 con el número de caracteres diferenciadores.

Gärtner encontró por experimentos repetidos que *el periodo respectivo de transformación* varía en muchas especies, así que frecuentemente una especie **A** puede ser transformada en una especie **B** una generación antes que la especie **B** en la especie **A**. Él deduce de ahí que la opinión de Kölreuter difícilmente puede mantener que “las dos naturalezas de los híbridos están en perfecto equilibrio”. Experimentos en los que esta conexión era estudiada con dos especies de *Pisum* demostraron que en lo que respecta a la elección de los individuos más adecuados para el propósito de una posterior fecundación podría suponer una gran diferencia en qué especie se transforma en la otra. Las dos plantas experimentales diferían en 5 caracteres, mientras que al mismo tiempo las especies **A** eran todas dominantes y las especies **B** todas recesivas. Para la transformación mutua **A** fue fecundada con el polen de **B** y **B** con el polen de **A**, y esto se repitió en ambos híbridos al año siguiente. En el primer experimento, **B/A**, había 87 plantas disponibles al tercer año de experimento para la selección de los individuos para un cruce posterior, y estos *eran de las posibles 32 formas*; en el segundo experimento **A/B** 72 plantas resultaron *coincidir perfectamente en apariencia con la planta polinizadora*; en su composición interna, sin embargo, debían haber sido tan variadas como las formas del otro experimento. La selección definida en consecuencia solo era posible en el primer experimento; con el segundo la selección se tuvo que hacer al azar, simplemente. De estas últimas solo una parte de las flores fueron cruzadas con el polen de **A**, las otras se auto fecundaron. Por cada 5 plantas que se seleccionaron en ambos experimentos para la fecundación, coincidieron, como el cultivo del siguiente año mostró, con la planta polinizadora:

| <i>1r experimento</i> | <i>2º experimento</i> | |
|-----------------------|-----------------------|-------------------------|
| 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 tanto, la transformación fue completa, en el segundo, que no continuó más allá, habrían sido necesarias probablemente dos fecundaciones más.

Aunque podría no ocurrir frecuentemente el caso en el cual los caracteres dominantes perteneciesen exclusivamente a una u otra de las plantas progenitoras originales, siempre haría la diferencia cuál de las dos posee el mayor número de dominantes. Si la planta polinizadora tiene la mayoría, entonces la selección de formas para un posterior cruce alcanzará un grado menos de certeza que en el caso contrario, que implicará un retraso en el periodo de transformación, ya que el experimento solo se considera completo cuando una forma llega a no solo parecerse a la planta polinizadora, sino que también permanece constante en su progenie.

Gärtner, con los resultados de estos experimentos de transformación, llegó a la conclusión contraria de aquellos naturalistas que cuestionan estabilidad de las especies de plantas y creían en una evolución continua de la vegetación. Él percibe en la completa transformación de una especie en la otra una prueba indudable de que las especies están sujetas a unos límites entre los cuales no pueden cambiar. Aunque esta opinión no puede ser aceptada incondicionalmente, encontramos por otra parte en los experimentos de Gärtner una confirmación digna de mencionar de la suposición respecto a la variabilidad de las plantas cultivadas que ya ha sido expresada.

Entre las especies experimentales fueron cultivadas plantas, como *Aquilegia atropurpurea* y *canadensis*, *Dianthus caryophyllus*, *chinensis*, y *japonicus*, *Nicotiana rustica* y *paniculata*, y los híbridos entre estas especies no perdieron en absoluto su estabilidad después de 4 o 5 generaciones.

Gregor Mendel
Traducción: Ruth Gómez Graciani