

“Max Wichura, Gregor Mendel y los híbridos de sauce”

Pablo Lorenzano
Instituto de Estudios sobre la Ciencia y la Tecnología
Universidad Nacional de Quilmes/
CONICET

1. Introducción

Tanto en el trabajo con el que supuestamente se origina la genética (Mendel, 1865) como en su artículo sobre las hieracias (Mendel, 1869), Gregor Mendel discute los experimentos con sauces realizados por Max Wichura, considerando que los híbridos de sauce se reproducen como puros y alcanzan el estatus de nuevas especies.

El objetivo de este trabajo es presentar un análisis de la obra de Wichura y de su relación con el trabajo de Mendel, a través de las referencias y discusión que de aquél se encuentran en Mendel (1865 y 1869).

2. Contexto problemático y objetivo del trabajo de Wichura

Los denominados “híbridistas” (también llamados “híbridistas de especies” o “criadores de especies”), 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, Linneo acepta esta doctrina y la de allí resultante constancia de las especies. Sin embargo, más tarde Linneo propone una *nueva* versión modificada de la *doctrina de la creación especial*: 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. J.G. Gmelin propuso decidir la cuestión experimentalmente. Kölreuter acepta el reto y presenta, en la creencia en la constancia de las especies, dos clases de fenómenos que mostrarían que Linneo se encontraba en un error: la *reversión* y *transformación* o *transmutación* de los híbridos y la *infecundidad* invariable de las especies híbridas; “reversión” se denomina al hecho de que los descendientes de un híbrido autofecundado, en vez de reproducirse como híbridos, tienen la apariencia de una de las formas originales, es decir, “regresan” a una de las formas originales; 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; por último, se supone que las especies híbridas no son fecundas y, por lo tanto, no pueden perpetuarse como tales (Kölreuter, 1761-1766).

Más tarde, Gärtner resume el conocimiento de su tiempo sobre el tema y reporta los resultados de inúmeros experimentos realizados por él y por otros investigadores (Gärtner, 1849). Allí distingue la vieja versión de la doctrina de la creación especial de la nueva y afirma la primera. Como antes Kölreuter, cree que hay producción artificial de híbridos, pero, a diferencia de éste, cree que también éstos se producen espontáneamente en la naturaleza, aun cuando no se reproduzcan como nuevas especies, debido a que o bien se extinguen, siguiendo un inevitable proceso de decadencia, o bien regresan a una de las formas originales.

Sin embargo, la versión modificada de la creación especial no tuvo sólo oponentes en ese entonces. Wiegmann y Herbert, entre otros, afirman que pueden ser producidas nuevas especies a partir de cruzamientos entre especies previamente existentes (ver Wiegmann, 1828; Herbert, 1837, 1847).

En ese contexto problemático general, Wichura (1817-1866) se decidió a “producir híbridos de sauces mediante fertilización artificial”, con la intención de “aportar el experimento que confirme” la teoría propuesta por su amigo Wimmer, “de cuya corrección él prontamente se había convencido”, de “que una gran parte de las formas dudosas aparecidas en los sauces eran híbridos y no especies” (1853/54, p. 1; 1865, p. 1), así como de aportar a establecer la convicción de que la “solución definitiva” a “la importante cuestión del origen y reproducción de las especies [...] sólo puede ser alcanzada mediante largas series de innumerables experimentos metódicamente realizados” (1865, p. 3).

3. Resultados de sus experimentos con híbridos de sauce

Wichura reporta sus experimentos con sauces, realizados entre 1852 y 1858, en un artículo, “Über künstlich erzeugte Weidenbastarde” (“Sobre híbridos de sauces artificialmente producidos”), publicado en 1853 y reproducido en 1854, y un libro, *Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich, erläutert an den Bastarden der Weiden (La fecundación híbrida en el reino vegetal, aclarada en los híbridos de sauces)*, publicado un año antes de su muerte, en 1865. Intentó comparar sus resultados con los “importantes trabajos” de Kölreuter y Gärtner e inclusive insinuar cómo ponerlos en relación con las opiniones de Darwin sobre el origen de las especies (p. 3).¹ Considera que hay híbridos que se originan tanto espontánea como artificialmente y los clasifica de acuerdo con el número de especies que se unen en él (1865, cap. II); así, los híbridos binarios son entre dos especies; los ternarios entre un híbrido binario y una especie; los cuaternarios entre dos híbridos binarios, o un ternario y una especie; los quintarios entre un ternario y un binario, o entre un cuaternario y una especie; los sexenarios entre un cuaternario y un binario, o entre un quintario y una especie, o entre dos ternarios (§ 8); llegando a reportar incluso un experimento sin éxito de unión octonaria (§ 14). Sus experimentos, realizados no sin esfuerzo y mediante una técnica especial, muestran que la regla de la fecundación híbrida es el fracaso y el éxito la excepción (§ 17): de los 116 experimentos que realizó con sauces, sólo 35 fueron cruces híbridos exitosos. Estos últimos, sin embargo, comprueban que los híbridos de sauces no son –como se había aceptado hasta entonces– infértiles (1865, p. 2), y que cuando son fértiles incluso poseen la capacidad de reproducirse como tales (§ 23). En esos casos, y mediante fertilización repetida del híbrido a través de las sucesivas generaciones con el polen de una de las especies paternas, podría llegar a obtenerse la “transmutación de una especie en otra”, ya reportada por Kölreuter y Gärtner, y que él, de haber tenido más tiempo, también hubiera conseguido (§ 22). No encontró, sin embargo, en sus experimentos

casos de “reversión”, a una u otra de las especies originales mediante autopolinización del híbrido, reportada por Kölreuter y Gärtner (§ 24).

Siendo un partidario de la teoría celular de la fecundación, considera que las plantas en general se originan mediante la fecundación del huevo (ovario) de una planta con el polen (tubo polínico) de esa u otra planta. Si ambas células pertenecen a la misma especie, ésta se reproduce; si ellas pertenecen a individuos de especies distintas, eventualmente se originará un híbrido (§§ 18, 57). Para hablar de la forma de las plantas, Wichura introduce en el libro, al igual que lo hará Mendel después, el término ‘carácter’ (*Merkmal*) para referirse a rasgos individuales, tal como el color de las flores, y ‘caracteres diferenciales’ (*differirende Merkmale*) para referirse a los caracteres en que se diferencian distintos individuos, tales como el color blanco o rojo de las flores. En relación con el examen de la forma de los híbridos, distingue tres tipos de caracteres: 1) constantes, en las que concuerdan las especies originales, y que se transmiten sin modificación al híbrido; 2) constantes, mediante las que se diferencian las especies originales, y que se transmiten al híbrido, adquiriendo éste una forma intermedia; y 3) variables, en donde los híbridos resultan igualmente variables: si las especies originales concuerdan en sus características variables, los híbridos no las heredan necesariamente, y si difieren en las características variables, el híbrido no siempre mantiene la forma intermedia. Wichura nos dice que lo usual en los híbridos de sauces es que éstos representen una forma intermedia entre los caracteres diferenciales constantes (*zwischen den differirenden constanten Merkmale*, § 57, p. 46) de sus especies originales (*Stammarten*). Sólo reporta haber obtenido una aparente excepción –a diferencia de lo observado por Gärtner en otras especies– a este “principio de la forma intermedia” (*Princip der Mittelbildung*) o “ley de la forma intermedia de los híbridos de plantas” (*Gesetz der Mittelbildung der Pflanzenbastarde*): aquella en donde se cruza *Salix arbuscula* con *Salix purpurea*, y en cuyos híbridos, además de darse la forma intermedia para las hojas, el crecimiento se da como en *S. arbuscula* (yacente y poco desarrollado) y no como en *S. purpurea* (erecto y muy desarrollado). Sin embargo, supone que esta situación se debe al estado de debilidad de dicho híbrido y constituye, por eso, sólo una excepción aparente (§ 58, p. 47). De hecho, dice que renuncia a dar descripciones de los híbridos, ya que sería o bien inútil (si se conocen bien las auténticas especies, esto por sí mismo llevaría al conocimiento de las formas intermedias), o bien vano (en relación con los híbridos complicados, no alcanzaría el lenguaje para las finas graduaciones) (§ 62, p. 49). Esto, por otro lado, junto con la igualdad de resultados de cruces recíprocos, mostraría un acuerdo completo con el supuesto de que las células del polen y del huevo aportaban a la reproducción en partes iguales. Otro resultado que Wichura destaca especialmente es la polimorfía (variedad de formas) presente en los descendientes obtenidos con polen híbrido, a diferencia de la uniformidad de los descendientes obtenidos con polen de auténticas especies, debido a su relevancia en el proceso de formación de variedades (§ 72, pp. 56-57).

Respecto de la “sistemática de los híbridos de sauces” (cap. VIII), Wichura sostiene que la forma intermedia, la aparición exclusiva entre las especies cuyas características comparten y el escaso número de individuos obtenidos constituyen las premisas de un argumento cuya conclusión, que de hecho justifican, es la posición de Wimmer, según la cual una gran parte de especies supuestas son en realidad híbridos (§ 84).ⁱⁱ

En cuanto al estatus de los híbridos fértiles, Wichura considera que éstos no alcanzarían el de nuevas especies. En términos generales, se refiere a éstos como poseyendo una naturaleza deficiente o imperfecta (cap. V, § 94) y una debilidad inherente que se manifiesta tanto en la conducta vegetativa (aunque a veces, de manera

excepcional, se encuentra cierto crecimiento exuberante o lujurioso), como en los órganos reproductores, en el polen y en los ovarios. Si a esa debilidad inherente de los híbridos, que conlleva una creciente disminución de su potencia sexual y su fuerza vegetativa (cf. §§ 23, 47, 78), le añadimos que los híbridos se originan en la cercanía de las especies paternas (§ 77) y que el híbrido acepta más fácilmente el polen paterno que el propio (§ 78), no es difícil entender que Wichura sostenga que la propagación de los híbridos sea en alto grado desfavorable y que finalmente se extingan, si continúan fertilizándose con polen propio (§ 98). A este “incremento de la debilidad e infertilidad y pronta extinción de los híbridos por su fertilización continua con polen propio”, Wichura lo califica –en las “Observaciones generales” finales– de regla, de la cual afirma que ha sido dada a conocer (por Gordon en 1855, 1858 y 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 (§ 99).

Hacia el final del libro, Wichura, además de recapitular sus resultados sobre los híbridos de sauces, intenta mostrar que los supuestos del primer Linneo, de que “todas las especies deben su origen a un acto de creación especial”, y de Darwin, 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 (§ 94), además de pretender relacionar lo expuesto sobre híbridos con las concepciones de Darwin. Está claro que las concepciones de Linneo y de Darwin planteadas en los términos anteriores podrían llegar a ser conciliadas, aunque esto difícilmente pudiera hacerse si se piensa en los planteos de Darwin referidos al origen de las especies por medio de la selección natural.

Para Wichura, mientras que cada especie está por lo general adaptada a sus condiciones de vida ni los híbridos ni las plantas cultivadas están completamente adaptados a dichas condiciones, razón por la cual los híbridos serían menos viables que las especies puras (§ 104, p. 92). Sin embargo, si hay cambios en tales condiciones, no hay adaptación. Wichura sostiene así que el origen de la variabilidad, aun de las especies puras, reside en la adaptación imperfecta. Esta inadaptación daría cuenta tanto de la extinción de las especies como de la aparición de nuevas, basada en la tendencia que poseen las especies no adaptadas (no los híbridos) a producir formas nuevas, ahora sí adaptadas a las condiciones modificadas. Para Wichura esto no ocurriría, como lo propone Darwin, de modo que esté activo el azar en conexión con la selección natural, sino más probablemente de acuerdo con la necesidad inherente a la materia viva de adaptarse a las condiciones externas según la ley de la finalidad (§ 105, pp. 93-94).

Sin embargo, Wichura ubica tanto la tarea de armonizar las posiciones de Linneo y Darwin como la de vincular sus resultados con las opiniones de Darwin sobre el origen de las especies en el terreno de las discutibles hipótesis y teorías no fundadas en la observación, a diferencia de lo que constituye el contenido fáctico de su trabajo, a saber: sus observaciones sobre híbridos de sauces (§ 106, p. 94).

4. Menciones de Mendel a Wichura

Dentro de los pocos autores mencionados por Mendel en sus dos trabajos sobre híbridos se encuentra Max Wichura, y de hecho sólo lo hace en tres ocasiones: dos en el primero y más conocido de los artículos (Mendel, 1865), aquél con el que supuestamente se funda la genética, y otra en el restante (Mendel, 1869).

La primera de las menciones a Wichura en Mendel (1865) está al comienzo de las “Observaciones introductorias”, que es el sitio donde plantea el objetivo de sus experimentos –“seguir el desarrollo de los híbridos en sus descendientes”–, proponiéndose encontrar “una ley válida general para la formación y desarrollo de los híbridos”, para que “pueda ser finalmente alcanzada una solución a una cuestión cuyo significado para la historia evolutiva de las formas orgánicas no debe subestimarse” (p. 4), pero criticándoles a sus predecesores no haber procedido mediante un análisis estadístico:

Cuidadosos observadores, tales como Kölreuter, Gärtner, Herbert, Lecoq, Wichura y otros han consagrado una parte de sus vidas a esta tarea [de realizar experimentos con híbridos]. Especialmente Gärtner ha registrado observaciones muy estimables en su obra “die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche” y, recientemente, fueron publicadas por Wichura investigaciones profundas sobre los híbridos de los sauces (p. 3).

La segunda, y más interesante en cuanto a su contenido, aun cuando igualmente breve, de las menciones a Wichura en Mendel (1865) se encuentra en las “Observaciones finales”, en donde propone comparar sus observaciones realizadas en *Pisum* con los resultados a los que arribaron en sus investigaciones las que considera que son “las dos autoridades” en la hibridación, Kölreuter y Gärtner:

Nos encontramos con una diferencia esencial en aquellos híbridos que permanecen constantes en su descendencia y que se reproducen igual que las especies puras. Según Gärtner a ellos pertenecen los híbridos excelentemente fértiles *Aquilegia atropurpureo-canadensis*, *Lavatera pseudolbio-thuringiaca*, *Geum urbano-rivale* y algunos híbridos de *Dianthus*, según Wichura los híbridos de las especies de sauces. Esta circunstancia es de especial importancia para la historia evolutiva de las plantas, porque híbridos constantes alcanzan el significado 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 (p. 41).ⁱⁱⁱ

Como vemos allí Mendel se refiere a los híbridos de sauces obtenidos por Wichura como un ejemplo de lo que él denomina ‘híbridos constantes’ y que, a diferencia de los ‘variables’, a los que pertenecen los híbridos de *Pisum*, se reproducen de manera invariable o constante, alcanzando el estatus de nuevas especies.

En el mismo sentido es la mención a Wichura hacia el final de Mendel (1869):

Ya en la exposición de los experimentos de *Pisum* se advirtió que también hay híbridos cuya descendencia no varía, que p.e. según Wichura los híbridos de *Salix* se reproducen inmodificados como especies puras. En *Hieracium* tendríamos por consiguiente un caso análogo (p. 31).

5. Relación de Mendel con Wichura

No hay acuerdo entre los historiadores respecto de cuándo leyó Mendel los trabajos de Wichura, a qué trabajo se refiere en sus textos y, aún más, ni siquiera con respecto a si

efectivamente los leyó. El primer biógrafo de Mendel, Iltis, sostiene que Mendel leyó el libro de Wichura (1865) antes de dar las conferencias a la imprenta, pero no tuvo influencia en la estructura del trabajo de Mendel (Iltis, 1924, p. 80). Weiling sigue a Iltis parcialmente, añadiendo que Mendel no sólo leyó su libro (1865) sino también su artículo (1853/1854), al menos antes de dar sus conferencias a la imprenta (Weiling, 1970, p. 95). Corcos y Monaghan, por su parte, afirman que en las “Observaciones introductorias” de Mendel (1865) éste se refiere al artículo de Wichura y no al libro (Corcos & Monaghan, 1993, p. 61). En cambio, Olby considera que Mendel pudo no haber leído a Wichura, sino que habría tenido referencias de su trabajo a través de Anton Kerner (Olby, 1986). Orel dice que Olby mostró que Mendel interpreta a Wichura bajo la influencia de Kerner (1860), pero no se manifiesta respecto de si lo leyó o no (Orel, 1996, pp. 151-152).

Esta discusión tiene lugar, en gran medida, no sólo por la falta de evidencia documental al respecto, sino también por el modo específico en que Mendel interpreta los experimentos de Wichura. Como vimos, Mendel presenta los resultados de Wichura con híbridos de sauce como apoyando la “nueva doctrina de la creación especial” o “hibridismo”, que sostiene que pueden originarse nuevas especies a partir de la hibridación de especies preexistentes en tanto los híbridos sean fértiles y se reproduzcan sin modificaciones, e.e. como especies puras, en las sucesivas generaciones. Por otra parte, Kerner (1860, p. 6) señala la importancia de “los experimentos altamente merecedores de agradecimiento de Wichura” –reportados en Wichura (1853)–, debido a que muestran que la infertilidad no puede ser utilizada como criterio para distinguir los híbridos de las especies puras, pues los híbridos de sauces se manifiestan como fértiles, por fuera de algunos casos aislados, que Kerner considera como excepciones a la regla.

En efecto, tanto en las referencias de Mendel como en el texto citado de Kerner se pone énfasis en la fertilidad de los híbridos de sauces reportados por Wichura de un modo quizás aun mayor que el que encontramos en el propio Wichura, además de que en Mendel se acentúan las implicaciones que tiene tal fertilidad para la discusión en torno al origen de las especies, distintas de las que aquél extrae, ya que, como vimos, Wichura no considera que la fertilidad de los híbridos sea una regla (como cree Kerner) o que éstos se reproduzcan constantes indefinidamente alcanzando el estatus de nuevas especies (según la interpretación de Mendel). Sin embargo, no consideramos necesario que Mendel, para interpretar los experimentos de híbridos de sauces del modo en que lo hace, no tuviera un conocimiento de primera mano de Wichura y que esa interpretación la obtuviera a partir de la lectura que realizara Kerner, en vez de deberse a convicciones (o distorsiones) propias. En primer término, porque, aun cuando Kerner haya defendido explícitamente en otros textos el “hibridismo” (Kerner, 1871, 1898) y en el trabajo referido (Kerner, 1860) se cita un artículo de Wimmer en donde se afirma que “si los híbridos alcanzaran también a formar el embrión y de ese modo llegaran a ser fértiles y se reprodujeran, entonces progresarían hasta el rango de especies y de ese modo se originarían verdaderas especies nuevas” (Wimmer, *Flora* 1846, p. 148, en Kerner, 1860, p. 6), considera que las experiencias presentadas y que el tiempo de seguimiento de los híbridos ha sido demasiado breve como para poder dar una respuesta segura a la pregunta de si los híbridos después de algunas generaciones se extinguen o se propagan como nuevas especies, dejando para el futuro la solución a esta cuestión (p. 9), y no se mencionan los resultados de Wichura como apoyando tal concepción, que es el modo en que los interpreta Mendel, sino sólo como muestra de la producción de híbridos fértiles. Y en segundo, porque la lectura directa de Gärtner (1849) tampoco le impidió a Mendel utilizar los resultados de aquél como evidencia a favor del “hibridismo”, aun en contra de lo sostenido explícitamente al respecto por ese autor.^{iv}

El pensamiento de Mendel y el de Wichura también diferían en que mientras éste considera que la forma intermedia es una ley o principio para los híbridos, Mendel se concentró justo en el análisis de los caracteres de híbridos en donde no se presentan formas intermedias, sino más bien en donde uno de los caracteres diferenciales *domina* sobre el otro.

Otra diferencia entre el pensamiento de Mendel y el de Wichura es que mientras para éste hay cierta diferencia entre los híbridos producidos artificialmente y los híbridos tal cual se dan en la naturaleza, Mendel no reconocía esa diferencia: “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” (Mendel, 1865, p. 36).

Relacionado con el punto anterior, también cabría señalar que las concepciones sobre el origen de la variabilidad de Wichura y de Mendel son igualmente distintas. En tanto que Wichura atribuye la variabilidad de las plantas cultivadas y los híbridos a su falta de adaptación a las condiciones de vida, Mendel reconoce que el cambio natural en las condiciones de vida y el artificial producido por la mano del hombre bien pueden ejercer una cierta influencia en el reino vegetal, pero no constituyen de ningún modo “la única causa de la variabilidad” (Mendel, 1865, p. 36).

6. Conclusiones

En este trabajo expusimos y analizamos, en primer término, el trabajo de Max Wichura. De él destacamos el contexto en el que realizó sus experimentos con híbridos –en apoyo a la teoría de Wimmer de que gran parte de las formas dudosas aparecidas en los sauces eran híbridos y en contra tanto de la infertilidad de los híbridos como de la “nueva doctrina de la creación especial” o “hibridismo” propuesta por Linneo–, sus resultados más importantes –la *fertilidad* de algunos híbridos, el *fracaso habitual de la fecundación híbrida*, la *no reversión* de los híbridos, su carácter *intermedio*, la *identidad de los híbridos obtenidos por cruzamientos recíprocos*, la *polimorfía* y *escaso número* de los descendientes de polen híbrido, la *naturaleza deficiente o imperfecta* de los híbridos, la *mayor afinidad* por el polen paterno, el *incremento de la debilidad e infertilidad* y la *pronta extinción* mediante la autopolinización repetida de los híbridos y la *diferencia entre híbridos naturales y artificiales*– y sus reflexiones más teóricas –referidas al papel de la *falta de adaptación a las condiciones de vida como origen de la variabilidad*–. En segundo término vimos la relación que hay entre la obra de Wichura y la de Mendel, a través de las menciones y discusión que éste hace de aquél, aun cuando los especialistas no se ponen de acuerdo acerca de qué trabajo leyó Mendel, cuándo lo hizo y si efectivamente lo hizo. Mendel se inscribe dentro de la *tradición de los hybridistas*, a la que pertenecía Wichura, pero, a diferencia de sus predecesores, *realiza un análisis estadístico* de sus experimentos, *proponiendo una “ley para la formación y el desarrollo de los híbridos”* y manifestándose en *contra del necesario carácter intermedio* de los híbridos, y –al aceptar la existencia de *híbridos constantes*– de su *esterilidad*, de la *constancia de las especies* (y de su *diferenciación tajante de las variedades*), y *a favor* de la idea según la cual pueden originarse nuevas especies a partir de hibridación de especies preexistentes, e.e., a favor de la “nueva doctrina de la creación especial” o “hibridismo” de Linneo. Así, cuando se refiere a los resultados de Wichura con híbridos de sauces, *Mendel los presenta como ejemplo de híbridos que permanecen constantes y que se reproducen puros*, interpretándolos como aportando evidencia a favor del “hibridismo”, aun *en contra de la presentación y análisis realizada por el propio Wichura*. Asimismo, y en oposición a lo sostenido por Wichura,

Mendel no considera que haya *ninguna diferencia entre los híbridos naturales y los producidos por el hombre, ni que la falta de adaptación sea “la” causa de la variabilidad.*

Bibliografía

- Corcos, A.F. y F.V. Monaghan, *Gregor Mendel's Experiments on Plant Hybrids. A Guided Study*, New Brunswick, N.J.: Rutgers University Press, 1993.
- Gärtner, C.F.v., *Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich*, Stuttgart: K.F. Hering & Comp, 1849.
- Herbert, W., *Amaryllidaceae*, London: James Ridgway, 1837.
- Herbert, W., “On Hybridization amongst Vegetables”, *The Journal of the Horticultural Society of London* 2 (1847): 1-107.
- Iltis, H., *Gregor Johann Mendel: Leben, Werk und Wirkung*, Berlin: J. Springer, 1924.
- Kerner, A., “Niederösterreichische Weiden”, *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien* 10 (1860): 3-56.
- Kerner, A., “Können aus Bastarten Arten werden?”, *Österreichische Botanische Zeitschrift* 21 (1871): 34-41.
- Kerner, A., *Pflanzenleben, Zweiter Band: Die Geschichte der Pflanzen*, Zweite, gänzlich neubearbeitete Auflage, Leipzig und Wien: Bibliographisches Institut, 1898.
- Kölreuter, J.G., *Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen, nebst Fortsetzungen 1, 2 und 3*, Leipzig: in der Gleditschischen Handlung, 1761-1766.
- Lorenzano, P., “An Analysis of the Work of Joseph Gottlieb Kölreuter and its Relation to Gregor Mendel's Work”, en *Proceedings of the XXIst International Congress of History of Science*, por aparecer.
- Mendel, G., “Versuche über Pflanzen-Hybriden”, *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins zu Brünn* 4 (1865): 3-47
- Mendel, G., “Über einige aus künstlicher Befruchtung gewonnenen *Hieracium*-Bastarden”, *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins zu Brünn* 8 (1869): 26-31.
- Olby, R., *Origins of Mendelism*, Chicago: The University of Chicago Press, segunda edición aumentada, 1985.
- Olby, R., “Mendels Vorläufer: Kölreuter, Wichura und Gärtner”, *Folia Mendeliana* 21 (1986): 49-67.
- Orel V., *Gregor Mendel. The First Geneticist*, Oxford: Oxford University Press, 1996.
- Roberts, H.F., *Plant Hybridization Before Mendel*, New Jersey: Princeton University Press, 1929.
- Weiling, F., “Kommentare”, en Mendel, G., “Versuche über Pflanzen-Hybriden”, *Ostwalds Klassikern der exakten Wissenschaften*, Nr. 6, Braunschweig: Friedr. Vieweg & Sohn, 1970.
- Wichura, M., “Über künstlich erzeugte Weidenbastarde”, *Jahres Bericht der Schlessischen Gesellschaft Vaterlicher Kultur* 31 (1853): 160-164; reimpresso en *Flora* 12 (1854): 1-8.
- Wichura, M., *Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich, erläutert an den Bastarden der Weiden*, Breslau: Verlag von E. Morgenstern, 1865.
- Wiegmann, A.F., *Über die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche*, Braunschweig: Friedrich Vieweg, 1828.

ⁱ Las referencias son a Wichura (1865).

ⁱⁱ Estos tres hechos ya habían sido señalados en Wichura (1853/1854), p. 1.

ⁱⁱⁱ Subrayado de Mendel.

^{iv} Ver Lorenzano (por aparecer).