

¿Qué habría ocurrido en caso de que Darwin hubiera conocido (l)a (obra de) Mendel?

Pablo Lorenzano
Universidad Nacional de Quilmes/CONICET
pablo.lorenzano@gmail.com

Resumen. A la pregunta planteada por el título, se suele responder que la “síntesis” entre la teoría de la evolución por selección natural y la genética clásica, que tuvo lugar en 1930-1940, hubiera ocurrido mucho tiempo antes. Más aún, 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!, ¡o que Mendel se hubiera encontrado con Darwin en Londres o en su casa en las afueras! El objetivo del trabajo es proporcionar elementos para una respuesta distinta, basados en ulterior evidencia histórica, en los trabajos de Mendel, en alguno de los cuales se menciona la obra de Darwin, y en los del propio Darwin.

Palabras clave: Mendel, Darwin, evolución, hibridismo.

Mendel, Darwin, evolution, hybridism.

Introducción

A 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, por ejemplo, lo afirma el fundador del primer programa de investigación en genética, William Bateson, en la nota introductoria que escribe a la primer traducción del trabajo de Mendel al inglés:¹ “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), en una opinión que sería reiterada (por el propio Bateson, 1902, 1909, así como por otros, p.e. Iltis, 1924, en la primera biografía comprensiva de Mendel) y, más adelante, a

¹ Para un análisis de la obra de Bateson, ver Lorenzano (2006).

la luz de los nuevos desarrollos en biología, ligeramente modificada, actualizándola: se sostiene que la síntesis entre la teoría de la evolución por selección natural y la genética clásica, y que diera lugar a la llamada “teoría sintética de la evolución” hacia fines de los años treinta y los cuarenta del siglo pasado, hubiera ocurrido mucho tiempo antes.

Más aún, se afirma que esto 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 reconocería 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, 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 la 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 respecto 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.² Sin embargo, como afirma inequívocamente Nino 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”:

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. naturf. Ver. Brünn 1865. Aunque Darwin recibía las actas de algunas sociedades alemanas y austríacas de historia natural, no está registrada ninguna copia de las actas de la sociedad de Brünn ya sea 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 de 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 referencia 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, n. 21) y *Pisum*, sin reconocerles nada excepcional, sino asentando 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–, fue leído, anotado y citado por Darwin en (Darwin, 1876). Pero ni allí ni, dicho sea de paso, en ningún otro de sus textos o de su extensa correspondencia, menciona Darwin el nombre de Mendel. Respecto de la segunda de las

² Para reiteraciones relativamente actuales y supuestamente autorizadas de este relato, ver Kitcher (1982: 9), Rose (1998: 33), Henig (2000: 143-144), aun cuando ninguno indica la fuente de la información.

publicaciones, allí se menciona a Mendel varias veces en relación con sus experimentos en *Pisum*, *Phaseolus* y *Hieracium*, sobre los primeros de los cuales llega a firmar 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 *Encyclopaedia Britannica* y sugerir referencias (Burkhardt *et al*, 1994, calendar No. 12814), 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, calendar No. 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 en la posesión por parte de Darwin de una separata del texto de Mendel cuyas hojas permanecieran sin cortar en su biblioteca probablemente radique 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*.³

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 intentara ofrecer

³ Para esta parte del trabajo, ver, 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).

con su “hipótesis provisoria de la pangénesis”: un mecanismo que diera cuenta del origen de las variaciones sobre las cuales pudiera actuar dicha selección.

En lo que sigue 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.

Contexto en el que se da el trabajo de Mendel

Ernst Mayr distingue dos escuelas que, hacia fines 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).⁴ Estas escuelas o tradiciones eran: 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 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 obtenida– y de producir nuevas variedades a partir del *cruzamiento de variedades ya existentes*, que diferían en algunas pocas características. Dentro de ellos, podría mencionarse a Knight (1799, 1824), Seton (1824), Goss (1824) y a Sageret (1826), que proporcionaron ejemplos de los fenómenos hoy conocidos bajo el nombre de “dominancia” y

⁴ Esta distinción la encontramos sugerida en Roberts (1929) y, con variada terminología, dependiendo además de la alusión a la diferencia en trabajos realizados con plantas o con animales, en Bowler (1989), entre otros.

“segregación”, sin haber determinado sus razones numéricas (los tres primeros habiendo incluso trabajado con el género *Pisum*, el mismo con el cual Mendel trabajaría posteriormente, y cuyos resultados éste habría conocido).⁵

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 dieciocho 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, Linnaeus (p.e. 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 Gråberg, 1762):⁶ 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. Gmelin (1749) propuso decidir la cuestión experimentalmente. Kölreuter (1761-1766) acepta el reto y presenta, en la creencia en la constancia de

⁵ Los criadores Knight y Sageret son citados repetidamente por Gärtner (1849); Goss y Seton, por otra parte, sólo son mencionados una vez, en la que Gärtner, luego de describir los resultados de sus experimentos con *Pisum sativum viride*, afirma: “Estos resultados concuerdan en lo esencial con los datos a conocer por Goss y Seton” (Gärtner, 1849: 85). Junto a esa oración Mendel escribe la referencia bibliográfica dada por Gärtner, que consiste en realidad, sin que allí se lo diga, en una traducción alemana de las comunicaciones de Goss y Seton –con indicaciones cambiadas de los años de experimentación– y firmada simplemente por “G”, lo que podría dar a pensar que el autor anónimo describe sus propios experimentos (G, 1837).

⁶ Para un tratamiento de los cambios en el concepto de especie y su vinculación con la hibridación en Linnaeus, ver Larson (1971), considerado por Olby “[e]l mejor tratamiento general de las cambiantes concepciones de Linnaeus acerca del origen de las especies” (Olby, 1985: 270); se puede consultar, además, Larson (1968).

las especies, dos clases de fenómenos –el *regreso* (o *reversión*)⁷ y *transformación* (o *transmutación*)⁸ de los híbridos y la *infecundidad* invariable de las especies híbridas⁹– que mostrarían que Linnaeus 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, a diferencia de éste, considera que se producen híbridos no sólo artificialmente, sino que también se producen espontáneamente en la naturaleza. Sin embargo, esto no prestaría apoyo a la “nueva doctrina de la creación especial” propuesta por Linnaeus, “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 (ver, entre otros sitios, Gärtner, 1849: 418, 422, 473-475).

Sin embargo, la versión modificada de la creación especial tuvo entonces no sólo oponentes. De acuerdo con Gärtner (1849), Sageret (1826), Wiegmann (1828), Herbert (1837, 1847), Puvis (1837), Lecoq (1845), Reichenbach, Nees von Esenbeck, Kunze y Voigt (1837), afirman que sí se habrían originado nuevas especies mediante hibridación de especies previamente existentes.

⁷ “Regreso” (o “reversión”) se denomina al hecho de que los descendientes de un híbrido autofecundado, en vez de reproducirse como híbridos, tengan la apariencia de una de las formas originales, es decir, “regresen” a una de las formas originales.

⁸ La “transformación” (o “transmutación”), por su parte, 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.

⁹ Se supone que dichas especies, al no ser fecundas, no pueden, por tanto, perpetuarse como tales.

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 introduce los conceptos o leyes fundamentales de la teoría que sería llamada en su honor “genética mendeliana”,¹⁰ sino que nos limitaremos a tratar de determinar la problemática por él abordada en su relación con las escuelas o tradiciones mencionadas más arriba.

Cuando en las “Observaciones introductorias” a Mendel (1865), éste 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:

¹⁰ De lo cual me he ocupado en otros sitios (ver Lorenzano, 1995, 1997 y por aparecer).

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 ha logrado proponer 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 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 clasificaran esas formas con seguridad en las generaciones individuales y que se pudieran fijar las proporciones numéricas mutuas. Se requiere en efecto algún coraje para emprender una labor de tan extenso alcance; este 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; énfasis de Mendel)¹¹

Esto significa que Mendel, estimulado por los 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 con los *híbridistas*, tales como los mencionados Kölreuter, Gärtner, Herbert, Lecoq y Wichura, a saber: encontrar “una ley válida general para la formación y evolución de los híbridos”, a partir de un análisis

¹¹ La traducción usual de “Entwicklung” es “desarrollo”. Sin embargo, dicho término es ambiguo. Mientras que en el alemán corriente actual significa “desarrollo”, en ese entonces –hacia mediados del siglo XIX– era utilizado para referirse a cualquier proceso de desarrollo, incluyendo tanto a la ontogenia como a la filogenia, e.e. tanto al desarrollo embriológico como a lo que posteriormente se denominaría “evolución”, libre de toda connotación embriológica. Sería un error suponer que Mendel siempre utilizaba “Entwicklung” en el sentido de desarrollo individual. De ser así, y no distinguir entre la ontogenia individual y la evolución del linaje, la frase “Bildung und Entwicklung” – aquí traducida como “formación y evolución”– sería redundante. De hecho, Mendel buscaba una ley que gobernara tanto el desarrollo como la evolución. Por otro lado, la expresión “Entwicklungsgechichte” era usada en el sentido de la nuestra “historia evolutiva” o, simplemente, “evolución”. El término alemán “Evolution” no es introducido sino recién en la segunda mitad del siglo XIX por influencia del inglés “evolution”, y hasta bien entrado el siglo XX la teoría de la evolución era denominada “Stammesgeschichte” o “Abstammungslehre”, además de “Descendenztheorie” o “Evolutionstheorie”, neologismos que eran de hecho menos comunes que las expresiones anteriores.

estadístico de sus experimentos.¹² Además, establece una relación explícita entre esto y una cuestión a la que aquí sólo se alude y da por sobreentendida, a saber: el problema planteado por los hibridistas de si pueden producirse nuevas especies a partir del cruzamiento (o hibridación) de especies ya existentes.¹³

¹² Dicho análisis constituía una novedad en las tradiciones mencionadas (aunque no en las ciencias biológicas en general), novedad de la cual Mendel era plenamente consciente y que lo distinguiría además de los anteriormente mencionados Knight, Goss y Seton y de los resultados obtenidos por ellos en *Pisum*, que estarían expresados cualitativa o comparativamente y no cuantitativamente. La utilización de las matemáticas por parte de Mendel se hallaba en completo acuerdo con el libro por él estudiado (Baumgartner & Ettingshausen, 1839), ya en Olmütz, antes de ir a estudiar a la Universidad de Viena, durante un curso de física de ocho semanas basado en ese libro, en donde con espíritu kantiano se afirma “que en las ciencias naturales no hay más ciencia que la matemática allí contenida” (Baumgartner & Ettingshausen, 1839: 7). Andreas von Ettingshausen fue además profesor suyo en la Universidad de Viena como sucesor de Christian Doppler, con quien Mendel también llegaría a estudiar, al menos durante todo un año. Otro libro de Ettingshausen que sin dudas ejerció una fuerte influencia en el enfoque de Mendel fue Ettingshausen (1826), dedicado al análisis combinatorio (Mendel encontró que las características de las plantas podían combinarse, expresando sus proporciones mediante series combinatorias). El mencionado uso de las matemáticas también estaba de acuerdo con otro libro leído por Mendel y que volveremos a mencionar más adelante, Schleiden (1849), en donde se afirma “la importancia del punto de vista matemático y su predominio en todo el conocimiento natural” (Schleiden, 1849: 37) y “que el conocimiento teórico completo, en el que explicamos la conexión de los hechos con las leyes, sólo es posible mediante la matemática y sólo en tanto ésta sea aplicable” (Schleiden, 1849: 39), así como con el resurgimiento del punto de vista pitagórico de la vida que tuvo lugar en la *Naturphilosophie* romántica alemana, aun cuando ésta ya no fuera favorecida en los 1840's.

¹³ En ese sentido, Mendel mismo debería ser considerado un híbrido de las dos escuelas o tradiciones distinguidas por Mayr. Así, no podemos coincidir sin más con él cuando lo excluye de la tradición de los hibridistas, aun cuando reconoce que “Mendel ocasionalmente se llama a sí mismo hibridista y en su artículo [por Mendel, 1865] a menudo se refiere a Kölreuter, Gärtner y otros hibridistas de plantas” (Mayr, 1982: 713); de hecho, y como continuaremos viendo, Mendel hace más que sólo referirse “a menudo” a ellos. Como bien señala Mayr (1982: 713), es éste un asunto muy importante para la interpretación del trabajo de Mendel. Una de las razones, si no *la* razón, por la cual Mayr no incluye a Mendel en la tradición hibridista es que, de acuerdo con *su* distinción, Mendel se ocupaba, al igual que los criadores, de diferencias en características individuales, y no estaba comprometido, como los hibridistas, con un concepto esencial de especie (Mayr 1982: 713). Independientemente del hecho de que, por un lado, algunos de los criadores se manifestaron acerca del papel jugado por los híbridos en el origen de nuevas especies, mientras que, por el otro, los hibridistas también reportaban lo que ocurría en sus experimentos de cruzamiento con algunas características individuales –desdibujando así la distinción original (o, al menos, algunos de los términos en que era planteada)–, habría que mencionar aquí que Mendel, a diferencia de sus predecesores hibridistas más connotados como Kölreuter y Gärtner, no establece *ninguna* distinción entre variedades y especies, a partir de considerar que ella es sólo gradual (sobre esto volveremos más adelante, cuando comparemos la posición de Mendel con la de Darwin). No distinguir entre variedades y especies es en todo caso lo que le habría permitido a Mendel intentar enfrentarse al problema de los hibridistas (planteado en relación con las especies) con las técnicas de los criadores (utilizadas en lo que se aceptan como variedades). Por otro lado, es digno de ser

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.¹⁴ Así, en Gärtner (1849) puede leerse el siguiente fragmento subrayado por Mendel y 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 sólo subrayado, pero sin señalar con doble línea marginal izquierda, agrega:

notado que Mendel no menciona en ningún momento explícitamente y *per se* el problema de la herencia (cuya formulación más general podría ser “¿por qué la descendencia se parece a los padres?” o, alternativamente, “¿por qué los organismos (la descendencia) son en parte semejantes y en parte distintos a sus progenitores?” o “¿cómo se transmiten las características biológicas de los padres a sus descendientes?” o en la formulación dada en 1837 por el protector de Mendel, Franz Cyrill Napp, al que aquél sucedería a su muerte en el cargo de abad del monasterio agustino de Brunn, “¿qué es heredado y cómo?”, concluyendo con estas palabras una de las tantas discusiones dadas por los criadores de ovejas de Moravia organizados en la Asociación de Criadores de Ovejas de Brno, y citada en numerosos textos por uno de los más grandes estudiosos del pensamiento de Mendel y director del Mendelianum, Vitěslav Orel): el problema de la hibridación, si bien es susceptible de ser relacionado con el de la herencia, es distinto de aquél (de un modo análogo a como el problema de la evolución, aun cuando vinculado con el de la herencia, no se identifica con éste). De hecho, Mayr reconoce que esta es la situación habitual en tiempos de Mendel (“[p]or razones que no están del todo claras, la época de Mendel no estaba particularmente interesada en genética de transmisión ‘pura’. La herencia era generalmente considerada sólo en conexión con otros fenómenos biológicos, tales como el problema de las especies (y el de los híbridos de especies), la inducción ambiental (y la herencia de los caracteres adquiridos), la diferenciación durante el desarrollo, la consolidación de las características de las especies en aislamiento y su colapso (“mezcla”) siguiente a la remoción de la barrera aislante, y así sucesivamente”, Mayr 1982: 725) y lo ubica claramente en un contexto problemático evolutivo (“[c]omo estudiante de Unger y del problema de la evolución”, Mayr, 1982: 713 y “como en el caso de Darwin, fue el problema de las especies lo que inspiró a Mendel [...]”, Mayr, 1982: 711), pero considera que, a pesar de todo, su trabajo es fundamentalmente sobre herencia (continuando la frase anterior agrega “en su trabajo sobre herencia”, Mayr, 1982: 711). A diferencia, entonces, de lo último afirmado por Mayr, aquí se sostiene que, para una mejor comprensión de su obra, así como de su relación con Darwin, Mendel debe ser ubicado en un contexto problemático evolutivo.

¹⁴ El amigo de Mendel, astrónomo, botánico, profesor en la Preparatoria Técnica de Brno, Secretario de la Sociedad de Investigadores de la Naturaleza cuando Mendel dio sus conferencias de 1865 y Redactor de las *Verhandlungen* [Actas] en donde salieron publicadas, G. v. Niessl, le contó a Iltis (1924: 66) que Mendel se ocupaba mucho con pensamientos evolutivos (ver más adelante).

en la que con la última se conecta aún la pregunta por la vida: ¿si 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 naturales? Esta pregunta ya ha sido planteada arriba (v. p. 153):¹⁵ 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. (Gärtner, 1849: 250)

Es muy probable que el que le llamara la atención en 1852 a Mendel sobre ese libro fuera su profesor de “Anatomía y fisiología de plantas” y “Uso del microscopio” en la Universidad de Viena, Franz Unger, quien ejerciera una gran influencia sobre él (Olby, 1967, Orel, 1968, 1971, Gliboff, 1998, 1999). Este importante 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 Dr. Sebastian Brunner, editor del periódico católico *Wiener Kirchenzeitung*, quien descubrió o adivinó el autor de las diecisiete cartas que, de manera anónima, aparecieran en los suplementos semanales al periódico local *Wiener Zeitung* en 1851 (y que fueran publicadas en forma de libro como Unger 1852), acusándolo 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 al Ministro de Cultura y Educación Thun 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

¹⁵ Allí la pregunta se plantea de la siguiente manera: “en relación con la fertilidad y multiplicación [de los híbridos] no [se] explica: ¿cómo, por qué y en qué momento habría finalizado la entremezcla de los tipos originarios, si hubiera habido muchos de ellos, y sus descendientes, y esta reproducción de las formas vegetales, y habría tenido lugar su agotamiento o detención?” (Gärtner, 1849: 153).

apoyar el panteísmo o el materialismo y afirmando que su trabajo científico nunca había contradicho la creencia cristiana en un Dios personal.¹⁶ Unger, además de por 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 efectuara, al igual que lo había inspirado a uno de sus compañeros de estudios en Viena, y futuro defensor de la nueva doctrina de la creación especial, Anton Kerner von Marilaun (Kerner, 1860, 1871, 1889), a realizar sus famosos experimentos de trasplante de 1875-1880, en 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, así, 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 1865.¹⁷ Allí se puede ver un planteo del objetivo en términos muy similares a los de Mendel, relacionándolo también claramente con el problema del origen y multiplicación de las especies,

¹⁶ Sobre Unger (y Mendel), ver p.e. Olby (1967) y Gliboff (1998, 1999).

¹⁷ Para un análisis de las relaciones entre Mendel y Wichura, se puede consultar, entre otros, Lorenzano (2002).

además de con los resultados de otros, tales como Kölreuter y Gärtner, aunque también, y llamativamente, Darwin:

En una serie de trabajos [...] mi venerado amigo [...] WIMMER ha expresado en primer 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, 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 KOELREUTER [...] y GAERTNER 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 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 aún, la introducción de Mendel parecería encontrarse en diálogo con la de Wichura, aclarando 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 [...] fijar 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 podemos rastrearla –además de en los hibridistas arriba nombrados y en su profesor Unger– en la primera de las máximas guías (“leitende Maximen”) o principios regulativos (“regulative Principien”) elaborados por Schleiden – 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 adoptara para practicar botánica científica según los estándares metodológicos de la época, presentando los resultados de sus experimentos de acuerdo con dichas máximas.¹⁸

Schleiden, siguiendo la llamada “filosofía natural kantiana-friesiana” – también llamada “filosofía natural matemática” y “escuela friesiana”– fundada por Jakob Friederich Fries en Jena, reformuló especialmente para la botánica considerada como una “ciencia inductiva”¹⁹ las máximas guías generales para la investigación de la naturaleza de Fries –acorde con las cuales las inducciones e hipótesis son orientadas, juzgadas y justificadas–, la primera de las cuales 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* [Entwicklungsgeschichte]. [...] *toda hipótesis, toda inducción en la botánica que no esté orientada por la historia del desarrollo/evolución* [Entwicklungsgeschichte] *debe rechazarse incondicionalmente.* (Schleiden, 1849: 141,142, 146; énfasis del autor)

¿Conoció Mendel la obra de Darwin?

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 –en donde discute la

¹⁸ Ver Orel (1979). En esta sección sólo consideraremos la influencia de la primera de las máximas guías; para un análisis de la influencia de la segunda, ver más adelante.

¹⁹ Como muestra Buchdahl (1973), la propuesta de Schleiden respecto de la inducción no se ubica en la línea de Bacon, Mill o del neo-inductivismo posterior. Se trata de la inducción en el sentido de Apelt y, en menor medida, en el de Whewell. Apelt (1854: 41-50) diferencia ambas concepciones de la inducción con su distinción entre la *inducción racional*, basada en la concepción kantiana de las ideas regulativas y de las máximas guías, y la *inducción empírica*, en la que pensaban Bacon y Mill.

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 –en donde manifiesta su acuerdo con la opinión de Darwin y Virchow, sin indicaciones bibliográficas, del “alto grado de independencia que es típico de 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).²⁰

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 poseída por la Sociedad de Investigadores de la Naturaleza a la cual pertenecía (Orel, 1971).

Más aún, el 25 de septiembre de 1861 fue discutido en Brno 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 Geleological Succession of Organic Beings”, en el cual Darwin formuló claramente su teoría de la descendencia con modificación por medio de la selección 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,

²⁰ Por otra parte, como ha sido notado (Callender, 1988: 70), no es necesario ser un darwinista para utilizar esta expresión, atribuible a Malthus medio siglo antes de Darwin.

compañero de docencia de Mendel, y más tarde profesor universitario, habló a favor de las teorías de Darwin.²¹

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 en que eran publicados en alemán (que era el idioma en que los leía, pues no sabía inglés), agregando: "...y no sólo los libros de Darwin, sino casi toda la literatura Darwiniana de los sesentas y setentas se encontraba en la biblioteca del monasterio en Brünn" (Iltis, 1924: 66).

Así, Mendel llegó a poseer todos los libros de Darwin, a los que, con la excepción de la traducción de "Fertilization of British Orchids", llenó con sus comentarios (habiendo señalado especialmente el cap. VIII sobre el origen de los híbridos de Darwin, 1859, pero siendo Darwin, 1868, el que tiene más partes señaladas y los mayores comentarios) y a 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 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 contra-revolucionarios 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

²¹ Por cierto, tanto en la edición alemana de Darwin (1859) como en la conferencia de Makowsky se traduce la expresión "natural selection" como "natürliche Züchtung" ("crianza natural") y no como sería traducida luego, de manera apropiada, como "natürliche Auslese".

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, aceptando y defendiendo, sin embargo, a la hibridación como mecanismo de especiación, mecanismo distinto y que se contrapone a los defendidos por Darwin, muy particularmente al de selección natural. Además, Darwin (1859) contiene muy escasos resultados y explicaciones de aquellos fenómenos que Mendel había observado experimentalmente. Es con esto *in mente* con lo que invitamos a leer lo que el anteriormente mencionado G.v. Niessl le cuenta a Iltis, primero en relación con los experimentos de trasplatación sobre la influencia del medio ambiente en las plantas, en donde Mendel le dijo: “tanto como veo ya, la naturaleza no avanza de ese modo en hacer especies; allí debe haber algo más distinto” (Iltis, 1924: 66)²² 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

²² Así, Mendel afirma: “[...] no se ve sin embargo claro porqué 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 bajo casi idénticas condiciones, recobrasen la estabilidad. Se sabe que ése no es el caso” (Mendel, 1865: 36).

“hibridismo”.²³ 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”).

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: 27).

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).²⁴

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,

²³ 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 denominarlo “hibridismo en sentido amplio”, mientras que al segundo “hibridismo en sentido estrecho”.

²⁴ Se da la paginación de la tercera edición inglesa, pues es su traducción alemana de la que se tiene registros de lectura pormenorizada por parte de Mendel.

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 la opinión de que las razones ofrecidas por Gärtner para su rechazo eran equivocadas. 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 de 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 entre 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 puras–, como Gärtner y Kölreuter lo son en 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, por ejemplo, escribió:

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 de hecho *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 Pallas³³ [³³ 'Act. Acad. St. Petersburg,' 1780, part ii. p. 84, &c.] 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 porqué la misma particularidad en diferentes individuos de la misma especie o en diferentes especies es unas veces heredada y otras no; porqué muchas veces el niño, en ciertas características, vuelve a su abuelo o abuela, o un antepasado más remoto; porqué 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 Darwin (1868), capítulo también leído y subrayado por Mendel.

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 a favor de la segunda.

Mendel y los híbridos constantes

Mendel, al igual que, entre otros, 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). De hecho, esta última es la creencia que suponemos 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, constituyendo así un aspecto central para la interpretación de su obra.

En las “Observaciones finales” de Mendel (1865), en donde propone “comparar 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 ellos. 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 “[p]or 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 en 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.

Con 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; énfasis de Mendel)

De este modo, se distingue 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-canadensis*, *Lavatera pseudolbio-thuringiaca*, *Geum urbanorivale* 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 en duda. 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; énfasis de Mendel)

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; énfasis del autor)

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* [*vorübergehende 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 Linnaeus.

Interesante es notar que, como ejemplo de híbridos constantes, Mendel menciona los “híbridos excelentemente fértiles” obtenidos por Gärtner,²⁵ además de los híbridos de sauce obtenido 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 *Geum urbanum* + *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 esto en una lectura del original (*Bastarderzeugung*, p. 689). (Hoffmann, 1869: 112)

Ya que

[i]ncluso 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.) Comparar debajo *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 “los híbridos excelentemente fértiles” a los que alude Mendel no como adquiriendo el estatus de nuevas especies, sino, como sostiene en el lugar en donde da el listado de tales híbridos, y que Wichura (1865: § 47) cita literalmente, “siempre con fertilidad decreciente 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

²⁵ En relación con ello, Mendel escribe en el lado interno del frente de Gärtner (1849) “553 Über Stabilarten” (“553 Sobre especies estables”) y “constt 421” (“constt” por “constante”) y en la parte de atrás de la tapa del libro de Gärtner nuevamente “pag 553”, junto a “constt 421” y “422!” en tinta, que son los sitios en que Gärtner se refiere a los híbridos mencionados.

Gärtner (1849: 553) y que Mendel menciona especialmente en la cita anterior– la referencia hecha 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 disminuía sin embargo con cada generación, hasta que su fuerza reproductiva en el décimo año estaba completamente extinguida” (Gärtner, 1849: 553).

Mendel concluye su artículo de 1865 con las siguientes palabras:

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. Él ve en la transformación completa de una especie en la otra una prueba inequívoca de que la especie posee límites fijos más allá de las que no le es posible cambiar. Aun cuando a 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 *japonicus*, *Nicotiana rustica* y *paniculata*, y éstas tampoco perdieron nada de su estabilidad después de 4 a 5 cinco repeticiones de unión híbrida. (Mendel, 1865: 46-47)

Allí, Mendel utiliza un fragmento literal del texto de Gärtner, sin citar (Gärtner, 1849: 475: “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 (ya que Gärtner, 1849: 475, efectivamente afirma que “en la transformación completa de una especie en la otra una prueba inequívoca de que la especie poseen límites fijos más allá de las que no le es posible cambiar”, pero luego agrega: “sino que 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”), en donde se 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”, teniendo 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: 463ss.)– 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 vimos más arriba, como ejemplo de híbridos que permanecen constantes y que se reproducen puros, interpretándolos como aportando evidencia a favor del “hibridismo (en sentido estricto)”, 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 (1855, 1858, 1861) una excepción aparente, producida de manera artificial, en donde los híbridos conservan su capacidad de reproducción, pero que, sin embargo, esta planta no se ha encontrado en la naturaleza (Wichura, 1865: § 99). Más aún, hacia el final de su libro, Wichura (1865: §§ 94-106), además de recapitular sus resultados sobre los híbridos de sauces, intenta mostrar que los supuestos del primer Linnaeus, de que “todas las especies deben su origen a un acto de creación especial”, y de Darwin, presente 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” (Wichura 1865: § 94).²⁶

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”.

²⁶ Para más sobre la relación entre Mendel y Wichura, se puede ver Lorenzano (2002).

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 le 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 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 darwinianas,²⁷ ha defendido el parecer de que estas formas se las debe considerar como surgidas de la transmutación de especies desaparecidas, o todavía existentes.²⁸ (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

²⁷ 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).

²⁸ Nägeli, quien llegó a afirmar, en un artículo que le enviara a Mendel, que “[s]egún el estado actual de la ciencia, no veo otra posibilidad que la aceptación de que las especies de hieracias se hayan originado a través de la transmutación de formas extintas o todavía vivas” (Nägeli, 1866c: 330), al mismo tiempo entonces que aceptaba la existencia de híbridos naturales en *Hieracium* y en otros géneros complejos, sostuvo la opinión de que, si bien los híbridos son regularmente formas intermedias (Nägeli, 1866b: 196, 197), las formas intermedias *constantes* por lo general no eran, de hecho, de origen híbrido (Nägeli, 1866b: 201-202, 204-205); más aún, en su opinión, los híbridos, al poseer por regla órganos reproductivos infértiles o debilitados, son polinizados por una de las especies originales, excluyendo la posibilidad de autopolinización, y regresando a dicha especie original (Nägeli, 1866b: 201); asimismo, descreía de la llamadas “formas constantes” luego de la hibridación; así lo expresa en un fragmento de la nota que hace para una de las cartas en respuesta a Mendel (del 25 de febrero de 1867): “Las formas constantes deben ser probadas todavía más (A, a, AB, Ab, aB, ab), supongo que ellas tarde o temprano (por fertilización con plantas emparentadas) volverán a variar. A tiene p.e. la mitad a en su cuerpo, cuya parte no puede perderse mediante fertilización con plantas emparentadas” (Iltis, 1924: 131).

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 de otros géneros de los que se pensaba que producían formas híbridas constantes. Además, Mendel –en contra de la difundida creencia en que Nägeli lo llevó 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. [...]. Quizás no carece del todo de fundamentos la suposición de que en algunas especies de *Hieracium*, al ser hibridadas, se 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 continuó del siguiente modo 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 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 de 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 acerca de la hibridación disponible 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

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 de Mendel (1869):

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 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)

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 *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)”.

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. Pero que 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 habría 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 y no como proporcionando el mecanismo faltante en su teoría, esto es, como proporcionando una explicación satisfactoria al problema del origen y herencia de las variaciones sobre las que actuaría la selección natural. Y 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 al de 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 habrían discutido educada y quizás también apasionadamente sobre temas evolutivos, pero difícilmente se habría llevado a cabo una “síntesis” anticipada entre lo que sería conocido como “darwinismo” y “mendelismo” en los años treinta y cuarenta del siglo XX.

Referencias

- Apelt, E.F. (1854) *Die Theorie der Induction*, Leipzig, Wilhelm Engelmann.
- Bateson, W. (1901) “Introductory Note to G. Mendel’s Experiments in Plant Hybridisation (English translation)”, *Journal of Royal Horticultural Society* XXVI (1): 1-32.
- Bateson, W. (1902) *Mendel’s Principles of Heredity. A Defence*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Bateson, W. (1909) *Mendel’s Principles of Heredity*, Cambridge, Cambridge University Press, 1a. edición, marzo de 1909; 2a. edición inmodificada, agosto de 1909; 3a. edición ampliada, 1913; 4a. edición casi inmodificada, 1930.
- Baumgartner, A.v. y A.v. Ettingshausen (1839) *Die Naturlehre nach ihrem gegenwärtigen Zustande mit Rücksicht auf mathematische Begründung*, Wien, Carl Gerold, 6ª edición.

- Bishop, B.E. (1996) "Mendel's Opposition to Evolution and to Darwin", *Journal of Heredity* 87: 205-213.
- Bowler, P.J. (1989) *The Mendelian Revolution*, London, The Athlone Press.
- Buchdahl, G. (1973) "Leading Principles and Induction: The Methodology of Matthias Schleiden", en Giere, R.N. y R.S. Westfall (eds.), *Foundations of Scientific Method: The Nineteenth Century*, 23-52, Bloomington, Indiana University Press. Versión alemana corregida: "Leitende Prinzipien und Induktion: Matthias Schleiden und die Methodologie der Botanik", en Schleiden (1989): 315-345.
- Burkhardt, F., Smith, S., et al. (eds.) (1994) *A Calendar of the Correspondence of Charles Darwin, 1821-1882* (With Supplement), 2ª ed., Cambridge, Cambridge University Press.
- Callender, L.A. (1988) "Gregor Mendel: An Opponent of Descent with Modification", *History of Science* 26: 41-75.
- Corcos, A.F. y F.V. Monaghan (1990) "Mendel: A New Perspective", *Critical Reviews in Plant Sciences* 9, 197-212.
- Correns, C. (ed.) (1905) "Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli, 1866-1873. Ein Nachtrag zu den veröffentlichten Bastardierungsversuchen Mendels", *Abhandlungen der Mathematisch-Physischen Klasse der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften* 29: 1237-1281.
- Darwin, C. (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, 3ª ed. 1861. Traducción alemana de 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*, 2ª ed. corregida y aumentada, Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung und Druckerei, 1863.
- Darwin, C. (1868) *Variation in Animals and Plants under Domestication*, London, John Murray, 1868, 2 vols. Traducción alemana de J.V. Carus: *Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication*, 2. Bd., Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung und Druckerei, 1868.
- Darwin, C. (1888) *The Effects of Cross- and Self-Fertilization in the Vegetable Kingdom*, 2ª ed. London, John Murray.
- de Beer, G. (1964) "Mendel, Darwin and Fisher", *Notes and Records of the Royal Society of London* 19(2): 192-226.
- Di Trocchio, F. (1991) "Mendel's Experiments: A Reinterpretation", *Journal of the History of Biology* 24(3): 485-519.
- Dover, G. (2000) *Dear Mr Darwin: Letters on the Evolution of Life and Human Nature*, Berkeley, Los Angeles, University of California Press.
- Eiseley, L. (1961) *Darwin's Century*, New York, Anchor Books.
- Ettingshausen, A.v. (1826) *Die combinatorische Analysis*, Wien, Wallishaußer.
- Fairbanks, D.J. y B. Rytting (2001) "Mendelian Controversies: A Botanical and Historical Review", *American Journal of Botany* 88(5): 737-752.
- Focke, W.O. (1881) *Die Pflanzen-Mischlinge. Ein Beitrag zur Biologie der Gewächse*, Berlin, Gebrüder Borntraeger.
- G. (1837) "Über die durch kreuzende Befruchtung bewirkte Veränderung in der Farbe der Erbsen", *Allgemeine deutsche Garten-Zeitung* 15: 213-214.

- Gärtner, C.F.v. (1849) *Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich*, Stuttgart, K.F. Hering & Comp.
- Gayon, J. (1998), *Darwinism's Struggle for Survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection* (traducido del francés por Matthew Gibb), Cambridge, Cambridge University Press.
- Gedda, L. (1971) "Mendel's Attitude to Evolution", *Folia Mendeliana* 6: 157-159.
- Gliboff, S. (1998) "Evolution, Revolution, and Reform in Vienna: Franz Unger's Ideas on Descent and Their Post-1848 Reception", *Journal of the History of Biology* 31: 179-209.
- Gliboff, S. (1999) "Gregor Mendel and the Laws of Evolution", *History of Science* 37: 217-235.
- Gmelin, J.G. (1749) *Sermo Academicus de Novorum Vegetabilium post Creationem divinam exortu*, Tübingen, Erhardt.
- Godron, D.A. (1855) "De la fécondation naturelle et artificielle des *Aegilops* par le *Triticum*", *Mémoires de l'Académie de Stanislas*, Nancy, Grimblot et Veuve Raybois, 431-442.
- Godron, D.A. (1858) "Nouvelles expériences sur l'*Aegilops triticoides*", *Mémoires de l'Académie de Stanislas*, Nancy, Grimblot et Veuve Raybois.
- Godron, D.A. (1861) "Nouveaux faits relatifs à l'histoire des *Aegilops* Hybrides", *Mémoires de l'Académie de Stanislas*, Nancy, Grimblot et Veuve Raybois.
- Goss, J. (1824) "On the Variation in the Colour of Peas, Occasioned by Cross-Impregnation", *Transactions of the Horticultural Society of London* 5: 234-236.
- Henig, R.M. (2000) *The Monk in the Garden: the Lost and Found Genius of Gregor Mendel, the Father of Genetics*, Boston, New York, Houghton Mifflin.
- Herbert, W. (1837) *Amaryllidaceae*, London, James Ridgway.
- Herbert, W. (1847) "On Hybridization amongst Vegetables", *The Journal of the Horticultural Society of London* 2: 1-107.
- Hoffmann, H. (1869) *Untersuchungen zur Bestimmung des Werthes von Species und Varietät: ein Beitrag zur Kritik der Darwin'schen Hypothese*, Giessen, J. Ricker'sche Buchhandlung.
- Iltis, H. (1924) *Gregor Johann Mendel: Leben, Werk und Wirkung*, Berlin, J. Springer.
- Kerner von Marilaun, A. (1860) "Niederösterreichische Weiden", *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien* 10: 3-56.
- Kerner von Marilaun, A. (1871) "Können aus Bastarten Arten werden?", *Österreichische Botanische Zeitschrift* 21: 34-41.
- Kerner von Marilaun, A. (1889) *Pflanzenleben, Zweiter Band: Die Geschichte der Pflanzen*, Zweite, gänzlich neubearbeitete Auflage, Leipzig und Wien, Bibliographisches Institut.
- Kitcher, P. (1982) *Abusing Science: the Case Against Creationism*, Cambridge, Mass., London, MIT Press.
- Knight, T.A. (1799) "An Account of Some Experiments on the Fecundation of Vegetables", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 89: 195-204.
- Knight, T.A. (1823) "Some Remarks on the Supposed Influence of the Pollen in Cross Breeding", *Transactions of the Horticultural Society of London* 4: 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, in der Gleditschischen Handlung.
- Larson, J.L. (1968) "The Species Concept of Linnaeus", *Isis* 59 (3): 291-299

- Larson, J.L. (1971) *Reason and Experience. The Representation of Natural Order in the Work of Carl von Linné*, Berkeley, Los Angeles, University of California Press.
- Lecoq, H. (1845) *De la Fécondation naturelle et artificielle des Végétaux et de l'Hybridation, considérée dans ses rapports avec l'horticulture, l'agriculture et la sylviculture...contenant les moyens pratiques d'opérer l'hybridation et de créer facilement des variétés nouvelles*, Paris, Audot.
- Linnaeus, C. (1736) *Fundamenta botanica*, Amsterdam, apud S. Schouten.
- Linnaeus, C. (1737) *Critica botanica*, Ligduni Batavorum, apud C. Wishoff.
- Linnaeus, C. (1744) "Prefatio" a Rudberg, D., *Dissertatio botanica de Peloria, en Amoenitates academicæ seu dissertationes variæ physicæ, medicæ botanicæ antehac seorsim ediatæ nunc collectæ et auctæ cum tabulis aneis*, vol. 1, 55-56, Erlangen, Jacobi Palm.
- Linnaeus, C. y J.J. Haartman (1751) *Plantæ hybridæ*, en *Amoenitates academicæ seu dissertationes variæ physicæ, medicæ botanicæ antehac seorsim ediatæ nunc collectæ et auctæ cum tabulis aneis*, vol. 3, 28-62, Erlangen, Jacobi Palm.
- Linnaeus, C. (1753) *Species plantarum*, Stockholm, Laurentii Salvii.
- Linnaeus, C. y N.E. Daldberg, (1755) *Dissertatio botanica metamorphoses plantarum sistens, en Amoenitates academicæ seu dissertationes variæ physicæ, medicæ botanicæ antehac seorsim ediatæ nunc collectæ et auctæ cum tabulis aneis*, vol. 4, 368-386, Erlangen, Jacobi Palm.
- Linnaeus, C. (1760) *Disquisitio de sexu plantarum*, Petropoli, Academia Scientiarum.
- Linnaeus, C. y J.M. Gråberg (1762) *Fundamentum fructificationis*, en *Amoenitates academicæ seu dissertationes variæ physicæ, medicæ botanicæ antehac seorsim ediatæ nunc collectæ et auctæ cum tabulis aneis*, vol. 6, 279-304, Erlangen, Jacobi Palm.
- Linnaeus, C. (1764) *Genera plantarum*, Stockholm, Laurentii Salvii, 6ª ed.
- Linnaeus, C. (1774) *Systema vegetabilium*, Göttingen, Gotha, J.C. Dieterich.
- Linnaeus, C. (1792) *Praelectiones in ordines naturales plantarum*, Hamburg, Hoffman.
- Lorenzano, P. (1995) *Geschichte und Struktur der klassischen Genetik*, Frankfurt am Main, Peter Lang.
- Lorenzano, P. (1997) "Hacia una nueva interpretación de la obra de Mendel", en Ahumada, J. y P. Morey (eds.), *Selección de trabajos de las VII Jornadas de Epistemología e Historia de la Ciencia*, 220-231, Córdoba, Facultad de Filosofía y Humanidades, Universidad Nacional de Córdoba.
- Lorenzano, P. (2002) "Max Wichura, Gregor Mendel y los híbridos de sauce", *Epistemología e Historia de la Ciencia* 8: 210-217.
- Lorenzano, P. (2006), "La emergencia de un programa de investigación en genética", en Lorenzano, P., Martins, L.A.-C.P. y A.C. Regner (eds.), *Ciências da vida: estudos filosóficos e históricos, Filosofia e História da Ciência no Cone Sul*, volume 2, 333-360, Campinas, Associação de Filosofia e História da Ciência do Cone Sul (AFHIC).
- Lorenzano, P. (por aparecer) "Inconmensurabilidad teórica y comparabilidad empírica: el caso de la genética clásica", *Análisis Filosófico*.
- Makowsky, A. (1865) "Über Darwins Theorie der organischen Schöpfung", *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins zu Brünn (Sitzungs-Berichte)* 4: 10-18.
- Matoušková, B. (1959) "The Beginnings of Darwinism in Bohemia", *Folia Biologica* 5: 169-185.

- Maynard Smith, J. (ed.) (1982) *Evolution Now: A Century After Darwin*, San Francisco, W.H. Freeman.
- Mayr, E. (1982) *The Growth of Biological Thought*, Cambridge, Mass., Belknap Press.
- Mendel, G. (1865) "Versuche über Pflanzen-Hybriden", *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins zu Brünn (Abhandlungen)* 4: 3-47; reimpresso en *Ostwalds Klassikern der exakten Wissenschaften*, Nr. 6, 21-64, Braunschweig, Friedr. Vieweg & Sohn, 1970, comentado por Franz Weiling.
- Mendel, G. (1866) "Brief an Carl Nägeli vom 31.12.1866", en Correns, C. (ed.), "Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli, 1866-1873. Ein Nachtrag zu den veröffentlichten Bastardierungsversuchen Mendels", en Correns, C. (1905) *Abhandlungen der mathematisch-physischen Klasse der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften* 29: 1237-1240.
- Mendel, G. (1869) "Über einige aus künstlicher Befruchtung gewonnenen *Hieracium*-Bastarde", *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins zu Brünn* 8: 26-31; reimpresso en *Ostwalds Klassikern der exakten Wissenschaften*, Nr. 6, 65-71, Braunschweig, Friedr. Vieweg & Sohn, 1970, Kommentiert von Franz Weiling, Bonn.
- Mendel, G. (1870a) "Brief an Carl Nägeli vom 03.07.1870", en Correns, C. (ed.), "Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli, 1866-1873. Ein Nachtrag zu den veröffentlichten Bastardierungsversuchen Mendels", en Correns, C. (1905) *Abhandlungen der mathematisch-physischen Klasse der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften* 29: 1266-1273.
- Mendel, G. (1870b) "Brief an Carl Nägeli vom 27.09.1870", en Correns, C. (ed.), "Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli, 1866-1873. Ein Nachtrag zu den veröffentlichten Bastardierungsversuchen Mendels", en Correns, C. (1905) *Abhandlungen der mathematisch-physischen Klasse der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften* 29: 1273-1276.
- Mendel, G. (1873) "Brief an Carl Nägeli vom 18.11.1873", en Correns, C. (ed.), "Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli, 1866-1873. Ein Nachtrag zu den veröffentlichten Bastardierungsversuchen Mendels", en Correns, C. (1905) *Abhandlungen der mathematisch-physischen Klasse der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften* 29: 1277-1281.
- Nägeli, C. (1866a) "Die Theorie der Bastardbildung", *Sitzungs-Berichte der königlichen bayerischen Akademie der Wissenschaften München, Sitzung der mathematisch-physischen Classe vom 13. Januar 1866* (1): 93-127.
- Nägeli, C. (1866b) "Ueber die Zwischeformen zwischen den Pflanzenarten", *Sitzungs-Berichte der königlichen bayerischen Akademie der Wissenschaften München, Sitzung der mathematisch-physischen Classe vom 16. Februar 1866* (1): 190-221.
- Nägeli, C. (1866c) "Ueber die systematische Behandlung der Hieracien rücksichtlich der Mittelformen", *Sitzungs-Berichte der königlichen bayerischen Akademie der Wissenschaften München, Sitzung der mathematisch-physischen Classe vom 10. März 1866* (1): 324-436.
- Olby, R. (1967) "Franz Unger and the Wiener Kirchenzeitung: An Attack on One of Mendel's Teachers by the Editor of a Catholic newspaper", *Folia Mendeliana* 2: 29-37. Reimpresso con cambios menores en Olby (1985): 199-208.
- Olby, R. (1979) "Mendel no Mendelian?", *History of Science* 17: 53-72. Reimpresso con cambios menores en Olby (1985): 234-258.
- Olby, R. (1985) *The Origins of Mendelism*, 2ª ed., Chicago, Chicago University Press.

- Olby, R. y Gautrey, P. (1968) "Eleven References to Mendel Before 1900", *Annales of Science* 24: 7-20. Versión revisada y aumentada en Olby (1985): 219-234.
- Orel, V. (1968) "New Findings Relating to Mendel's Attitude Towards the Theory of Evolution", in *XIII Congrès International d'Histoire des Sciences, Paris 1968: Actes*, vol. 8, 139-142, Paris: Librairie Scientifique et Technique Albert Blanchard.
- Orel, V. (1971) "Mendel and the Evolution Idea", *Folia Mendeliana* 6: 161-172.
- Orel, V. (1979) "The Teaching of J. M. Schleiden and its Possible Influence on G. Mendel", *Janus* 66: 33-47.
- Orel, V. (1996) *Gregor Mendel: The First Geneticist* (traducido del checo por Stephen Finn), Oxford, New York, Tokyo, Oxford University Press.
- Orel, V. y V.L. Kuptsov (1983) "Preconditions for Mendel's Discovery in the Body of Knowledge in the Middle of the 19th Century", en Orel, V. y A. Matalová (eds.) (1983), *Gregor Mendel and the Foundations of Genetics*, 189-227, Brno: Moravian Museum.
- Puvis, M.A. (1837), *De la dégénération et de l'extinction des variétés des Végétaux propagés par les greffes, boutures, tubercules, etc., et de la création des variétés nouvelles par les croisements et les semis*, Paris, Huzard.
- Ravin, A.W. (1965) *The Evolution of Genetics*, New York, Academic Press.
- Reichenbach, L. (1837) "Correspondenz", *Flora* 20 (1): 213-224.
- Richter, O. (1932) "Gregor Mendels Reisen", *Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn* 63: 1-11.
- Richter, O. (1942) "Johann Gregor Mendel wie er wirklich war", *Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn* 74: 1-262.
- Roberts, H.F. (1929) *Plant Hybridization Before Mendel*, New Jersey, Princeton University Press.
- Rose, M.R. (1998) *Darwin's Spectre: Evolutionary Biology in the Modern World*, Princeton, NJ, Chichester, Princeton University Press.
- Sageret, A. (1826) "Considérations sur la production des hybrides, des variants et des variétés en général et sur celles de la famille des Cucurbitaceés en particulier", *Annales des Sciences Naturelles, Prem. Série* 8: 294-314.
- Sapp, J. (1990) "The Nine Lives of Gregor Mendel", en: Le Grand, H.E. (ed.) (1990), *Experimental Inquiries*, 137-166, Netherlands, Kluwer.
- Schleiden, M.J. (1849) *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze*, Leipzig, Wilhelm Engelmann.
- Schleiden, M.J. (1989) *Wissenschaftsphilosophische Schriften, mit kommentierenden Texten von Jakob Friederich Fries, Christian G. Nees von Esenbeck und Gerd Buchdahl*, editado por U. Charpa, Köln, Dinter, Verlag für Philosophie.
- Sclater, A. (2003) "The Extent of Charles Darwin's Knowledge of Mendel", *Georgia Journal of Science* 61: 134-137.
- Sclater, A., "The Extent of Charles Darwin's Knowledge of Mendel", *Journal of Biosciences* 31(2)(June 2006): 191-193.
- Seton, A. (1824) "On the Variations in the Colours of Peas from Cross Impregnations", *Transactions of the Horticultural Society of London* 5: 236-237.
- Sinotô, Y. (1971) "Mendel's Two Papers on Genetics, Considered From the Standpoint of Evolution", *Folia Mendeliana* 6: 151-155.

- Unger, U. (1852), *Botanische Briefe*, Vienna, Carl Gerold & Sohn.
- Voipio, P. (1987) "What did Mendel Say About Evolution?", *Hereditas* 107(1): 103-105.
- Vorzimmer, P.J. (1968) "Darwin and Mendel: The Historical Connection", *Isis* 59(1): 77-82.
- Wichura, M. (1853) "Über künstlich erzeugte Weidenbastarde", *Jahres Bericht der Schlessichen Gesellschaft Vaterlicher Kultur* 31: 160-164; reimpresso en *Flora* 12 (1854): 1-8.
- Wichura, M. (1865) *Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich, erläutert an den Bastarden der Weiden*, Breslau, Verlag von E. Morgenstern.
- Wiegmann, A.F. (1828) *Über die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche*, Braunschweig, Friedrich Vieweg.
- Zirkle, C. (1935) *The Beginnings of Plant Hybridization*, Philadelphia, University of Pennsylvania Press.