

# Orígenes del Mendelismo <sup>(1)</sup>

## *Advertencia.*

En nuestras LECCIONES DE BOTANICA hemos consignado los conceptos siguientes acerca del Mendelismo: "Al mismo tiempo que aparecía la obra de Darwin sobre el origen de las especies, se efectuaban en un monasterio de Brünn, de la alta Silesia, una serie de investigaciones que de haber sido conocidas de aquel autor, quizá hubieran modificado profundamente la hipótesis darwinista. Es el caso que el monje agustino Gregorio Juan Mendel, no hallando suficiente la hipótesis de la selección natural para explicar la aparición de nuevas especies, emprendió una serie de investigaciones acerca del cruzamiento de los Guisantes. Los resultados se publicaron en los Anales de una Sociedad científica rural correspondientes al 8 de febrero y 8 de marzo de 1865 y aunque su autor llamó

---

(1) Con singular agrado comenzamos a publicar la traducción al castellano que de la Monografía del célebre naturalista Mendel, sobre sus experimentos en hibridación de plantas, hace el profesor Emilio Robledo. La vasta ilustración del traductor, como su erudición y amplísimos conocimientos de las ciencias naturales y especialmente de la ciencia botánica, son las mejores garantías para una fiel interpretación de lo traducido. Con esta labor y con las anotaciones que le hace a la Monografía, aporta el doctor Robledo una nueva contribución en su obra de gran difusor, orientador e investigador en el amplio reino de las ciencias naturales.

LA DIRECCION.

seriamente la atención sobre los fenómenos observados, sus estudios quedaron desconocidos durante cerca de cuarenta años. Por aquella misma época (1863) el jardinero francés Naudin explicaba la formación de los híbridos por medio de "la disyunción de las especies específicas en el polen y en el óvulo...". Pero estos trabajos tampoco tuvieron repercusión ninguna. A principios de este siglo fueron redescubiertos los resultados de Mendel simultáneamente por Hugo de Vries, de Amsterdam, en el Maíz; por Correns, de Tubingia, en varias plantas, y por Tschermak, de Viena, en los Guisantes. De común acuerdo estos investigadores resolvieron dar el nombre de *Mendelismo* a las nuevas doctrinas sobre la herencia, doctrinas que fueron bien pronto confirmadas y ampliadas por los mismos biólogos y por Bateson, de Cambridge, por Cuenot, en Francia, y por muchos experimentadores más, quienes han impulsado el moderno desarrollo de la herencia y le han dado el rango de una ciencia experimental y de trascendencia económica e industrial". Los biólogos del mundo entero, afirma Morgan, están conformes en que el descubrimiento de Mendel es un descubrimiento de primera magnitud, porque Mendel demostró con pruebas experimentales que la herencia podía explicarse mediante un sencillo mecanismo" y Lock agrega que el descubrimiento de las nuevas leyes de herencia ha sido de importancia no menor que la de las leyes de Newton sobre la gravitación o las de Dalton, sobre los átomos".

El estudio original de Mendel se publicó en el *Verh. naturf. Ver. in Brün, Abhandlungen*, IV, 1865, que apareció en 1866. La primera traducción al inglés fue hecha por la *Royal Horticultural Society of London*, y fue reeditada con la autorización del Consejo de la Sociedad, con notas al pie y algunas variantes leves por el Profesor W. Bateson.

Creemos que por primera vez se hace la traducción de dicho trabajo al español, pues a pesar del empeño que habíamos tenido en procurarnos la Memoria de Mendel, todo había si-

do infructuoso. Para la presente traducción nosotros nos hemos servido de la publicación hecha en inglés, en Cambridge, por la *Harvard University Press* en 1938 y que nos fue obsequiada por nuestro amigo don Frøderich Larsen. A las notas puestas por Bateson y que van seguidas de la letra B, nosotros hemos agregado algunas de nuestra cosecha que hemos considerado de alguna utilidad. He aquí la Memoria de Mendel.

## EXPERIMENTOS EN HIBRIDACION DE PLANTAS

por

G r e g o r i o   M e n d e l

(Leídos en las sesiones de 8 de febrero y 8 de marzo de 1865).

### *Notas preliminares.*

La experiencia de la fecundación artificial, tal como se efectúa con las plantas ornamentales con el objeto de obtener nuevas variedades en color, ha conducido a los experimentos que van a ser discutidos aquí. La admirable regularidad con que reaparecen siempre las mismas formas híbridas, cuando quiera que se ha efectuado la fecundación entre las mismas especies, indujo a emprender posteriores experimentos, con el objeto de seguir el desarrollo de los híbridos en su descendencia.

A este fin han consagrado una parte de sus vidas, con perseverancia inagotable, varios observadores cautelosos, tales como Kolreuter, Gartner, Herbert, Lecoq, Wichura y otros. Especialmente Gartner en su obra *Die Bastarderzeugung in Pflanzenreiche* ("La Producción de Híbridos en el Reino Vegetal"), ha registrado observaciones muy valiosas; y más re-

cientemente Wichura publicó los resultados de algunas profundas investigaciones en los híbridos del Sauce.

Ninguno de los que están familiarizados con la vastedad de esta tarea, y puede apreciar las dificultades con que se realizan los experimentos de esta clase, puede maravillarse de que hasta aquí no se haya formulado con buen éxito, leyes generalmente aplicables a la formación y desarrollo de los híbridos. Sólo cuando tengamos a nuestra vista los resultados de los experimentos hechos en plantas que pertenezcan a los órdenes má diversos, podremos llegar a una decisión final.

Todos los que examinen la obra realizada en este sentido, llegarán a la convicción de que entre todos los experimentos hechos, ninguno se ha llevado al cabo con la extensión y en una vía tales que hagan posible deteminar el número de las formas diferentes en que aparecen los descendientes de los híbridos, u ordenar estas formas con certeza, de acuerdo con sus generaciones separadas, o determinar definitivamente sus relaciones estadísticas. (1).

En verdad que para emprender una labor de tal alcance se requiere cierto valor; a pesar de todo, es lo cierto que aquella es la única vía directa para alcanzar la resolución de un asunto cuya importancia es invaluable en relación con la historia de las formas orgánicas.

El ensayo presentado aquí registra los resultados de tales experimentos en detalle. Dichos experimentos fueron prácticamente limitados a un pequeño grupo de plantas, y es ahora, después de ocho años, cuando se concluyen en todo lo esencial. El benévolo lector decidirá si el plan en que los experimentos separados fueron conducidos y llevados al cabo era el mejor para obtener el fin deseado.

---

(1) *A la concepción clara de estas tres necesidades primarias es a lo que es debido el éxito de la obra de Mendel. Hasta donde yo conozco, esta concepción era absolutamente nueva en su día.—B.*

## Selección de las plantas de experimentación.

El valor y la utilidad de cualquier experimento son determinados por la aptitud del material al propósito para que éste es empleado, y así, en el caso que nosotros contemplamos, no es indiferente la calidad de las plantas sujetas al experimento y de qué manera son conocidos tales experimentos.

La selección del grupo de plantas para los experimentos de este género debe hacerse con el mayor cuidado posible si se desea evitar desde el principio cualquier riesgo de resultados dudosos.

Las plantas de experimentación deben necesariamente:

1º Poseer caracteres diferenciados constantes;

2º Los híbridos de tales plantas deben ser protegidos, durante el período de florescencia, de los influjos de todo polen extraño, o ser de fácil protección.

Los híbridos y su descendencia deben no sufrir mucha alteración en su fecundidad, en las generaciones sucesivas.

La impregnación accidental por un polen extraño, si ocurriese durante los experimentos y no fuese reconocida, conduciría a conclusiones completamente erróneas. La reducción en la fecundidad o una esterilidad completa de ciertas formas, tal como ocurre en la generación de muchos híbridos, dificultaría grandemente los experimentos o los frustrarían. Con el objeto de descubrir las relaciones en que se mantienen entre sí las formas híbridas y también con sus progenitores, parece necesario que todos los miembros de las series en cada generación sucesiva sean, *sin excepción*, sometidos a observación.

Desde muy al principio se fijó la atención en las *Leguminosas* por razón de la estructura peculiar de su flor. Los experimentos hechos con varios miembros de esta familia condujeron al resultado de que el género *Pisum* posee las cualidades apetecidas.

Algunas formas completamente distintas de este género

poseen caracteres que son constantes y reconocibles de manera fácil y cierta; y cuando sus híbridos son cruzados mutuamente, poseen una descendencia completamente fecunda. Además, la confusión con un polen extraño no puede ocurrir fácilmente, puesto que los órganos de la fecundación están estrechamente encerrados dentro de la quilla, y la antera revienta dentro del botón de tal manera que el estigma se halla cubierto de polen antes que la flor se abra. Esta ocurrencia es de especial importancia. Como una ventaja adicional a las importantes mencionadas, debe citarse la facilidad del cultivo de estas plantas en campo abierto y en tiestos, así como también su relativamente corto periodo de crecimiento. La fecundación artificial es ciertamente un proceso laborioso, pero casi siempre tiene buen éxito. Con este fin se abre el botón antes que se halle completamente desarrollado, se remueve la quilla y cada estambre se extrae con cuidado por medio de las pinzas, después de lo cual el estigma puede de una vez ser espolvoreado con el polen extraño.

Treinta y cuatro variedades de Guisantes más o menos distintas se obtuvieron en total de varios sembradores y fueron sometidas a una prueba de dos años. En el caso de una variedad, entre un gran número de plantas todas semejantes, se anotaban unas pocas formas que fueron señaladamente distintas. Estas, sin embargo, no variaban en el año siguiente y concordaban por completo con otras variedades obtenidas del mismo sembrador: las semillas habían sido sin duda mezcladas para esto de manera accidental. Todas las otras variedades contenían por completo una descendencia constante y similar; durante dos años de experimentos no se observó, por ningún motivo, diferencia alguna esencial. Veintidós de éstas fueron seleccionadas y cultivadas durante todo el periodo de los ensayos. Ellas permanecieron constantes sin excepción ninguna.

Su clasificación sistemática es difícil e incierta. Si adoptamos la definición estricta de una especie, según la cual, sola-

mente pertenecen a una especie aquellos individuos que bajo las mismas precisas circunstancias ostentan exactamente caracteres semejantes, ni aun siquiera dos de estas variedades podrían referirse a una especie. De acuerdo con la opinión de los expertos, sin embargo, la mayor parte pertenece a la especie *Pisum sativum*, en tanto que los restantes se les considera y clasifica: unos como sub-especies de *P. sativum* y otros como especies independientes, tales como *P. quadratum*, *P. saccharatum* y *P. umbellatum*. Sean cuales fueren las posiciones que se les asignen en un sistema de clasificación, pueden considerarse como indiferentes para los fines experimentales en cuestión. Hasta ahora se considera punto menos que imposible el trazar una línea divisoria entre los híbridos de especies y variedades así como entre las especies y variedades mismas.

#### *División y arreglo de los experimentos.*

Si se cruzan dos plantas que difieren constantemente en uno o varios caracteres, numerosos experimentos han demostrado que los caracteres comunes se transmiten a los híbridos y a sus descendientes sin cambio alguno; pero por otra parte, cada par de caracteres diferentes se unen en el híbrido para formar un carácter nuevo, el cual varía usualmente en la descendencia del híbrido. El objeto del experimento era observar esas variaciones en el caso de cada par de caracteres diferenciados y deducir la ley en virtud de la cual aparecen en las generaciones sucesivas. Por tanto, el ensayo separa justamente tantos experimentos aparte cuantos caracteres constantes diferenciados se presentan en las plantas con que se experimenta.

Las varias formas de Guisantes seleccionadas para el cruce, exhiben diferencias: en la longitud y el color del tallo; en el tamaño y la forma de las hojas; en la posición, color y tamaño de las flores; en la longitud del pedúnculo floral; en el color, la forma y el tamaño de las vainas; en la forma y ta-

maño de las semillas, y en el color de las membranas seminales y del albumen (cotiledones B.). Algunos de los caracteres anotados no admiten una separación cierta y bien delineada, ya que la diferencia es de "más o menos", lo que es a menudo más difícil de definir. Tales caracteres no fueron utilizados para los experimentos separados: éstos sólo podían ser aplicados a los caracteres que permanecen en las plantas clara y definitivamente. Finalmente, los resultados deben mostrar si ellos observan en un todo un comportamiento regular en sus cruzamientos y si de esos hechos se puede sacar alguna conclusión relativa a aquellos caracteres que poseen una significación secundaria en el tipo.

Los caracteres que fueron seleccionados para la experimentación se relacionan con:

1.—La *diferencia en la forma de las semillas maduras*. Estas son: o redondas o redondeadas y si hay depresiones, éstas ocurren en la superficie y son siempre superficiales únicamente; o son irregularmente angulosas y profundamente arruadas (*P. quadratum*).

2.—A la *diferencia en el color del albumen de la semilla* (endospermo B.) (1). El albumen de las semillas maduras es amarillo pálido, amarillo brillante y anaranjado, o posee un tinte verde más o menos intenso. Esta diferencia de color es fácilmente apreciable cuando (- si B.) las envolturas son transparentes.

3.—A la *diferencia en el color de la membrana seminal*. Esta es: o blanca, carácter con el cual están relacionadas constantemente las flores blancas, o es gris, o gris-pardo, o cuero-castaño, con o sin puntos violados, caso en el cual el color del estandarte es violado, el de las alas purpúreo y el tallo, en la

---

(1) Mendel usa los términos "albumen" y "endospermo" a veces vagamente para denotar los cotiledones, que contienen sustancia alimenticia, en medio de las semillas.—B.

axila de las hojas, es de un tinte rojizo. Las membranas grises de las semillas, se convierten de color moreno oscuro en agua hirviendo.

4.—En la *diferencia en la forma de las vainas maduras*. Estas son: o simplemente infladas, no estrechadas en su puesto, o bien profundamente constreñidas entre las semillas y más o menos arrugadas (*P. saccharatum*).

5.—A la *diferencia en el color de las vainas inmaduras*. Ellas son: o de un verde brillante a un verde moreno; o de un amarillo vivo, color en el cual participan los tallos, los nervios de las hojas y el cáliz. (1)

6.—A la *diferencia en la posición de las flores*. Ellas son: o axilares, esto es, distribuidas a lo largo del tallo principal, o terminales, es decir, arracimadas en el extremo del tallo y dispuestas casi como una falsa umbela: en este caso, la parte más alta del tallo es más o menos ensanchada en sección (*P. umbellatum*). (2).

7.—A la *diferencia en la longitud del tallo*. (3) La lon-

---

(1) Una especie tiene una vaina bellamente coloreada de rojo morado, que al madurar se torna en violado y azul. Los ensayos con este carácter solamente empezaron en el último año.

Parece que de estos experimentos no se publicó nada posteriormente. Correns ha trabajado desde entonces con tal variedad.—B.

(2) Este es a menudo llamado "Guisante momia". Posee una ligera vena. La forma que yo conozco tiene el estandarte blanco y las hojas de color rojo-salmón.—B.

(3) En mi informe de estos experimentos (*R. H. S. Journal*, vol. XXV, pág. 54, yo equivoqué este parágrafo y tomé "axis" como queriendo decir "eje floral" en lugar del eje principal de la planta. La unidad de medida estando empleada en el original por un rasgo ('), la tomé descuidadamente como una "pulgada", pero la traducción que se da aquí es evidentemente correcta.—B.

gitud del tallo es muy variada en algunas formas. Este es, sin embargo, un carácter constante para cada una, de tal manera que las plantas sanas, que crecen en el mismo suelo, están sujetas solamente a variaciones sin importancia en este carácter.

En los experimentos con este carácter, a fin de obtener una discriminación cierta, el tallo largo de 6 a 7 pies se cruzó siempre con uno corto de tres cuartos de pie a uno y medio pie.

Cada dos de los caracteres diferentes que se han enumerado arriba fueron unidos por fecundación cruzada. Fueron practicadas para:

Primer experimento . . . . .	60	fecundaciones	en	15	plantas.
Segundo experimento . . . . .	58	—	—	10	—
Tercer experimento . . . . .	35	—	—	10	—
Cuarto experimento . . . . .	40	—	—	10	—
Quinto experimento . . . . .	23	—	—	5	—
Sexto experimento . . . . .	34	—	—	10	—
Séptimo experimento . . . . .	37	—	—	10	—

De un gran número de plantas de la misma variedad sólo se escogieron las más vigorosas para la fecundación. Las plantas débiles producen siempre resultados inciertos, porque aún en la primera generación de híbridos y con mayor razón en las subsiguientes, muchos de los descendientes, o fallan en la flor escencia o solamente forman unas pocas semillas y de calidad inferior.

Además, en todos los experimentos se hicieron cruces recíprocos en tal sentido que cada una de las dos variedades que en un caso de fecundación servía como portadora del óvulo, en el otro caso era usada como planta de polen.

Las plantas fueron cultivadas en eras, unas pocas también en tiestos y se mantuvieron en la posición erguida natural por medio de estacas, ramas de árboles y cuerdas extendidas en medio. Para cada experimento, varias plantas en tiestos fue-

ron colocadas en el invernáculo durante el periodo de floración, para que sirvieran como control del experimento principal en campo abierto en relación con una posible confusión por los insectos. Entre los insectos (1) que visitan a los Guisantes, el escarabajo *Bruchus pisi* puede ser dañino a los experimentos si fuese abundante. La hembra de esta especie es conocida por los huevos en la flor y al obrar así abre la quilla; sobre los tarsos de un espécimen que fue atrapado en una flor, se vieron con toda claridad algunos granos de polen con una lente. Debe mencionarse también otra circunstancia que posiblemente puede conducir a la introducción de polen extraño: ocurre, por ejemplo, en algunos casos raros, que ciertas partes de una flor desarrolladas muy normalmente se marchitan, resultando de ello una exposición parcial de los órganos de la fecundación. Se ha observado también un desarrollo defectuoso de la quilla, a consecuencia de lo cual el estigma y las anteras están parcialmente descubiertos (2). También ocurre a veces que el polen no alcanza un desarrollo perfecto; en este caso ocurre un alargamiento gradual del pistilo durante el periodo de florescencia, hasta que la punta del estigma sale fuera del extremo de la quilla. Este notable aspecto se ha observado también en híbridos de *Phaseolus* y *Lathyrus*.

El riesgo de una falsa impregnación por polen extraño es, sin embargo, muy pequeño con el *Pisum* y es completamente incapaz de alterar el resultado general. En más de 10.000 plantas que fueron examinadas cuidadosamente, hubo solo muy pocas en que ocurrió falsa impregnación indubitable. Puesto que en el invernáculo tales casos nunca han sido regis-

---

(1) Es un tanto sorprendente que no se haga mención del "*Thrips*", que se introduce en las flores del Guisante. Yo he llegado a la conclusión de que esta es una fuente cierta de error y veo que Laxton es de la misma opinión.—B.

(2) Esto ocurre también en los Guisantes de olor.—B.

trados, debe suponerse mejor que eran de culpar el *Bruchus pisi* y posiblemente las anomalías descritas en la estructura de la flor.

(F1 B.) — *Las formas de los Híbridos.* (1)

Los ensayos que se han hecho en años anteriores con plantas ornamentales han suministrado antes de ahora la evidencia de que por regla general los híbridos no son exactamente intermediarios entre las especies parentales. Con algunos de los caracteres más notables, como por ejemplo los que se relacionan con la forma y el tamaño de las hojas, la pubescencia de varias partes, etc., el intermedio, cierto, es casi siempre visto; en otros casos, sin embargo, uno de los caracteres paternos es tan preponderante, que es difícil o del todo imposible descubrir el otro en el híbrido.

Este es precisamente el caso con los híbridos del Guisante. En el caso de cada uno de los siete cruces, el carácter híbrido se asemeja (2) a una de las formas paternas tan estrechamente, que la otra, o escapa por completo a la observación, o puede no ser descubierta con certeza. Esta circunstancia es muy importante en la determinación y clasificación de las formas bajo las cuales aparece la descendencia de los híbridos. En adelante, en esta memoria, aquellos caracteres que son transmitidos completamente en la hibridación y que después

---

(1) Mendel habla en todo de sus Guisantes cruzados como "híbridos", término que muchos restringen a la descendencia de dos "especies" distintas. El, según lo explica, piensa que eso es únicamente cuestión de grado.

(2) Nótese que Mendel, con verdadera penetración, evita hablar del carácter híbrido como "transmitido" por determinado progenitor, escapando así al error que domina en las más antiguas opiniones sobre herencia.

constituyen por sí mismos los caracteres del híbrido, serán llamados el *dominante*; y aquellos que permanecen latentes en el proceso, el *recesivo*. La expresión "recesivo" ha sido escogida porque los caracteres designados de tal modo se retiran o desparecen en su descendencia sin cambio, como se demostrará más adelante (1).

Además, se ha demostrado por todos los experimentos, que es del todo indiferente que el carácter dominante pertenezca al progenitor que suministra el óvulo o al que da el polen: la forma de híbrido permanece idéntica en ambos casos. Este hecho interesante fue también recalcado por Gartner, con la anotación de que aun el experto mejor es incapaz de determinar en el híbrido cuál de las dos especies paternas es la planta de óvulo y cuál la de polen. (2)

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

1.—La forma redonda o redondeada de la semilla, con, o sin depresiones superficiales;

2.—El color amarillo del albumen de la semilla (cotiledones. B.);

3.—El color gris, gris moreno o cuero castaño de la membrana seminal en asociación con el rojo-violado de la florescencia y los puntos rojizos en la axila de las hojas;

4.—La forma simplemente inflada de la vaina;

5.—El color verde de la vaina inmadura asociado con el mismo color en los tallos, los nervios de la hoja y el cáliz;

---

(1) Esta es la llamada primera ley de Mendel y que ha sido enunciada así por los continuadores de su sistema: En el huevo o cigota y en el híbrido que de él resulta se conserva la característica latente junto a la dominante. Esta es la ley de la dominancia y la recesividad.—R.

(2) Gartner, página 223.—B.

6.—La distribución de las flores a lo largo del tallo;

7.—La mayor longitud del tallo.

En relación con este último carácter debe establecerse que el tallo más largo de los dos progenitores comunmente es excedido por el híbrido, hecho que es probable sea sólo atribuible a la mayor lozania que aparece en todas las partes de la planta cuando se cruzan los tallos de longitud muy diferente. Así por ejemplo, en experimentos repetidos, tallos de 1 pie y 6 pies de largo producen sin excepción híbridos que varían entre 6 y 7½ pies de longitud. (1)

Las semillas de los híbridos, en los experimentos con la membrana seminal, son siempre más manchadas, y las manchas a veces se reúnen en pequeños parches de color violado azulino. Las manchas aparecen también con frecuencia aun en los casos en que se presenten como carácter paterno. (2)

---

(1) Este fenómeno es conocido hoy con el nombre de "vigor híbrido o heterosis". Los genetistas modernos lo explican de varios modos. Creen unos que las genas dominantes de ambos progenitores tienen una oportunidad para manifestarse en el híbrido, por ejemplo; supongamos que un progenitor tiene la gena dominante del tamaño, pero en cambio tiene hojas muy pequeñas, que es carácter recesivo; otro progenitor tiene como carácter dominante el de hojas anchas; si se cruzan, el híbrido de la F<sub>1</sub> será grande por el tamaño y de hojas anchas.

Semejantes consideraciones pueden hacerse en relación con las enfermedades.

Otros explican el fenómeno por el estímulo fisiológico que resulta de la mezcla de protoplasmas diferentes de los elementos sexuales.—R.

(2)) Esto se refiere a las membranas de semillas que nacen en la F<sub>1</sub> de plantas.—B.

Las formas híbridas de la forma de la semilla y el albumen (color B.) se desarrollan inmediatamente después de la fecundación artificial por la sola influencia del polen extraño. Por tanto, ellas pueden ser observadas aun desde el primer año de los experimentos, en tanto que los otros caracteres, naturalmente no aparecen sino en el año siguiente, en las plantas que han sido cultivadas de semillas cruzadas.

(F 2. B).—*La generación (casta B.) de los Híbridos.*

En esta generación reaparecen, junto con los caracteres dominantes, también los recesivos con sus peculiaridades completamente desarrolladas, y esto sucede en una proporción promedio definitivamente expresa de tres a uno, de tal manera que de cada cuatro plantas de esta generación, tres ostentan el carácter dominante y una el recesivo. Esto se refiere sin excepción a todos los caracteres que fueron investigados en los experimentos: la forma angulosa rugosa de la semilla, el color verde del albumen, el color blanco de las membranas seminales y de las flores, la constricción de las vainas, el color amarillo de las vainas inmaduras, del tallo, del cáliz y de la nervadura de las hojas, la forma de umbela de la inflorescencia y el tallo enano: todo reaparece en la proporción numérica dada, sin alteración esencial alguna (1). *En ningún experimento se observaron formas de transición.*

Puesto que los híbridos que provienen de cruces recíprocos son formados de igual modo y no presentan diferencias apreciables en su desarrollo subsecuente, los resultados (del cruce recíproco B.) pueden por consiguiente, ser reconocidos juntos

---

(1) *Esta es la segunda Ley de Mendel llamada de la escisión o del divorcio, independiente de los caracteres, enunciada así: las unidades hereditarias, apareadas en la cigota durante la fecundación, se separan de nuevo cuando el híbrido elabora sus células sexuales.—R.*

en cada experimento. Los números relativos que se obtuvieron para cada par de caracteres diferentes son como sigue:

Expto. 1.—Forma de la semilla.—De 253 híbridos se obtuvieron 7.324 semillas en el segundo año de ensayo. Entre ellas, 5.474 eran redondas o arredondeadas y 1.850 angulosas arrugadas. De donde se deduce la razón 2,96:1.

Exto. 2.—Color del albumen.—258 plantas produjeron 8.023 semillas: 6.022 amarillas y 2.001 verdes; su proporción, por consiguiente, es de 3,01:1.

En estos experimentos cada vaina llevaba usualmente dos géneros de semillas. En las vainas bien desarrolladas que contenían en promedio de seis a nueve semillas, a menudo ocurría que todas las semillas eran redondeadas (Exto. 1); o todas amarillas (Expto. 2); por otra parte, nunca se observó más de cinco rugosas o cinco verdes en una vaina. Parece que no hay diferencia alguna porque las vainas se desarrollen temprano o tarde en el híbrido, ni porque broten en el eje principal o en los ejes laterales. En algunas pocas plantas unas pocas semillas se desarrollan en las vainas primeramente formadas, y éstas poseen exclusivamente uno o dos caracteres, pero en las vainas que se desarrollan después, las proporciones normales se han mantenido normales a pesar de todo.

Como en las vainas separadas, de la misma manera varía la distribución de los caracteres en plantas separadas. Por vía de ilustración pueden servir los primeros diez individuos de ambas series de experimentos.

*(Ver el cuadro de la página siguiente).*

Como extremas en la distribución de los caracteres de las semillas en una planta, se observaron en el Experimento 1º, ejemplo de 43 redondos y dos angulosos, y otro de 14 semillas redondas y 15 angulosas. En el Exto. 2º hubo un caso de 32 semillas amarillas y solamente 1 verde, pero también uno de 20 amarillas y 19 verdes.

## EXPERIMENTO 1.

Forma de la semilla.

Plantas.	Redondas.	Angulosas.
1	45	12
2	25	8
3	24	7
4	19	16
5	32	11
6	26	6
7	88	24
8	22	10
9	28	6
10	25	7

## EXPERIMENTO 2.

Color del albumen.

	Amarillo.	Verde.
	25	11
	32	7
	14	5
	70	27
	24	23
	20	6
	32	13
	44	9
	50	14
	44	18

Estos dos experimentos son importantes para la determinación de las relaciones promedio, porque con un número más pequeño de plantas de experimentación, se ve que pueden ocurrir fluctuaciones muy considerables. Al contar las semillas también, especialmente en Exto. 2, se requiere algún cuidado puesto que en algunas de las semillas de muchas plantas el color verde del albumen está menos desarrollado y al principio puede ser descuidado fácilmente. La causa de esta desaparición parcial del verde no tiene relación con el carácter híbrido de las plantas, pues ocurre también en la variedad paterna. Esta peculiaridad (blanqueo B.) se halla también confinada al individuo y no es heredada por los descendientes. En plantas lozanas se notaba frecuentemente este aspecto. Semillas atacadas por insectos durante su desarrollo, varían a menudo en la forma y el color, pero con una pequeña práctica en el escogimiento, se evitan fácilmente los errores. Es casi superfluo decir que las vainas deben permanecer en las plantas hasta que estén completamente maduras y se hayan secado, puesto que es sólo entonces cuando la forma y el color de las semillas están completamente desarrolladas.

Exto. 3.—Color de las membranas seminales. — Entre 929 plantas, 705 llevaban flores de color rojo-violado y membrana seminal blanca, dando la proporción 3,15:1.

Exto 4.—Forma de las vainas.—De 1.181 plantas, 882 las tenían simplemente infladas y 229 constreñidas o estranguladas. Proporción que resulta, 2,95:1.

Expto. 5.—Color de las vainas inmaduras.—El número de plantas registradas fue de 580, de las cuales 428 tenían vainas verdes y 152 amarillas. Por consiguiente, estaban en la ción 2,82:1.

Expto. 6.—Posición de las flores.—Entre 858 casos, 651 tenían inflorescencias axilares y 207 terminales. Relación, 3,14:1.

Expto. 7.—Longitud del tallo.—Por 1.064 plantas, en 787 casos el tallo era largo, y en 277 corto. De donde una relación mutua de 2,84:1. En este experimento, las plantas enanas fueron cuidadosamente trasplantadas a una era especial. Esta precaución era necesaria, porque de otra manera habrían perecido, por el demasiado crecimiento de sus congéneres grandes. Aun estando completamente tiernas, ellas pueden ser recogidas con facilidad por su crecimiento compacto y su follaje de un verde oscuro intenso. (1)

Si ahora se reúnen los resultados de todos los experimentos, se hallará, lo mismo que entre el número de formas con los caracteres dominante y recesivo, una relación promedio de 2,98:1 o sea 3:1-

El carácter dominante puede tener aquí una *significación doble*, a saber: el de un carácter parental o el de un carácter

---

(1) Esto es cierto también tratándose de los enanos o Guisantes de olor "Cupido".

(2) Este párrafo presenta el examen del carácter híbrido como algo incidental al híbrido y no "trasmitido" a éste: Concepción verdadera y fundamental expresara aquí probablemente por primera vez.—B.

híbrido (1). En cuál de los dos significados aparece en cada caso separado, sólo puede determinarse en la generación siguiente. Como carácter parental, éste debe pasar inmutable a todos los descendientes; como carácter híbrido, por otra parte, debe mantener el mismo comportamiento que en la primera generación. (F 2 B.).

*(F 3 B.) La segunda generación (casta B.) de los Híbridos.*

Aquellas formas que en la primera generación (F 2 B.) exhiben el carácter recesivo no varían en la segunda generación (F 3 B.) en relación con este carácter; permanecen constantes en su descendencia. Otra cosa sucede con las que poseen el carácter dominante en la primera generación (prole de los híbridos B.). de éstas, dos tercios producen descendientes que ostentan el carácter dominante, y el recesivo en la proporción de 3 a 1 y de este modo exhiben exactamente la misma relación que las formas híbridas, en tanto que solamente un tercio permanecen con el carácter dominante constante.

Los experimentos separados dieron los resultados siguientes:

Expto. 1.—Entre 565 plantas que fueron cultivadas de semillas redondas de la primera generación, 193 dieron semillas redondas solamente y permanecieron luego constantes en este carácter; 352 sin embargo, dieron a la vez redondas y rugosas en la proporción de 3 a 1. El número de los híbridos, por consiguiente, comparado con los constantes es 1,93 a 1.

Expto. 2.—De 519 plantas que fueron cultivadas de semillas cuyo albumen era de color amarillo en la primera generación, 166 eran exclusivamente amarillas, en tanto que 353 dieron semillas amarillas y verdes en la proporción de 3 a 1.

---

(1) Este párrafo presenta un examen del carácter híbrido como algo incidental al híbrido y no "transmitido" a éste: concepción verdadera y fundamental expresada aquí probablemente por primera vez.—B.

Desde luego resultó una división entre híbridos y formas constantes en la proporción de 2,13 a 1.

Para cada registro separado en los experimentos siguientes, se seleccionaron 100 plantas que ostentaban el carácter dominante en la primera generación, y con el fin de asegurar la significación de esto, fueron cultivadas diez semillas de cada una.

Expto. 3.—La descendencia de 36 plantas dio exclusivamente envolturas seminales de color gris-pardo, mientras que la de 64 plantas algunas tenían gris-pardo y otras blanco.

Expto. 4.—La descendencia de 29 plantas tenía solamente vainas infladas; de la descendencia de 71, por otra parte unas tenían vainas infladas y otras constreñidas o estranguladas.

Expto. 5.—La descendencia de 40 plantas tenía únicamente vainas verdes; de la descendencia de 60 plantas, unas las tenían verdes y algunas amarillas.

Expto. 6.—La descendencia de 33 plantas tenía únicamente flores axilares; de la generación de 67, por otra parte, algunas tenían flores axilares y algunas flores terminales.

Expto. 7.—La generación de 28 plantas heredó el tallo largo, y la de 72 plantas, unas el tallo largo y otras el tallo corto.

En cada uno de estos experimentos, cierto número de plantas vinieron de continuo con el carácter dominante. Para determinar la proporción en que resulta la separación de las formas con el carácter constantemente persistente, los dos primeros experimentos son de importancia especial, puesto que en éstos pueden compararse un gran número de plantas. Las relaciones 1,93 a 1 y 2,13 a 1 dan juntas casi exactamente la relación promedio de 2, a 1. El experimento sexto da un resultado completamente concorde; en los otros, la relación varía más o menos como era de esperarse en atención al menor número de 100 plantas registradas. El experimento 5, que mues-

tra la mayor desviación, fue repetido entonces, en vez de la relación de 60 a 40 resultó la de 65 a 35. *La relación de 2 a 1 aparece, por consiguiente, como fijada con certeza.* Queda por tanto demostrado que, de aquellas formas que poseen el carácter dominante en la primera generación, dos tercios contienen el carácter híbrido, entanto que un tercio se mantiene constante con el carácter dominante.

La relación de tres a uno, de acuerdo con la cual resulta la distribución de los caracteres dominante y recesivo, en la primera generación, se convierte de consiguiente en todos los experimentos en la relación 2:2:1 si el carácter dominante es diferenciado de acuerdo con su significado como un carácter-híbrido o como un carácter paterno. Puesto que los miembros de la primera generación (F 2 B.) proceden directamente de las semillas de los híbridos (F1B.), es claro que los híbridos forman semillas que poseen uno u otro de los dos caracteres diferenciados, y de éstos, la mitad produce de nuevo las formas híbridas, mientras la otra mitad da plantas que permanecen constantes y reciben el carácter dominante o el recesivo (respectivamente B.) en igual número.

#### *Las subsiguientes generaciones (Prole B.) de los Híbridos.*

Las proporciones en que se desarrollan y dividen los descendientes de los híbridos en la primera y segunda generaciones, presumiblemente, se sostienen en la progenie subsiguiente. Los experimentos 1 y 2 han sido llevados por seis generaciones, 3 y 7 por cinco, y 4, 5 y 6 por cuatro, habiendo sido continuados desde la tercera generación con un pequeño número de plantas y no ha sido perceptible ninguna desviación de las reglas. La descendencia de los híbridos se separa en cada generación en la relación de 2:1:1 en híbridos y formas constantes.

Si tomamos A para denotar uno de los dos caracteres cons-

tantes, el dominante, por ejemplo:  $A$ , el recesivo, y  $Aa$  la forma híbrida en que se reúnen los dos, la expresión

$$A + 2Aa + a$$

muestra los términos en las series para la progeñe de los híbridos de dos caracteres diferentes.

Las observaciones hechas por Gartner, Kolreuter y otros, que los híbridos son inclinados a volver a las formas paternas, es también confirmada por los experimentos descritos. Se ha visto que el número de los híbridos que aparecen de una fecundación, si se compara con el número de formas que permanecen constantes, y su progeñe de generación en generación, está continuamente disminuyendo, pero sin embargo, ellos no desaparecen de todo. Si se supone una igualdad de fecundación promedio en las plantas de todas las generaciones, y, si además, cada híbrido forma semillas de las cuales una mitad da híbridos nuevamente, mientras la otra mitad es constante para ambos caracteres en iguales proporciones, la relación de números para los descendientes en cada generación se puede ver en el resumen siguiente, en el que  $A$  y  $a$  denotan nuevamente los dos caracteres paternos, y  $Aa$  las formas híbridas. Por razón de brevedad puede suponerse que cada planta, en cada generación, suministra únicamente cuatro semillas.

	Generación.			Relaciones.		
	$A$	$Aa$	$a$	$A$	$Aa$	$a$
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
$n$				$2n-1$	2	$2n-1$

En la generación diez, por ejemplo,  $2n-1$  igual 1023. Resulta por consiguiente, en cada 2,084 que aparecen en esta generación 1,023 con el carácter dominante constante, 1,023 con el carácter recesivo, y solamente dos híbridos.

*La descendencia de Híbridos en donde están asociados varios caracteres diferentes.*

En los experimentos descritos arriba se emplearon plantas que diferían únicamente por un solo carácter esencial (1). La siguiente tarea consiste en indagar si la ley de desarrollo descubierta en éstos, se aplica a cada par de caracteres diferentes cuando varios caracteres diversos se unen en el híbrido por cruzamiento. En lo que mira a la forma de los híbridos en estos casos, los experimentos indican ampliamente, que ellas se asemejan más e invariablemente a aquella de las dos plantas paternas que posee el número mayor de caracteres dominantes. Si, por ejemplo, la planta de óvulo tiene un tallo corto, flores terminales blancas y vainas simplemente infladas; y la planta de polen, por otra parte, tiene un tallo largo, flores de color rojo-violetado distribuidas a lo largo del tallo y vainas estranguladas, el híbrido se asemeja a la planta del óvulo solamente en la forma de la vaina; en los otros caracteres concuerda con el polen paterno. En caso de que uno de los dos tipos paternos poseyera únicamente caracteres dominantes, entonces

---

(1) Esta proposición de Mendel, a la luz de los concimientos actuales se presta a una mala interpretación. Aunque sus estudios prueban evidentemente que tales variedades existen, es muy improbable que Mendel hubiese podido tener siete pares de variedades de tal naturaleza que los miembros de cada par difiriesen de cada uno solamente en "un" carácter considerable (*Wesentliches Merkmal*). El punto es probablemente de poca consecuencia teórica o práctica, pero algo de mayor importancia insinúa el "*Wesentlich*".—B.

el híbrido sería muy difícilmente distinguible de aquellos o no lo sería en absoluto.

Dos experimentos se hicieron con un número considerable de plantas. En el primer experimento, las plantas paternas difieren en la forma de las semillas 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 las membranas seminales. Los experimentos con las semillas dieron los resultados en la forma más sencilla y cierta.

Con el fin de facilitar el estudio de los datos en estos experimentos, los caracteres diferentes de la planta de óvulo serán indicados por *A*, *B*, *C*; los de la planta de polen por *a*, *b*, *c*, y las formas híbridas por los caracteres *Aa*, *Bb*, y *Cc*.

Experimento 1.—*AB*, progenitores de óvulo;

*A*, forma redonda;

*B*, albumen amarillo;

*ab*, progenitores de polen;

*a*, forma rugosa;

*b*, albumen verde.

Las semillas fecundadas aparecen redondas-amarillas como las semillas paternas. Las plantas cultivadas de éstas, dan semillas de cuatro clases que frecuentemente se presentan en una vaina. Por todo, 556 semillas fueron producidas por 15 plantas, y de éstas fueron:

315 redondas y amarillas,

101 rugosas y amarillas,

108 redondas y verdes,

32 rugosas y verdes.

Todas fueron sembradas al año siguiente. Nueve de las

semillas redondas amarillas no dieron plantas, y tres plantas no dieron semillas. Entre las restantes:

38 tenían semillas redondas-amarillas .....	<i>AB.</i>
65 semillas redondas-amarillas y verdes .....	<i>ABb.</i>
60 semillas redondas-amarillas y amarillas rugosas.....	<i>AaB.</i>
138 semillas redondas-amarillas y verdes, y amarillas-rugosas .....	<i>AaBb.</i>

De las semillas amarillas-rugosas, 96 plantas resultaron con semillas, de las cuales:

28 tenían únicamente semillas rugosas-amarillas .....	<i>Ab.</i>
68 semillas rugosas-amarillas y verdes .....	<i>aBb.</i>

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

35 tenían únicamente semillas redondas-verdes.....	<i>Ab.</i>
67 semillas redondas-verdes .....	<i>Aab.</i>

Las semillas rugosas-verdes dieron 30 plantas que tenían semillas todas de carácter semejante: ellas permanecieron constantemente *ab*.

Los descendientes de los híbridos aparecen desde entonces bajo nueve formas diferentes, algunas de ellas en número muy desigual. Cuando ellos fueron recolectados y coordinados encontramos:

38 plantas con el signo .....	<i>AB.</i>
35 — — — .....	<i>Ab.</i>
28 — — — .....	<i>aB.</i>
30 — — — .....	<i>ab.</i>
65 — — — .....	<i>ABb.</i>
68 — — — .....	<i>aBb.</i>
60 — — — .....	<i>AaB.</i>
67 semillas redondas-verdes y rugosas. ....	<i>Aab.</i>
138 — — — .....	<i>AaBb.</i>

En total, las formas pueden ser clasificadas en tres grupos esencialmente diferentes. El primero comprende las que llevan los signos  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$  y  $ab$ : ellas poseen caracteres constantes y no varían de nuevo en la generación siguiente. Cada una de dichas formas está representada treinta y tres veces en promedio. El segundo grupo incluye los signos  $ABb$ ,  $aBb$ ,  $AaB$ ,  $Aab$ : éstas son constantes en un carácter e híbridos en otro, y varían en la generación siguiente solamente en lo que se refiere al carácter híbrido. Cada una de ellas sesenta y cinco veces por término medio. La forma  $AaBb$  ocurre 138 veces: ésta es híbrida en ambos caracteres y se comporta exactamente como los híbridos de donde ella procede.

Si se comparan los números en que aparecen las formas que pertenecen a estas clases, las relaciones 1, 2, 4 son evidentes sin lugar a error. Los números 32, 65, 138, presentan muy claras aproximaciones a la relación numérica 33, 66, 132.

El desarrollo en serie consta, por tanto, de nueve clases, de las cuales cuatro aparecen allí siempre una vez y son constantes en ambos caracteres; las formas  $AB$ ,  $ab$ , se asemejan a las formas paternas; las otras dos presentan combinaciones entre los caracteres congéneres  $A$ ,  $a$ ,  $B$ ,  $b$ , combinaciones que también son posiblemente constantes. Cuatro clases aparecen siempre dos veces, y son constantes en un carácter e híbridos en el otro. Una clase aparece cuatro veces y es híbrida en ambos caracteres. Por consiguiente, la descendencia de los híbridos si se combinan dos clases de caracteres diferentes, se halla representada por la expresión

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

Esta expresión es indisputablemente una combinación en serie, en la cual las dos expresiones para los caracteres  $A$  y  $a$ ,  $B$  y  $b$ , son combinadas. Llegamos al número total de las clases de series por la combinación de las expresiones siguientes:

$$A + 2Aa + a$$

$$B + 2Bb + b$$

Experimento 2:

ABC, progenitores de óvulo.

A, forma redonda;

B, albumen amarillo;

C, membrana seminal gris-pardo;

abc, progenitores de polen;

a, forma rugosa;

b, albumen verde;

c, membrana seminal blanca.

Este experimento se hizo exactamente en la misma forma que el anterior. Entre los experimentos este es el que exige más tiempo y dificultades. De 24 híbridos se obtuvieron en total 687 semillas, las cuales todas fueron o manchadas, gris-pardo, gris-verde, redondas o rugosas (1). De éstas, en el año siguiente fructificaron 639 plantas y, como lo indican posteriores investigaciones, entre ellas se hallaron:

8 plantas ABC	22 plantas ABCc	45 plantas 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	78 — AaBbCc
	18 — AaBc	
	20 — AabC	
	16 — Aabc	

(1) Nótese que Mendel no establece el color de los cotiledones de los primeros cruces en este caso; porque como las envolturas eran gruesas no podía verlas sin abrir o pelar las semillas.—B.

El desarrollo de los híbridos cuando los progenitores primitivos difieren por tres caracteres, resulta, por tanto, de acuerdo con la expresión siguiente:

$$\begin{aligned}
 & ABC + abc. \\
 & + 2ABCc + 2AbCc + 2aBCc + 2abCc + 2ABbC \\
 & 2ABbc + 2aBbC + 2aBbc + 2AaBC + 2AaBc \\
 & + 2AabC + 2Aabc + 4AbbCc + 4aBbCc + 4AaBCc \\
 & + 4AabCc + 4AaBbC + 4AaBbc + 8AaBbCc
 \end{aligned}$$

Aquí también se halla comprendida una combinación en serie en que están unidas las expresiones para los caracteres  $A$  y  $a$ ,  $B$  y  $b$ ,  $C$  y  $c$ . Las expresiones

$$A + 2Aa + a$$

$$B + 2Bb + b$$

$$C + 2Cc + c$$

dan todas las clases de series. Las combinaciones constantes que son posibles entre los caracteres  $A$ ,  $B$ ,  $C$ ,  $a$ ,  $b$ ,  $c$ ; dos de éstas,  $ABC$  y  $abc$ , son semejantes a los dos troncos paternos originales.

Además, posteriores experimentos se practicaron con un número más reducido de plantas de experimentación en los que los caracteres permanentes de dos y tres fueron unidos como híbridos: todos dieron aproximadamente los mismos resultados. No hay duda, por tanto, que para todos los caracteres comprendidos en los experimentos se aplica el principio de que *los descendientes de los híbridos en los cuales se hallan combinados varios caracteres esencialmente diferentes, presentan los términos de una serie de combinaciones en que están unidas las series de desarrollo para cada par de caracteres diferentes.* Así mismo se ha demostrado que *la relación de cada par de*

*caracteres diferentes en unión híbrida, es independiente de las otras diferencias en los dos troncos paternos originales.*

Si  $n$  representa el número de los caracteres diferentes en los dos troncos originales,  $3n$  da el número de términos de la serie en combinaciones,  $4n$  el número de individuos que pertenecen a la serie, y  $2n$  el número de uniones que permanecen constantes. Por tanto, si el tronco original difiere en 4 caracteres, la serie original contiene 3.4-81 clases, 4.4 igual 256 individuos, y 2.6 igual 16 formas constantes, o, lo que es lo mismo, entre cada 256 descendientes de los híbridos, hay 81 combinaciones diferentes, 16 de las cuales son constantes.

Todas las combinaciones que son posibles en los Guisantes por las combinaciones de los siete caracteres dichos, fueron obtenidas actualmente por el cruce repetido. Su número es dado por 27—128. Con lo cual se da simultáneamente la prueba práctica de *que los caracteres constantes que aparecen en las distintas variedades de una serie de plantas, pueden obtenerse en todas las asociaciones que son posibles de acuerdo con las leyes (matemáticas B.) de combinación, por medio de fecundaciones artificiales repetidas.*

En lo que se refiere al tiempo de florecimiento de los híbridos, los experimentos todavía no son concluyentes. Sin embargo, puede ya establecerse que el tiempo permanece casi exactamente entre el correspondiente al óvulo y al polen paternos, y que la constitución de los híbridos con respecto a este carácter probablemente sigue la regla averiguada para los otros caracteres. Las formas seleccionadas para experimentos de esta clase deben tener una diferencia de al menos veinte días del período medio de florecimiento de la una a la otra; además, cuando se siembran las semillas deben ser colocadas en la tierra a la misma profundidad, de tal manera que germinen simultáneamente. Asimismo, durante todo el período de florecimiento, deben tenerse en cuenta las variaciones de temperatura más importantes y el apresuramiento o el retardo de

la floración que resulte de ella. Es claro que este experimento presenta muchas dificultades para realizarlo y necesita gran atención.

Sin intentamos cotejar brevemente los resultados alcanzados, hallamos que aquellos caracteres diferentes que son susceptibles de reconocerse fácil y erróneamente en las plantas de experimento, todos se comportan exactamente del mismo modo en sus asociaciones híbridas. Los descendientes de los híbridos de cada par de caracteres diferentes son: la mitad, también híbridos, en tanto que la otra mitad son constantes en proporciones iguales, y tienen los caracteres del óvulo y el polen paternos respectivamente. Si varios caracteres diferentes se combinan en el híbrido por fecundación cruzada, los descendientes que resultan forman los términos de una combinación en serie en la cual las combinaciones en serie para cada par de caracteres diferentes están unidas.

La uniformidad de comportamiento manifestada por todos los caracteres sometidos al experimento permite, y justifica plenamente, la aceptación del principio de que existe una relación similar en los otros caracteres que aparecen menos vivamente definidos en las plantas y que por eso no podían ser incluidos en los experimentos separados. Un experimento con pedúnculos de diferente longitud da en conjunto un resultado claramente satisfactorio, aunque la diferenciación y el orden en serie de las formas no pudiese ser efectuado con la certeza que es indispensable para una experimentación correcta.

## LAS CELULAS REPRODUCTORAS DE LOS HIBRIDOS

Los resultados de los experimentos descritos previamente llevan a posteriores experimentos, cuyos resultados parecen conducir a algunas conclusiones en relación con la composición

de las células del óvulo y el grano de polen de los híbridos. Una importante clave es suministrada en *Pisum* de que entre la progenie de los híbridos aparecen formas constantes y que esto ocurre, además, respecto de todas las combinaciones de los caracteres asociados. Hasta donde la experiencia alcanza, nosotros encontramos confirmado en todo caso que la progenie constante puede ser formada únicamente cuando las células del óvulo y del polen fecundante son de carácter igual, de tal manera que ambos están provistas con el material para formar individuos completamente semejantes, como es el caso con la fecundación normal de especies puras. Además, debemos mirar como cierto que factores exactamente similares obran en la producción de formas constantes en las plantas híbridas. Puesto que varias formas constantes son producidas en una planta, o aun en una flor de una planta, parecía lógica la conclusión de que en el ovario de los híbridos existan tantas suertes de células de óvulo, y en las anteras tantas suertes de células de polen, cuantas formas de combinación constante sean posibles, y que dichas células del óvulo y del polen concuerdan en su composición interna con las de las formas segregadas.

En cuanto al hecho, es posible demostrar teóricamente que esta hipótesis podría bastar del todo para explicar el desarrollo de los híbridos en generaciones separadas, si pudiésemos afirmar al mismo tiempo que las varias formas de células del óvulo y el polen fueron formadas en el promedio de los híbridos en igual número. (1).

Con el fin de llevar estas suposiciones a una prueba experimental, fueron propuestos los siguientes experimentos. Dos formas que eran constantemente diferentes en la forma de las

---

(1) Este parágrafo y el precedente, contienen la esencia de los principios mendelianos de herencia.—B.

semillas y el color del albumen fueron unidas por la fecundación.

Si los caracteres diferenciados son de nuevo indicados por *A*, *B*, *a*, *b*, tenemos:

<i>AB</i> , óvulo paterno;	<i>ab</i> , polen paterno;
<i>A</i> , forma redonda;	<i>a</i> , forma rugosa;
<i>B</i> , albumen amarillo.	<i>b</i> , albumen verde.

Las semillas fecundadas artificialmente se sembraron junto con varias semillas de ambas provisiones originales, y se escogieron los ejemplares más vigorosos 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 cuatro experimentos, fueron fecundadas todas las flores de tres plantas. Si la teoría anterior es correcta, deben desarrollarse en las células del óvulo y del polen de las formas *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*, y podían ser combinadas:

- 1.—Las células del óvulo *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*, con las células del polen *AB*.
- 2.—Las células del óvulo *AB*, *Ab*, *aB*; *ab*, con las células del polen *ab*.
- 3.—Las células del óvulo *AB*, con las células del polen *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*.
- 4.—Las células del óvulo *ab* con las células del polen *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*.

De cada uno de estos experimentos solamente podían resultar las formas siguientes:

- |   |   |
|---|---|
| 1.— <i>AB</i> , <i>ABb</i> , <i>AaB</i> , <i>AaBb</i> | 3.— <i>AB</i> , <i>ABb</i> , <i>AaB</i> , <i>AaBb</i> |
| 2.— <i>AaBb</i> , <i>Aab</i> , <i>aBb</i> , <i>ab</i> | 4.— <i>AaBb</i> , <i>Aab</i> , <i>aBb</i> , <i>ab</i> |

Si, a más de esto, las varias formas de las células del óvulo y del polen de los híbridos fueran producidas en un promedio en igual número, entonces en cada experimento las cuatro combinaciones dichas podrían estar en la misma relación entre sí. Sin embargo, una armonía perfecta en las relaciones numéricas no podía esperarse, ya que, en cada fecundación, aun en los casos normales, algunos óvulos se desarrollan o mueren posteriormente, y muchas semillas, aun de las bien formadas, fallan en la germinación cuando se las siembra. La anterior hipótesis es también limitada en cuanto a que, mientras requiere la formación de un número igual de las varias especies de óvulo y polen, no exige que esto pueda ser aplicado a cada híbrido separado con exactitud matemática.

El primero y segundo experimentos tienen primeramente el objeto de probar la composición del óvulo, en tanto que el tercero y cuarto experimentos iban a decidir sobre el polen. (1)

Como se ve en la demostración anterior, los experimentos primero y tercero y los experimentos segundo y cuarto podían producir precisamente las mismas combinaciones, y aun en el segundo año el resultado hubiera sido parcialmente visible en la forma y el color de las semillas fecundadas artificialmente. En los experimentos primero y tercero, los caracteres dominantes de forma y color, *A* y *B*, aparecen en cada unión y son también, en parte constantes y en parte en unión híbrida con los caracteres recesivos *a* y *b*, razón por la cual ellos deben imprimir su peculiaridad sobre todas las semillas. Todas las semillas, de consiguiente, debían aparecer redondas y amarillas, si la teoría es justificada. En el segundo y cuarto experimentos, por otra parte, una unión es híbrida en forma y en color y, en consecuencia, las semillas son redondas y amarillas; otra es

---

(1) *A* probar, principalmente, que ambos eran igualmente diferenciados y no uno u otro solamente.—*B*.

híbrida en la forma, pero constante en el carácter recesivo del color, puesto que las semillas son redondas y verdes; el tercero constante en el carácter recesivo de forma, pero híbrido en el color; por consiguiente, las semillas son rugosas y amarillas; el cuarto es constante en ambos caracteres recesivos, de tal manera que las semillas son rugosas y verdes. En ambos experimentos había por consiguiente cuatro especies de semillas en expectativa, a saber: redonda y amarilla, redonda y verde, rugosa y amarilla y rugosa y gris.

La cosecha llenó perfectamente aquellas expectativas. Se obtuvieron en el

Primer experimento, exclusivamente 98 semillas redondas amarillas.

Tercer experimento, 94 semillas redondas amarillas.

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

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

Apenas podía haber ahora duda alguna del éxito del experimento; la siguiente generación debía proporcionar la prueba final. De las semillas sembradas resultaron para el primer experimento 90 plantas y para el tercero 87 que fructificaron: éstas produjeron:

*Primer experimento.—Tercer experimento.*

20	25	semillas amarillas redondas <i>AB</i> .
23	19	— redondas amarillas y verdes <i>ABb</i> .
25	22	— redondas y rugosas amarillas <i>AaB</i> .
22	21	— redondas y rugosas, verdes y amarillas <i>AaBb</i> .