

Orígenes del Mendelismo

(Conclusión).

Aunque en esos experimentos algunas de las semillas también han dejado de germinar, las formas conseguidas hasta el presente en los años anteriores no fueron afectadas por ello, ya que cada género de semilla dió plantas que, en lo que mira a la semilla, fueron semejantes entre sí y diferentes de las otras. Por consiguiente, el resultado de

2o. experimento.	4o. experimento	
31	24	plantas de la forma $AaBb$.
26	25	plantas de la forma Aab .
27	22	plantas de la forma aBb .
26	27	plantas de la forma ab .

En todos los experimentos, aparecieron por consiguiente, todas las formas que demanda la teoría propuesta y ellas aparecieron en números casi iguales.

En un experimento posterior, los caracteres de color de la flor y longitud del tallo fueron experimentados con respecto a eso y la selección fue hecha de tal modo que en el año tercero del experimento debía aparecer cada carácter en la mitad de las plantas si la teoría anterior era correcta. A , B , a , b , sirve de nuevo para indicar los distintos caracteres .

A , flores violadas-rojas.

a , flores blancas.

B , tallo largo

b , tallo corto.

La forma Ab fue fecundada con ab , y produjo el híbrido Aab . Además, aB fue también fecundado con ab , lo que produjo el híbrido aBb . En el año segundo, para fecundaciones posteriores, el híbrido Aab fue usado como óvulo paterno y el híbrido aBb como polen paterno.

Ovulo paterno. Aab .

Polen paterno. aBb .

Células del huevo posibles, Ab , ab .

Células de polen. aB , ab .

De la fecundación entre los óvulos y el polen posibles podían resultar cuatro combinaciones, a saber:

$$AaBb + aBb + Aab + ab.$$

De lo cual se advierte que, de acuerdo con la teoría anterior, el tercer año del experimento, de todas las plantas

La mitad debía tener flores violadas-rojas (Aa).....	Clases 1, 3.
La mitad debía tener flores blancas (a).....	" 2, 4.
La mitad debía tener un tallo largo (Bb).....	" 1, 2.
La mitad debía tener un tallo corto (b).....	" 3, 4.

De las 45 fecundaciones del segundo año, resultaron 187 semillas de las cuales sólo 166 alcanzaron el estado de floración en el tercer año. Entre éstas, separadas las clases aparecieron en las siguientes cifras:

Clase.	Color de la flor.	Tallo.	
1	Violado - rojo	Largo	47 veces.
2	Blanco	Largo	40 veces.
3	Violado - rojo	Corto	38 veces.
4	Blanco	Corto	41 veces.

Allí aparece subsiguientemente:

El color violado-rojo (<i>Aa</i>)	en 85 plantas.
El color blanco (<i>a</i>)	en 81 plantas.
El tallo largo (<i>Bb</i>)	en 87 plantas.
El tallo corto (<i>b</i>)	en 79 plantas.

La teoría invocada está por consiguiente, confirmada satisfactoriamente en este experimento también.

Para los caracteres de forma y color de la vaina o legumbre, y posición de las flores, se hicieron también experimentos en pequeña escala y se obtuvieron resultados en perfecto acuerdo. Todas las combinaciones que fueron posibles por la unión de los diferentes caracteres aparecieron regularmente y en números casi iguales.

Experimentalmente, por consiguiente, se ha confirmado la teoría de que *los guisantes híbridos forman células de polen y óvulos que, en su constitución representan en número igual todas las formas constantes que resultan de la combinación de los caracteres unidos en la fecundación.*

Las diferencias de las formas entre la generación de los híbridos, lo mismo que las relaciones respectivas de los números en que ellas son observadas, encuentran una explicación suficiente en el principio deducido arriba. El caso más sencillo es suministrado por la serie desarrollada de cada par de caracteres diferentes. Esta serie está representada por la expresión $A+2Aa+a$, en la que *A* y *a* significan las formas con caracteres diferentes constantes, y *Aa* la forma híbrida de ambas. Ella incluye, en tres clases diferentes, cuatro individuos. En la formación de éstas, las células de polen y el óvulo de la forma *A* y *a* toman parte por igual en el promedio de la fecun-

dación: de ahí que cada forma (ocurra B.) dos veces, puesto que se han formado cuatro individuos. Por consiguiente, participan en la fecundación

Las células de polen	$A + A + a + a$
Los óvulos	$A + A + a + a$

Queda, por consiguiente, una pura cuestión de azar en que dos especies de polen van a unirse con cada óvulo separado. Sin embargo, de acuerdo con la ley de las probabilidades, acontece siempre, en el promedio de muchos casos, que cada forma de polen, A y a , se unirá igualmente a menudo con cada forma de óvulo, A y a , y por consiguiente, una de las dos células de polen A se unirá en la fecundación con la célula del óvulo A y la otra con una célula del óvulo a y de la misma manera una célula de polen a se unirá con una del óvulo A , y la otra con a , célula del óvulo también:

<i>Células del polen</i>	A	Aa	a
	\downarrow	X	\downarrow
<i>Celulas del óvulo</i>	A	Aa	a

El resultado de la fecundación puede ponerse en claro colocando los signos que representan la unión de las células del polen y las del óvulo en forma de fracciones de manera que las del polen queden encima y las del óvulo debajo de la línea. Entonces tendremos:

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

En los términos primero y cuarto, las células de polen y las del óvulo son del mismo género y por consiguiente el producto de su unión será constante, a saber: A y a ; en el segundo y tercer término, por otra parte, resulta de nuevo una unión de los dos caracteres diferentes de los equipos y por consiguiente las formas que resultan de estas fecundaciones son idénticas a las del híbrido de donde ellas proceden. *Por consiguiente resulta una hibridación repetida.* Esto explica el hecho sorprendente de que los híbridos son aptos para producir, además de las dos formas paternas, descendientes que son como ellos:

$$\begin{array}{cc} A & y & a \\ & & a & A \end{array}$$

ambas dan la misma unión Aa , puesto que, como ya se anotó arriba, no hay diferencia en el resultado de la fecundación de los caracteres a que pertenecen las células del polen o del óvulo. Entonces podemos escribir

$$\frac{A + a + A + a}{A + A + a + a} = A + 2Aa + a \quad (1)$$

(1) Los genetistas modernos, para facilitar la comprensión de estas combinaciones, han apelado a las tablas pitagóricas y colocan en la línea horizontal los signos que representan las células masculinas y en la vertical los que corresponden a las células femeninas: las combinaciones que quedan dentro de los cuadrados corresponden a los huevos o cigotas, así:

	A	a
A	A	A
	A	a
a	a	a
	A	a

De donde resulta: $AA + 2Aa + aa$

Esto representa el promedio de la autofecundación de los híbridos cuando en ellos se han unido dos caracteres diferentes. En flores y en plantas separadas, sin embargo, las relaciones en que se producen las formas de las series, no sufren fluctuaciones muy considerables (1). Aparte del hecho de que los números en que ocurren ambas especies de óvulos en el ovario pueden ser mirados solamente como iguales en el promedio, es una pura cuestión de suerte el que las dos especies de polen puedan fecundar cada óvulo separado. Por esta razón los valores separados estarán necesariamente sujetos a fluctuaciones, y aún hay casos extremos posibles, como los que fueron descritos al principio en conexión con los experimentos en la forma de las semillas y el color del albumen. Las verdaderas relaciones de los números pueden únicamente ser averiguadas por un promedio deducido de la suma de tantos valores sencillos como sea posible: mientras más grande sea el número, mayor número de meros efectos de suerte son eliminados.

Al desarrollar la serie de híbridos en que han sido unidos dos clases de caracteres diferentes, entre los dieciseis individuos hay nueve formas diferentes, a saber:

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

Entre los diferentes caracteres de los equipos originales, Aa y Bb , son posibles cuatro combinaciones constantes y, por consiguiente, los híbridos producen las cuatro formas de células de polen y de óvulos correspondientes AB , Ab , aB , ab , y cada una de ellas figurará cuatro veces por término medio en

(1) Si la segregación por tales uniones es más que puramente fortuita, puede quizá ser determinada en serie. (B.).

la fecundación, puesto que en la serie se comprenden dieciseis individuos. Por tanto, los participantes en la fecundación son:

Células de polen $AB + AB + AB + AB + Ab + Ab + Ab$
 $+ Ab + ab$

Ovulos $AB + AB + aB$
 $+ aB + aB + aB + ab + ab + ab + ab$ (1)

En el proceso de fecundación, cada forma de polen se une

(1) De acuerdo con la moderna grafía, los dihíbridos, que así se llaman los híbridos que difieren por dos pares de caracteres alelomórfos, dan en su segunda generación filial (F. 2), cuatro células masculinas y cuatro femeninas que combinadas de acuerdo con las tablas pitagóricas de que ya hablamos, dan las combinaciones siguientes:

♀	♂	ΔB	Δb	$B\Delta$	ab
ΔB					
Δb					
$B\Delta$	$B\Delta$	$B\Delta$	$B\Delta$	$B\Delta$	$B\Delta$
ab	ab	ab	ab	ab	ab

las 16 cigotas que resultan se distribuyen del modo siguiente, suponiendo que los híbridos difieren por los caracteres amarillo liso y verde rugoso, siendo dominantes los dos primeros y recesivos los últimos:

Hay 9 individuos que contienen las dos dominantes A y B y por tanto, se parecen exteriormente. El segundo grupo consta de 3 individuos con la dominante A y la recesiva b. El tercer grupo contiene 3 indivi-

con cada óvulo en una proporción a menudo igual, de tal manera que cada una de las cuatro células de polen AB se une una vez con una de las formas de óvulo AB , Ab , aB , ab . En igual sentido, el resto de las células de polen de las formas AB , Ab , aB , ab , se une con todos los otros óvulos. Por consiguiente, obtenemos:

$$\frac{\Delta B}{\Delta B} + \frac{\Delta b}{\Delta b},$$

$$\frac{\Delta B}{\Delta B} + \frac{\Delta b}{\Delta b}$$

de donde

$$AB + ABb + AaB + AaBb + ABb + Ab + AaBb + Aub +$$

$$AaB + AaBb + aB + aBb + AaBb + Aab + aBb + ab =$$

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

$$4AaBb \quad (2)$$

duos con la dominante B y la recesiva a . El cuarto grupo está formado únicamente por el individuo que contiene la suma de los caracteres recesivos: aa .

Entre las 16 cigotas, sólo hay 4 homocigotas que están situadas en la diagonal que va de izquierda a derecha. Su descendencia, permanece pura en cruce cerrado: la primera $AB AB$ es dominante pura; la última: $ab ab$ es recesiva pura; las dos restantes: $Ab Ab$, $Ba Ba$, son híbridas puras. De estas cuatro combinaciones, las dos primeras han reconstruido las formas paternas en tanto que las dos últimas son nuevas y proceden de la escisión y recombinación de las genas al procrear los bastardos.

(2) En el original, el signo de igualdad (=) está reemplazado erróneamente con el signo \dagger (B.).

En una forma exactamente similar se desarrollan las series de híbridos cuando se combinan tres clases de caracteres en ellos. Los híbridos forman ocho clases de células de polen y de óvulos: *ABC*, *ABc*, *AbC*, *Abc*, *aBC*, *aBc*, *abC*, *abc*; y cada forma de grano de polen se une de nuevo una vez en el promedio con cada forma de óvulo (1).

La ley de combinación de diferentes caracteres, que rige el desarrollo de los híbridos encuentra, por tanto, su fundamento y explicación en el principio enunciado: que el híbrido produce óvulos y granos de polen que en igual número representan todas las formas constantes que resultan de combinaciones de los caracteres llevados juntos en la fecundación.

EXPERIMENTOS CON HIBRIDOS DE OTRAS ESPECIES DE PLANTAS

El objeto de experimentos posteriores debe ser si la ley de desarrollo descubierta para el *Pisum* se aplica también a los híbridos de otras plantas. A este fin se empezaron recientemente varios experimentos: dos experimentos menores se han completado con especies de *Phaseolus* que debemos mencionar ahora.

Un experimento con *Phaseolus vulgaris* y *Phaseolus nanus* dieron resultados en perfecto acuerdo. *Ph. nanus* tenía, junto con el eje corto, vainas infladas y verdes; *Ph. vulgaris* tenía, por otra parte, un eje de 10 a 12 pies de altura y vainas amari-

(1) Se da el nombre de trihíbridos a los híbridos que difieren por 3 pares de caracteres alelomorfos y el cuadro e combinaciones es como sigue:

| ♀ | ΔBC | $\Delta bc^{\sigma x}$ |
|-------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|
| ΔBC | ΔBC
Δbc |
| ΔBc | ΔBc
Δbc |
| ΔbC | ΔbC
Δbc |
| ΔBC | ΔBC
Δbc |
| Δbc | Δbc
Δbc |
| ΔBc | ΔBc
Δbc |
| ΔbC | ΔbC
Δbc |
| Δbc | Δbc
Δbc |

llas y estranguladas cuando maduran. Las relaciones de los números en que aparecen las diferentes formas en las generaciones separadas fueron las mismas que en el caso del *Pisum*. Se obtuvieron:

Combinaciones constantes.	Tallo. Largo.	Color de las vainas maduras.	Forma de las Vainas maduras
1		Verde	Inflada.
2	id.	id.	Estrangulada
3	id.	Amarillo	Inflada.
4	id.	id.	Estrangulada
5	Corto.	Verde	Inflada.
6	id.	id.	Estrangulada
7	id.	Amarillo	Inflada.
8	id.	id.	Estrangulada

El color verde de las vainas, la forma inflada y el tallo largo fueron como en *Pisum*, caracteres dominantes.

Otros experimentos en dos especies de *Phaseolus* muy diferentes dieron solamente un resultado parcial. *Phaseolus nanus* L. sirvió como especie paterna femenina con flores blancas en racimos cortos y semillas blancas en vainas suaves, infladas y rectas: una especie perfectamente constante; el polen paterno fue suministrado por *Ph. multiflorus* W. de tallo largo y retorcido, flores de rojo-púrpura provistas de manchas negras y salpicaduras en un campo color de durazno rojo de sangre.

Los híbridos tenían la mayor semejanza con el antepasado masculino, pero las flores aparecían menos intensamente coloreadas. Su fertilidad se hallaba muy limitada: de diecisiete plantas que juntas produjeron varios centenares de flores, solamente se obtuvieron por todo cuarenta y nueve semillas. Estas eran de tamaño medio y manchadas y salpicadas como las de *Ph. multiflorus*, en tanto que el color del campo no era diferente en absoluto. El año siguiente se obtuvieron cuarenta y cuatro plantas de estas semillas, de las que solamente treinta y una alcanzaron el estado de florecencia. Los caracteres de *Ph. nanus*, que habían permanecido latentes en el híbrido completamente, reaparecieron en varias combinaciones; su proporción, sin embargo, en relación con las plantas dominantes, era necesariamente muy fluctuante, de acuerdo con el pequeño número de plantas ensayadas. Con ciertos caracteres, tales como los del tallo y la forma de las vainas, era, sin embargo, como en el caso del *Pisum*, casi exactamente 1:3.

Por insignificantes que aparezcan los resultados de este experimento en cuanto se refiere a la determinación del número relativo en que aparecen las varias formas, él presenta, por otra parte, el fenómeno de un cambio notable de color en las

flores y semillas de los híbridos. En *Pisum*, es sabido que los caracteres del color de las flores y semillas se presentan sin cambio en la primera y cuarta generación, y que la prole de los híbridos ostenta exclusivamente uno u otro de los caracteres de las cepas originales. En el experimento que estamos considerando ha pasado de otra manera; las flores blancas y el color de las semillas de *Ph. nanus* apareció, es verdad, de una vez en la primera generación (de los híbridos B.) en un ejemplar bastante fértil, pero las treinta plantas restantes produjeron flores cuyos colores fueron de varios grados de rojo púrpura al violado pálido. La coloración de la envoltura de las semillas no fue menos variada que la de las flores. Ninguna de las plantas llegó a ser completamente fértil; muchas no produjeron fruto alguno; otras solamente lo produjeron de las flores últimas, los cuales no maduraron. Solamente de quince plantas se obtuvieron semillas bien desarrolladas. La mayor inclinación a la infertilidad se observó en las formas en que preponderaban las flores rojas, ya que de dieciseis de ellas solamente cuatro contenían semillas maduras. Tres de ellas tenían semillas semejantes al modelo *Ph. multiflorus*, pero con un color del campo más o menos pálido; la cuarta planta contenía solamente una semilla de un tinte completamente castaño. Las formas en que preponderaban flores de color violado, tenían semillas de color castaño oscuro, negro-pardo y completamente negras.

Los experimentos se continuaron por dos generaciones más bajo las mismas circunstancias desfavorables, puesto que aun entre la prole de plantas francamente fértiles, ocurrieron de nuevo algunas que fueron menos fértiles o estériles del todo. Las formas que contenían en la primera generación (progenie de los híbridos B.) uno o más caracteres recesivos, permanecían constantes sin excepción por lo que respecta a dichos ca-

racteres. De la misma manera, de aquellas plantas que poseían flores violadas y semillas de color castaño o negro, algunas no variaban de nuevo a este respecto en la generación siguiente; sin embargo, la mayoría contenía, junto con una descendencia exactamente igual a ellas, algunas que exhibían flores blancas y semillas de envoltura blanca. Las plantas de floración roja permanecían tan débilmente fértiles que no puede decirse nada con certeza por lo que respecta a su desarrollo ulterior.

A pesar de los numerosos factores de alteración con que tenían que luchar las observaciones, sin embargo se ha visto en este experimento que el desarrollo de los híbridos sigue la misma ley que en *Pisum* en lo que respecta a aquellos caracteres que miran a la forma de las plantas. En cuanto a los caracteres del color, ciertamente es difícil percibir un seguro acuerdo. Aparte del hecho que de la unión entre colores blanco y rojo-púrpura resulta una serie completa (en F_2 B.), desde el púrpura hasta el violeta pálido y el blanco, es muy notable la circunstancia de que entre treinta y una plantas florecidas solamente una recibió el carácter recesivo del color blanco, en tanto que en *Pisum* esto ocurre por término medio en cada cuarta planta.

Aun estos resultados enigmáticos podían, sin embargo, ser problemente explicados por las leyes que gobiernan a *Pisum* si suponemos que el color de las flores y semillas de *Ph. multiflorus* es una combinación de dos o más colores completamente independientes, que actúan individualmente como cualquier otro carácter constante en la planta. Si el color floral A fuese una combinación del carácter individual $A1 + A2a + \dots$ y lo mismo ocurriría con los colores correspondientes de la envoltura de las semillas (1). De acuerdo con la suposición an-

(1) Esta representación es imperfecta en cuanto esta falla se relaciona

terior, cada una de estas uniones híbridas de color serían independientes y por consiguiente se desarrollarían muy independientemente de las otras. Se comprende entonces fácilmente que de la combinación de las series desarrolladas separadamente, debe resultar una serie completa de colores. Si, por ejemplo, $A = A1 + A2$, entonces los híbridos $A1a$ y $A2a$ forman la serie desarrolladas

$$A1 + 2A1 a + a$$

$$A2 2A2 a + a$$

los miembros de estas series pueden entrar en nueve combinaciones diferentes, y cada una de ellas denota otro color:

$$1 \ A1 A2$$

$$2 \ A1 aA2$$

$$1 \ A2a$$

$$2 \ A1 A2 a$$

$$4 \ A1 aA2 a$$

$$2 \ A2aa$$

$$1 \ A1 a$$

$$2 \ A1 aa$$

$$1 \ aa$$

Las figuras prescritas para las combinaciones separadas indican también cuantas plantas, con los colores correspondientes, pertenecen a las series. Puesto que el total es dieciseis, todos los colores están distribuidos en promedio entre cada dieciseis plantas, pero en proporciones desiguales, como lo indican las series mismas.

Si realmente el desarrollo del color pudiese aparecer en esta vía, podríamos ofrecer una explicación del caso descrito arriba, a saber: que el color blanco de las flores y las envolturas de las semillas aparece solamente una vez entre las treinta y

con los factores introducidos por el albino. Es, sin embargo, interesante saber que Mendel realizó el hecho de la existencia de caracteres compuestos, y que la rareza de los recesivos blancos era una consecuencia de esta resolución. (B).

una plantas de la generación primera. Este color aparece una sola vez en las series y podrían además ser desarrolladas una sola vez en promedio en cada dieciseis, y con tres caracteres de color solamente una vez aun en sesenta y cuatro plantas.

Sin embargo, no debe olvidarse que la explicación intentada aquí está basada en una mera hipótesis, apoyada únicamente en el resultado imperfecto de los experimentos descritos hace un momento: con todo, podría valer la pena de seguir el desarrollo del color en los híbridos por experimentos semejantes, puesto que es probable que en este camino pudiésemos aprender el significado de la variedad extraordinaria en el color de nuestras flores ornamentales.

Hasta ahora poco es lo que se conoce ciertamente fuera de que el color de las flores en las plantas más ornamentales es un carácter extremadamente variable. Se ha emitido a menudo la opinión de que la estabilidad de las especies es alterada profundamente o trastornada por el cultivo y, en consecuencia, hay una propensión a mirar el desarrollo de las formas cultivadas como un asunto de suerte exento de reglas; siendo el color de las plantas ornamentales en verdad, citado comunmente como un ejemplo de gran inestabilidad. No aparece claro, sin embargo, por qué el simple traslado al suelo del jardín pudiese dar por resultado una revolución tan completa y persistente en el organismo de la planta. Ninguno sostendrá seriamente que en el campo abierto el desarrollo de las plantas se halla sometido a otras leyes que en las eras del jardín. Aquí como allí, los cambios de tipo tendrán lugar si las condiciones de vida son alteradas y las especies poseen la capacidad de adecuarse por ellas mismas a sus nuevos medios. Se concede de buen grado que la organización de nuevas variedades se favorece por el cultivo y que por la industria del hombre se han

adquirido muchas variedades que, en las condiciones naturales se hubieran perdido; pero nada justifica la opinión de que la tendencia a la formación de variedades es tan extraordinariamente acrecentada que las especies pierden rápidamente toda estabilidad y que su generación diverge en una serie interminable de formas extremadamente variables. Si fuera el cambio en las condiciones la única causa de variabilidad, podíamos esperar que aquellas plantas que han crecido durante centurias en condiciones casi idénticas pudiesen de nuevo obtener una constancia. Eso, como es bien sabido, no es el caso, puesto que es precisamente bajo tales circunstancias como se encuentran no sólo las más variadas formas sino también las más variables. Solamente las *Leguminosas* como *Pisum*, *Phaseolus*, (1) *Lens*, cuyos órganos de fecundación están protegidos por la quilla, constituyen a este respecto una notable excepción; pero aun aquí, numerosas variedades han surgido durante un periodo de cultivo de más de mil años bajo las condiciones más variadas; a pesar de todo, ellas mantienen, en medios uniformes, una uniformidad tan grande como la de las especies silvestres.

Es más que probable que, por lo que respecta a la variabilidad de las plantas cultivadas, existe un factor que hasta ahora ha recibido poca atención. Varios experimentos nos obligan a concluir que nuestras plantas cultivadas, con pocas excepciones, son *miembros de varias series híbridas*, cuyo desarrollo ulterior en conformidad con la ley es variado e interrumpido por el cruce frecuente *inter se*. No se debe pasar por alto la circunstancia de crecer las plantas cultivadas en gran número y estrechamente juntas, proporcionando las condiciones más favorables para la fecundación recíproca entre las variedades

(1) "*Phaseolus*" es sin embargo, fertilizado por los insectos. (B.).

presentes y las especies mismas. La probabilidad de esto se confirma por el hecho de que entre la inmensa pompa de las formas variables se encuentran siempre ejemplares solitarios que permanecen constantes si en un carácter o en otro se excluye con cuidado solamente la influencia extraña. Dichas formas proceden precisamente como aquellas que son conocidas como miembros de series híbridas compuestas. Aun con el más susceptible de los caracteres todos, el del color, no puede escaparse al observador cuidadoso que en las formas separadas, la inclinación a la variación es desplegada en grados muy diferentes. Entre las plantas que nacen de una fecundación espontánea, hay a menudo algunas cuya descendencia varía ampliamente en la constitución y arreglo de los colores, en tanto que la de otras muestra una desviación pequeña, y en número mayor ocurren ejemplos solitarios en que se trasmite el color de las flores sin cambio alguno a sus descendientes. La especie cultivada de *Dianthus* nos ofrece un ejemplo instructivo de esto. Un ejemplar de flores blancas de *Dianthus caryophyllus*, que a su vez procedía de una variedad de flores blancas, fue encerrado durante el período de la floración en un invernadero: las numerosas semillas obtenidas de ahí produjeron plantas de flores enteramente blancas como ellas mismas. Un resultado semejante se obtuvo de una sub-especie, con flores rojas ligeramente salpicadas con violado, y una de flores blancas rayadas de rojo. Muchas otras, por otra parte, que fueron protegidas del mismo modo, contenían descendientes que eran más o menos de colores variados y señalados.

Quienquiera que estudie la coloración que resulta de la fecundación similar en las plantas ornamentales, difícilmente puede escapar a la convicción de que, también aquí, el desarrollo sigue una ley, que posiblemente encuentra su expresión en la

OBSERVACIONES FINALES

Apenas puede carecer de interés el comparar las observaciones hechas en relación con *Pisum*, con los resultados alcanzados por las dos principales autoridades en esta rama de conocimientos: Kölreuter y Gartner en sus investigaciones. De acuerdo con la opinión de ambos, los híbridos en su apariencia exterior presentan o una forma intermedia entre la especie original o se parecen íntimamente a uno u otro tipo y a veces muy difícilmente pueden ser diferenciados de él. De sus semillas nacen usualmente varias formas que difieren del tipo normal, si la fecundación se ha efectuado por su propio polen. Por regla general, la mayoría de los individuos obtenidos por una fecundación, mantiene la forma híbrida, en tanto que unas pocas son más parecidas al progenitor hembra y una u otra se aproxima al polen paterno. Esto, sin embargo, no es el caso con todos los híbridos sin excepción: algunas veces los descendientes se parecen más íntimamente, unos a una y otros a otra de las cepas originales, o bien todas se inclinan más a uno o a otro lado, en tanto que en otros casos *ellos permanecen perfectate como los híbridos* y continúan constantes en su generación. Los híbridos de variedad se comportan como híbridos de especies, pero poseen más variabilidad de formas y una tendencia más pronunciada a volver a los tipos originales.

En relación con la forma de los híbridos y su desarrollo, por regla general hay un acuerdo evidente con las observaciones hechas en *Pisum*. Sucede de otro modo con los casos excepcionales citados. Gartner confiesa que aunque a menudo es muy difícil determinar exactamente si una forma contiene una

gran semejanza a una o a otra de las dos especies originales, en mucha parte depende del punto de vista subjetivo del observador. Otras circunstancias podrían, sin embargo, contribuir a hacer fluctuantes e inciertos los resultados, a pesar y despecho de la observación y diferenciación más cuidadosa. Para los experimentos, se emplearon en su mayor parte plantas clasificadas como buenas especies y diferenciadas por un gran número de caracteres. Además de los caracteres vivamente definidos, donde es cuestión de semejanza más o menos grande, deben tenerse en cuenta aquellos caracteres que a menudo son muy difíciles de definir con palabras, pero que bastan sin embargo, como lo sabe todo especialista en plantas, para dar a las formas una apariencia peculiar. Si se acepta que el desarrollo de los híbridos sigue la ley que es válida para *Pisum*, las series de cada experimento separado debe contener muchas formas, puesto que el número de los términos, como es sabido, aumenta con el número de los caracteres diferenciados como las potencias de tres. Con un número relativamente pequeño de plantas experimentales, el resultado podía ser por lo mismo sólo aproximadamente correcto, y en pocos casos debía fluctuar considerablemente. Si, por ejemplo, las dos cepas originales difieren por siete caracteres, y 100 ó 200 plantas se obtuvieron de las semillas de sus híbridos para determinar el grado de relación de los descendientes, fácilmente podemos ver cuán incierta puede ser la decisión, puesto que por siete caracteres diferentes, la combinación de series contiene 16,384 individuos bajo 2187 formas variadas; una u otra relación podía asegurar su predominio, justamente de acuerdo con las probabilidades presentadas a esta o a aquella forma en una mayoría de casos.

Si, además, aparecen al mismo tiempo entre los caracteres diferenciados, caracteres *dominantes*, que son transmitidos a los

híbridos del todo o casi inalterados, entonces, en los términos de las series desarrolladas, aquel de los dos progenitores originales que posee la mayoría de los caracteres dominantes debe siempre ser predominante. En el experimento descrito relativo al *Pisum*, en el que tres géneros de caracteres diferentes estaban interesados, todos los caracteres dominantes pertenecían al progenitor femenino. Aunque los términos de las series se acercan ambos igualmente a los progenitores originales en su composición interna, no obstante en este experimento el tipo del progenitor femenino obtiene una preponderancia tan grande que de cada sesenta y cuatro plantas de la primera generación, cincuenta y cuatro se les asemejaban exactamente o sólo diferían en un carácter. Se ve por esto cuán temerario sería en tales circunstancias deducir de las semejanzas externas de los híbridos, conclusiones acerca de su naturaleza interna (1).

(1) Aquí se bosqueja ya lo que la genética conoce con el nombre de "fenotipo". Se da este nombre a los caracteres de un individuo o grupo de individuos manifestados exteriormente sin tener en cuenta su constitución interna o "genotipo". La razón o relación fenotípica que es decir aquella en que hay dominancia completa, se expresa con la fórmula 3:1; aquella en que no hay dominancia completa se expresa: 1:2:1.

En los monohíbridos $Aa \times Aa$, resultan en la F_2 tres genotipos y dos fenotipos; en los dihíbridos $AB \times ab$, de las 16 cigotas resultan otros tantos genotipos y solamente cuatro fenotipos; en los trihíbridos, la relación básica es fenotípica y es la siguiente: 27:9:9:3:9:3:3:1. Por consiguiente, en el cuadro correspondiente la relación es:

$$27ABC:9ABc:9AbC:3Abc:9aBC:3aBc:3abC:1abc.$$

Gartner recuerda que en aquellos casos en que el desarrollo era regular, entre los descendientes de los híbridos, las dos especies originales no eran reproducidas, sino solamente en corto número de individuos que se les aproximaban. Con series muy extensamente desarrolladas ello no podría ser en hecho de otra manera. Por ejemplo: para siete caracteres diferentes, entre más de 16.000 individuos —descendientes de los híbridos— cada una de las especies originales ocurría una sola vez. Por tanto, apenas es posible que aquellos pudieran aparecer de alguna manera entre un corto número de plantas experimentales; con alguna probabilidad, sin embargo, podíamos reconocerlas por la apariencia en las series de unas pocas formas que se asemejan a ellas.

Nos encontramos con una *diferencia esencial* en aquellos híbridos que permanecen constantes en su descendencia y se propagan entre sí tan bien como las especies puras. De acuerdo con Gartner, a esta clase pertenecen los *híbridos notablemente fértiles*: *Aquilegia atropurpurea canadensis*. *Lavatera pseudolbia turingiaca*, *Geum urbano-rivale* y algunos *Dianthus* híbridos; y de acuerdo con Wichura, los híbridos de la familia de las Salicáceas. Para la historia de la evolución de las plantas esta circunstancia es de importancia especial, ya que los híbridos constantes adquieren la posición de una nueva especie. La exactitud de los hechos está garantizada por eminentes observadores y no puede dudarse de ella. Gartner tuvo la oportunidad de continuar el cultivo de *Dianthus Armeria deltoides* hasta la décima generación, ya que éste se propaga regularmente en el jardín.

Con *Pisum* se había demostrado experimentalmente que los híbridos forman óvulos y granos de polen de *diferentes* géneros y que ahí reside la razón de la variabilidad de sus descen-

dientes. Asimismo en otros híbridos cuyos descendientes se comportan de manera semejante, podemos invocar la misma causa; para aquellos, por otra parte, que permanecen constantes, parece justificarse la creencia de que sus células reproductoras son todas semejantes y concuerdan con la célula fundamental (el huevo fecundado B.) del híbrido. En opinión de renombrados fisiólogos, para fines de propagación la célula del polen y el óvulo, en Fanerógamas(1) se unen en una sola célula que es capaz, por asimilación y formación de nuevas células, de convertirse en un organismo independiente. Este desarrollo sigue una ley constante que se funda en la composición material y el arreglo de los elementos que se encuentran en la célula en una unión vivificante. Si las células reproductoras son del mismo género y concuerdan con la célula fundamental (el huevo fecundado B.) de la planta madre, entonces el desarrollo del nuevo individuo seguirá la misma ley que rige la planta

(1) En "*Pisum*" está fuera de toda duda que para la formación del nuevo embrión se ha efectuado una perfecta unión de los elementos de ambas células reproductivas. ¿Cómo podríamos, por otra parte, explicar el hecho de que entre los descendientes de los híbridos reaparezcan en número igual y con todas sus peculiaridades ambos tipos originales? Si la influencia del óvulo sobre el polen fuera únicamente externa y sólo desempeñase el "papel" de nodriza, entonces el resultado de cada fecundación artificial no podía ser otro que el híbrido desarrollado, se asemejaría exactamente al progenitor masculino o de cualquier modo le sería muy próximo. Los experimentos no han confirmado esto. Una prueba evidente de la unión perfecta del contenido de ambas células es suministrada por la experiencia adquirida en todas partes de que es indiferente, por lo que respecta a la forma del híbrido, el que la especie original sea el óvulo o el grano de polen. - B.

madre. Si ocurre que un óvulo se une con un grano de polen *desemejante*, entonces podemos suponer que entre aquellos elementos de ambas células, que determinan caracteres opuestos, se ha efectuado cierta especie de compromiso. La célula compuesta resultante se convierte en el fundamento del organismo híbrido cuyo desarrollo sigue un esquema diferente del obtenido en cada una de las especies originales. Si el compromiso adquirido es completo, principalmente en el sentido de que el embrión del híbrido está formado de dos células similares en las cuales las diferencias son *entera y completamente acomodadas* juntas, resulta que los híbridos, como cualquiera otra especie vegetal estable, se reproducen exactamente en sus descendientes. Las células reproductoras que han formado en sus semillas vasos y anteras son de un género y concuerdan con la célula compuesta fundamental (huevo fecundado B.).

Por lo que hace a aquellos híbridos cuya progenie es *variable*, quizá podamos suponer que entre los diferentes elementos de las células del óvulo y del polen también ocurre un compromiso de suerte que se hace posible la formación de una célula como fundamento del híbrido; pero sin embargo, el arreglo entre los elementos desemejantes es sólo temporal y no subsistirá durante toda la vida de la planta híbrida. Puesto que durante todo el período vegetativo no se percibirá ningún cambio en el hábito de la planta, podemos suponer nuevamente que sólo es posible, para diferenciar los elementos, liberarlos de la unión vigorosa efectuada cuando las células sexuales se han desarrollado. En la formación de estas células han participado todos los elementos existentes en un arreglo igual y enteramente libre, razón por la cual es solamente la diferenciación lo que puede separarlos mutuamente. A este respecto podría ser posible la producción de tantas especies de óvulos y células de

polen como hay combinaciones posibles de los elementos formativos.

La atribución que hemos intentado de la diferencia esencial en el desarrollo de los híbridos hacia *una unión permanente o temporal* de los elementos celulares diferentes puede, por supuesto, sólo pretender el valor de una hipótesis a la que la falta de datos definidos ofrece un amplio campo de acción. Alguna justificación de la opinión expresada, se encuentra en la evidencia suministrada por *Pisum* en que la conducta de cada par de caracteres diferentes en la unión híbrida es independiente de las otras diferencias entre las dos plantas originales, y, además, que el híbrido produce tantos géneros de óvulos y granos de polen cuantas formas de combinación constantes son posibles. Los caracteres diferentes de dos plantas pueden finalmente, sólo depender sin embargo de diferencias en la descomposición y agrupamiento de los elementos que existen en las células fundamentales (huevos fecundados B.) de la misma en interacción vital (1).

Aun la validez de la ley formulada para *Pisum* requiere todavía ser confirmada y es muy deseable la repetición de los experimentos más importantes, por ejemplo, los que se relacionan con la composición de las células fecundadoras. Una diferencial (elemento B.) puede escapar fácilmente al observador (2) particular que aunque al principio pueda aparecer sin importancia, puede sin embargo acumular tal extensión que no puede ser ignorada en el resultado final. También debe decidirse de manera experimental si los híbridos variables de otras es-

(1) "Welche in den Grundzellen derselben in lebendiger Wechselwirkung stehen".

(2) "Dem einzelnen Beobachter kann leicht ein differentiale entgehen".

pecies de plantas observan completo acuerdo. Al propio tiempo, podemos suponer que en los puntos principales puede difícilmente ocurrir diferencias esenciales, ya que la unidad en el plan de desarrollo de la vida orgánica está fuera de discusión.

En conclusión, los experimentos llevados al cabo por Kölreuter, Gartner y otros respecto a la transformación de una especie en otra por fecundación artificial merece mención especial. A estos experimentos se les ha prestado atención particular y Gartner reconoce que ellos son "los más difíciles de todo en hibridación".

Si una especie *A* se transforma en una especie *B*, ambas pueden unirse por fecundación y los híbridos que resultan pueden entonces ser fecundados con el polen de *B*; entre los varios descendientes que resultan, puede entonces seleccionarse aquellas formas que están más cercanas a *B* y de nuevo ser fecundadas con el polen *B* y así continuar hasta que finalmente se consigue una forma que es como *B* y constante en su descendencia. Por este proceso la especie *A* cambiaría en la especie *B*. Gartner sólo ha efectuado treinta de tales experimentos con plantas de los géneros *Aquilegia*, *Dianthus*, *Geum*, *Lavatera*, *Lychnis*, *Malva*, *Nicotiana* y *Oenothera*. El periodo de transformación no era el mismo para todas las especies. Mientras que una fecundación triple bastaba en algunas, en otras había que repetir la operación cinco o seis veces y aun en las mismas especies se observaron fluctuaciones en varios experimentos. Gartner atribuye esta diferencia a la circunstancia de que "el poder específico (typische B.) por el cual una especie efectúa, durante la reproducción, el cambio y la transformación del tipo materno, varía considerablemente en las diferentes plantas y que, en consecuencia, los periodos dentro de los cuales una especie debe cambiarse en otra debe también variar, co-

mo asimismo el número de generaciones de tal modo que la transformación en algunas especies se perfecciona en muchas generaciones y en otras en pocas". Más adelante el mismo observador anota: "que estos experimentos de transformación dependen en gran parte del tipo y del individuo que se escoja para la transformación ulterior".

Si suponemos que en estos experimentos la constitución y las formas resultan en la misma dirección observada en *Pisum*, el proceso completo de transformación encontraría una explicación sencillísima. Los híbridos forman tantos géneros de óvulos cuantas posibles combinaciones constantes de caracteres estén asociadas dentro; y una de ellas es siempre del mismo género del grano del polen. Por consiguiente, existe siempre con tales experimentos la posibilidad de que aun en la segunda fecundación resulte una forma constante idéntica a la del polen paterno. La obtención efectiva de esto depende en cada caso separado, del número de plantas experimentales, así como también del número de caracteres diferentes que se unen en la fecundación. Supongamos, por ejemplo, que las plantas seleccionadas para los experimentos difieren en tres caracteres y que las especies *ABC* van a ser transformadas en *abc* mediante la fecundación repetida con el polen de las últimas; los híbridos que resultan del primer cruzamiento forman ocho géneros diferentes de óvulos, a saber:

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

En el segundo año de experimentación éstas se unen con el polen de *abc* y obtendremos las siguientes series:

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

Puesto que la forma *abc* ocurre una vez en la serie de ocho términos, hay por consiguiente pocas probabilidades de mezclarse entre las plantas del experimento aunque hubieran ellas aparecido en un corto número y la transformación fuese ya perfecta en una segunda fecundación. Si por acaso esto no sucediese, entonces la fecundación puede ser repetida con aquellas formas más afines *Aabc*, *aBbc*, *abCc*. Se comprende que tal experimento debe extenderse mucho más, *mientras menos sea el número de plantas ensayadas y mayor el número de caracteres diferentes* en las dos especies originales; y que además, en la misma especie puede ocurrir un retraso de una o dos generaciones tal como lo observa Gartner. La transformación de especies grandemente divergentes podía por lo general ser completa solamente en cinco o seis años de experimentación, puesto que el número de óvulos diferentes formados en el híbrido aumenta, como la potencia de dos, con el número de los caracteres diferentes.

Por ensayos repetidos Gartner halló que el periodo respectivo de transformación varía en muchas especies, de tal manera que con frecuencia una especie *A* puede ser transformada en una especie *B* una generación más pronto que la especie *B* en la especie *A*. De ahí deduce que la opinión de Kölreuter difícilmente puede sostenerse, opinión según la cual "en el híbrido las dos naturalezas se hallan en equilibrio perfecto". Parece, sin embargo, que Kölreuter no merece esta crítica y que más bien Gartner ha descuidado un punto principal hacia el cual él mismo, por otra parte, llama la atención, a saber: que "esto depende del individuo que se escoja para la transformación posterior". Los experimentos que en relación con esto se efectuaron con dos especies de *Pisum* demostraron que en relación con la escogencia de los individuos más apropiados para fecunda-

ciones posteriores, debe establecer una gran diferencia: cuál de las dos especies es transformada en la otra. Las dos plantas del experimento difieren en cinco caracteres, mientras que al propio tiempo los de la especie *A* son dominantes y los de la especie *B* recesivos. Para la transformación recíproca *A* fue fecundada con polen *B*, y *B* con polen *A* y esto se repitió con ambos híbridos el año siguiente. Con el primer experimento $\frac{B}{A}$ hubo ochenta y siete plantas disponibles en el tercer año del experimento para la selección de individuos para posteriores cruces y éstos fueron de las treinta y dos formas posibles; con el segundo experimento $\frac{A}{B}$ resultaron sesenta y tres plantas que *concordaron en todo con el polen paterno*. Sin embargo, en la composición interna debían ser tan variados como las formas en otro experimento. Por consiguiente, una selección precisa era sólo posible con el primer experimento; con el segundo, la selección podía hacerse al azar únicamente. De la última, sólo una parte de las flores fueron cruzadas con polen *A*; las otras se dejaron fecundar por sí mismas. Entre cada cinco plantas que fueron seleccionadas en ambos experimentos para la fecundación, concordaron con el polen paterno, según se vió en el segundo año de cultivo:

<i>Primer experimento.</i>		<i>Segundo experimento.</i>	
2 plantas	En todos los caracteres.	
3 plantas	En 4	"
.....	2 plantas	En 3	"
.....	2 plantas	En 2	"
.....	1 planta	En 1	"

En el primer experimento, por tanto, la transformación fue completa; en el segundo, que no se continuó después, probablemente se habrían necesitado dos o más fecundaciones.

Aunque no ocurre frecuentemente el caso en el que los caracteres dominantes pertenecen exclusivamente a una u otra de las plantas progenitoras, siempre habrá una diferencia según la cual una de las dos posea la mayoría de los dominantes. Si el polen paterno tiene la mayoría, entonces la selección de formas para cruces posteriores dará un grado menor de certeza que el caso contrario, el cual debe emplear un retardo en el período de transformación con tal que el experimento sea considerado como perfecto, solamente cuando aparezca una forma a la que no sólo se parezca exactamente la planta de polen en la forma, sino que también permanezca constante en su generación.

Gartner, por los resultados de estos experimentos de transformación, fue opuesto a la opinión de aquellos naturalistas que creen en una evolución continua de la vegetación. El percibe (1) en la transformación completa de una especie en otra, una prueba indubitable de que las especies son fijas dentro de límites más allá de los cuales ellas no pueden cambiar. Aunque esta opinión no puede ser aceptada de manera incondicional, hallamos por otra parte, en los experimentos de Gartner una confirmación notable de la suposición relativa a la variabilidad de las plantas cultivadas que acaba de ser expresada.

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

(1) "Es sieht", en el original, es claramente un error por "er sieht". (B.).