

APÈNDIX II



Johann Gregor MENDEL (1822-1884)

EXPERIMENTS D'HIBRIDACIÓ EN PLANTES*

per JOHANN GREGOR MENDEL

(presentat a les sessions del 8 de febrer i el 9 de març del 1865 de la Societat d'Història Natural de BRNO i publicats el 1866 i el 1869 als *Verhandlungen der Naturforschenden Vereines*. "Annals de la Societat d'Història Natural" de BRNO).

OBSERVACIONS INTRODUCTÒRIES

L'experiència de la fecundació artificial, tal com es fa en el cas de les plantes ornamentals per obtenir noves variacions en el color, ha menat als experiments que anem a descriure aquí. La remarcable regularitat amb la qual apareixen sempre les mateixes formes híbrides quan la fecundació es realitza entre les mateixes espècies va induir a fer experiments ulteriors, l'objecte dels quals fou el de seguir el desenvolupament dels híbrids en llur descendència.

A aquest fi han dedicat part de la seva vida, amb perseverança inexhaurible, curiosos observadors com Kölreuter, Gärtner, Herbert, Lecog, Wichura i altres. Especialment Gärtner, en el seu treball *Die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche* (La producció d'híbrids en el reialme vegetal), ha recopilat observacions molt valuoses i molt recentment Wichura ha publicat els resultats d'unes investigacions aprofundides dels híbrids del salze. No s'ha de meravellar ningú que fins ara no s'hagi formulat amb èxit una llei general aplicable a la formació o al desenvolupament dels híbrids, ja que cal conèixer l'extensió del treball i apreciar les dificultats amb les quals cal lluitar en experiments d'aquesta mena. Només es podrà arribar a una decisió final quan hom disposi dels resultats d'experiments detallats, fets en plantes d'ordres diferents.

Qui es dediqui a recopilar el treball fet en aquest camp arribarà a la convenció que, entre els nombrosos experiments realitzats, no se n'ha fet cap amb prou extensió i forma com per fer possible la determinació del nombre de formes diferents que apareixen a la descendència dels híbrids, o que permeti classificar aquestes formes amb certesa per generacions separades, o establir amb precisió llurs relacions estadístiques.

* Traducció de Joan Miró i revisada per Carles Pla.

En realitat, cal un cert ànim per emprendre un treball tan extens i, tanmateix, fer-ho sembla l'única manera correcta per assolir finalment la solució d'una qüestió tan important per a la història de l'evolució dels éssers orgànics.

El treball que ara es presenta recull els resultats d'un experiment detallat d'aquest tipus. Aquest experiment es va limitar, pràcticament, a un petit nombre de plantes i en l'actualitat, després d'una durada de 8 anys, està acabat en tots els seus aspectes essencials. Si el pla segons el qual es van realitzar els diferents experiments és o no el més adient per acomplir l'objectiu proposat, ho deixem al judici benevolent del lector.

SELECCIÓ DE LES PLANTES EXPERIMENTALS

El valor i la utilitat d'un experiment depenen de l'adequació del material per a l'objectiu projectat i, per tant, en el cas que estudiem és important determinar quines plantes s'empraran en els experiments i de quina manera s'han realitzat aquests experiments.

Cal que les plantes experimentals:

- 1. Posseeixin caràcters diferencials constants.*
- 2. Els híbrids d'aquestes plantes, durant el període de floració, han d'estar protegits de la influència de pol.len estrany o han de ser fàcils de protegir.*
- 3. Els híbrids i llur descendència no han de presentar perturbacions remarcables en llur fertilitat en generacions successives.*

*Si durant els experiments s'escaigués, sense adonar-nos-en, la impregnació accidental amb un pol.len estrany, això ens menaria a conclusions completament errònies. La fertilitat reduïda o l'esterilitat completa de certes formes, tal com s'esdevé en la descendència de molts híbrids, farà molt difícils o impossibles els experiments. Per esbrinar les relacions que hi ha entre les formes dels híbrids i les que existeixen amb les de llurs progenitors, cal que tots els membres de la sèrie desenrotllada en cada generació successiva siguin observats, **sense excepció.***

*De bon començament, hom va atendre especialment les lleguminoses, a causa de llur estructura floral peculiar. S'han fet experiments amb diferents membres d'aquesta família el resultat dels quals ha permès determinar que el gènere **Pisum** posseeix les qualitats necessàries.*

Algunes formes completament distintes d'aquest gènere posseeixen caràcters constants i fàcils d'identificar amb seguretat; i quan hom encreua els híbrids entre ells s'obté una descendència totalment fèrtil. A més a més, no és fàcil que s'esdevingui una perturbació per pol.len exterior, ja que els òrgans fertilitzants estan estretament embolicats dins la quilla i les anteres esclaten dins el capoll,

de manera que l'estigma queda recobert de pol·len àdhuc abans que la flor s'obri. Aquest fet té una importància especial. Altres avantatges que cal esmentar són el conreu fàcil d'aquesta planta, tant en testos com a l'hort, i també el període de creixement relativament curt. La fecundació artificial és, certament, un procés un xic laboriós, però quasi sempre té èxit. Per fer-la, s'obre el capoll abans del seu desenvolupament complet, s'elimina la quilla i amb unes pinces i tota cura, s'extreuen tots els estams; tot seguit, hom pot empolsinar l'estigma amb el pol·len alié.

En total, s'han obtingut, de jardiners diferents, 34 varietats més o menys distintes de pèsols que es van sotmetre a una prova de dos anys. En una varietat es van observar, entre un gran nombre de plantes iguals, unes poques que eren remarcablement diferents. Tanmateix, aquestes poques formes no van variar l'any següent i coincidien completament amb una altra varietat obtinguda pel mateix jardiner; és indubtable, per tant, que les llavors s'havien mesclat incidentalment. Totes les altres varietats van furnir una descendència perfectament constant i igual; almenys, no es va observar cap diferència durant la prova de dos anys. Per fer la fecundació, hom va seleccionar 22 d'aquestes varietats durant tot el període d'experimentació. Totes van romandre constants sense excepció.

La classificació sistemàtica d'aquestes varietats és difícil i incerta. Si acceptem la definició estricta d'espècie, segons la qual només pertanyen a la mateixa espècie els individus que en circumstàncies idèntiques presenten precisament caràcters similars, no hi hauria cap parella d'aquestes varietats que es pugués dir que pertanyen a la mateixa espècie. No obstant, segons l'opinió dels experts, la major part pertanyen a l'espècie *Pisum sativum*, mentre que la resta es consideren i es classifiquen algunes com a subespècies de *Pisum sativum* i altres com a espècies independents, com ara *P. quadratum*, *P. saccharatum* i *P. umbellatum*. Tanmateix, la posició que se'ls pot assignar en un sistema de classificació no importa quant a l'observació dels experiments en qüestió. Fins ara, s'ha vist que és impossible traçar una línia definida de separació entre els híbrids d'espècies i de varietats, com és difícil també entre espècies i varietats.

DIVISIÓ I DISTRIBUCIÓ DELS EXPERIMENTS

Si hom encreua dues plantes que difereixen constantment en un o més caràcters, nombrosos experiments han demostrat que els caràcters comuns a ambdues es transmeten sense variacions als híbrids i a llur descendència, però cada parell de caràcters diferents s'uneixen en l'híbrid per formar un nou caràcter, que en la descendència de l'híbrid sol ser variable. L'objectiu de l'experiment era observar aquestes variacions en cada parell de caràcters diferents i deduir la llei segons la qual apareixen en les generacions successives. En conseqüència, l'experiment es divideix en tants experiments separats com caràcters distintes hi ha en les plantes experimentals.

Les diferents formes de pèsols seleccionades per encreuar mostraven diferències en la longitud i el color de la tija; en la grandària i la forma de les fulles; en la posició, color i grandor de les flors; en la longitud del peduncle floral; en el color, grandària i forma dels llegums i en la forma i grandària de les llavors; i en el color de la coberta de les llavors i de l'albumen (cotilèdons). Alguns dels caràcters indicats no poden separar-se d'una manera precisa i segura, ja que la diferència és de "més o menys", la qual cosa sovint és difícil de precisar. Aquests caràcters no es van poder emprar per a experiments separats; aquests experiments només es van poder realitzar amb caràcters que es presentin clarament i definida a les plantes. Finalment, el resultat ha de demostrar si tots els caràcters observen un comportament regular en llurs unions híbrides i si es pot deduir d'aquests fets alguna conclusió respecte als caràcters que posseeixen un significat subordinat en el tipus.

Els caràcters que s'han seleccionat per als experiments són:

1. - **La diferència en la forma de la llavor madura.** Les llavors són rodones o arrodonides, amb depressions, si es presenten, a la superfície i sempre poc profundes; o són irregularment angulosos i profundament rugosos (*P. quadratum*).

2. - **La diferència en el color de l'albumen de la llavor (endosperma).** L'albumen de les llavors madures és d'un groc esblanqueït, de color groc brillant i taronja o d'un to verd més o menys intens. Aquestes diferències de color es veuen fàcilment en les llavors, si les cobertes són transparents.

3. **La diferència en el color de la coberta de la llavor.** La coberta és blanca, caràcter amb el qual les flors estan correlacionades d'una manera constant; o és gris, gris terrós, amb taques violàcies o sense, en el qual cas el color de l'estendard és violaci, el de les ales púrpura i la tija, a les axil·les de les fulles, té una tonalitat rogenca. Les cobertes grises de les fulles es tornen d'un color terrós fosc en aigua bullent.

4. **La diferència en la forma dels llegums madurs.** Aquests llegums són simplement bufats, sense estrenyiments en certs punts; o estan profundament constrenyits entre les llavors i són més o menys angulosos (*P. saccharatum*).

5. **Diferències en el color dels llegums no madurs.** Són llegums de color verd clar o fosc, o groc viu; colors dels quals participen també les tiges, la nervació de les fulles i el calze.

6. **Les diferències en la posició de les flors.** Són axials, és a dir, estan distribuïdes al llarg de la tija principal; o són terminals, és a dir, aplegades a l'extrem de la tija i disposades quasi en forma de falsa umbel·la; en aquest cas, la part superior de la tija té una secció més o menys eixamplada (*P. umbellatum*).

7. **Les diferències en la longitud de la tija.** La longitud de la tija és molt variable en algunes formes; malgrat tot, és un caràcter constant en cada una d'elles, ja que les plantes sanes, desenvolupades en una mateixa terra, només es-

tan subjectes a variacions sense importància d'aquest caràcter. Per poder discriminar amb certesa en els experiments fets amb aquest caràcter, hom va encreuar sempre un eix més llarg de 6 a 7 peus (1'8 m. a 2'1 m.) amb un altre més curt de 3/4 de peu a 1 1/2 peu (23 cm. a 46 cm.).

Cada parell de caràcters diferencials enumerats abans es va unir per fecundació creuada. Hom va fer de la

1. ^a prova	60	fecundacions	sobre	15	plantes
2. ^a "	58	"	"	10	"
3. ^a "	35	"	"	10	"
4. ^a "	40	"	"	10	"
5. ^a "	23	"	"	5	"
6. ^a "	34	"	"	10	"
7. ^a "	37	"	"	10	"

D'un cert nombre de plantes de la mateixa varietat només les més vigoroses es van triar per a la fecundació. Les plantes febles sempre donen resultats incerts, ja que fins i tot en la primera generació d'híbrids, i més encara en les següents, molts dels descendents o no floreixen de cap manera o només formen unes poques llavors defectuoses.

A més a més, en tots els experiments es van efectuar encreuaments recíprocs, de manera que la varietat que en un conjunt de fecundacions va servir de portadora de llavors en l'altra sèrie es va emprar com a planta portadora de pol·len.

Les plantes es van conrear en terra de jardí, unes poques també en testos, i es van mantenir en la posició capalta normal mitjançant pals, branques d'arbre i cordills estesos entre elles. En cada un dels experiments, durant el període de floració, unes plantes conreades en testos es van col·locar en un hivernador, a fi i efecte de servir de testimonis respecte de l'experiment principal realitzat a l'aire lliure i controlar així les possibles perturbacions causades pels insectes. Entre els insectes que visiten els pèsols, l'escarabat **Bruchus pisi** pot ser perjudicial per als experiments en cas d'aparèixer en nombre elevat. Hom sap que la femella d'aquesta espècie pon els ous a la flor i en fer-ho obre la quilla; sobre els tars d'un exemplar, agafat en una flor, es van veure clarament, amb la lupa, uns grans de pol·len. Cal assenyalar una circumstància que possiblement pot conduir a la introducció de pol·len estrany. Per exemple, s'esdevé en alguns casos estranys que certes parts d'una flor, completament normal en altres aspectes, tenen parcialment descoberts els òrgans reproductors. També s'ha observat un desenvolupament defectuós de la quilla, a causa del qual l'estigma i les anteres romanen parcialment descoberts. També s'esdevé, de vegades, que el pol·len no assolix un funcionament perfecte. En aquest cas, el pistil es va allargant gradualment durant el període de la floració, fins que l'extrem de l'estigma eixeix tocant a la quilla. Aquest aspecte remarcable ha estat observat també en híbrids de **Phaseolus** amb **Lathyrus**.

*El risc d'una falsa fecundació per pol·len estrany és, tanmateix, molt lleuger en **Pisum** i no pot pertorbar el resultat general. Entre més de 10.000 plantes que van ser curosament examinades, només es van trobar uns pocs casos en els quals van tenir lloc indubtablement falses fecundacions. Com a l'hivernador no se'n va trobar mai cap, sembla encertat suposar que **Bruchus pisi** i, possiblement, també les anormalitats de l'estructura floral que s'han descrit en van ser la causa.*

LES FORMES DELS HÍBRIDS

Els experiments que es van fer en anys anteriors amb plantes ornamentals ja han provat que els híbrids, en general, no són exactament intermedis entre les espècies paternes. En alguns dels caràcters més remarcables —per exemple, els que es refereixen a la forma i la grandària de les fulles, la pubescència de diferents parts, etc.—, quasi sempre es presenten formes intermèdies; en altres casos, tanmateix, un dels dos caràcters paternes predomina tant que és difícil o completament impossible detectar l'altre a l'híbrid.

*Això precisament s'esdevé en els híbrids del pèsol. En cada un dels 7 encreuaments, el caràcter dels híbrids s'assembla tant a una de les formes paternes que l'altre o no s'observa o no es pot detectar amb seguretat. Aquesta és una circumstància de gran importància per determinar i classificar les formes que apareixen en la descendència dels híbrids. A partir d'ara, en aquest treball, els caràcters que es transmeten complets o gairebé sense canvi en la hibridació, i formen per tant els caràcters de l'híbrid, s'anomenen **dominants** i els que queden latents en el procés, **recessius**. S'ha triat el terme "recessiu" perquè els caràcters així designats es retiren o desapareixen completament en els híbrids, però, no obstant, reapareixen sense canviar en llur descendència, com es demostrarà més endavant.*

A més a més, es va demostrar que, en tots els experiments, no importa si el caràcter dominant pertany al progenitor portador de les llavors o del pol·len; l'híbrid té la mateixa forma en tots dos casos. Aquest fet remarcable va ser també observat per Gärtner, el qual deia que àdhuc el pràctic més expert era incapaç de determinar, en un híbrid, quina de les dues espècies paternes era la portadora de les llavors o el pol·len.

Els caràcters dominants d'entre els diferencials emprats en els experiments són els següents:

1. *La forma rodona o arrodonida de les llavors, amb depressions poc profundes o sense.*
2. *El color groc de l'albumen de les llavors.*
3. *El color de la coberta de les llavors gris, gris terrós o terrós de cuiró, associat amb flors de color roig violaci i taques rogenques a les axil·les de les fulles.*

4. *La forma simplement bufada del llegum.*

5. *El color verd del llegum no madur, associat amb el mateix color dels estams, la nervació de les fulles i del calze.*

6. *La distribució de les flors al llarg de la tija.*

7. *La longitud de la tija més llarga.*

Cal dir, d'aquest darrer caràcter, que la longitud de la tija més llarga dels progenitors sol ser depassada pels híbrids, un fet que possiblement només pot ser atribuït a la superior exuberància que apareix en tots els òrgans de les plantes quan s'encreuen tiges de longituds molt diferents. Per exemple, en repetits experiments, tiges d'1 peu i 6 peus van donar, sense excepció, tiges de la longitud compresa entre 6 peus i 7 1/2 peus.

Les llavors híbrides, en els experiments dedicats al color de la coberta de la llavor, presenten sovint taques, que de vegades són coalescents, formant petites empremtes de color blau violaci. Les taques també apareixen sovint quan no són un caràcter patern.

La forma de les llavors dels híbrids i el color de l'albumen es desenvolupen immediatament després de la fecundació artificial, simplement per influència del pol·len estrany. Per tant, poden observar-se àdhuc durant el primer any de l'experiment, mentre que tots els altres caràcters, naturalment, només apareixen l'any següent, a les plantes que s'han desenrotllat a partir de les llavors encreuades.

LA GENERACIÓ DELS HÍBRIDS

*En aquesta generació, al costat dels caràcters dominants, reapareixen també els recessius amb llurs peculiaritats completament desenvolupades, segons una proporció mitjana de 3 a 1 completament definida, de manera que de cada 4 plàntes d'aquesta generació 3 presenten el caràcter dominant i 1 el recessiu. Això es compleix, sense excepció, per a tots els caràcters que s'han investigat en els experiments. La forma angulosa i rugosa de les llavors, el color verd de l'albumen, el color blanc de la coberta de les llavors i de les flors, els constrenyiments dels llegums, el color groc del llegum no madur, de la tija, del calze i de la nervació de les fulles, la forma d'umbel·la de la inflorescència i les tiges nanes, totes elles reapareixen en la proporció numèrica esmentada, sense alteracions essencials. **No es van observar en cap experiment formes de trànsit.***

Com que els híbrids obtinguts en encreuaments recíprocs es formen igualment i no presenten diferències remarcables en llur desenvolupament subsegüent, els resultats dels encreuaments recíprocs poden reunir-se en cada experiment. El nombre relatiu obtingut per a cada parell de caràcters diferencials és el següent:

Exp. 1. Forma de la llavor: De 253 híbrids es van obtenir 7.324 llavors el segon any de prova, de les quals 5.474 eren rodones o arrodonides i 1.850 anguloses o rugoses. Ve't aquí la proporció 2'96 a 1.

Exp. 2. Color de l'albumen: 258 plantes van fornir 8.023 llavors, 6.022 grogues i 2.001 verdes; per tant, la proporció és de 3'01 a 1.

En aquests dos experiments, cada llegum va fornir, en general, dues classes de llavors. Sovint, els llegums ben desenvolupats, els quals arceceraven una mitjana de sis a nou llavors, donaven principalment llavors rodones (Exp. 1) o grogues (Exp. 2); d'altra part, no es van observar mai més de cinc llavors rugoses o de cinc llavors verdes en el mateix llegum. No sembla pas que tingui importància que els llegums es desenvolupin més d'hora o més tard en l'híbrid, ni que es formin sobre l'eix principal o sobre el lateral. En algunes plantes, només es desenvolupen unes poques llavors en els llegums que es van formar primer, els quals llegums només posseïen un dels dos caràcters; però en els llegums desenvolupats posteriorment es van conservar les proporcions normals.

Així com per als diferents llegums, també la distribució dels caràcters va variar en plantes diverses, com es pot veure per als 10 primers individus de les dues sèries d'experiments.

EXPERIMENT 1

FORMA DE LA LLAVOR		
Plantes	Rodones	Anguloses
1	45	12
2	27	8
3	24	7
4	19	10
5	32	11
6	26	6
7	88	24
8	22	10
9	28	6
10	25	7

EXPERIMENT 2

COLOR DE L'ALBUMEN	
Groc	Verd
25	11
32	7
14	5
70	27
24	13
20	6
32	13
44	9
50	14
44	18

Com a exemple de casos extrems de la distribució dels dos caràcters de les llavors en una planta, es van observar en l'experiment 1, 43 rodones i només 2 anguloses en un cas i 14 llavors rodones i 15 anguloses en un altre. L'experiment 2 va donar un cas de 32 llavors grogues i només 1 de verda, però també un amb 20 de grogues i 16 de verdes.

Aquests dos experiments són importants per determinar les proporcions mitjanes, ja que ens demostren que si el nombre de plantes experimentals fos més petit podran ocórrer oscil·lacions considerables. El compte de les llavors, especialment a l'experiment 2, requereix molta cura, ja que, en algunes de les llavors de moltes plantes, el color verd de l'albumen està menys desenvolupat i, al començament, pot fàcilment passar desapercbut. Aquesta desaparició parcial de la coloració verda no està relacionada amb el caràcter híbrid de les plantes, ja que s'esdevé visiblement a la varietat paterna. La decoloració, a més a més, es limita a l'individu i no l'hereita la descendència. Aquest tret es va observar sovint en les plantes exuberants. Les llavors picades per insectes durant llur desenvolupament varien sovint de forma i color, però, a mesura que hom té pràctica per classificar-les, s'eviten fàcilment els errors. Gairebé és superflu dir que els llegums han de romandre a la planta fins que hagin madurat completament la forma i el color de les llavors.

Exp. 3. Color de la coberta de les llavors: De 929 plantes, 705 tenien flors de color roig violaci i les cobertes de les llavors gris terrós; 224 tenien flors blanques i cobertes de les llavors blanques, amb una proporció de 3'15 a 1.

Exp. 4. Forma dels llegums: De 1.181 plantes, 882 tenien els llegums simplement bufats i 299 els presentaven amb estrenyiments, amb una proporció resultant de 2'95 a 1.

Exp. 5. Color dels llegums no madurs: El nombre de plantes provades va ser de 580, 428 de les quals tenien llegums verds i 152 grocs. Per tant, la proporció era de 2'82 a 1.

Exp. 6. Posició de les flors: De 858 casos, 651 tenien inflorescències axials i 207 terminals. Proporció, 3'14 a 1.

Exp. 7. Longitud de la tija: De 1.064 plantes, en 787 casos la tija era llarga i en 277 curta. Per tant, la proporció era de 2'84 a 1. En aquest experiment, les plantes nanes van ser curiosament transplantades a una terra especial. Calia prendre aquesta precaució, car d'una altra manera s'haguessin mort en quedar cobertes pels parents més alts. Adhuc en les fases més juvenils, hom les pot reconèixer fàcilment per llur caient compacte i llur fullam verd fosc.

Si ara es reuneixen els resultats de tots els experiments, es troba, per al conjunt de formes amb caràcters dominants i recessius, una proporció mitjana de 2'98 a 1, és a dir, de 3 a 1.

El caràcter dominant pot tenir aquí una **significació doble**: és a dir, la d'un caràcter patern o la d'un caràcter híbrid. En cada cas particular, només es pot determinar a la generació següent quina té d'aquestes dues significacions. Quan es tracta d'un caràcter patern ha de passar sense canvis a tota la descendència; com a caràcter híbrid, d'altra part, ha de conservar el mateix comportament que a la primera generació.

LA SEGONA GENERACIÓ DELS HÍBRIDS

Les formes que a la primera generació presenten el caràcter recessiu ja no varien més a la segona generació respecte d'aquest caràcter; la descendència roman constant.

El comportament de les formes que posseixen el caràcter dominant a la primera generació és diferent: dos terços donen una descendència amb el caràcter dominant i el recessiu en la proporció de 3 a 1 i, per tant, mostren exactament la mateixa proporció que les formes híbrides, mentre que només un terç conserva constant el caràcter dominant.

Els experiments van proporcionar els resultats següents:

Exp. 1. De 565 plantes desenvolupades a partir de llavors rodones de la primera generació, 193 van donar llavors rodones i van romandre, per tant, constants en aquest caràcter; tanmateix, 372 van donar llavors rodones i angulars en la proporció de 3 a 1. Per tant, el nombre d'híbrids comparats amb el de constants és de 1'93 a 1.

Exp. 2. De 519 plantes desenvolupades de llavors amb albumen groc en la primera generació, 166 van donar llavors exclusivament grogues, mentre que 353 van donar llavors grogues i verdes en la proporció de 3 a 1. Per tant, la proporció entre plantes híbrides i formes constants és de 2'13 a 1.

En els experiments següents es van seleccionar per a cada prova 100 plantes que havien presentat el caràcter dominant a la primera generació i a fi i efecte d'escatir el significat d'aquest fet es van cultivar 10 llavors de cada una.

Exp. 3. La descendència de 36 plantes va proporcionar exclusivament llavors amb coberta de color gris terrós, mentre que en la descendència de 64 plantes algunes el tenien gris terrós i altres blanc.

Exp. 4. La descendència de 29 plantes va donar solament els llegums simplement bufats; de la descendència de 71, d'altra part, algunes el tenien bufats i altres amb estrenyiments.

Exp. 5. La descendència de 40 plantes només va donar llegums verds; dels descendents de 60 plantes alguns el tenien verds i altres grocs.

Exp. 6. La descendència de 33 plantes tenia només flors axials; de la descendència de les altres 67 plantes, algunes tenien flors axials i altres terminals.

Exp. 7. La descendència de 28 plantes va heretar la tija llarga, i part de la de 72 plantes tenia la tija llarga i l'altra part curta.

En tots aquests experiments, un cert nombre de plantes va donar constantment en llur descendència el caràcter dominant. Per determinar la proporció

amb la qual es presenten les formes, cal atendre especialment els dos primers experiments, ja que és en aquests experiments quan es pot comparar un nombre més gran de plantes. Les proporcions d'1'93 a 1 i 2'13 a 1, conjuntament, donen quasi exacta la proporció mitjana de 2 a 1. El sisè experiment va donar un resultat concordant; en els altres la proporció varia més o menys, com es podia esperar, ja que el nombre de plantes era inferior a les 100 provades. L'experiment 5, que mostra la desviació més gran, va ser repetit i, aleshores, en lloc de la proporció de 60 a 40 va donar de 65 a 35. **Per tant, podem dir que la proporció mitjana de 2 a 1 ha estat determinada amb certesa.** Llavors, s'ha demostrat que dos terços de les formes que posseeixen el caràcter dominant a la primera generació tenen també el caràcter híbrid, mentre que un terç roman constantment amb el caràcter dominant.

La proporció de 3 a 1, segons la qual el caràcter dominant i el recessiu es distribueixen a la primera generació, esdevé, per tant, a la segona generació una proporció de 2: 1: 1 si el caràcter dominant es diferencia segons signifiqui un caràcter híbrid o patern. Com que els membres de la primera generació procedeixen directament de la llavor dels híbrids ara es veu clarament que els híbrids formen llavors que tenen un o l'altre dels dos caràcters diferencials, la meitat de les quals llavors tornen a desenvolupar la forma híbrida, mentre que l'altra meitat dona plantes que romanen constants i reben el caràcter dominant o el recessiu [respectivament] en igual proporció.

LES GENERACIONS SUBSEGÜENTS DELS HÍBRIDS

Les proporcions amb les quals es desenvolupen o segreguen els descendents dels híbrids en la primera i segona generació són les mateixes per a tota la descendència posterior. Els experiments 1 i 2 ja s'han realitzat durant sis generacions, els 3 i 7 durant cinc generacions i els 4, 5 i 6 durant quatre generacions; els experiments s'han continuat amb un nombre petit de plantes i no s'han trobat desviacions perceptibles de la regla esmentada. La descendència dels híbrids es va segregar en cada generació en la proporció de 2: 1: 1, entre híbrids i formes constants.

Si hom simbolitza per *A* un dels dos caràcters constants, el dominant per exemple, per *a* el recessiu i per *Aa* la forma híbrida on s'apleguen tots dos, els termes de la sèrie de la descendència dels híbrids per dos caràcters diferencials es poden representar mitjançant l'expressió

$$A + 2 Aa + a$$

L'observació feta per Gärtner, Kölreuter i altres, que els híbrids tendeixen a revertir a les formes paternes també es confirma en els experiments descrits. Hom constata que el nombre d'híbrids que s'originen d'una fecundació i de la seva descendència de generació en generació comparat amb el nombre de formes que esdevenen constants disminueix contínuament, però, tanmateix, no poden desaparèixer del tot. En el resum següent, on *A* i *a* representen altra vegada

els caràcters paterns i *Aa* les formes híbrides, es dona la proporció, tot suposant que la fertilitat mitjana és igual per a totes les plantes de totes les generacions i si, a més a més, la meitat de les llavors que forma cada híbrid torna a formar híbrids, mentre que l'altra meitat és constant per a ambdós caràcters, els quals apareixen en la mateixa proporció. És a dir, resumint, que hom pot suposar que cada planta, en cada generació, només produeix 4 llavors.

Generació	A	Aa	a	PROPORCIONS		
				A	Aa	a
1	1	2	1	1	2	1
2	6	4	6	3	2	3
3	28	8	28	7	2	7
4	120	16	120	15	2	15
5	496	32	496	31	2	31
n				$2^n - 1$	2	$2^n - 1$

En la dècima generació, per exemple, $2^n - 1 = 1.023$. Per tant, resulta que de cada 2.048 plantes que s'originin en aquesta generació, 1.023 tenen el caràcter dominant constant, 1.023 el recessiu constant i només hi ha dos híbrids.

LA DESCENDÈNCIA DELS HÍBRIDS EN ELS QUALS ES TROBEN ASSOCIATS DIVERSOS CARÀCTERS DIFERENCIALS

En els experiments descrits anteriorment es van emprar plantes que no més diferien en un caràcter essencial. La tasca immediata va consistir en dilucidar si la llei del desenvolupament, descoberta per als casos ja estudiats, és aplicable a cada parell de caràcters diferencials quan diversos caràcters diferents s'han unit per encreuament en un híbrid. En aquests casos, pel que fa a la forma dels híbrids, els experiments van demostrar sempre que aquests híbrids invariablement s'assemblen més al progenitor que té el nombre de caràcters dominants més gran. Si, per exemple, la planta productora de llavors té la tija curta, flors terminals blanques i llegums simplement bufats i la planta productora de pol·len, d'altra pari, una tija llarga, flors de color roig violaci distribuïdes al llarg de la tija i llegums amb estrenyiments, l'híbrid s'assembla al progenitor productor de les llavors només en la forma del llegum; els altres caràcters concorden amb els del progenitor productor del pol·len. Si un dels dos tipus paterns posseeix només caràcters dominants, llavors l'híbrid gairebé no es distingiria del progenitor, si és que quelcom els distingia.

Es van fer dos experiments amb un nombre considerable de plantes. En el primer experiment, les plantes paternes diferien en la forma de la llavor, el color

de l'albumen i el color de la coberta de les llavors. Els experiments amb els caràcters de les llavors donen resultats més senzills i més segurs.

A fi i efecte de facilitar l'estudi de les dades d'aquests experiments, els diferents caràcters de la planta productora de llavors s'indicaran per **A**, **B**, **C**, i els de els de la productora de pol·len per **a**, **b**, **c** i les formes híbrides dels caràcters per **Aa**, **Bb** i **Cc**.

EXPERIMENT I

AB, progenitors productors de les llavors.

A, forma rodona.

B, albumen groc.

ab, progenitors productors del pol·len.

a, forma rugosa o angulosa.

b, albumen verd.

Les llavors fecundades van resultar rodones i grogues com les de les plantes paternes productores de llavors. Les desenvolupades l'any següent van donar llavors de quatre tipus, que es presentaven sovint en un mateix llegum. En total, es van obtenir 556 llavors de 15 plantes, de les quals

315 eren rodones i grogues

101 eren rugoses i grogues

108 eren rodones i verdes

32 eren rugoses i verdes

L'any següent, es van sembrar totes. Onze de les llavors rodones i grogues no van donar plantes i tres plantes no van formar llavors. De la resta:

38 tenien llavors	rodones i grogues	AB
65" "	rodones grogues i verdes	ABb
60" "	rodones grogues i rugoses grogues	AaB
138" "	rodones grogues i verdes i rugoses grogues i verdes	AaBb

96 plantes resultants de les llavors rugoses grogues van formar llavors, de les quals:

28 només tenien llavors grogues rugoses **aB**

68 tenien llavors rugoses grogues i verdes **ABb**.

De les 108 llavors verdes rodones van fructificar 102 plantes, de les quals:

35 només tenien llavors rodones verdes **Ab**.

67 tenien llavors verdes rodones i rugoses **AaB**.

Les llavors rugoses verdes van donar 30 plantes que van fornir totes les llavors amb els mateixos caràcters: van romandre constants **ab**.

En la descendència dels híbrids van aparèixer, per tant, nou formes diferents, algunes de les quals en nombres molt desiguals. Una vegada recopilades i ordenades les dades es va obtenir:

38	plantes	amb	el	signe	AB
35	"	"	"	"	Ab
28	"	"	"	"	aB
30	"	"	"	"	ab
65	"	"	"	"	ABb
68	"	"	"	"	aBb
60	"	"	"	"	AaB
67	"	"	"	"	Aab
138	"	"	"	"	AaBb

El conjunt de formes es pot classificar en tres grups essencialment diferents. El primer grup inclou les que tenen els signes **AB**, **Ab** i **aB** i **ab**; aquest grup és l'únic que posseeix caràcters constants i no torna a variar a la generació següent. Cada una d'aquestes formes apareix una mitjana de 33 vegades. El segon grup inclou els signes **ABb**, **aBb**, **AaB**, **Aab**: aquests són constants en un caràcter i híbrids en l'altre i a la generació vinent només varien en el caràcter híbrid. Cada una d'aquestes formes apareix una mitjana de 65 vegades. La forma **AaBb** es presenta 138 cops: és híbrida en ambdós caràcters i es comporta exactament com els híbrids dels quals procedeix.

Si hom compara el nombre de vegades que apareix cada una de les formes d'aquestes classes amb les altres, són evidents les proporcions 1: 2: 4. Els nombres 38, 65, 138 s'aproximen molt als nombres de la proporció 33, 66, 132.

La sèrie de desenvolupament està formada, per tant, per nou classes, quatre de les quals apareixen sempre i són constants per a tots dos caràcters; les formes **AB**, **ab** s'assemblen a les formes paternes, les altres dues presenten combinacions entre els caràcters aplegats **A**, **a**, **B**, **b**, les combinacions dels quals també és possible que siguin constants. Quatre classes apareixen sempre dues vegades i són constants per a un caràcter i híbrides per a l'altre. Una classe apareix quatre vegades i és híbrida per a ambdós caràcters. Per tant, la descendència dels híbrids, si es combinen dues classes de caràcters diferents, es pot representar per l'equació

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

És evident que aquesta expressió és una sèrie combinatòria en la qual les

dues expressions dels caràcters *A* i *a*, *B* i *b* estan combinades. Assolim el nombre complet de classes de la sèrie per combinació de les expressions:

$$A + 2 Aa + a$$

$$B + 2 Bb + b$$

EXPERIMENT 2

ABC, plantes productores de llavors

A, forma rodona

B, albumen groc

C, coberta de la llavor gris terrosa (o verd gris).

abc, plantes productores de pol.len

a, forma rugosa o angulosa

b, albumen verd

c, coberta de la llavor blanca.

Aquest experiment es va realitzar exactament com l'anterior. De tots els experiments, aquest és el que va requerir més temps i més cura. De 24 híbrids es van obtenir un total de 687 llavors, totes tacades, gris terroses o verd grises, rodones o anguloses. A partir d'aquestes llavors, l'any següent, van fructificar 639 plantes i, segons les recerques ulteriors van demostrar, entre aquestes plantes hi havia:

8 plantes <i>ABC</i>	45 plantes <i>ABbCc</i>	22 plantes <i>ABCc</i>	78 plantes <i>AaBbCc</i>
14 plantes <i>ABc</i>	36 plantes <i>aBbCc</i>	17 plantes <i>AbCc</i>	
9 plantes <i>AbC</i>	38 plantes <i>AaBCC</i>	25 plantes <i>aBcC</i>	
11 plantes <i>Abc</i>	40 plantes <i>AabCc</i>	20 plantes <i>abCc</i>	
8 plantes <i>aBC</i>	49 plantes <i>AaBbC</i>	15 plantes <i>ABbC</i>	
10 plantes <i>aBc</i>	48 plantes <i>AaBbc</i>	18 plantes <i>ABbc</i>	
10 plantes <i>abC</i>		19 plantes <i>aBbC</i>	
7 plantes <i>abc</i>		24 plantes <i>aBbc</i>	
		14 plantes <i>AaBC</i>	
		18 plantes <i>AaBc</i>	
		20 plantes <i>AabC</i>	
		16 plantes <i>Aabc</i>	

L'expressió completa conté 27 termes, dels quals 8 tenen els caràcters constants i cada un apareix una mitjana de 10 vegades; 12 són constants en dos caràcters i híbrids en el tercer i cada un apareix una mitjana de 19 vegades; 6 són constants en un caràcter i híbrids en els altres dos, apareixent cada un una mitjana de 43 vegades; una forma apareix 78 vegades i és híbrida per a tots els caràcters. Les proporcions 10: 19: 43: 78 concorden tant aproximadament amb les proporcions 10: 20: 40: 80 o bé 1: 2: 4: 8 que hom pot prendre aquests darrers valors versemblantment com els vertaders.

El desenvolupament dels híbrids, quan els progenitors originals difereixen en tres caràcters, està, per tant, d'acord amb l'expressió següent:

$$ABC + ABc + AbC + Abc + aBC + aBc + abC + abc + 2ABCc + 2AbCc + 2aBCc + 2abCc + 2ABbC + 2ABbc + 2aBbC + 2aBbc + 2AaBC + 2AaBc + 2AabC + 2Aabc + 4ABbCc + 4aBbCc + 4AaBcC + 4AabCc + 4AaBbC + 4AaBcC + 8ABabCc.$$

En aquest cas es tracta d'una sèrie combinatòria en la qual les expressions dels caràcters A i a, B, i b, C i C estan aplegades. Les expressions.

$$\begin{aligned} A + 2 Aa + a \\ B + 2 Bb + b \\ C + 2 Cc + c \end{aligned}$$

donen totes les classes de la sèrie. Es presenten així les combinacions constants que són possibles entre els caràcters A, B, C, a, b, c; dues d'elles ABC i abc, s'assemblen a les soques paternes originals.

Es van realitzar, a més a més, altres experiments amb un nombre més petit de plantes experimentals; en aquests experiments, els caràcters restants es van unir de dos en dos i de tres en tres en els híbrids: tots van donar aproximadament els mateixos resultats. Per tant, és clar que a tots els caràcters que van intervenir en els experiments s'aplica el principi que la descendència dels híbrids, on es combinen diversos caràcters essencials diferents, segueix els termes d'una sèrie de combinacions que resulta de la reunió de les sèries de desenvolupament de cada parell de caràcters diferencials. A la vegada es demostra que la relació de cada parell de caràcters diferents en la unió híbrida és independent de les altres diferències que presenten les dues soques paternes originals.

Si n representa el nombre de caràcters diferencials a les dues soques originals, 3^n és el nombre de termes de la sèrie de combinacions, 4^n el nombre d'individus que pertanyen a la sèrie i 2^n el nombre d'unions que romanen constants. Per tant, la sèrie conté, si les soques originals difereixen en quatre caràcters, $3^4 = 81$ classes, $4^4 = 256$ individus i $2^4 = 16$ formes constants; és a dir, de cada 256 descendents dels híbrids, hi ha 81 combinacions diferents, 16 de les quals són constants.

Totes les combinacions constants possibles en els pèsols, per la combinació dels set caràcters diferencials esmentats, es van obtenir realment per encreuaments repetits. El nombre és $2^7 = 128$, la qual cosa prova de forma pràctica simultàniament que els caràcters constants que apareixen a les diferents varietats d'un grup de plantes poden obtenir-se en totes les associacions possibles segons les lleis matemàtiques de la combinatòria mitjançant fecundacions artificials repetides.

Quant al temps de floració dels híbrids, els experiments encara no han acabat. No obstant, ja es pot dir que el temps queda situat quasi exactament entre

els dels progenitors productors de les llavors i els del pol·len, alhora que la constitució dels híbrids respecte d'aquest caràcter segueix, probablement, la regla indicada per als altres caràcters. Les formes seleccionades per als experiments d'aquesta classe han de presentar una diferència d'almenys 20 dies en el temps mig de floració d'una respecte l'altra; a més a més, quan es fa la sembra de les llavors, han de col·locar-se totes a la mateixa profunditat en el sòl, a fi i efecte que germinin simultàniament. A la vegada, durant tot el període de floració, cal tenir en compte les variacions més importants de temperatura i l'avançament o el retard parcial de la floració que se'n pot derivar. És evident que aquests experiments presenten moltes dificultats i que requereixen una gran cura.

Si tractem de resumir els resultats assolits, veiem que els caràcters diferencials que admeten un reconeixement fàcil i segur en les plantes experimentals es comporten tots exactament igual en llurs associacions híbrides. La descendència dels híbrids de cada parell de caràcters diferencials és en una meitat híbrida altra vegada, mentre que l'altra meitat és constant, essent igual la proporció amb els caràcters de la planta productora de pol·len que amb els de la productora de llavors, respectivament. Si es combinen en un híbrid diversos caràcters diferencials per fecundació encreuada, la descendència resultant segueix els termes d'una sèrie combinatòria que resulta d'aplegar les sèries combinatòries de cada parell de caràcters diferencials.

La uniformitat de comportament, que mostren el conjunt de caràcters sotmesos a experiment, permet i justifica completament l'acceptació del principi segons el qual existeix una relació semblant en altres caràcters que apareixen definits menys clarament a les plantes i que, per tant, no han pogut ser incloses en aquests experiments. Un experiment amb peduncles de longituds diferents ha donat, globalment, resultats molt satisfactoris, malgrat que la diferenciació i disposició de les formes no s'hagi pogut realitzar amb la seguretat que és indispensable per fer correctament l'experiment.

LES CÈL·LULES REPRODUCTORES DELS HÍBRIDS

*Els resultats dels experiments descrits fins ara han conduït a nous experiments, els resultats dels quals semblen escaients per arribar a algunes conclusions respecte de la constitució de les cèl·lules ou i del pol·len dels híbrids. **Pisum** resol un punt clau, ja que s'esdevé que en la descendència dels híbrids apareixen formes constants i que això s'esdevé també per a totes les combinacions dels caràcters associats. Segons indiquen fins ara tots els experiments, en tots els casos trobem confirmat que només pot obtenir-se una descendència uniforme quan la cèl·lula ou i el pol·len fecundant tenen caràcters iguals, de manera que ambdós estiguin proveïts de materials per crear individus completament similars, com és el cas de la fecundació normal a les espècies pures. Per tant, cal acceptar com a cert que en la producció de formes constants a les plantes híbrides també han d'actuar factors exactament iguals. Com que les diverses formes constants són produïdes per **una** planta, o àdhuc per **una** flor d'una planta, sembla lògic concloure que als ovaris dels híbrids es formen tantes classes de cèl·lu-*

les ou i a les antereres tantes classes de pol.len com formes de combinacions constants són possibles i que aquestes cèl.lules ou i de pol.len tenen una composició interna que concorda amb la de les formes separades.

De fet, és possible demostrar teòricament que aquesta hipòtesi és completament suficient per explicar el desenvolupament dels híbrids en les diverses generacions, si poguéssim alhora suposar que en els híbrids les diferents classes de cèl.lules ou i de pol.len es formen en igual nombre com a mitjana.

A fi efecte de provar experimentalment aquestes suposicions, es va projectar l'experiment que descrivim tot seguit. Dos tipus que eren constantment diferents en la forma de la llavor i en el color de l'albumen es van unir per fecundació.

Si els caràcters diferencials s'indiquen altra vegada per **A, B, a, b**, tenim:

AB, progenitor productor de llavors;
A, forma arrodonida;
B, albumen groc
ab, progenitor productor de pol.len
a, forma angulosa
b, albumen verd

Les llavors fecundades artificialment es van sembrar al costat de diverses llavors d'ambdues soques originals i es van triar els exemplars més vigorosos per verificar encreuaments recíprocs. Es van fecundar:

1. Els híbrids amb el pol.len **AB**.
2. Els híbrids amb el pol.len **ab**.
3. **AB** amb el pol.len dels híbrids.
4. **ab** amb el pol.len dels híbrids.

En cada un d'aquests quatre experiments es van fecundar totes les flors de tres plantes. Si la teoria anterior és correcta, es desenvoluparan a partir de les cèl.lules ou híbrides i dels grans de pol.len de les formes **AB, Ab, aB, ab** i es combinaran de la manera següent:

1. Les cèl.lules ou **AB, Ab, aB, ab** amb les cèl.lules de pol.len **AB**.
2. Les cèl.lules ou **AB, Ab, aB, ab** amb les cèl.lules de pol.len **ab**.
3. Les cèl.lules ou **AB** amb les cèl.lules de pol.len **AB, Ab, aB, ab**.
4. Les cèl.lules ou **ab** amb les cèl.lules de pol.len **AB, Ab, aB, ab**.

De cada un d'aquests experiments podran resultar només les formes següents:

1. **AB, ABb, AaB, AaBb.**
2. **AaBb, Aab, aBb, ab.**
3. **AB, ABb, AaB, AaBb.**
4. **AaBb, Aab, aBb, ab.**

Si, a més a més, les diverses formes de cèl·lules ou i de pol·len dels híbrids apareguessin en igual nombre, en valor mig, en cada experiment, les quatre combinacions assenyalades haurien de presentar la mateixa proporció entre elles. Tanmateix, no era d'esperar una concordança perfecta en les relacions numèriques, ja que en cada fecundació, fins i tot en els casos normals, algunes cèl·lules ou no es van desenvolupar o es van morir més tard i àdhuc moltes llavors ben formades no van germinar quan van ser sembrades. La suposició anterior està limitada també pel fet que no requereix que la formació d'un nombre igual dels diferents tipus de cèl·lules ou i de pol·len en cada híbrid es compleixi amb exactitud matemàtica, encara que requereixi aquesta igualtat.

*El principal objectiu del primer i segon experiments era poder provar la composició de les cèl·lules ou dels híbrids, mentre que el tercer i quart experiments es van fer per decidir la composició de les cèl·lules del pol·len. Com ho indica la demostració anterior, el primer i el tercer experiments havien de donar precisament les mateixes combinacions que el segon i el quart i fins i tot el segon any el resultat havia de ser parcialment visible en la forma i el color de les llavors fecundades artificialment. En el primer i tercer experiments, els caràcters dominants de la forma i el color, **A** i **B**, apareixen en cada unió i són en part constants i en part formen una unió híbrida amb els caràcters recessius **a** i **b**, de manera que han d'imprimir llurs peculiaritats a totes les llavors. Per tant, totes les llavors han de ser rodones i grogues, en el cas que la teoria fos justificada. En el segon i quart experiments, d'altra part, una unió és híbrida en la forma i el color i en conseqüència les llavors són rodones i grogues; l'altra és híbrida en la forma, però és constant en el caràcter recessiu del color, de manera que les llavors són rodones i verdes; la tercera és constant en el caràcter recessiu però és híbrida en el color, per tant les llavors són anguloses i grogues; la quarta és constant en ambdós caràcters recessius, de manera que les llavors són anguloses i verdes. Aleshores, en aquests dos experiments eren d'esperar quatre classes de llavors, és a dir: rodones i grogues, rodones i verdes, anguloses i grogues, anguloses i verdes.*

La collita va acomplir exactament aquestes previsions. Hom va obtenir:

*primer experiment: 98 llavors exclusivament rodones i grogues;
tercer experiment: 94 llavors exclusivament rodones i grogues;
segon experiment: 31 llavors rodones i grogues, 26 rodones i verdes, 27 anguloses i grogues, 26 anguloses i verdes;
quart experiment: 24 llavors rodones i grogues, 25 rodones i verdes, 22 anguloses i grogues, 26 anguloses i verdes.*

Ara gairebé ja no es pot dubtar de l'èxit de l'experiment; la generació vinent ha de subministrar la prova definitiva. De les llavors sembrades van resultar en el primer experiment 90 plantes i en el tercer 87 plantes que van fructificar, amb els resultats següents:

1. ^o Exp.	3. ^o Exp.	
20	25	llavors rodones i grogues AB

1. ^r Exp.	3. ^r Exp.	
23	19	llavors rodones i grogues o verdes ABb
25	22	" " o anguloses verdes AaB
22	21	" " o anguloses, verdes o grogues AaBb

En el segon i el quart experiments, les llavors rodones i grogues van donar plantes amb llavors rodones o anguloses, grogues o verdes, **AaBb**.

De les llavors rodones i verdes van resultar plantes amb llavors rodones o anguloses verdes, **AaB**.

Les llavors anguloses grogues van donar plantes amb llavors anguloses grogues o verdes, **ABb**.

Malgrat que en aquests dos experiments probablement algunes llavors no van germinar, les xifres de l'any anterior no van quedar afectades, ja que cada classe de llavors va donar plantes que, pel que fa a llurs llavors, eren iguals entre elles i diferents de les altres. Aleshores, els resultats van ser:

2. ⁿ Exp.	4. ^a Exp.	
31	24	llavors de la forma AaBb
26	25	" " " " Aab
27	22	" " " " aBb
26	27	" " " " ab

En tots els casos, per tant, van aparèixer totes les formes que exigia la teoria i quasi en igual nombre.

En un experiment posterior es va experimentar amb els caràcters del color de la flor i de la longitud de la tija i es va fer la selecció de manera que, el tercer any de l'experiment, cada caràcter havia d'aparèixer en la meitat de totes les plantes, si la teoria anterior fos certa. **A**, **B**, **a**, **b** es van emprar altra vegada com a indicadors dels diferents caràcters:

- A**, flors de color roig violaci
- B**, tija llarga
- a**, flors blanques
- b**, tija curta

La forma **Ab** es va fecundar amb **ab**, la qual cosa va originar l'hibrid **Aab**. A més a més, **aB** es va fer fecundar per **ab**, obtenint-se l'hibrid **aBb**. El segon any, per fecundació ulterior, es va emprar l'hibrid **Aab** com a forma paterna productora de llavors i l'hibrid **aBb** com a productor de pol·len.

Llavor paterna, **Aab** Pol·len patern, **aBb**

Cèl·lules ou possibles, **Ab**, **ab** Cèl·lules del pol·len, **aB**, **ab**

La fecundació de les cèl·lules ou pel pol·len havia de donar quatre combinacions possibles, és a dir:

$AaBb + aBb + Aab + ab$

D'on es dedueix que, segons la teoria anterior, de totes les plantes, el tercer any de l'experiment:

la meitat havien de tenir flors de color roig violaci (**Aa**) classes 1, 3
 " " " " " flors blanques (**a**) classes 2, 4
 " " " " " una tija llarga (**Bb**) classes 1, 2
 " " " " " una tija curta (**b**) classes 3, 4

De les 45 fecundacions realitzades el segon any van obtenir-se 187 llavors, de les quals només 166 van assolir la fase de floració el tercer any, i les diverses classes van donar els resultats següents:

Classe	Color de les flors	Tija
1	roig violaci	llarg 47 vegades
2	blanc	llarg 40 "
3	roig violaci	curt 38 "
4	blanc	curt 41 "

Per tant, va aparèixer:

el color roig violaci de les flors (**Aa**) en 85 plantes
 el color blanc de les flors (**a**) en 81 plantes
 la tija llarga (**Bb**) en 87 plantes
 la tija curta (**b**) en 79 plantes

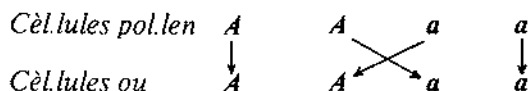
També es van fer experiments a petita escala per als caràcters de la forma del llegum, el color del llegum i la posició de les flors i els resultats obtinguts concorden plenament. Totes les combinacions possibles per unió dels caràcters diferencials van aparèixer, com s'esperava, en nombre quasi igual.

Per tant, s'ha confirmat experimentalment la teoria segons la qual els híbrids del pèsol formen cèl·lules ou i de pol·len que representen, per llur constitució, totes les formes constants que resulten de la combinació dels caràcters aplegats en la fecundació en nombre igual.

Les diferències de forma en la descendència dels híbrids, com les proporcions respectives dels nombres que representen a les observacions, s'expliquen prou bé amb el principi esmentat. El cas més senzill és el de la sèrie de desenvolupament de cada parell de caràcters diferencials. Aquesta sèrie la representa l'expressió $A + 2Aa + a$, on **A** i **a** representen les formes amb caràcters diferencials constants i **Aa** la forma híbrida de tots dos. Tres classes diferents comprenen quatre individus, en la formació dels quals les cèl·lules ou i de pol·len verifiquen, en valor mig, la fecundació amb la mateixa freqüència, de manera que cada forma es presenta dues vegades, ja que es formen quatre individus. Per tant, participen en la fecundació

les cèl.lules de pol.len $A + A + a + a$
 les cèl.lules ou $A + A + a + a$

Aleshores, només és qüestió d'atzar quina de les dues classes de pol.len s'unirà amb una cèl.lula ou determinada. Després, d'acord amb la llei de probabilitats, s'esdevindrà sempre, quan es faci el promig de molts casos, que cada forma de pol.len, A i a , s'unirà amb la mateixa freqüència amb cada forma de cèl.lula ou, A i a ; aleshores, una de les dues cèl.lules de pol.len es trobarà, en la fecundació, amb la cèl.lula ou A i l'altra amb una cèl.lula ou a i, de la mateixa manera, una cèl.lula de pol.len a s'unirà amb una cèl.lula ou A i l'altra amb una cèl.lula ou a .



El resultat de la fecundació es pot veure més clar si escrivim en forma de fraccions els símbols de les cèl.lules ou i de pol.len que s'apleguen, els de les cèl.lules de pol.len al numerador i els de les cèl.lules ou al denominador.

Tenim, llavors

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

Les cèl.lules ou i de pol.len, en el primer i quart termes, són de la mateixa classe i, per tant, el producte de la unió ha de ser constant, és a dir: A i a ; en el segon i tercer termes, d'altra part, torna a esdevenir-se la unió dels dos caràcters que diferencien les soques i, per tant, les formes resultants d'aquesta fecundació són idèntiques a les de l'hibrid del qual procedeixen. Es verifica per tant, una **hibridació repetida**. Així s'explica el fet remarcable d'hibrids que són capaços de produir, a més a més de les dues formes paternes, una descendència igual als propis hibrids; A/a i a/A donen ambdós la mateixa unió Aa , ja que, com s'ha dit abans, no afecta el resultat de la fecundació quin és dels dos caràcters el que es troba en el pol.len o en l'ou. Per tant, podem escriure

$$\frac{A}{A} + \frac{A}{a} + \frac{a}{A} + \frac{a}{a} = A + 2Aa + a$$

Així es representa el resultat mig de l'autofecundació dels hibrids quan s'apleguen dos caràcters diferencials. No obstant, a les flors i a les plantes individuals, les proporcions amb les quals apareixen les formes de les sèries poden experimentar fluctuacions considerables. A més del fet que el nombre de vegades que ambdues classes de cèl.lules ou es presenten en els vasos de les llavors només pot considerar-se igual en mitjana, queda a l'atzar quina de les dues classes de pol.len pot fecundar a una cèl.lula ou determinada. Per aquesta raó, els diversos valors han d'experimentar forçosament fluctuacions i àdhuc són possibles casos extrems, com els ja assenyalats en tractar dels experiments sobre la forma de la llavor i el color de l'albumen. Les vertaderes proporcions numèri-

ques només poden deduir-se del promig obtingut sumant tants valors individuals com sigui possible; quan més gran sigui el nombre de valors, menors seran els efectes de l'atzar.

La sèrie de desenvolupament per als híbrids, quan s'uneixen dos caràcters diferencials, conté, per a 16 individus, nou formes diferents, és a dir:

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

Entre els caràcters diferencials de les soques originals, *Aa* i *Bb*, són possibles quatre combinacions constants i, per tant, els híbrids donen les formes corresponents de cèl.lules ou i de pol.len *AB*, *Ab*, *aB*, *ab* i cadascuna figurarà una mitjana de quatre vegades en la fecundació, ja que la sèrie comprèn 16 individus. Per tant, els participants en la fecundació són:

$$\text{Cèl.lules de pol.len: } AB + AB + AB + AB + Ab + Ab + Ab + Ab + aB + aB + aB + aB + ab + ab + ab + ab.$$

$$\text{Cèl.lules ou } AB + AB + AB + AB + Ab + Ab + Ab + Ab + aB + aB + aB + aB + ab + ab + ab + ab.$$

En el procés de la fecundació, cada forma de pol.len s'uneix, en mitjana, amb igual freqüència amb cada forma de cèl.lula ou, de manera que cada una de les cèl.lules de pol.len *AB* s'uneix una vegada amb una de les formes de cèl.lules ou *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*. Exactament igual, la resta de les formes de cèl.lula de pol.len, *Ab*, *aB*, *ab*, s'uneixen amb totes les altres cèl.lules ou. S'obté, aleshores:

$$\begin{array}{cccccccc} \frac{AB}{AB} & + & \frac{AB}{Ab} & + & \frac{AB}{aB} & + & \frac{AB}{ab} & + & \frac{Ab}{AB} & + & \frac{Ab}{Ab} & + & \frac{Ab}{aB} & + & \frac{Ab}{ab} \\ + & \frac{aB}{AB} & + & \frac{aB}{Ab} & + & \frac{aB}{aB} & + & \frac{aB}{ab} & + & \frac{ab}{AB} & + & \frac{ab}{Ab} & + & \frac{ab}{aB} & + & \frac{ab}{ab} \end{array}$$

o

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

La sèrie de desenvolupament dels híbrids, quan es reuneixen en ells tres classes de caràcters diferencials, es presenta exactament igual. Els híbrids formen vuit classes diferents de cèl.lules ou i de pol.len: *ABC*, *ABc*, *AbC*, *Abc*, *aBC*, *aBc*, *abC*, *abc*; cada forma de pol.len s'uneix altra vegada una mitjana d'una vegada amb cada forma de cèl.lula ou.

Per tant, la llei de la combinació de caràcters diferents, que regeix el desenvolupament dels híbrids, es basa i s'explica mitjançant el principi enunciat, segons el qual els híbrids produeixen cèl.lules ou i cèl.lules de pol.len que repre-

senten en igual nombre a totes les formes constants que resulten de la combinació dels caràcters units en la fecundació.

EXPERIMENTS AMB HÍBRIDS D'ALTRES ESPÈCIES DE PLANTES

L'objectiu de nous experiments ha de ser esbrinar si la llei del desenvolupament descoberta per a *Pisum* es pot aplicar també als híbrids d'altres espècies de plantes. Amb aquest objectiu, s'han iniciat recentment diversos experiments i s'han completat ja dos petits experiments amb espècies de *Phaseolus* que podem descriure ara.

Un experiment realitzat amb *Phaseolus vulgaris* i *Phaseolus nanus* va donar resultats exactament concordants. *Ph. nanus* tenia, a més de la tija curta, llegums verds simplement bufats. D'altra part, *Ph. vulgaris* tenia una tija de 3 a 3'5 metres d'alçada i llegums de color groc amb estrenyiments en arribar a la saó. Les proporcions numèriques d'adaptació de les diferents formes, en generacions distintes, van ser les mateixes que en el cas *Pisum*. El desenvolupament de les combinacions constants també va seguir la llei de la combinació simple de caràcters, exactament com en el cas de *Pisum*. Hom va obtenir:

COMBINACIONS CONSTANTS	TIJA	COLOR DELS LLEGUMS NO MADURS	FORMA DELS LLEGUMS MADURS
1	llarga	verd	bufats
2			amb estrenyiments
3		groc	bufats
4			amb estrenyiments
5	curta	verd	bufats
6			amb estrenyiments
7		groc	bufats
8			amb estrenyiments

El color verd del llegum, la forma bufada i la tija llarga van ser, com en el cas de *Pisum*, caràcters dominants.

Un altre experiment amb dues espècies molt diferents de *Phaseolus* només va donar un resultat parcial. *Phaseolus nanus*, L., que va servir a tall de progenitor productor de les llavors, és una espècie perfectament constant, amb flors blanques, raïms curts i llavors petites i blanques, dins els llegums rectes, bufats i llisos; com a progenitor productor del pol·len es va emprar *Ph. multiflorus*, W., amb una tija llarga i voluble, flors roig porpa en penjolls molt llargs, llegums rugosos en forma de falç i ganxuts i llavors grans amb taques i esquitxos negres sobre un fons color de préssec vermell.

Els híbrids s'assemblaven més al progenitor productor del pol·len, però el color de les flors era menys intents. Llur fecunditat va ser molt limitada: de 17 plantes, que van donar en conjunt molts centenars de flors, només es va obtenir un total de 49 llavors. Aquestes llavors eren d'una grandària mitjana, tacades i exquixades com les de **Ph. multiflorus**, alhora que el color de fons no va presentar una diferència sensible. L'any següent es van criar 44 plantes d'aquestes llavors, de les quals només 31 van arribar a la fase de floració. Els caràcters de **Ph. nanus**, tots els quals s'havien quedat latents als híbrids, van reaparèixer en diverses combinacions; llur proporció, tanmateix, amb relació a les plantes dominants, va fluctuar necessàriament molt, a causa del petit nombre de plantes provades. Per a alguns caràcters, com ara la tija i la forma de la llavor, va ser quasi exactament d'1 a 3, com en el cas de **Pisum**.

Encara que els resultats d'aquest experiment van ser insignificants pel que fa a la determinació del nombre relatiu amb el qual apareixen les formes diferents, en canvi es va presentar una modificació remarcable del color de les flors i les llavors dels híbrids. Hom sap que en **Pisum** els caràcters del color de la flor i de la llavor no varien a la primera generació ni a les següents i que la descendència dels híbrids mostra exclusivament un o l'altre dels caràcters de les soques originals. En l'experiment que considerem s'esdevé una altra cosa. Les flors blanques i el color de les llavors de **Ph. nanus** van aparèixer, és cert, ben aviat en la primera generació dels híbrids en una sola de les 31 plantes, però les restants van desenvolupar un color variable de les flors, de diversos tons de roig porpra a violaci pàl·lid. El color de la coberta de les llavors era tant variat com el de les flors. No es va poder considerar cap planta com a completament fèrtil; moltes no van donar cap fruit; d'altres només van donar fruit les flors tardanes i no van madurar. Només es van obtenir llavors desenvolupades de 15 plantes. La tendència més gran vers l'esterilitat era en les formes amb flors predominantment roges, ja que només 4 plantes de 16 van donar llavors madures. Tres d'aquestes plantes van donar llavors d'un tipus semblant al de **Ph. multiflorus**, però amb un color de fons més o menys pàl·lid; la quarta planta només va produir una llavor de color terrós uniforme. Les formes amb flors de color predominantment violaci van donar llavors terroses, negres terroses o completament negres.

L'experiment va continuar durant dues generacions més amb circumstàncies igualment desfavorables, ja que fins i tot en la descendència de plantes bastant fèrtils van aparèixer altra vegada algunes que eren menys fèrtils o àdhuc completament estèrils. Després no es va presentar altres colors de les flors i les llavors que fossin diferents dels esmentats abans. Les formes que a la primera generació dels híbrids contienien un o més caràcters recessius van romandre, pel que fa a aquests caràcters, constants sense excepció. També entre les plantes que posseïen flors violàcies i llavors terroses o negres, algunes no van tornar a variar en aquests caràcters a la generació següent; una gran part, tanmateix, va donar, al costat d'una descendència exactament igual a elles mateixes, algunes flors i llavors blanques. Les plantes de flors roges van ser tan poc fèrtils que no es pot dir res amb certesa respecte del desenvolupament ulterior.

Malgrat els nombrosos factors pertorbadors que es van presentar durant les

observacions, aquest experiment va demostrar que el desenvolupament dels híbrids, respecte als caràcters que es refereixen a la forma de les plantes, segueix les mateixes lleis que en *Pisum*. Quant als caràcters del color, sembla certament difícil percebre una concordància substancial. A més del fet que de la unió d'una coloració blanca i porpra resulta una sèrie completa de colors, del porpra al violaci pàl·lid i blanc, és remarcable la circumstància que, entre 31 plantes que van florir, solament una va rebre el caràcter recessiu color blanc, mentre que en *Pisum* aquest fet s'esdevé una mitjana d'una planta de cada quatre.

No obstant, fins i tot aquests resultats enigmàtics poden explicar-se mitjançant la llei que regeix *Pisum* si suposem que el color de les flors i de les llavors de *Ph. multiflorus* és una combinació de dos o més colors completament independents, que actuen individualment com qualsevol altre caràcter constant de la planta. Si el color de la flor *A* fos una combinació de caràcters independents $A_1 + A_2 + \dots$ que formessin el color porpra pur, llavors, per fecundació amb el caràcter diferencial, color blanc *a*, es produirien les unions híbrides $A_1, a + A_2, a + \dots$ la qual cosa passaria també amb el color de les cobertes de les llavors. Segons la suposició anterior, cada una d'aquestes unitats de colors híbrids serà independent i, per tant, es desenvoluparà del tot independentment de les altres. Si, per exemple, $A = A_1 + A_2$, els híbrids d' A_1, a i A_2, a formen les sèries de desenvolupament

$$A_1 + 2A_1, a + a \qquad A_2 + 2A_2, a + a$$

Els membres d'aquesta sèrie poden intervenir en nou combinacions diferents, cada una de les quals determina un altre color

$1 A_1, A_2$	$2 A_1, a A_2$	$1 A_2, a$
$2 A_1, A_2, a$	$4 A_1, a A_2, a$	$2 A_2, a a$
$1 A_1, a$	$2 A_1, a a$	$1 a a$

Les xifres assenyalades per a les distintes combinacions també indiquen quantes plantes de cada color formen la sèrie. Com que el total és 16, el conjunt dels colors està distribuït entre 16 plantes, però, com es pot veure en la sèrie, en proporcions desiguals.

Si el desenvolupament del color s'esdevingués realment d'aquesta manera, tindriem una explicació per al cas descrit abans, és a dir, que les flors blanques i el color de la coberta de les llavors, blanc també, aparegui només una vegada en 31 plantes de la primera generació. Aquest color només surt una vegada a la sèrie i, per tant, només pot desenvolupar-se una mitjana d'una sola vegada cada 16 i si fossin amb tres caràcters de color sortiria una sola vegada cada 64 plantes.

No obstant, cal recordar que l'explicació suggerida es basa en una simple hipòtesi, fonamentada únicament pel resultat, molt imperfecte, de l'experiment

que hem descrit. Encara més, caldrà seguir el desenvolupament del color en els híbrids mitjançant experiments semblants, ja que és probable que així es pugui escatir el significat de l'extraordinària varietat de colors de les nostres flors ornamentals.

Ara per ara, poca cosa sabem amb seguretat, sinó que el color de les flors, en la major part de plantes ornamentals, és un caràcter extremadament variable. S'ha dit sovint que l'estabilitat de l'espècie ha estat molt alterada, àdhuc completament, pel conreu i, per tant, hi ha una tendència a considerar el desenvolupament de les formes conreades com una qüestió d'atzar per a la qual no hi ha regles; en realitat, el color de les plantes pot ser citat com un exemple de gran inestabilitat. No és clar, tanmateix, perquè la simple transferència al sòl del jardí ha de comportar una revolució tan completa i persistent a l'organisme de la planta. Ningú no defensarà seriosament que el desenvolupament de les plantes a l'aire lliure segueix lleis diferents que en un jardí. En un cas i l'altre, han de tenir lloc intercanvis de tipus si s'alteren les condicions de vida i l'espècie posseeix la capacitat d'adaptar-se al nou ambient. Hom pot acceptar que el conreu afavoreixi l'aparició de noves varietats i que el treball humà hagi originat moltes varietats que en condicions naturals es perdrien; però no està justificat suposar que la tendència a la formació de varietats augmenti tan extraordinàriament que l'espècie perdi ràpidament l'estabilitat i que la descendència divergeixi en una sèrie infinita de formes molt variables. Si el canvi de condicions fos l'única causa de la variabilitat, caldria esperar que les plantes conreades, que fa segles creixen en condicions quasi idèntiques, haguessin assolit altra vegada la constància. No és així, com se sap, ja que precisament és en aquestes circumstàncies on es troben no només les formes més variades, sinó també les més variables. Només les lleguminoses, com *Pisum*, *Phaseolus*, *Lens*, els òrgans de fecundació de les quals estan protegits per la quilla, constitueixen una excepció remarcable. Àdhuc en aquest cas s'han originat nombroses varietats durant el període de cultiu, superior als 1.000 anys, en les condicions més variades; no-gensmenys, conserven una estabilitat tan gran com la de les espècies salvatges.

És molt probable que, pel que fa a la variabilitat de les plantes de conreu, existeixi un factor en el qual fins ara no hem parat gaire esment. Uns quants experiments ens obliguen a concloure que les nostres plantes de conreu, llevat d'unes poques, són **membres de diferents sèries d'híbrids**, el desenvolupament ulterior dels quals, segons una llei, varia i és interromput per encreuaments **inter se** sovint. Cal no oblidar que les plantes de conreu, en general, es cultiven en gran nombre, unes a la vora de les altres, és a dir, en les condicions més favorables per a la fecundació recíproca entre les varietats presents dins la mateixa espècie. La probabilitat d'aquesta circumstància és incrementada perquè dins el gran desplegament de formes variables sempre s'hi troben exemplars aïllats que romanen constants en un caràcter o l'altre, després d'eliminar curosament la influència estranya. Aquestes formes, precisament, es comporten com les que ja se sap que són membres de la sèrie de l'híbrid compost. També pel que fa al caràcter més susceptible de tots, el color, un observador curós no pot oblidar que en les distintes formes la inclinació al canvi es presenta en graus molt diversos. Entre les plantes originades per **una** fecundació espontània hi ha sovint algunes

plantes la descendència de les quals varia àmpliament en la constitució i la disposició dels colors, mentre que la d'altres plantes mostra poques diferències i, entre moltes, es presenten exemplars aïllats que transmeten el color de les flors invariable a llurs descendents. Les espècies cultivades de *Dianthus* és un cas molt instructiu. Un exemplar de flors blanques de *Dianthus caryophyllus*, que provenia d'una varietat de flors blanques, va ser tancat durant el període de floració en un hivernador; les nombroses llavors que va donar van produir plantes de flors completament blanques. Un resultat semblant es va obtenir en una subespècie, amb flors roges una mica tenyides de violaci, i en una de flors blanques faixades de roig. Tanmateix, moltes altres plantes que també van protegir-se van donar descendència amb una coloració més o menys variada i marcada.

Qui es dediqui a estudiar el color que resulta de fecundacions semblants a les plantes ornamentals no és difícil que quedi convençut que en aquest cas també el desenvolupament segueix una llei definida, que possiblement es concreti en la combinació de diversos caràcters de color independents.

OBSERVACIONS FINALS

És interessant comparar les observacions realitzades en l'estudi de *Pisum* amb els resultats aconseguits en llurs recerques per les dues autoritats en aquest camp del coneixement, Kölreuter i Gärtner. Segons tots dos, o els híbrids presenten en llur aparença una forma intermèdia de les espècies originals, o s'assemblen molt a un dels dos tipus i, de vegades, quasi no es poden distingir d'aquest original. A partir de les llavors solen formar-se, si la fecundació es va efectuar amb llur propi pol.len, diverses formes que difereixen del tipus normal. En general, la majoria dels individus obtinguts d'una mateixa fecundació conserven la forma híbrida, mentre que uns pocs s'assemblen més al progenitor productor de les llavors i alguns s'assemblen al progenitor productor del pol.len. No obstant, no s'esdevé així en tots els híbrids sense excepció. De vegades, part de la descendència s'assembla més a una de les soques d'origen i l'altra part a l'altra soca, o bé tota la descendència es decanta cap una o altra soca; en altres casos es conserva perfectament igual a l'híbrid i la descendència roman constant. Els híbrids de les varietats es comporten com els híbrids de les espècies, però posseeixen una variabilitat de forma molt més gran i una tendència més pronunciada a revertir vers els tipus originals.

Pel que fa a la forma dels híbrids i llur desenvolupament, en general, hi ha una concordància inconfusible amb les observacions fetes en *Pisum*. No és aquest el cas de les excepcions esmentades. Gärtner confessa que la determinació exacta de la conseqüència més gran d'una forma a una o altra de les dues espècies originals comporta sovint grans dificultats, que depenen en gran part del punt de vista subjectiu de l'observador. Una altra circumstància pot contribuir a fer els resultats tan fluctuants i incerts, malgrat una observació i una diferenciació curoses al màxim. Hom va emprar, per als experiments, principalment plantes que es consideren bones espècies i es diferencien per nombrosos caràcters. A més dels caràcters ben definits, per als quals la qüestió és la sem-

blanca més gran o més petita, també cal tenir en compte caràcters que sovint és difícil definir verbalment, però, com ho sap qualsevol especialista en plantes, poden donar a les formes un aspecte peculiar. Si s'accepta que el desenvolupament de l'hibrid segueix la llei vàlida en *Pisum*, en cadascun dels experiments distints la sèrie ha de contenir moltes formes, ja que el nombre de termes, com se sap, augmenta amb el nombre de caràcters diferencials segons les potències de tres. Un nombre relativament petit de plantes experimentals donarà, per tant, uns resultats que només poder ser aproximadament correctes i que poden fluctuar considerablement en casos aïllats. Si, per exemple, les dues soques originals difereixen en 7 caràcters i es van cultivar 100 o 200 plantes a partir de llavors de llurs híbrids per determinar el grau de relació de la descendència, hom pot veure fàcilment la incertesa de la decisió, ja que per a 7 caràcters diferencials la sèrie combinatòria conté 16.384 individus amb 2.187 formes diferents; en un cas pot predominar una relació i en un altre una relació diferent, segons l'atzar presenti una forma o l'altra a l'observador en la major part dels casos.

Si, a més a més dels caràcters diferencials, apareixen alhora caràcters **dominants** que es transmeten sencers o quasi sense canvis als híbrids, aleshores entre els termes de les sèries de desenvolupament predominarà sempre el progenitor que tingui un nombre més gran de caràcters dominants. En l'exemple de *Pisum*, on hi havia tres classes de caràcters diferencials, tots els dominants pertanyien al progenitor productor de les llavors. Malgrat que la composició interna dels termes de la sèrie els aproximava igualment a tots dos progenitors originals, en aquest experiment el tipus del progenitor productor de les llavors va predominar tant que de les 64 plantes de la primera generació n'hi havia 54 que s'assemblaven exactament a aquest progenitor o només diferien en un caràcter. Ja es veu la dificultat, en certes circumstàncies, que presenta la deducció, a partir de les semblances de l'hibrid, de conclusions sobre la seva naturalesa interna.

Segons menciona Gärtner, en els casos en els quals el desenvolupament va ser regular, no desapareixien les dues espècies originals en la descendència dels híbrids i només s'hi assemblaven uns pocs individus. Amb sèries de desenvolupament molt extenses no pot esdevenir-se cap altra cosa. Per exemple, amb 7 caràcters diferencials entre més de 16.000 individus descendents dels híbrids, cada una de les dues espècies originals només apareixeria una sola vegada. És, per tant, molt difícil trobar-los entre un petit nombre de plantes experimentals; podem, tanmateix reconèixer l'aparició en la sèrie amb alguna probabilitat d'unes poques formes que s'hi assemblen.

Ens trobem amb una **diferència essencial** en els híbrids que romanen constants en llur progènie i que es propaguen com a vertaderes espècies pures. Segons Gärtner, pertanyen a aquesta classe **els híbrids remarcablement fèrtils, *Aquilegia atropurpurea canadensis*, *Lavatera pseudolbia thuringica*, *Geum urbano-rivale* i alguns híbrids de *Dianthus*, i, segons Wichura, alguns híbrids del salze.** Per a la història de l'evolució de les plantes aquest fet és especialment important, ja que els híbrids constants es converteixen en noves espècies. La idoneïtat dels fets la garanteixen eminents observadors i no en podem dubtar. Gär-

ner va poder seguir *Dianthus Ameria deltoides* fins la tercera generació, ja que es va propagar regularment al jardí.

En *Pisum* es va demostrar experimentalment que els híbrids formen cèl·lules ou i de pol·len de classes diferents i que en això rau la variabilitat de la descendència. Per a altres híbrids, la descendència dels quals es comporta de forma similar, també podem suposar una causa semblant; d'altra part, per als caràcters que romanen constants, sembla justificat suposar que llurs cèl·lules reproductores són totes iguals i coincideixen amb la cèl·lula fundadora de l'hibrid. Segons alguns fisiòlegs d'anomenada, en la propagació de les fanerògames s'uneixen una cèl·lula de pol·len i una cèl·lula ou formant una sola cèl·lula, que és capaç, per assimilació i formació de noves cèl·lules, de convertir-se en un organisme independent. Aquest desenvolupament segueix una llei constant, que es basa en la composició material i la disposició dels elements que es troben a la cèl·lula en unió vivificant. Si les cèl·lules reproductores són de la mateixa classe i coincideixen amb la cèl·lula fundadora de la planta mare, el desenvolupament del nou individu seguirà la mateixa llei que regeix per a la planta mare. Si, per atzar, una cèl·lula ou s'unís amb una cèl·lula de pol·len **dissimilar**, haurem de suposar que entre els elements d'ambdues cèl·lules, que determinen caràcters oposats, s'assoleix un cert compromís. La cèl·lula composta resultant es converteix en la fundadora d'un organisme híbrid, el desenvolupament del qual segueix necessàriament un esquema diferent del de cada una de les espècies originàries. Si es considera que el compromís és total, en el sentit que l'embrió híbrid es forma a partir de dues cèl·lules similars, en les quals les diferències s'acomoden **enterament i permanent** unes a les altres, hom conclou que els híbrids, com qualsevol altra espècie de planta estable, es reproduïxen completament en llur descendència. Les cèl·lules reproductores que es formen en els vasos de llurs llavors i a les anteres són d'una classe i concorden amb la cèl·lula composta fundadora.

Pel que fa als híbrids la descendència dels quals és **variable**, potser es podrà suposar que entre els elements diferencials de l'ou i del pol·len es presenta també un compromís, en el sentit que és possible la formació d'una cèl·lula fundadora de l'hibrid; però, no obstant, la disposició dels elements en conflicte és només temporal i no persisteix durant tota la vida de la planta híbrida. Com que en l'hàbit de la planta no es perceben canvis durant tot el seu període vegetatiu, haurem de suposar que això és causat perquè els elements diferencials només es deslliuren de la unió forçada en desenvolupar-se les cèl·lules fecundadores. En la formació d'aquestes cèl·lules participen tots els elements existents, els quals es comporten d'una manera extremadament lliure i equivalent, en virtut de la qual només els elements diferencials es separen els uns dels altres. Així poden formar-se tantes classes de cèl·lules ou i de pol·len com combinacions són possibles dels elements formatius.

El paper que hem atribuït a una **unió permanent o temporal** dels elements cel·lulars diferents, per explicar la diferència essencial en el desenvolupament dels híbrids, naturalment, només pot considerar-se a tall d'hipòtesi, la qual, per manca de dades precises, caldrà ara examinar amb tota cura. L'opinió expres-

sada es justifica una mica amb les proves aportades per **Pisum**, segons les quals el comportament de cada parell de caràcters diferencials, en la unió híbrida, és independent de les altres diferències entre les dues plantes originals i, a més a més, pel fet que l'híbrid produeixi precisament tantes classes de cèl·lules ou i de pol·len com combinacions possibles existeixen de formes constants. Els caràcters diferencials de dues plantes poden, finalment, dependre només de diferències en la composició i aplegaments dels elements que existeixin en les cèl·lules fundadores de les plantes en interacció vital.

Àdhuc la validesa de la llei formulada per a **Pisum** requereix encara confirmació i caldrà repetir els experiments més importants, per exemple els relacionats amb la composició de les cèl·lules fecundadores dels híbrids. Un tret diferencial pot escapar a l'observació d'un sol investigador, la qual cosa pot semblar sense importància, però després es pot acumular de tal manera que no es pugui ignorar en el resultat final. També cal decidir, sobretot experimentalment, si els híbrids variables d'altres espècies respecten una concordància completa. Mentrestant, podem suposar que en els punts materials és difícil que es presenti alguna diferència essencial, ja que no és dubtosa la unitat en el pla de desenvolupament de la vida orgànica.

Per acabar, cal esmentar especialment els experiments realitzats per Kölreuter, Gärtner i altres pel que fa a la **transformació d'una espècie en una altra per fecundació artificial**. S'ha donat una importància particular a aquests experiments i Gärtner reconeix que són «dels més difícils de tots en hibridació».

Perquè una espècie **A** es transformi en l'espècie **B**, ambdues han d'unir-se per fecundació i els híbrids resultants han de fecundar-se aleshores amb el pol·len de **B**; llavors, dels diferents descendents formats, es trien els més estretament relacionats amb **B** i es fecundaran altra vegada amb pol·len **B** i així continuament fins que, al capdavant, s'arribi a una forma que sigui com **B** i amb descendència constant. Mitjançant aquest procés hom canviarà l'espècie **A** per l'espècie **B**. Gärtner només ha realitzat trenta d'aquests experiments, amb plantes del gènere **Aquilegia**, **Dianthus**, **Geum**, **Lavatera**, **Lychnis**, **Malva**, **Nicotiana** i **Oenothera**. El període de transformació no va ser igual per a totes les espècies. Mentre que en alguns casos n'hi va haver prou amb una triple fecundació, en altres va caldre repetir-la cinc o sis vegades i fins i tot en la mateixa espècie es van observar fluctuacions en diversos experiments. Gärtner va atribuir aquestes diferències al «poder específic pel qual una espècie, durant la reproducció, efectua el canvi i transformació dels tipus materns, pot variar considerablement en les diferents plantes i que, per tant, també han de variar els períodes que necessita una espècie per transformar-se en una altra, així com també el nombre de generacions, de manera que aquesta transformació s'assoleix en unes espècies en més generacions i en menys en altres espècies». A més, el mateix observador remarca «que aquests experiments de transformació depenen molt de quin tipus i quin individu s'ha triat per a les transformacions ulteriors».

Hom pot suposar que si en aquests experiments la constitució de les formes fos semblant a la **Pisum** tindriem una explicació molt senzilla per a tot el procés

de transformació. L'hibrid forma tantes classes de cèl.lula ou com combinacions constants dels caràcters aplegats siguin possibles, una de les quals combinacions és sempre de la mateixa classe que la de les cèl.lules de pol.len fecundades. Per tant, en aquests experiments existeix sempre la possibilitat que àdhuc de la segona fecundació puguin resultar una forma constant idèntica a la del progenitor productor del pol.len. Que aquest sigui realment el resultat depèn, en cada cas particular, del nombre de plantes experimentals així com del nombre de caràcters diferencials que s'uneixen en la fecundació. Suposem, per exemple, que les plantes seleccionades per a l'experiment difereixen en tres caràcters i que l'espècie **ABC** ha de transformar-se en una altra espècie **abc** per fecundació repetida amb pol.len d'aquesta darrera; els híbrids que resultin del primer encreuament formen vuit classes diferents de cèl.lules ou, és a dir:

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

Aquestes classes, el segon any d'experimentació, s'uneixen altra vegada amb les cèl.lules de pol.len **abc**, obtenint-se la sèrie

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

Com que la forma **abc** es presenta una vegada en la sèrie de vuit termes és, per tant, poc probable que no es trobi entre les plantes experimentals, àdhuc quan aquestes es cultiven en petit nombre, i hom perfeccionarà la transformació amb una segona fecundació. Si per atzar no apareix, llavors la fecundació ha de repetir-se amb una de les formes més pròximes, **Aabc, ABbc, abCc**. Hom pot veure que aquest experiment ha de perllongar-se tant més **quan més petit sigui el nombre de plantes experimentals i més gran el nombre de caràcters diferencials en les dues espècies originals**; que, a més a més, en la mateixa espècie pot ocórrer fàcilment un retard d'una o fins i tot de dues generacions, com va observar Gärtner. La transformació d'espècies molt divergents només podia, en general, completar-se en cinc o sis anys d'experiments, ja que el nombre de cèl.lules ou diferents que es forma en l'hibrid augmenta proporcionalment a les potències de dos amb el nombre de caràcters diferencials.

Gärtner va trobar, mitjançant experiments repetits, que el període de transformació recíproca no és el mateix en moltes espècies, de manera que freqüentment una espècie **A** pot ser transformada en l'espècie **B** una generació abans que no pas l'espècie **B** en **A**. De manera que és difícil sostenir, com ho fa Kölreuter, que «en els híbrids les dues naturaleses estan perfectament en equilibri». No obstant, no sembla pas que Kölreuter mereixi del tot aquesta crítica, ans que Gärtner no ha tingut en compte un punt material, en el qual ell mateix havia parlat esment en altres casos, és a dir, «que depèn de l'individu que es tria per a la transformació ulterior». S'han realitzat experiments sobre aquest problema amb dues espècies de **Pisum** que han demostrat que, pel que fa a l'elecció dels individus més adients per a fecundacions ulteriors, pot haver-hi una gran diferència segons quina de les dues espècies es transforma en l'altra. Les dues plantes experimentals diferien en cinc caràcters i els de l'espècie **A** eren tots dominants, mentre que els de l'espècie **B** eren tots recessius. Per assolir una transformació

mútua, es fa fecundar *A* amb pol·len de *B* i *B* amb pol·len d'*A*, la qual cosa es va repetir amb tots dos híbrids l'any següent. Del primer experiment, *B/A*, es van obtenir 87 plantes el tercer any per fer la selecció d'individus per a nous encreuaments, els quals es van fer de totes les 32 formes possibles; del segon experiment, *A/B*, es van obtenir 73 plantes, que van concordar completament en hàbit amb la planta progenitora productora del pol·len; en llur composició interna, tanmateix, havien de ser tan variables com les formes dels altres experiments. Per tant, només va ser possible una selecció definida en el primer experiment; en el segon, la selecció es va haver de fer simplement a l'atzar. En el darrer, només una part de les flors es van encreuar amb pol·len *A*, les altres es van deixar perquè es fecundessin soles. En ambdós experiments, de cada cinc plantes seleccionades per a la fecundació van concordar, com es va demostrar l'any de conreu següent, amb el progenitor productor del pol·len:

Primer experiment	Segon experiment	
2 plantes	–	en tots els caràcters
3 plantes	–	en 4 caràcters
–	2 plantes	en 3 caràcters
–	2 plantes	en 2 caràcters
–	1 planta	en 1 caràcter

En el primer experiment, per tant, s'havia completat la transformació; en el segon, que no es va continuar després, haurien estat necessàries, probablement, dues o més fecundacions.

Encara que es presenti freqüentment el cas que els caràcters dominants pertanyin a una o a l'altra de les plantes paternes originals, sempre serà important quina de les dues posseeix més dominants. Si el progenitor productor del pol·len en té la majoria, la selecció de formes per als nous encreuaments serà més insegura que en el cas contrari, la qual cosa implicarà un retard en el període de transformació, si no es considera l'experiment acabat fins que s'hagi assolit una forma que no solament s'assembli exactament a la forma productora del pol·len, sinó que també romangui constant en la seva descendència.

Els resultats d'aquests experiments de transformació van conduir Gärtner a oposar-se a l'opinió dels naturalistes que discuteixen l'estabilitat de les espècies vegetals i creuen en una evolució contínua de les plantes. Gärtner considera que la transformació completa d'una espècie en una altra és una prova indubtable de la fixació de l'espècie dins uns límits fora dels quals no pot canviar. Encara que aquesta opinió no pugui acceptar-se incondicionalment, en els experiments de Gärtner es troba una confirmació remarcable de la suposició ja esmentada respecte de la variabilitat de les plantes cultivades.

Entre les espècies experimentals hi havia plantes de conreu, com ara *Aquilegia atropurpurea* i *canadensis*, *Dyanthus caryophyllus*, *chinensis* i *japonicus*, *Nicotiana rustica* i *paniculata*, i els híbrids entre aquestes espècies no van perdre gens d'estabilitat després de quatre o cinc generacions.

NOTES DELS TRADUCTORS:

El treball original va ser publicat al *Verhandlungen Naturforschenden Vereines*, de Brünn, 4 (1865), *Abhandlungen*, pàg. 3-47, que va aparèixer l'any 1866. La versió catalana s'ha fet a partir de la traducció anglesa de la *Horticultural Society of London* (1901), la qual inclou alguns canvis i aclariments introduïts pel professor W. Bateson.

S'ha respectat l'estil original de Mendel, reflectit en el treball, i només s'han fet alguns petits retocs, a fi i efecte de fer més entenedora la idea fonamental dels treballs de Mendel.

Cal, tanmateix, fer algunes indicacions addicionals: en efecte, quan Mendel parla dels híbrids emprà aquest mot per a designar, d'un mode ampli, la descendència obtinguda de pares que presenten característiques diferents. Segons l'enunciat actual de les lleis de Mendel, els híbrids corresponen a la generació F_1 , men-

tre que els pares representen la generació P; aleshores, la primera generació obtinguda dels híbrids és la F_2 .

Quant a l'experiment 2 (pàg. 225), hom pot remarcar que és un experiment amb tres caràcters, però en Mendel només classifica la descendència per a dos d'aquests caràcters. Bateson creu que la causa d'aquest oblit rau en les característiques de la coberta dels cotilèdons, la qual coberta seria en aquest cas molt gruixuda i opaca i, per tant, no es podia observar el color d'una manera directa, llevat que s'obris o pelés la llavor.

D'altra part, cal fer esment que Bateson, en traduir el mot *angulós* emprat en alemany per Mendel va fer una aproximació lingüística al mot anglès *rugós*, de manera que les dues paraules són utilitzades a la traducció anglesa per designar el mateix caràcter.