

Revista Vectores de Investigación

Journal of Comparative Studies Latin America

ISSN 1870-0128

ISSN online 2255-3371

Pablo Lorenzano

**DARWIN Y MENDEL: ¿QUÉ HABRÍA OCURRIDO EN
CASO DE QUE DARWIN HUBIERA CONOCIDO LA
OBRA DE MENDEL**

**DARWIN AND MENDEL: WHAT WOULD HAVE
HAPPENED IF DARWIN HAD KNOWN ABOUT THE
WORK OF MENDEL?**

Vol. 3 No. 3, 141-165 pp.

Pablo Lorenzano
*Universidad
Nacional de
Quilmes,
Argentina*

Palabras claves:
*Lógica, Darwin,
Mendel*

Darwin y Mendel: ¿qué habría ocurrido en caso de que Darwin hubiera conocido la obra de Mendel

DARWIN AND MENDEL: WHAT WOULD HAVE HAPPENED IF DARWIN HAD KNOWN ABOUT THE WORK OF MENDEL?

**ENVIADO 15-03-2011 / REVISADO 6-04-2011
/ ACEPTADO 12-05-2011**

RESUMENA la pregunta planteada por el título de este trabajo, “¿Qué habría ocurrido en caso de que Darwin hubiera conocido (l)a (obra de) Mendel?”, se suele responder, contrafácticamente, que algunos de los desarrollos que recién tuvieron lugar durante el siglo XX, se habrían alcanzado mucho

tiempo antes. Así lo afirma el fundador del primer programa de investigación en genética, William Bateson, en la nota introductoria que escribe a la primera traducción del trabajo de Mendel al inglés: “De haber llegado el trabajo de Mendel a las manos de Darwin, no sería demasiado decir que la historia de la filosofía evolutiva habría sido muy diferente de aquella que hemos presenciado” (Bateson, 1901); dicha opinión sería reiterada por el propio Bateson (1902,1909) y algunos otros autores, así como por Iltis (1924) en la primerabiografía comprensiva de Mendel y, más adelante, a la luz de los nuevos desarrollos en biología, ligeramente modificada para actualizarla: se sostiene que la síntesis entre la teoría de la evolución por selección natural y la genética clásica, que dio lugar a la llamada “teoría sintética de la evolución” hacia fines de los años treinta y cuarenta del siglo XX, hubiera ocurrido mucho tiempo antes.

ABSTRACA question found in the title of this work, “What would have happened if Darwin had known about the work of Mendel?” tends to be responded to by saying, counterfactually, that some of the developments that were recently made during the 20th century would have been reached much earlier. This was affirmed by the founder of the first program of genetic investigation, William Bateson, in his introductory notes that he wrote in the first English translation of Mendel’s work: “If the work of Mendel had arrived in the hands of Darwin, it wouldn’t have been too much

to say that the history of the philosophy of evolution would have been very different from that which was presented.” This opinion would be reiterated by the same Bateson years later and some other authors, such as Iltis in the first comprehensive biography of Mendel, and, much later, in the light of new developments in biology, easily modified it to be up to date. It is sustained that the synthesis between the theory of evolution by natural selection and classical genetics, which gave rise to the said “synthetic theory of evolution,” toward its ends in the years thirty and forty of the twentieth century, would have occurred many years earlier.

1 Introducción

Se afirma que el encuentro estuvo a punto de suceder: bastaba que Darwin cortara las páginas de la separata del trabajo de Mendel que se encontraba en su biblioteca y lo leyera, ya que de inmediato habría reconocido que aquél proporcionaba en dicho artículo el mecanismo de la herencia que su teoría de la evolución requería y que él tentativamente intentó desarrollar en su hipótesis provisoria de la pangénesis (Darwin, 1868, cap. XXVII). O que Mendel se hubiera encontrado con Darwin en Londres o lo hubiera ido a visitar a su casa en las afueras en ocasión del viaje que el primero hiciera a dicha ciudad. De lo último no hay, de hecho, ningún registro. Tal como cuenta Richter (1932 y 1942), si bien en agosto de 1862 Mendel viajó a París y fue a Londres a visitar la Exposición Mundial, no se encontró allí con Darwin ni lo visitó en su casa de Down; además, Darwin por esas fechas aparentemente habría dejado con su familia Down para ir a Southampton, de donde se dirigieron a Bournemouth y no regresaron a Down hasta el 30 de septiembre, fecha en que Mendel ya habría abandonado Inglaterra; por otra parte, como señala de Beer(1964:211-212), el 9 de agosto Darwin le escribió una carta a Asa Gray contándole, entre otras cosas, acerca de sus experimentos de polinización con *Lythrum*, pero no menciona ningún encuentro con Mendel.

Más intrigante es la situación del relato acerca de las páginas sin cortar de la memoria de Mendel en la biblioteca de Darwin, ya que ha pasado a formar parte de los lugares comunes acerca de la historia de la biología. Sin embargo, como afirma inequívocamente Niño Strachey, curador de Down House, en una carta del 15 de noviembre de 2000 en respuesta a Robert McFetridge, quien preguntaba por la copia de los “artículos de Mendel” supuestamente encontrados “entre los artículos de Darwin en Down House”:

F. El artículo que generalmente se rumorea haber sido encontrado con las páginas sin cortar en la biblioteca de Darwin es “Versuche uber Pflanzenhybriden” publicado en los *Verh. Nathurf. Ver. Brünn*, 1865. Aunque Darwin recibía las actas de algunas sociedades alemanas y austriacas de historia natural, no está registrada ninguna copia de las actas de la sociedad de Brünn yasea en el catálogo de 1908 de la biblioteca de Darwin o en el catálogo actual de la biblioteca de Darwin en Down House (Strachey, 2000).

Por otro lado, agrega extrañado: “He sido por lo tanto incapaz de rastrear cómo se inició el rumor o sobre qué evidencia está basado”(Strachey, 2000). Creemos que una posible respuesta a este enigma puede ser

encontrada en la discusión surgida respecto a si Darwin pudo haber tenido noticias sobre el trabajo de Mendel por medio de una fuente secundaria, igualmente presente en su biblioteca. De hecho, dos publicaciones de la biblioteca de Darwin, actualmente en la biblioteca de la Universidad de Cambridge, contienen referencias a Mendel: Hoffmann (1869) y Focke (1881). Se sabe que el primero de los textos—en donde se mencionan los resultados de Mendel en *Phaseolus* (Hoffmann, 1869:52, núm. 21) y *Pisum*, sin reconocerles nada excepcional, asentando solamente que “[l]os híbridos poseen la tendencia a regresar en las siguientes generaciones a sus especies originales” (Hoffmann, 1869:136), y poniendo en duda la lectura que éste realiza de los experimentos de Gärtner en *Geum* (sobre lo cual volveremos más adelante) acerca de que fue leído anotado y citado por Darwin en su trabajo de 1876. Pero ni allí ni en ningún otro de sus textos o de su extensa correspondencia menciona Darwin el nombre de Mendel.

Respecto a la segunda de las publicaciones, donde se menciona a Mendel varias veces en relación con sus experimentos en *Pisum*, *Phaseolus* y *Hieracium*, sobre los primeros de los cuales afirma que “[l]os numerosos cruzamientos de Mendel dieron resultados que fueron del todo similares a los de Knight, pero Mendel creyó haber encontrado proporciones numéricas constantes entre los tipos de los híbridos” (Focke, 1881: 110), y sobre los últimos señala, además del polimorfismo característico de los híbridos (Focke, 1881: 215), la constancia de las formas individuales en varias ocasiones (Focke, 1881:216, 217, 219, 483). Esta obra fue adquirida por Darwin en noviembre de 1880, sólo 18 meses antes de su muerte, y cuando, el 13 de noviembre de 1880, George Romanes le pidió a Darwin leer una versión preliminar de la entrada sobre hibridismo para la novena edición de la *Encyclopedia Britannica* y sugerir referencias, Darwin, en vez de listar los trabajos más influyentes sobre hibridismo, como le habían pedido, simplemente le envió a Romanes su copia del libro de Focke para “ayudarte mucho mejor de lo que yo pueda” (Burkhardt *et al*, 1994, núm. 12814). Y lo que es más significativo aún es el hecho de que las páginas 108-110, en las que se hace referencia breve a los experimentos de arvejas de Mendel, permanecen sin cortar en la copia de Darwin de Focke (1881). Así, el origen de la Creencia de la posesión por parte de Darwin de una separata del texto de Mendel cuyas hojas permanecieron sin cortar en su biblioteca, probablemente radica en confundir esto con la posesión por parte de Darwin del libro de Focke (1881) con las hojas sin cortar en donde éste refería al trabajo de Mendel en *Pisum*.¹

Las respuestas arriba discutidas a la pregunta planteada por el título presuponen que Mendel proporcionó aquello que se reconoce faltante en la teoría de Darwin de la evolución por selección natural, y que él mismo intentó ofrecer con su “hipótesis provisoria de la pangénesis”: un mecanismo que daba cuenta del origen de las variaciones sobre las cuales podía actuar dicha selección.

¹ Para esta parte del trabajo, véase, además de los textos ya mencionados. Dover (2000), Gayon (1988), Sclater (2003,2006) y <http://members.shaw.ca/mcfetridge/darwin.html> (en donde se reproducen las cartas de Strachey a McFetridge).

A continuación intentaremos proporcionar elementos para una respuesta alternativa a la suministrada más arriba, basados en un análisis de los trabajos de Mendel en alguno de los cuales se menciona la obra de Darwin, que justamente cuestionan aquel supuesto, y en los del propio Darwin.²

2 Contexto en el que se da el trabajo de Mendel

Ernst Mayr distingue dos escuelas que, hacia finales del siglo XVIII y durante la primera mitad del XIX utilizaban el método de la crianza (*breeding*), “escuelas que tenían intereses y objetivos muy diferentes” (Mayr, 1982: 641). Estas escuelas o tradiciones era: 1] la de los criadores de animales y cultivadores de plantas (“animal and plant breeders”, “Tier-und Pflanzenzüchtern”), también llamada de horticultores (“horticulturalists”) y 2] la de los hibridistas de especies (“species hybridizers”) o sencillamente, hibridistas (“hybridizers”, “hybridisten”).

De los criadores podríamos decir que eran hombres prácticos que querían saber cómo podían ser creadas y fijadas en la descendencia nuevas variedades económicamente útiles; trataban así de mejorar la productividad de las plantas cultivadas (o animales criados) —por ejemplo, su resistencia al frío, lo llamativo del color de sus flores o la calidad de la lana o carne obtenidas— y de producir nuevas variedades a partir del cruzamiento de variedades ya existentes, que diferían en algunas pocas características. Entre ellos podría mencionarse a Knight (1799,1824), Seton (1824), Goss(1824) y Sageret (1826), que proporcionaron ejemplos de los fenómenos hoy conocidos bajo el nombre de “dominancia” y “segregación”, sin haber determinado sus razones numéricas (los tres primeros habiendo incluso trabajado con el género *Psium*, el mismo con el cual Mendel trabajaría posteriormente, y cuyos resultados éste habría conocido).

De los hibridistas, por su parte, se podría decir que poseían un mayor trasfondo académico y que, partiendo del problema de la sexualidad de las plantas, se ocuparon del problema surgido en el siglo XVIII de si podían producirse nuevas especies a partir del cruzamiento de especies ya existentes.

La llamada “doctrina de la creación especial” afirma que todas las especies existentes son una creación inmediata de Dios. En sus escritos tempranos, Linneo (por ejemplo, 1736, 1737) acepta esta doctrina y la de allí resultante constancia de las especies. Sin embargo, propone más tarde una nueva versión modificada de la doctrina de la creación especial (1744, 1755 y, más clara, decidida y elaboradamente, 1760; también en la obra de sus discípulos Haartman, 1751, Daldberg, 1755, y Graberg, 1762): ciertos híbridos, que aparecen en la naturaleza pero que también pueden ser producidos artificialmente, son fértiles y alcanzan el estatus de nuevas especies, es decir, hay generación, artificial y natural, de nuevas especies constantes, originadas a partir de cruzamientos entre especies ya existentes

² Debido a limitaciones de espacio, no se consigna toda la bibliografía relevante para este tema.

(Larson, 1968, 1971). Gmelin (1749) propuso decidir la cuestión experimentalmente. Kölreuter (1761-1766) acepta el reto y presenta, desde la creencia en la constancia de las especies, dos clases de fenómenos —el regreso (o reversión)³ y la transformación (transmutación)⁴ de los híbridos y la infecundidad invariable de las especies híbridas— que mostrarían que Linneo se encontraba en un error.

Más tarde, Gärtner realiza numerosos experimentos y resume el conocimiento de su tiempo sobre el tema (Gärtner, 1849). Allí distingue la vieja versión de la doctrina de la creación especial de la nueva y afirma la primera. Al igual que Kölreuter anteriormente, Gärtner cree en la sexualidad de las plantas, pero considera que producen híbridos no sólo artificialmente, sino también espontáneamente en la naturaleza. Sin embargo, esto no prestaría apoyo a la “nueva doctrina de la creación especial” propuesta por Linneo, “que contradice la naturaleza de las especies puras” (Gärtner, 1849: 15), pues sus observaciones y experimentos muestran —en total acuerdo con la creencia en la estabilidad, constancia e invariabilidad de las especies y en su diferenciación de las variedades— que los híbridos no se reproducen como nuevas especies, sino que o bien se extinguen o bien regresan a una de las especies originales (véase, entre otros sitios, Gärtner, 1849: 418, 422, 473-475).

Sin embargo, la versión modificada de la creación especial tuvo entonces no solo oponentes. De acuerdo con Gärtner (1849), Sageret, Wiegmann, Herbert, Puvis, Lecoq, Reichenbach, Nees von Esenbeck, Kunze y Voig afirman que sí se habrían originado nuevas especies mediante hibridación de especies previamente existentes.

3 Problema central al que se enfrenta y al que pretende dar respuesta Mendel

De acuerdo con el relato más extendido sobre la historia de la genética (la “historia oficial”), Johann Gregor Mendel (1822-1884) funda—en sus “Experimentos sobre híbridos de plantas” comunicados en 1865 en la Sociedad de Investigadores de la Naturaleza de Brünn y publicados en 1866 en las *Actas* de dicha sociedad— la genética “clásica”, “formal” o “mendeliana” cuando, al intentar resolver el problema de la herencia, introduce sus conceptos fundamentales y propone las leyes más tarde llamadas en honor suyo “leyes de Mendel”: la “ley de la segregación de los genes” (o “primera ley de Mendel”) y la “ley de la transmisión independiente de los genes” (o “segunda ley de Mendel”). Sin embargo, una lectura atenta de sus trabajos originales, así como también la ubicación de su obra en el contexto de la biología del siglo XIX, podría proporcionarnos una imagen distinta. Aquí no discutiremos si Mendel efectivamente

³ “Regreso” (o “reversión”) se denomina al hecho de que los descendientes de un híbrido autofecundado, en vez de reproducirse como híbrido, tengan la apariencia de una de las formas originales, es decir, que “regresen” a una de las formas originales.

⁴ La “transformación” (o “transmutación”) ocurre cuando —igual que en el caso anterior “se vuelve” a una de las formas originales, pero no con autofecundación del híbrido sino con fecundación cruzada del híbrido con el polen de una de las formas originales

Centro de Investigación Estudios Comparados / **Revista Vectores de Investigación 3**
introduce los conceptos o leyes fundamentales de la teoría que sería llamada en su honor “genética mendeliana”,⁵ sino que nos limitaremos a tratar de determinar la problemática por él abordada en su relación con las escuelas tradicionales mencionadas más arriba.

146

Cuando en las “Observaciones introductorias” a su texto de 1865, Mendel plantea el objetivo de su trabajo, lo hace del siguiente modo:

Fertilizaciones artificiales, llevadas a cabo en plantas ornamentales para obtener nuevas variantes de color, motivaron los experimentos que se discutirán aquí. La llamativa regularidad con que las mismas formas híbridas reaparecen siempre, en tanto ha ocurrido fertilización entre especies iguales, dio el estímulo para la realización de posteriores experimentos, cuya tarea era seguir el desarrollo/evolución [*Entwicklung*] de los híbridos en sus descendientes (Mendel, 1865: 3).

Y más adelante continúa:

Cuidadosos observadores, tales como *Kölreuter, Gärtner, Herbert, Lecoq, Wichura* y otros han consagrado una parte de sus vidas a esta tarea. Especialmente *Gärtner* ha registrado observaciones muy estimables en su obra “*Die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche*” [“La producción de híbridos en el reino vegetal”, o sea, *Gärtner*, 1849] y, recientemente, fueron publicadas por *Wichura* sólidas investigaciones sobre los híbridos de sauces. Si todavía no se halogradoproponer una ley válida general para la formación y evolución [*Bildung und Entwicklung*] de los híbridos, nadie que conozca la extensión de la tarea y sepa apreciar las dificultades con las que se enfrentan experimentos de este tipo debe sorprenderse. Una decisión definitiva recién puede ser alcanzada cuando existan *experimentos detallados* de las más distintas familias de plantas. Quien considere los trabajos en este campo llegará a la conclusión de que entre los numerosos experimentos ninguno fue realizado en la amplitud y el modo que hiciera posible determinar el número de formas diferentes bajo las cuales aparecen los descendientes de los híbridos, que se clasificarán esas formas con seguridad en las generador individuales y que se pudieran fijar las proporciones numéricas mutuas. Se requiere en efecto algún coraje para emprender una labor de tan extenso alcance; éste parece, sin embargo el único modo correcto por el cual podemos finalmente alcanzar la solución de una cuestión cuya importancia para la historia evolutiva [*Entwicklungsgechichte*] de las formas orgánicas no debe subestimarse (Mendel, 1865: 3-4).⁶

Esto significa que Mendel, estimulado por cruzamientos del tipo de los realizados por los cultivadores de plantas u horticultores (cruzamientos realizados para obtener modificaciones deseables en características individuales), dirigió su atención a un problema vinculado a los hibridistas, como los mencionados *Kölreuter Gärtner, Herbert, Lecoq y Wichura*, a

⁵ De lo cual me he ocupado en otros sitios véase Lorenzo, 1995, 1997 y en prensa.

⁶ La traducción usual de “*Entwicklung*” es “desarrollo”. Sin embargo, dicho término es ambiguo. Mientras que en el alemán corriente actual significa “desarrollo”, en este entonces –hacia mediados del siglo XIX- era utilizado para referirse a cualquier proceso de desarrollo embriológico como a lo que posteriormente se denominaría “evolución”, libre de toda connotación embriológica.

saber: encontrar “una ley válida general para la formación y evolución de los híbridos”, a partir de un análisis estadístico de experimentos. Además, establece una relación explícita entre esto y una cuestión a la que aquí sólo se alude y da por sobreentendida: el problema planteado por los hibridistas respecto a si pueden producirse nuevas especies a partir del cruzamiento (o hibridación) de especies ya existentes.

La conexión entre la labor bosquejada y el problema del origen de nuevas especies por hibridación no era extraña en dicho contexto ni para el propio Mendel. Asíén Gärtner (1849) puede leerse el siguiente fragmento subrayado por Mendel señalado con doble línea marginal izquierda (que era lo que solía hacer para resaltar los textos de mayor importancia para él): “La explicación del origen y formación de las formas de los híbridos a partir de los elementos y características de los padres originales es para la fisiología de las plantas tan importante como para la botánica sistemática” (Gärtner, 1849: 250).

E inmediatamente, en un texto subrayado, pero sin señalar con doble línea marginal izquierda, agrega:

[...] en la que con la última se conecta aún la pregunta por la vida: ¿hay especies estables (cerradas) de las plantas completas o si en ellas tiene lugar en el transcurso del tiempo una modificación o multiplicación, como creen algunos investigadores de la naturaleza Esta pregunta ya ha sido planteada arriba (p. 153): debido a las razones allí alegadas nos pronunciamos a favor de la estabilidad de las especies de plantas. Sobre la investigación del origen y formación de los tipos de híbridos a partir de las características de los padres originales se dará aquí información ulterior (*idem*).

Es muy probable que el que llamó la atención de Mendel en 1852 sobre ese libro haya sido su profesor de anatomía y fisiología de plantas y uso del microscopio en la Universidad de Viena — Franz Unger—, quien ejerció una gran influencia sobre él (Olby, 1967; Orel, 1968, 1971; Gliboff, 1998, 1999). Este autor fue el primer citólogo en declarar que toda multiplicación celular es por división, siendo asimismo pionero en el estudio de ecología y paleobotánica. Unger fue objeto de una sucesión de ataques de 1851 a 1856 por su apoyo público a la hipótesis evolucionista (aunque, por supuesto, no al mecanismo de la selección natural recién propuesto por Darwin, 1859). Estos ataques fueron dirigidos por el doctor Sebastian Brunner, editor del periódico católico *Wiener Kirchenzeitung*, quien descubrió o adivinó quién era el autor de las diecisiete cartas que, de manera anónima, aparecieron en los suplementos semanales del periódico local *Wiener Zeitungen* 1851 —que fueron publicadas como Unger— (1852), y acusó a éste de materialista, corruptor de la juventud; Unger no respondió a los crecientes ataques, aunque inició una demanda en contra del *Wiener Kirchenzeitung*, además, 401 alumnos de la Facultad de Medicina elevaron un petitorio dirigido a Thun, ministro de Cultura y Educación, para que apoyara a Unger, aclarando que éste nunca trató asuntos religiosos en sus enseñanzas científicas; finalmente, se desestimó la demanda al periódico por falta de pruebas y Unger dio a conocer una “clarificación” pública de sus opiniones, negando apoyar el panteísmo o el materialismo y afirmando que su trabajo científico nunca había contra

dicho la creencia cristiana en un Dios personal. Unger —además de la importancia del problema del origen de las especies y su eventual vinculación con la hibridación—, con sus experimentos realizados en Kitzbühel, bien podría haber motivado la realización por parte de Mendel de los experimentos de trasplante que él efectuó, al igual que había inspirado a uno de sus compañeros de estudios en Viena, y futuro defensor de la nueva doctrina la creación especial, Antón Kerner von Marilaun (Kerner, 1860, 1871, 1889) a realizar sus famosos experimentos de trasplante de 1875-1880, donde demostró que las variaciones producidas por plantas que crecen en condiciones alpinas se perdían tan pronto eran trasplantadas a condiciones de tierra baja. Por último, es altamente probable que la única nota al pie que figura en Mendel (1865), acerca de la naturaleza de la fertilización en las plantas, esté dedicada a dirimir la diferencia de opinión entre dos de sus profesores: el mencionado Unger y Franz Fenzl, con quien Mendel también habría estudiado en la Universidad de Viena morfología y taxonomía de fanerógamas e investigación y descripción de plantas.

En apoyo a la vinculación entre el trabajo realizado por Mendel y el problema del origen de nuevas especies por hibridación y de su ubicación en un inequívoco contexto evolutivo, quisiéramos también traer a colación la introducción escrita por otro de los hibridistas mencionados por Mendel, Wichura, a un libro (Wichura, 1865) que podríamos suponer que Mendel leyó al menos antes de dar a la imprenta sus conferencias del año 1865.⁷ Allí se puede ver un planteamiento del objetivo en términos muy similares a los de Mendel, en relación también claramente con el problema del origen y multiplicación de las especies y con los resultados de otros, tales como Kölreuter y Gärtner, aunque también, y llamativamente, de Darwin:

En una serie de trabajos [...] mi venerado amigo [...] WIMMER ha expresado en término la opinión y fundamentado más cercanamente en detalle, que una gran parte de las formas dudosas aparecidas en los sauces eran híbridos y no especies, después de cuya selección permanecía un número relativamente pequeño de auténticas especies claramente determinadas.

Estimulado por el interés del objeto y para acallar de una vez por todas la objeción levantada desde otro sitio, me decidí a producir híbridos de sauces mediante fertilización artificial y, de este modo, a aportar el experimento que confirme la teoría de la que me había convencido prontamente [...] que los híbridos de sauces no eran, como se había aceptado hasta entonces, infértiles [...] finalmente me vi en la necesidad de tomar en cuenta los resultados obtenidos por otros observadores, particularmente los importantes trabajos de KÖLREUTER [...] y GÄRTNER sobre fecundación de híbridos; tampoco pude dejar de al menos indicar la conexión que puede ser establecida entre las apariencias obtenidas en la fecundación de híbridos con las opiniones de DARWIN sobre el origen de las especies. Mi trabajo ha ganado mediante ello en alcance y, a partir del informe originariamente pretendido sobre los híbridos de sauces, se ha convertido en una presentación posiblemente abreviada de la fecundación de híbridos en el reino vegetal en general, explicada en los híbridos de sauces. Si tuviera éxito en aportar al establecimiento de la convicción de que también la importante

⁷ Para un análisis de las relaciones entre Mendel y Wichura, se puede consultar, entre otros, Lorenzano (2002).

cuestión sobre el origen y multiplicación de las especies sólo puede ser llevada a su solución final mediante largas series de numerosos experimentos metódicamente realizados, así habría alcanzado el objetivo principal, que también perseguí mediante la generalización de mi tema (Wichura, 1865: 3).

Este texto también contiene, al igual que el de Mendel, una referencia al abordaje experimental que debería llevarse a cabo para resolver el problema de marras; más aun, la introducción de Mendel parecería encontrarse en diálogo con la de Wichura, al aclarar incluso en qué consiste lo metódico de los numerosos experimentos “detallados” a ser realizados, a saber: “determinar el número de formas diferentes bajo las cuales aparecen los descendientes de los híbridos [...] clasificar [...] esas formas con seguridad en las generaciones individuales y [...] las proporciones numéricas mutuas” (Mendel, 1865: 4).

La consideración por parte de Mendel del problema de la historia evolutiva como central (y de allí la relevancia del problema de la hibridación), por último también puede rastrearse —además de los hibridistas arriba mencionados y en supprofesor Unger— en la primera de las máximas guías (*“leitende Maximen”*) o principios regulativos (*“regulative Principien”*) elaborados por Schleiden —quien fue cofundador de la teoría celular y fundador de la teoría celular en las plantas— para el campo de la botánica, tal como figuran en la introducción metodológica a Schleiden (1849), texto igualmente recomendado por Unger, y que Mendel adoptó para practicar botánica científica según los estándares metodológicos de la época, presentando los resultados de sus experimentos de acuerdo con dichas máximas (Orel, 1979).

Schleiden, siguiendo la llamada “filosofía natural kantiana-friesiana” —también llamada “filosofía natural matemática” y “escuela friesiana” fundada por Jakob Friederich Friesen Jena— reformuló especialmente para la botánica considerada como una “ciencia inductiva”⁸ las máximas guías generales para la investigación de la naturaleza de Fries —acordes con las cuales las inducciones e hipótesis son orientadas, juzgadas y justificadas. La primera de ellas se enuncia del siguiente modo:

A. Máxima de la historia del desarrollo/evolución [Entwicklungsgeschichte] [...] la *única* posibilidad de alcanzar una comprensión científica en la botánica, y así el único e ineludible instrumento que se origina por sí mismo en la naturaleza del objeto, es el estudio de la *historia del desarrollo/evolución* [...] *toda hipótesis, toda inducción en la botánica que no esté orientada por la historia del desarrollo/evolución debe rechazarse incondicionalmente* (Schleiden, 1849: 141, 142, 146).

⁸ Como muestra Buchdahl (1973), la propuesta de Schleiden respecto de la inducción no se ubica en la línea de Baco, Mill o del neoinductivismo posterior. Se trata de la inducción en el sentido de Apelt y, en menor medida, en el de Whewll. Apelt (1854:41-50) diferencia ambas concepciones de la inducción con su distinción entre la inducción nacional, basada en la concepción kantiana de las ideas regulativas y de las máximas guías, y la inducción empírica, en la que pensaban Banco y Mill.

4 ¿Conoció Mendel la obra de Darwin?

150

Si bien, como ya establecimos, no parece que Darwin haya conocido la obra de Mendel, éste, por su parte, aun cuando no menciona a Darwin en su trabajo más importante sobre hibridación (Mendel, 1865), sí se refiere a las “teorías darwinianas” en su trabajo sobre híbridos de hieracias (Mendel, 1869), así como también lo hace en sus cartas a Nägeli del 3/7/1870 — donde discute la opinión de Naudin y Darwin de “que no bastaría un único grano de polen para fecundar el óvulo”, presentando el resultado de un experimento en contrario (Mendel, 1870a: 1271)—y del 27/9/1870 — donde manifiesta su acuerdo con la opinión de Darwin y Virchow, sin indicaciones bibliográficas, del “alto grado de independencia que es típico las características individuales y de los grupos enteros de características en animales y Plantas” (Mendel, 1870b: 1275)—, y utiliza, además, la expresión “lucha por la existencia” en su carta del 18/11/1873 (Mendel, 1873: 1281).⁹

Se sabe que Mendel poseía una copia de la segunda edición alemana (traducción de la tercera edición inglesa) del *Origin of Species* publicada en 1863, muchos pasajes de los cuales marcó (Richter, 1942; Orel, 1968, 1971). Además, es muy probable que Mendel estuviera familiarizado con la temprana edición alemana en posesión de la Sociedad de Investigadores de la Naturaleza a la cual pertenecía (Orel, 1971).

El 25 de septiembre de 1861, en Brno, fue discutido el *Origin of Species*, un año después de la publicación en una revista alemana, a la cual Mendel pudo haber tenido acceso, de la “traducción palabra-por-palabra” del capítulo de Darwin titulado “On the Geological Succession of Organic Beings”, en el cual Darwin formuló claramente su teoría de la descendencia con modificación por medio de la sección natural. Además, un reporte sobre el *Origin* de Darwin se presentó en el encuentro de enero de 1865 de la Sociedad de Investigadores de la Naturaleza de Brünn, encuentro anterior al de la lectura de Mendel (1865), en el cual A. Makowsky, compañero de docencia de Mendel y más tarde profesor universitario, habló a favor de las teorías de Darwin. Ya habíamos comentado que Unger, profesor de Mendel en Viena, durante el semestre de invierno 1852/1853, apoyó la hipótesis evolutiva, además de rechazar la distinción entre especies y variedades. Iltis nota que Mendel compraba todos los libros de Darwin a medida que eran publicados en alemán (que era el idioma en el que los leía, pues no sabía inglés), agregando: “y no sólo los libros de Darwin, sino casi toda la literatura darwiniana de los sesenta y setenta se encontraba en la biblioteca del monasterio en Brünn” (Iltis, 1924: 66). Así, Mendel llegó a poseer todos los libros de Darwin —con excepción de la traducción de *Fertilization of British Orchids*, los llenó todos con sus comentarios (señaló especialmente el capítulo VIII sobre el origen de los híbridos de Darwin, 1859, pero es Darwin, 1868, el que tiene más partes señaladas y mayores comentarios) —ya estar familiarizado con sus ideas. Sin embargo, como vimos, Mendel se refiere en muy contadas ocasiones a Darwin. Además, en ningún sitio se encuentra una toma de posición clara

⁹ Por otra parte, como ha sido anotado (Callender, 1988:70), no es necesario ser un darwinista para utilizar esta expresión, atribuible a Malthus medio siglo antes de Darwin.

frente a la elaboración teórica central de Darwin: la teoría de la evolución por selección natural. Una de las razones esgrimidas para ello es que Mendel era en definitiva un cura y luego abad, por cierto conocido por su apoyo al Partido Liberal, lo cual ya le acarrearía cuestionamientos, que vivía en un imperio, el austro-húngaro, en tiempos contrarrevolucionarios o conservadores, y que lo más recomendable (como ya le había enseñado la polémica en torno de su profesor Unger) era ser cuidadoso y no verse inmiscuido en una disputa pública acerca del evolucionismo en general o del darwinismo en particular. Aquí sostendremos, por otro lado, que si bien Mendel en algunos puntos discute las concepciones de Darwin, comparte con él la creencia básica en la evolución y el surgimiento de nuevas especies en el transcurso del tiempo por mecanismos naturales, pero acepta y defiende, sin embargo, la hibridación como mecanismo de especiación, mecanismo distinto y que se contrapone a los defendidos por Darwin, muy particularmente al de la selección natural. Además Darwin (1859) contiene muy escasos resultados y explicaciones de aquellos fenómenos que Mendel había observado experimentalmente. Es con esto en mente con lo que invitamos a leer lo que Niessl le cuenta a Iltis, primero en relación con los experimentos de trasplante, sobre la influencia del medio ambiente en las plantas, en donde Mendel le dijo: “[...] tanto como veo yo, la naturaleza no avanza de ese modo en hacer especies; allí debe haber algo más distinto” (Iltis, 1924:66),¹⁰ y luego sobre su opinión acerca de Darwin en general: “Mendel [...] no había sido un oponente a las teorías de Darwin, aunque, cada vez que se hablaba de la teoría de Darwin, opinaba que eso no podía ser todo, que allí todavía faltaba algo” (Iltis, 1924: 66). Mendel, entonces, no era un oponente al darwinismo *qua* evolucionismo (sin más) —probablemente aquello a lo que Niessl se refiere con “la teoría de Darwin”—, sino que consideraba que no proporcionaba una explicación satisfactoria del origen de nuevas especies, cosa que sí parecía hacer el “hibridismo”.¹¹ En lo que sigue, trataremos de sustanciar esta afirmación, basándonos en lo que afirman Darwin y Mendel sobre la posibilidad de obtener nuevas especies a partir de hibridación de especies preexistentes (“hibridismo en sentido estrecho”).

¹⁰ Así Mendel afirma: “no se ve sin embargo claro por qué el mero trasplante al suelo del jardín puede originar en el organismo de la planta una revolución tan completa y persistente. Nadie se atrevería a afirmar seriamente que el desarrollo de la planta en el campo está dirigido por otras leyes que en los lechos de jardín. Aquí lo mismo que allí deben aparecer cambios de tipo, cuando se mudan las condiciones de vida y cuando una especie tiene la habilidad de adaptarse al nuevo medio ambiente. Concedido, de buen grado, que el cultivo favorece la formación de nuevas variedades y que por obra del hombre se han preservado muchas variaciones que en estado silvestre hubieran desaparecido, pero nada justifica la suposición de que la tendencia a formar variedades se ha acrecentado de tal manera que las especies pierden luego toda estabilidad, y su descendencia diverge en un número infinito de formas extremadamente variables. Si el cambio en las condiciones de vida fuese la sola causa de variación, sería de esperar que las plantas cultivadas, criadas durante siglos casi idénticas condiciones, recobrasen la estabilidad. Se sabe que ése no es el caso” (Mendel, 1865:36).

¹¹ La expresión “hibridismo” es utilizada en la literatura tanto para referirse a la tradición caracterizada más arriba, en donde se plantea la pregunta acerca del origen de nuevas especies por hibridación de especies preexistentes, como a su respuesta afirmativa. Al primer uso podemos denominarlos “hibridismo en sentido amplio” mientras que al segundo “hibridismo en sentido estrecho”.

5 Darwin y su crítica al hibridismo

El principal objetivo de Darwin al analizar los fenómenos de hibridismo, al cual le dedicó un capítulo completo del *Origin of Species* (el capítulo VIII, denominado “Hybridism” en la edición inglesa y “Bastardbildung” en la alemana), fue debatir la concepción todavía ampliamente sostenida de que esos fenómenos confirmaban la existencia de una distinción fundamental entre especies y variedades. Además, como afirma en otro texto, de gran importancia para nuestra discusión, “el asunto completo del hibridismo [...] es uno de los mayores obstáculos para la aceptación general y progreso del gran principio de la evolución” (Darwin, 1876: 17).

En el capítulo del *Origin of Species* dedicado al hibridismo, Darwin se refiere a aquellos dos observadores concienzudos y admirables, Kölreuter y Gärtner, quienes dedicaron casi toda su vida a este tema [híbridos]” (Darwin, 1861: 268).¹²

Como ya habíamos señalado, para Gärtner hay una diferencia esencial entre variedades y especies, así como también la hay respecto de los híbridos de variedades y los híbridos de especies, pero a diferencia de Kölreuter no cree que ésta se pueda establecer mediante la distinta fertilidad entre unos y otros. Darwin, por su parte en el final del capítulo “Sobre hibridismo”, establece que “no hay una distinción fundamental entre las especies y las variedades” (Darwin, 1861: 301).

Sobre la cuestión de los híbridos que Mendel llamaría “constantes”, Darwin expresó que las razones ofrecidas por Gärtner para su rechazo eran equívocas. Respecto entonces, del grupo de “híbridos excelentemente fértiles” de Gärtner (a los que Mendel también se refirió, como veremos más adelante) —aunque “siempre con fertilidad decreciente gradual y decrepitud general de la especie”—, Darwin observó:

Por lo que se refiere a la esterilidad de los híbridos en generaciones sucesivas, aun cuando Gärtner pudo criar algunos híbridos durante seis, siete y, en un caso, diez generaciones, preservándolos de un cruzamiento con ninguno de los progenitores puros, afirma, sin embargo positivamente, que su fecundidad nunca aumentó, sino que, en general, disminuyó grandemente. No dudo que éste sea usualmente el caso, y que la fertilidad a menudo disminuya repentinamente en las primeras generaciones. Sin embargo, yo creo que en casi todos estos casos la fecundidad ha disminuido por una causa independiente, por cruzamiento parientes demasiado próximos (Darwin, 1861: 270).

Por otro lado, sobre las concepciones de Herbert (también referidas por Mendel), Darwin escribió:

Pasemos ahora a los resultados a que ha llegado el tercer hibridista más experimentado a saber, el honorable y reverendo W. Herbert. Es tan enfático en su conclusión de que algunos híbridos son perfectamente fecundos —tan fecundos como las especies progenitoras— como Gärtner y

¹² Se da la paginación de la tercera edición inglesa, pues es su traducción alemana de la que se tiene registro de lectura pormenorizada por parte de Mendel.

Kölreuter lo son de que es una ley universal de la naturaleza cierto grado de esterilidad entre distintas especies (Darwin, 1861:271-272).

Es así que Darwin, si bien aceptó la existencia de formas híbridas de plantas completamente fértiles y relativamente estables, consideraba que, en ausencia de alguna otra fuente de variación, la hibridación por sí misma no podía dar cuenta de la evolución de las especies. El motivo central es que la hibridación presupone diferencias ya existentes. De este modo, surge inmediatamente la cuestión acerca del origen de dichas diferencias. Intentar explicar, entonces, el cambio evolutivo sobre la base de cruzamientos sin variación simplemente significa que “así sólo ponemos la dificultad más atrás en el tiempo, pues ¿qué hizo diferentes a los padres o a sus progenitores?” (Darwin, 1868, vol II: 252). Considerando el caso de la evolución de la paloma apunta:

Con ser grandes como lo son las diferencias entre las razas de palomas, estoy plenamente convencido de que la opinión común de los naturalistas es justa, o sea que todas descienden de la paloma silvestre (*Columba livia*), incluyendo en esta denominación diversas razas geográficas o subespecies que difieren entre sí en puntos muy insignificantes. Como varias de las razones que me han conducido a esta creencia son aplicables, en algún grado, a otros casos las expondré aquí brevemente. Si las diferentes razas no son variedades y no han procedido de la paloma silvestre, tienen que haber descendido, por lo menos de siete u ocho troncos primitivos, pues es imposible obtener las actuales razas domésticas por el cruzamiento de un número menor ¿cómo, por ejemplo, podría producirse una buchona cruzando dos castas, a no ser que uno de los troncos progenitores poseyese el enorme buche característico? (Darwin, 1861: 23-24).

Esta es la objeción fundamental a la doctrina de la “evolución” solamente por medio de hibridación: uno está inevitablemente confrontado o bien con un regreso al infinito o bien con alguna versión de la doctrina de la creación especial:

En una parte anterior de este capítulo fue establecido que Pallas [Act. Acad. St. Petersburg, 1780, parte II. pp. 84 ss.] y unos pocos naturalistas más mantuvieron que la variabilidad es completamente debida al cruzamiento. Si esto significa que nunca aparecen espontáneamente nuevas características en nuestras razas domésticas, la doctrina es poco menos que absurda [...] Pero la doctrina puede significar algo completamente distinto, a saber, que el cruzamiento de especies distintas es la única causa de la primera aparición de características nuevas (Darwin, 1868, vol. II: 264).

Sin embargo, como reconoce el propio Darwin:

Las leyes que rigen la herencia son, en su mayor parte, desconocidas. Nadie puede decir por qué la misma particularidad en diferentes individuos de la misma especie o en diferentes especies es unas veces heredada y otras no; por qué muchas veces el niño, en ciertas características, vuelve a su abuelo o abuela, o un antepasado más remoto; por qué muchas veces una particularidad es transmitida de un sexo a los dos sexos, o a un sexo solamente y, en este caso, más comúnmente, aunque no siempre, al mismo sexo (Darwin, 1861: 13-14).

Es este desconocimiento el que Darwin intentó remediar mediante su “hipótesis provisoria de la pangénesis”, expuesta en el capítulo XXVII de *Variation...* (1868), también leído y subrayado por Mendel.

154 No obstante, lo que quisiéramos resaltar nosotros es que, como vimos, en Darwin encontramos una clara distinción entre el “hibridismo sin variación” (o como se diría en terminología posterior, “sin mutación ni recombinación”) y la teoría de la “descendencia con modificación” y un inequívoco pronunciamiento en favor de la segunda.

5.1 Mendel y los Híbridos constantes

Mendel, al igual que otros, entre quienes se encuentran Knight, Herbert y, como acabamos de ver, Darwin, no creía en la existencia de una diferencia tajante entre especies y variedades. Más aún, afirma que “[a]sí como resulta imposible trazar una línea divisoria precisa entre especies y variedades, también lo ha sido hasta ahora establecer (una diferencia fundamental entre los híbridos de especies y los de variedades” (Mendel, 1865:24). Esta última es la creencia que suponemos que le permite a Mendel trabajar con híbridos que podrían considerarse de variedades y extraer conclusiones en una problemática relacionada con híbridos que se consideran de especies, y que constituye así un aspecto central para la interpretación de su obra.

En las “Observaciones finales” de Mendel (1865), en donde propone “compara las observaciones hechas en *Pisum* con los resultados a los que arribaron en sus investigaciones las dos autoridades en esta especialidad [hibridación], Kölreuter y Gärtner” (Mendel, 1865: 38), señala que

Según la opinión concordante de ambos, los híbridos mantienen en su apariencia externa o bien la forma intermedia entre las especies parentales o bien se aproximan a una u otra de las especies, siendo a veces apenas distinguibles de ellas. A partir de sus semillas resultan ordinariamente, si ocurrió fecundación con el propio polen, distintas formas que divergen del tipo normal (Mendel, 1865: 38-39).

y que “por lo general la mayoría de los individuos de una fecundación conserva la forma de los híbridos, mientras que algunos pocos son más parecidos a la planta semilla y uno que otro individuo se acerca más a la planta polen” (Mendel, 1865: 38), pero que

Esto no vale sin embargo para todos los híbridos sin excepción. En algunos, parte de los descendientes se aproximan más a una de las plantas originales, parte a la otra, o tienden su totalidad más hacia un lado o hacia el otro; en algunos empero ellos *permanecen completamente iguales a los híbridos* y se propagan sin variar. Los híbridos de variedades se comportan como los híbridos de especies, sólo que poseen una variabilidad de las formas todavía mayor y una tendencia más abierta a regresar a las formas originales.

Respecto a la *forma* de los híbridos y su por lo general consiguiente *desarrollo/evolución*, no se deja de reconocer una conformidad con las observaciones realizadas en *Pisum*. De otro modo ocurre con los casos excepcionales mencionados (Mendel, 1865: 38-39; las cursivas son de Mendel).

De este modo, se distinguen por primera vez en Mendel (1865) dos clases de híbridos: los “variables”, que se comportan como los de *Pisum*, y aquellos que luego denominará “constantes”, que permanecen iguales a los híbridos y no varían. Continuando con la caracterización de estos últimos, Mendel dice:

Nos encontramos con una *diferencia esencial* en aquellos híbridos que permanecen constantes en sus descendientes y que se propagan del mismo modo que las especies puras. Según Gärtner, a ellos pertenecen los híbridos excelentemente fértiles *Aquilegia atropurpureo-nanadensis*, *Lavatera pseudolbio-thuringiaca*, *Geum urbano-rivale* y algunos híbridos de *Dianthus*, según Wichura, los híbridos de las especies de sauces. Esta situación es de especial importancia para la historia del desarrollo/evolución de las plantas, ya que los híbridos constantes alcanzan el estatus de *nuevas especies*. La corrección de este hecho está garantizada por excelentes observadores y no puede ser puesta enduda, Gärtner tuvo oportunidad de seguir *Dianthus Armeria-deltoides* hasta la 10ª generación, ya que ésta se reproducía a sí misma regularmente en el jardín (Mendel, 1865: 40).

Mendel cree de esta forma haber encontrado una diferencia esencial entre los híbridos de *Pisum* y aquellos que denomina “constantes”: que éstos se reproducen puros y adquieren el estatus de nuevas especies. Más aún, Mendel (1865: 40-42), siguiendo ahora la segunda de las máximas guías de Schleiden:

B. Máxima de la autonomía de las células de las plantas [...] en lo esencial la vida de las plantas debe estar contenida en la vida de las células [...] toda hipótesis, toda inducción que no apunte a explicar los procesos que ocurren en la planta como resultado en los cambios que tienen lugar en las células individuales debe rechazarse incondicionalmente (Schleiden, 1849: 146, 148)

Intenta explicar la diferencia que hay entre estas dos clases de híbridos en los tipos y uniones de células germinales y polínicas: junto a una unión pasajera [*vorüber-gehende Verbindung*] de los elementos celulares diferentes —en los híbridos variables— también puede tener lugar una unión duradera [*dauernde Verbindung*] —en los híbridos constantes—, aun cuando a esta explicación “puede naturalmente atribuírsele sólo el valor de una hipótesis, para la cual todavía estaría abierto un amplio espacio, debido a la carencia de datos seguros” (Mendel 1865: 42).

Lo importante, sin embargo, es que Mendel acepta que pueden originarse nuevas especies a partir de la hibridación de especies preexistentes. De este modo, y en contra de Gärtner (y de Kölreuter), apoya la “nueva doctrina de la creación especial” propuesta por Linneo.

Interesante es notar que, como ejemplo de híbridos constantes, Mendel menciona los “híbridos excelentemente fértiles” obtenidos por Gärtner, además de los híbridos de sauce obtenidos por Wichura. Pero, como ya se encargó de señalar Hoffmann en el primer libro que cita el trabajo de Mendel (Hoffmann, 1869), éste es un error de apreciación por parte suya: “De *Geumurbanum + rivale* Gärtner parece haber obtenido híbridos excelentemente fértiles y constantes (de acuerdo con Mendel, *Verh. Nat. Hist. Ver. Brünn*, IV, p. 40). Yo no encuentro establecido con una lectura del original (*Bastarderzeugung*, p. 689)” (Hoffmann, 1869: 112).

Ya que “Incluso cuando los híbridos muy fértiles se reproducen regularmente de manera espontánea por 8-10 generaciones, ¡se vuelven sin embargo decrepitos y se extinguen! (p. 365. Además Kölreuter; véase más adelante *Dianthus*)”(Hoffmann, 1869: 40).

Efectivamente, en la página que menciona Hoffmann del libro de Gärtner, se lee que “incluso en los [híbridos] más fértiles, cuando se reproducen por sí mismos hasta la octava y la décima generación, la fuerza reproductiva disminuye poco a poco e ingresa la decrepitud, hasta que se vuelven finalmente estériles y se extinguen” (Gärtner, 1849: 365).

Así, podemos ver que Gärtner consideró no que “los híbridos excelentemente fértiles” a los que alude Mendel adquirirían el estatus de nuevas especies, sino ni que como sostiene en el lugar en donde da el listado de tales híbridos, y que Wichura (1865, §47) cita literalmente, se presentaban “siempre con fertilidad de crecimiento gradual y decrepitud general de la especie” (Gärtner, 1849:422). En cuanto a *Dianthus Armeria-deltoides*— “el más destacado de los ejemplos” en palabras de Gärtner (1849: 553) y que Mendel menciona especialmente en la cita anterior— la referencia es igualmente tendenciosa e incompleta, justo en el punto en discusión, ya que luego de decir que “se mantuvo sin cambio del tipo hasta la décima generación y que se reproducía por sí mismo todos los años en el jardín hasta las seis e incluso ocho primeras generaciones”, Gärtner agregó que “la fertilidad en las semillas disminuían sin embargo con cada generación, hasta que su fuerza reproductiva en el décimo año estaba completamente extinguida”(Gärtner, 1849: 553). Mendel concluye así su artículo de 1865:

Mediante el éxito de los experimentos de transformación Gärtner fue llevado a volverse en contra de la opinión de aquellos investigadores de la naturaleza que disputan la estabilidad de las especies de plantas y que aceptan un perfeccionamiento continuo de las especies de plantas. El ve en la transformación completa de una especie en otra una prueba inequívoca de que la especie posee límites fijos más allá de los que no le es posible cambiar. Aun cuando esta opinión no se le pueda reconocer una validez incondicional, se encuentra por otra parte en los experimentos realizados por Gärtner una confirmación digna de atención de la suposición enunciada con anterioridad sobre la variabilidad de las plantas cultivadas.

Entre las especies experimentales aparecen plantas cultivadas como *Aquilegia atropurpurea* y *canadensis*, *Dianthus Caryophyllus*, *chinensis* y *japónicus*, *Nicotiana rustica* y *paniculata*, y estas tampoco perdieron nada de su estabilidad después de 4 a 5 cinco repeticiones de unión híbrida (Mendel, 1865: 46-47).

Mendel utiliza un fragmento literal del texto de Gärtner: “que disputan la estabilidad de las especies de plantas y que aceptan un perfeccionamiento continuo de las especies de plantas”) y utiliza otro texto, de manera modificada e incompleta. Gärtner (*idem*) efectivamente afirma que “en la transformación completa de una especie en otra” hay “una prueba inequívoca de que la especie posee límites fijos más allá de los que no le es posible cambiar”, pero luego agrega:

[la especie] debe regresar a su forma original o desaparecer. La transformación de una especie vegetal en otra mediante reproducción sexual nos parece por ello establecer fuera de toda duda la necesidad y propiedad de la naturaleza de las especies vegetales y su estabilidad mediante fuerzas internas (Gärtner, 1849: 475).

Mendel reproduce (parcialmente, entonces) la concepción de Gärtner, para luego pasar a cuestionarla, cuando escribe que “a esta opinión no se le pueda reconocer una validez incondicional”, haciendo de esta manera —al igual que en el último párrafo de su artículo, en donde informa sobre experimentos en los que tiene lugar el proceso de transformación (Gärtner, 1849: 463 ss.)— una evaluación distinta que la realizada por el propio Gärtner de sus experimentos de transformación.

Además, cuando se refiere a los resultados de Wichura con híbridos de sauces (Wichura, 1853-1854, 1865), Mendel los presenta como ya lo vimos, como ejemplos de híbridos que permanecen constantes y que se reproducen puros, y los interpreta como experimentos que aportan evidencia en favor del “hibridismo (en sentido estrecho)”, aun en contra de la presentación y análisis realizados por el propio Wichura. Éste considera que los híbridos no se reproducen constantes indefinidamente alcanzando el estatus de nuevas especies. Esto se debe al “incremento de la infertilidad de los híbridos y su pronta extinción por fertilización continua con polen propio” (Wichura 1865, § 98), que califica de regla y de la cual ha sido dada a conocer por Godron una excepción aparente, producida de manera artificial, en donde los híbridos conservan su capacidad de reproducción, pero que, sin embargo, no se ha encontrado en la naturaleza (§ 99). Más aún, hacia las últimas páginas de su libro, Wichura (§§ 94-106), además de recapitular sus resultados sobre los híbridos de sauces, intenta mostrar que los supuestos del primer Linneo, de que “todas las especies deben su origen a un acto de creación especial”, y de Darwin, presentes en la “teoría de la adaptación de las especies”, de que “la especie en todas sus propiedades está determinada y organizada por ciertas condiciones externas, no se contradicen” (§ 94).¹³

Además de los comentados Kölreuter, Gärtner y Wichura, los únicos autores mencionados por Mendel son Herbert y Lecoq, a los cuales, como vimos antes, el propio Gärtner (1849) se refiere como hibridistas a favor de la “nueva doctrina de la creación especial”.

Si dirigimos ahora nuestra atención al segundo artículo sobre híbridos de plantas escrito por Mendel (1869), encontramos trazada la misma distinción entre dos clases de híbridos que en su primer artículo:

Con respecto a la cuestión de si la formación de híbridos toma parte, y hasta qué punto, en la producción de la riqueza de formas de la mencionada planta, hemos hallado diversos y encontrados pareceres entre los botánicos más distinguidos. Mientras que algunos de ellos les reconocen una influencia de amplio alcance, otros, p.e. Fries, no quieren saber nada de híbridos en hieracias. Otros adoptan una posición intermedia y conceden

¹³ Para más sobre la relación entre Mendel y Wichura, se puede ver Lorenzano (2002).

que no son raramente formados híbridos entre las especies en estado salvaje, afirman, sin embargo, que el hecho no llevaría consigo gran importancia, puesto que son sólo de corta duración. Las causas de ello residirían, en parte, en su escasa fertilidad o completa esterilidad y, parte también, en el conocimiento, logrado a base de experimentos, de que en los híbridos siempre se excluye la autofecundación si el polen de una de las formas parentales logra alcanzar el estigma. Sobre esta base sería inconcebible que híbridos de hieracias puedan constituirse y mantenerse como formas plenamente fértiles y constantes, cuando crecen cerca de sus progenitores.

La cuestión del origen de las numerosas constantes formas intermedias ha adquirido recientemente no pequeño interés, desde que un famoso especialista en hieracias, en el espíritu de las teorías darwinianas¹⁴ ha defendido el parecer de que estas formas se las debe considerar como surgidas de la transmutación de especies desaparecidas, o todavía existentes (Mendel, 1870: 27-28).

Así, se plantea la pregunta de si las formas intermedias de *Hieracium* han surgido como híbridos constantes naturales o por descendencia con modificación. Además es una cuestión abierta determinar si un híbrido, que surge naturalmente y exhibe algún grado de fertilidad, regresará siempre a sus formas parentales. Estos temas cruciales forman la base del trabajo de Mendel con *Hieracium* y con un número otros géneros de los que se pensaba que producían formas híbridas constan Además, Mendel —en contra de la difundida creencia de que Nägeli lo llevo por mal camino para sus objetivos, pero de acuerdo con Callender (1988)—, eligió *Hieracium*, género en el cual Nägeli era un reconocido especialista, conscientemente porque creía que con su ayuda podía probar la existencia de híbridos constantes. Como afirma en la primera de las cartas que le dirige al gran botánico suizo:

El híbrido *Geum urbanum + rivale* merece una mayor atención. Esta planta pertenece según Gärtner a los pocos híbridos conocidos hasta ahora que permanecen invariables en sus descendientes si la fertilización ocurre con el polen propio [...] Quizá no carece del todo de fundamentos la suposición de que en algunas especies de *Hieracium*, al ser hibridadas observa un comportamiento similar al de *Geum* (Mendel, 1866: 1239-1240).

Luego de delinear el problema de las formas intermedias, y el significado del tema en relación con la evolución, Mendel continúa en su texto sobre hieracias.

Reside en la naturaleza del asunto acerca del que aquí se trata, que es indispensable un conocimiento exacto de los híbridos en referencia a su forma y fertilidad así como al comportamiento de sus descendientes a través de varias generaciones, si se quiere emprender la tarea de juzgar la posible influencia ejercida por la formación de híbridos sobre la multiplicidad de formas intermedias en *Hieracium*. El comportamiento de

¹⁴ En referencia a Nägeli, quien escribe: “Ya buscó Darwin Generalizar los fenómenos que ofrecían los híbridos. Conectaba para ello la debilidad de los órganos reproductores, que jugaban en su teoría de la transmutación un gran papel” (Nägeli, 1866a:93).

los híbridos de *Hieracium* en el alcance mencionado debe ser necesariamente investigado mediante experimentos; ya que no poseemos una teoría completa de la hibridación, y podríamos llegar a opiniones erróneas si se consideran reglas derivadas de la observación de algunos otros híbridos, ya como leyes de la formación de híbridos, y se quisieran extender sin mayor crítica a *Hieracium*. Si se lograra obtener por el camino del experimento una suficiente comprensión en la formación híbridos en las hieracias, entonces, con ayuda de las experiencias que fueron reunidas sobre las condiciones de vegetación de las distintas formas silvestres, sería posible un juicio competente en esta cuestión (Mendel, 1869: 28).

Mendel se propone abordar el problema tanto mediante análisis de experimentos como de hieracias silvestres, reconociendo que no existe una teoría completa disponible acerca de la hibridación y que no hay que suponer acríticamente que las reglas encontradas en otros híbridos (por ejemplo, de *Pisum*) pueden ser aplicadas sin más a las hieracias. Lo que Mendel suponía que podía encontrar en los experimentos de hieracias era que podían obtenerse híbridos constantes y que éstos podían ser identificados con las formas constantes intermedias que ocurren naturalmente.

El informe de Mendel acerca del desarrollo de los experimentos y de sus resultados, así como de la comparación entre éstos y los obtenidos en *Pisum*, se encuentra, no sólo en su artículo de 1869, sino también en su correspondencia con Nägeli. Allí identifica tres diferencias importantes entre los híbridos de *Hieracium* y los de *Pisum*. La primera distinción que podemos notar es que “[r]especto de la forma de los híbridos [de *Hieracium*] tenemos que registrar el llamativo fenómeno de que las formas obtenidas hasta ahora a partir de fecundación similar no son idénticas” (Mendel, 1869: 29), o sea que los cruzamientos recíprocos no son idénticos, a diferencia de lo que ocurría en *Pisum*. Acerca de este “llamativo fenómeno”, Mendel dice: “Se impone por sí misma la suposición de que aquí tenemos ante nosotros solamente términos singulares de una serie todavía desconocida que se forma mediante la acción inmediata del polen de una especie sobre las células germinales de la otra” (Mendel, 1869: 29).

Las otras dos diferencias las encontramos señaladas en la parte final del mismo libro:

Si finalmente comparamos los resultados descritos, todavía muy inseguros, con los que fueron obtenidos por cruzamientos entre diferentes formas de *Pisum*, y los cuales tuve el honor de comunicar aquí en el año 1865, encontramos así una diferencia muy esencial. En *Pisum*, los híbridos que se obtienen inmediatamente a partir del cruzamiento de dos formas tienen en todos los casos el mismo tipo, pero sus descendientes, por el contrario, son variables, y varían según una ley determinada. En *Hieracium*, de acuerdo con los presentes experimentos, parece ponerse de relieve exactamente lo contrario. Ya en la comunicación sobre los experimentos de *Pisum*, se advirtió que también hay híbridos cuyos descendientes no varían, que p.e., según Wichura, los híbridos de *Salix* se reproducen sin variación como especies puras. En *Hieracium*, por así decirlo, tendríamos un caso análogo. Si, partiendo de tal circunstancia, pudiéramos decir que el polimorfismo de los géneros *Salix* y *Hieracium* está relacionado con el comportamiento

Centro de Investigación Estudios Comparados / **Revista Vectores de Investigación 3**
propio de sus híbridos, eso es hasta ahora todavía una cuestión que bien puede ser suscitada pero que no puede ser respondida (Mendel, 1869: 31).

160

Así, la segunda de las diferencias es que mientras que la primera generación de híbridos de *Pisum* es uniforme, la de *Hieracium* no lo es. Y la tercera y última es que los descendientes de los híbridos de *Pisum* son variables, en tanto que los de *Hieracium* son constantes. En relación con esto, en una de las cartas a Nägeli, Mendel afirma que:

No puedo en esta ocasión reprimir la observación de cómo debe ser llamativo que los híbridos de dos de *Hieracium* observan, en comparación con los de *Pisum*, un comportamiento directamente opuesto. Tenemos que tratar aquí evidentemente sólo con fenómenos aislados, que son el resultado de una ley general más alta (Mendel, 1870a: 1270).

Mendel, sin embargo, nunca llegó a formular tal ley. Pero, independientemente de ello, lo importante para nosotros es que Mendel creyó haber contribuido, en particular, a establecer una alternativa a la explicación evolutiva del origen de las formas intermedias constantes en el género *Hieracium*, y, de este modo más importante aún, haber contribuido en general, a establecer la existencia de híbridos constantes que alcanzan el estatus de nuevas especies, es decir, del origen de nuevas especies por medio de hibridación de especies preexistentes y así a establecer el “hibridismo (en sentido estrecho)”.

6 Conclusiones

El objetivo de este trabajo era discutir la pregunta planteada por el título “¿Qué habría ocurrido en caso de que Darwin hubiera conocido (l)a (obra de) Mendel?”, así como la respuesta que se le suele dar habitualmente. En primer lugar, se discutió la posibilidad tanto de que Mendel se hubiera encontrado con Darwin en su viaje a Londres en 1862, como de que Darwin tuviera en su biblioteca una separata, pero con las páginas sin cortar, del artículo más conocido de Mendel sobre híbridos de plantas (Mendel, 1865), tratando de develar el origen de esta creencia. En las secciones siguientes se intentó proporcionar elementos para una respuesta alternativa a la usual, poniendo la relación de Mendel y Darwin en una perspectiva distinta. Así, se vio que el problema central al que se enfrenta Mendel es un problema perteneciente a la biología evolutiva, al igual que sucede con Darwin.

Mientras el primero se manifiesta en favor de una teoría alternativa a la teoría de la “descendencia con modificación”, a saber, la “nueva doctrina de la creación especial” o “hibridismo (en sentido estrecho)”, y hasta cree haber encontrado apoyo en sus experimentos con hieracias a la idea de que pueden originarse nuevas especies a partir de la hibridación de especies preexistentes, el segundo es un gran crítico de esta idea y, de hecho, desarrolla una explicación alternativa al origen de las especies: su teoría de la evolución por (fundamentalmente) selección natural. De este modo, en caso de que Darwin hubiera leído el (o los textos) de Mendel lo hubiera considerado un “hibridista” más, si bien quizás uno muy bueno, por sus habilidades experimentales y por proporcionar además un tratamiento estadístico de sus resultados (que es como fue considerado Mendel por los

contemporáneos que llegaron a conocer su trabajo), pero opuesto a sus convicciones fundamentales, no como un autor que le proporcionaba el mecanismo faltante en su teoría, esto es, que explicaba de manera satisfactoria el problema del origen y herencia de las variaciones sobre las que actuaría la selección natural. Estamos seguros de que en caso de haberse llevado a cabo un encuentro personal entre Darwin y Mendel, debido a los buenos modos de un *gentleman* inglés y los de un hijo de campesinos y educado monje agustino, y a las ocupaciones, intereses y orígenes de cada uno, habrían compartido amablemente un té en la porcelana producida por la familia de la mujer de Darwin o un suculento plato de arvejas provenientes del monasterio de Brünn, y habría discutido educada y quizá también apasionadamente sobre temas evolutivos, pero parece difícil que se hubiera llevado a cabo una “síntesis” anticipada entre lo que sería conocido como “darwinisino” y “mendelisinio” en los años treinta y cuarenta del siglo XX.

BIBLIOGRAFÍA

- APELT, Ernest Friedrich(1854) *Die Theorie der Induction*, Leipzig, Wilhelm Engelmann.
- BATESON, William (1901) “Introductory Note to G. Mendel's Experiments in Plant Hybridisation”, *Journal of Royal Horticultural Society*, vol. XXVIN^o 1, 1-32 [trad. al inglés].
- (1902) *Mendel's Principles of Heredity. A Defence*, Cambridge, Cambridge University Press.
- (1909) *Mendel's Principles of Heredity*, Cambridge, Cambridge University Press.
- (1909) *Mendel's Principles of Heredity*, Cambridge, Cambridge University Press, 2 edc.
- (1913) *Mendel's Principles of Heredity*, Cambridge, Cambridge University Press, 3 edc. amp.
- (1930) *Mendel's Principles of Heredity*, Cambridge, Cambridge University Press, 4 edc. ligeramente modificada.
- BAUMGARTNER, Andreas von and ETTINGSHAUSEN, Andreas von (1839) *Die Naturlehre Nach Ihrem Gegenwärtigen Zustande Mit Rücksicht Auf Mathematische Begründung*, Wien, Carl Gerold,6edc.
- BEER, Sir Gavin de (1964) “Mendel, Darwin and Fisher”, *Notes and Records of the Royal Society of Londondon*, vol.19, N^o2, 192-226.
- BUCHDAHL, Gerd (1973) “Leading Principles and Induction: The Methodology of Matthias Schleiden”, *Foundations of Scientific Method: The Nineteenth Century*, Ronald Giere y Richard Westfall (edición), Bloomington, Indiana University Press, 23-52.
- BURKHARDT, Frederick, SMITH, Sydney, et al.(edición) (1994) *A Calendar of the Correspondence of Charles Darwin, 1821-1882*, Cambridge, Cambridge University Press, 2edc.
- CALLENDER, L.A. (1988) “Gregor Mendel: An Opponent of Descent with Modification” *History of Science*, vol.26, 41-75.
- CORRENS, Carl (edición) (1905) “Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli, 1866-1873. Ein nachtrag zuden veröffentlichten

- bastardierungsversuchen Mendels", *Abhandlungen der Mathematisch-Physischen Klasse der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften*, vol.29, 1237-1281.
- DARWIN, Charles (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, London, John Murray, [traducción alemán H.G. Bronn, *Über die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzen-Reich Durch Natürliche Züchtung, Oder Erhaltung der Vervollkommneten Rassen im Kampfe Um's Daseyn*, 2 edc. corregida y aumentada, Estútgart, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung und Druckerei, 1863].
- (1868) *Variation in Animals and Plants under Domestication*, Londres, John Murray, vol. 2 [traducción alemán J.V. Carus, *Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication*, Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung und Druckerei, 1868, vol. 2].
- (1888) *The Effects of Cross and Self-fertilization in the Vegetable Kingdom*, Londres, John Murray, 2edc.
- DOVER, Gabriel (2000) *Dear Mr. Darwin: Letters on the Evolution of Life and Human Nature*, Berkeley, Los Angeles, University of California Press.
- ETTINGSHAUSEN, Andreas von (1826) *Die Combinatorische Analysis*, Wien, Wallishausser.
- FOCKE, Wilhelm Olbers (1881) *Die Pflanzen-mischlinge. Ein Beitrag zur Biologie der Gewächse*, Berlín, Gebrüder Borntraeger.
- GÄRTNER, Carl Friedrich von (1849) *Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich* Estútgart, K.F. Hering & Comp.
- GAYON, Jean (1998) *Darwinism's Struggle for Survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection*, traducción del francés, Matthew Gibb, Cambridge, Cambridge University Press.
- GLIBOFF, Sander (1998) "Evolution, Revolution, and Reform in Vienna: Franz Unger's Ideas on Descent and their Post-1848 Reception", *Journal of the History of Biology*, vol.31, 179-209.
- (1999) "Gregor Mendel and the Laws of Evolution", *History of Science*, vol. 37, 217-235.
- GMELIN, Johann Georg (1749) *Sermo Academicus de Novorum Vegetabilium post Creationem Divinam Exortu*, Tubinga, Erhardt.
- GOSS, John (1824) "On the Variation in the Colour of Peas, Occasioned by Cross-Impregnation", *Transactions of the Horticultural Society of London* 5, 234-236.
- HERBERT, William (1837) *Amaryllidaceae*, Londres, James Ridgway.
- (1847) "On Hybridization amongst Vegetables", *The Journal of the Horticultural Society of London*, vol. 2, pp. 1-107.
- HOFFMANN, Hermann (1869) *Untersuchungen zur Bestimmung des Werthes von Species und Varietät: ein Beitrag zur Kritik der Darwin'schen Hypothese*, Giessen, J. Ricker'sche Buchhandlung.
- ILTIS, Hugo (1924) *Gregor Johann Mendel: Leben, Werk und Wirkung*, Berlín, Springer.
- KERNER VON MARILAUN, Anton (1860) "Niederösterreichische Weiden", *Verhandlungen der Kaiserlich-königlichen Zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*, vol. 10, 3-56.
- (1871) "Können aus Bastarten Arten Werden?", *Österreichische Botanische Zeitschrift*, vol. 21, 34-41.

- (1889) *Pflanzenleben, Zweiter Band: Die Geschichte der Pflanzen, Zweite, Gänzlich Neubearbeitete Auflage*, Leipzig y Viena, Bibliographisches Institut.
- KNIGHT, Thomas Andrew (1799) "An Account of some Experiments on the Fecundation of Vegetables", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, vol.89, 195-204.
- (1823) "Some Remarks on the Supposed Influence of the Pollen in Cross Breeding", *Transactions of the Horticultural Society*, London, vol. 4, 278-80.
- HORTICULTURAL SOCIETY OF LONDON (2010) *Transactions of the Horticultural Society of London*, vol. 4, pp. 278-280. Kölreuter, J.G. (1761-1766), *Vorläufige Nachricht von Einigen das Geschlecht der Pflanzen Betreffenden Versuchen und Beobachtungen, Nebst Fortsetzungen 1, 2 und 3*, Leipzig, Gleditschischen Handlung.
- LARSON, James (1968) "The Species Concept of Linnaeus", *Isis*, vol. 59, N°3, 291-299.
- (1971) *Reason and Experience. The Representation of Natural Order in the Work of Carl vonLinné*, Berkeley y Los Angeles, University of California Press.
- LINNAEUS, Carolus (1736), *Fundamenta botánica*, Amsterdam [apud S. Schouten].
- (1737) *Critica botánica*, Leiden, Lugduni Batavorum [apudC. Wishoff].
- (1744) "Prefatio", en D. Rudberg, *Dissertatio botánica de Peloria, Amoenitates academiace seu dissertationes varae physiae, medicae botanicae antehac seorsim ediatæ nunc collectæ. el auctæ cum tabulis aneis*, Erlangen, Jacobi Palm, vol. 1,55-56.
- (1760) *Disquisitio de sexu plantarum*, Petropoli, Academia Scientiarum.
- LINNAEUS, Carolus, DALDBERG, N.E. (1755), *Dissertatio botánica metamorphoses plantarum sistens, Amoenitates academiæ, seu dissertationes varae. physiae, medicae botanicae antehac seorsim ediatæ nunc collectæ et auctæ cum tabulis aneis*, Erlangen, Jacobi Palm, vol. 4, 368-386.
- LINNAEUS, Carolus, GRÄBERG, Johan Marten (1762), *Fundamentum fructificationis, Amoenitates academiæ seu dissertationes varae physiae, medicae botanicae antehac seorsim ediatæ nunc, collectæ. et auctæ cum tabulis aneis*, Erlangen, Jacobi Palm, vol. 6, 279-304.
- LINNAEUS, Carolus, HAARTMAN, Johan Johanson (1751) *Plantæ hybridæ, Amoenitates academiæ seu dissertations varae physiae., medicae. botanicae antehac seorsim ediatæ nunc collectæ et auctæ cum tabulis aneis*, Erlangen, Jacobi Palm, vol. 3, 28-62.
- LORENZANO, Pablo (1995) *Geschichte und Struktur der Klassischen Genetik*, Frankfurt, Peter Lang.
- (1997) "Hacia una nueva interpretación de la obra de Mendel", en J. Ahumada y P.Morey (edición), *Selección de trabajos de las VII Jornadas de Epistemología e Historia de la Ciencia* Córdoba, Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Filosofía y Humanidades, 220-231.
- (2002) "Max Wichura, Gregor Mendel y los híbridos de sauce". *Epistemología e Historia de la Ciencia*, 8, pp. 210-217.

- (2008) Inconmensurabilidad teórica y comparabilidad empírica: el caso de la genética clásica", *Análisis Filosófico* (en prensa).
- MAKOWSKY, Alexander (1865) "Über Darwins Theorie der Organischen Schöpfung", *Verhandlungen des Naturforschende Vereins zu Brunn (Sitzungs-Berichte)*, vol. 4, 10-18.
- MATOUŠKOVÁ, Božena (1959) "The Beginnings of Darwinism in Bohemia", *Folia Biologica*, vol. 5, pp 169-185
- MAYR, Ernst (1982) *The Growth of Biological Thought*, Cambridge, Belknap Press.
- MENDEL, Gregor (1865) "Versuche über Pflanzen-hybriden", *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins zu Brunn (Abhandlungen)*, vol. 4, 3-47.
- (1865) *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins zu Brunn*, vol. 8, 26-31.
- (1866) "Brief an Carl Nägeli vom 31.12.1866", en Correns (1905), 1237-1240.
- (1869) "Über Einige aus Künstlicher Befruchtung Gewonnenen *Hieracium-bastarde*"
- (1870a) "Brief an Carl Nägeli vom 03.07.1870", en Correns (1905), 1266-1273.
- (1870b) "Brief an Carl Nägeli vom 27.09.1870", en Correns (1905), 1273-1276.
- (1873) "Brief an Carl Nägeli vom 18.11.1873", en Correns (1905), 1277-1281.
- OLBY, Robert (1967) "Franz Unger and the Wiener Kirchenzeitung: An Attack on One of Mendel's Teachers by the Editor of a Catholic Newspaper", *Folia Mendeliana*, vol. 2, 29-37.
- (1979) "Mendel no Mendelian?", *History of Science*, 17, pp. 53-72 [reimp. Con cambios menores, Olby, 1985, 234-258].
- (1985) *The Origins of Mendelism*, Chicago, Chicago University Press, 2ª ed.
- OREL, Vítězslav (1968), "New Findings Relating to Mendel's Attitude towards the Theory of Evolution", *XIIe Congrès International d'Histoire des Sciences. Actes*, 8, París, Librairie Scientifique et Technique Albert Blanchard, 139-142.
- (1971) "Mendel and the Evolution Idea", *Folia Mendeliana*, vol. 6, pp. 161-172.
- (1979) "The Teaching of J.M. Schleiden and its Possible Influence on G. Mendel", *Janus*, vol. 66, 33-47.
- (1996) *Gregor Mendel: The First Geneticist*, trad. del checo, Stephen Finn, Oxford, Nueva York y Tokio, Oxford University Press.
- RICHTER, Oswald (1932) "Gregor Mendels Reisen", *Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brunn*, vol. 63, 1-11.
- (1942) "Johann Gregor Mendel wie er Wirklich War", *Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brunn*, vol. 74, 1-262.
- SAGERET, Augustin (1826) "Considérations sur la production des hybrides, des variants et des variétés en général et sur celles de la famille des Curcubitaneés en particulier", *Annales des Sciences Naturelles. Prem. Série*, vol. 8, 294-314.

- SCHLEIDEN, Matthias Jacob (1849) *Grundzüge der Wissenschaftlichen Botanik Nebst einer Methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze*, Leipzig, Wilhelm Engelmann.
- SCLATER, Andrew (2003) "The Extent of Charles Darwin's Knowledge of Mendel", *Georgia Journal Science*, vol. 61,134-137.
- (2006) "The Extent of Charles Darwin's Knowledge of Mendel", *Journal of Biosciencias*, vol. 31, N°2, junio, 191-193.
- SETON, Alexander (1824) "On the Variations in the Colours of Peas from Cross Impregnations", *transactions of the Horticultural Society of London*, vol. 5, 236-237.
- UNGER, Franz (1852) *Botanische Briefe*, Vienna, Carl Gerold & Sohn.
- WICHURA, Max (1853) "Über Künstlich Erzeugte Weidenbastarde", *Jahres Bericht der Schlessichen. Gessells chaft Vaterlicher Kultur*, vol. 31, 160-164 [reimp. 1854, *Flora*, vol. 12, 1-8.
- (1865) *Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich, Erläutert an den Bastarden der Weiden Breslau*, Verlag von E. Morgenstern.
- WIEGMANN, Arend Friedrich (1828) *Überdie Bastarderzeugung im Pflanzenreiche*, Braunschweig, Friedrich Vieweg.