

EPISTEMOLOGÍA E HISTORIA DE LA CIENCIA

SELECCIÓN DE TRABAJOS DE LAS XI JORNADAS

VOLUMEN 7 (2001), Nº 7

Ricardo Caracciolo

Diego Letzen

Editores



ÁREA LOGICO-EPISTEMOLÓGICA DE LA ESCUELA DE FILOSOFÍA
CENTRO DE INVESTIGACIONES DE LA FACULTAD DE FILOSOFÍA Y HUMANIDADES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons atribución NoComercial-SinDerivadas 2.5 Argentina



Análisis de la obra de Joseph Gottlieb Kölreuter y su relación con el trabajo de Gregor Mendel

*Pablo Lorenzano**

1. Introducción

Joseph Gottlieb Kölreuter (1733-1806) es considerado uno de los más importantes biólogos del siglo dieciocho, gracias a los siguientes aportes: 1) su trabajo contribuyó crucialmente a decidir la disputa largamente sostenida en torno a la sexualidad de las plantas; 2) la descripción de las flores por él realizada era tan completa y detallada como no lo había en su tiempo respecto de ninguna otra parte de la planta; 3) su estudio de los mecanismos de polinización de las flores; 4) a través de sus experimentos con híbridos, sentó las bases para constructivas investigaciones posteriores. En relación con este último punto es que se lo suele asociar con el nombre de Gregor Mendel (1822-1884), señalándolo —junto a Carl Joseph von Gärtner (1772-1850)— como uno de sus precursores más importantes. De hecho, Mendel considera, en el trabajo con el que supuestamente se origina la genética (Mendel, 1865), a Gärtner y a Kölreuter “las dos autoridades en esta especialidad.” Mientras que se sabe que Mendel leyó (y releyó) cuidadosamente Gärtner (1849) —conservándose su ejemplar ampliamente subrayado y marcado—, los trabajos de Kölreuter no se encuentran ni en la biblioteca del antiguo monasterio ni en la Biblioteca de la Universidad de Brno. Sin embargo, Kölreuter es el autor con más referencias y más frecuentemente citado en Gärtner (1849). Y de hecho, cuando Mendel cita a Kölreuter, lo hace según Gärtner y no de acuerdo con los textos originales.

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

2. Contexto y objetivos del trabajo de Kölreuter

El trabajo de Kölreuter sobre híbridos se da teniendo como trasfondo el problema de la sexualidad de las plantas. Aun cuando ya en la antigüedad se encuentran referencias a la distinción entre masculino y femenino en plantas, por ejemplo en los asirios y babilonios, así como también en Aristóteles, su discípulo Teofrasto, Heródoto y Plinio al hablar de los dátiles y los higos, recién fue aceptado mucho tiempo después que no sólo los animales sino también las plantas poseen sexo masculino y femenino. Se suele considerar a Rudolf Jakob Camerer (1665-1721) (Camerarius) el fundador de la teoría de la sexualidad de las plantas. Sin embargo, a pesar de la serie de experimentos por él realizada y referida en Camerarius (1694) en apoyo de la sexualidad de las plantas, continuó dudándose de ella por largo tiempo, aun luego de que el profesor de Kölreuter, Johann Georg Gmelin, reeditara esa obra en 1749, durante los días de éste como estudiante en Tübingen. Por ello, la Academia Imperial de Ciencias de San Petersburgo ofrece en 1759 un premio llamando a “fortalecer o combatir la sexualidad de las plantas mediante nuevos argumentos y experimentos.” Kölreuter, que era Adjunto de la Academia, en donde trabajó como historiador natural

* Universidad Nacional de Quilmes. CONICET.

desde 1755 hasta 1761, siendo su labor principal la clasificación de peces y corales, aunque también dedicándose al estudio de la estructura de las flores y de los mecanismos de su polinización (señalando el importante papel que los insectos tienen en ella), comienza ese año con sus experimentos en híbridos. Dicho premio se le otorga al trabajo de Carl von Linné (1707-1778) (Linnaeus o Linneo) *Disquisitio de sexu plantarum* en 1760, siendo Kölreuter uno de los jueces, quien duda de la autenticidad de los híbridos allí descritos. En ese mismo año logra Kölreuter el primer cruzamiento híbrido exitoso con dos especies de tabaco (*Nicotiana rustica* ♀ & *Nicotiana paniculata* ♂) —que, según su opinión (1761, § 16), constituía el primer híbrido verdadero producido artificialmente— y en 1761 el florecimiento de la primera planta híbrida. De regreso en Alemania, continúa sus experimentos con híbridos no sólo con *Nicotiana*, sino también con otras especies de plantas, tales como *Mirabilis*, *Dianthus*, *Verbascum* y *Malvaceen*, primero en Leipzig, Sulz y Calw, y luego en Karlsruhe, en donde desde 1763 es nombrado Profesor de Historia Natural y Director de los Jardines del Margrave de Baden, Karl Friedrich (1749-1811). En 1786, Kölreuter pierde el puesto de Director de los Jardines, pero permanece viviendo en Karlsruhe como Profesor de Historia Natural. En su obra principal, que aparece en cuatro partes, entre los años 1761 y 1766, reporta la hibridación exitosa de un gran número de especies vegetales. Los experimentos de hibridación en plantas eran considerados importantes en ese contexto ya que si los descendientes del cruzamiento mostraran rasgos paternos y maternos, o si se pudieran producir plantas híbridas y se pudieran mostrar analogías entre ellas y los híbridos de animales, se proporcionaría un poderoso apoyo en favor de la teoría de la sexualidad de las plantas. Kölreuter no tenía dudas de que se podían producir híbridos artificialmente, pero estaba seguro de que la naturaleza poseía medios propios para prevenir su formación de manera natural (1761, § 16; 1766, § 20), así como de evitar la propagación como nuevas especies de aquellos híbridos que habían sido obtenidos mediante experimentos (1763, § 1; 1766, § 20). Apoyaba así la llamada “doctrina de la creación especial” —que afirma que todas las especies existentes son una creación inmediata de Dios, y la de allí resultante constancia de las especies, al igual que lo había hecho Linneo en sus escritos tempranos—, rechazando la “nueva doctrina de la creación especial” —propuesta por éste más tarde y según la cual ciertos híbridos, que aparecen en la naturaleza pero que también pueden ser producidos artificialmente, son fértiles y alcanzan el estatus de nuevas especies. El profesor de Kölreuter, Gmelin, propone decidir experimentalmente entre ambas doctrinas de la creación especial —la vieja y la nueva. Es así que aquél, aceptando el reto, realiza una serie de experimentos con híbridos en un mayor número que los llevados a cabo hasta ese momento, con el objetivo adicional de encontrar las medidas ocultas impuestas por la naturaleza a la producción de nuevas especies a partir de la hibridación de especies preexistentes.

3. Resultados de sus experimentos con híbridos

A fin de poder determinar qué impedía la producción de plantas híbridas en la naturaleza y la reproducción constante de las obtenidas artificialmente, examinó la fertilidad de sus híbridos con gran cuidado, pudiendo observar un contraste admirable entre la *fertilidad* de las especies puras y la *esterilidad* de los híbridos. Por lo general, encontró que la esterilidad provenía “del lado masculino”, es decir, del polen. Sin embargo, para ver si los híbridos también eran estériles “del lado femenino”, es decir, “de ambos lados” (o “en grado máximo”), trató de fecundar algunos de los híbridos con polen de la planta paterna y otros con

polen de la planta materna. En algunos casos encontró esterilidad "en grado máximo"; en otros, empero, creó una segunda generación de híbridos ("de cruzamiento retrógrado", en terminología posterior, o "en grado creciente", si fecundado con polen paterno, y "en grado decreciente", si fecundado con polen materno, según la terminología utilizada por Kölreuter). Tuvo éxito incluso en crear una segunda generación de híbridos verdaderos, a partir de la autopolinización de estos híbridos en tabaco, encontrando una *ligera fertilidad*, que fue aún mayor en híbridos de otras especies. Gracias a la labor de Kölreuter por primera vez en la historia de la biología estaban disponibles descripciones confiables y precisas de los híbridos y sus descendientes. Los híbridos de la primera generación eran por lo general todos *iguales* entre sí y en la mayoría de sus caracteres éstos eran *intermedios* entre las dos especies parentales (ocasionalmente observó una "mayor fuerza vegetativa" del híbrido, incluso en híbridos estériles). Por otro lado, "experimentos invertidos" ("cruzamientos recíprocos") proporcionaban *idénticos* resultados, e.e., la descendencia híbrida era idéntica, independientemente de cuál de las especies parentales había sido fecundada y cuál había fecundado. Los híbridos de los cruzamientos retrógrados y de la segunda generación eran todos *distintos* entre sí y tendían a *parecerse* menos a sus formas híbridas parentales y *más a una u otra de las especies originales*, dependiendo de cuál era la especie que aportaba el polen. Este proceso de fecundación de los descendientes de los híbridos mediante polen de una de las especies originales podía continuarse a través de sucesivas generaciones hasta que se obtuviera como resultado la "vuelta" a la especie original de la cual provenía el polen, en un fenómeno que Kölreuter denomina "transmutación" de una especie en otra, en analogía con la teoría alquimista de la "transmutación" de los metales (p.e. de plomo en oro). En algunos casos en que los híbridos de la primera generación eran autopolinizados encontró que sus descendientes eran de tres tipos: parecidos a la especie materna original, parecidos a los padres híbridos de primera generación y parecidos a la especie paterna original. Sin embargo, tarde o temprano los descendientes híbridos "regresan" a una u otra de las especies originales en vez de reproducirse como híbridos, en un fenómeno conocido con el nombre de "reversión".

Kölreuter explica los resultados obtenidos mediante su teoría de la fecundación (Campbell, 1981), desarrollada en analogía con el proceso alquímico de formación de la sal. En ella establece lo siguiente:

Para la producción de una planta natural son requeridas dos materias fluidas de igual forma, que están hechas la una para la otra para la unión por el creador de todas las cosas. Una de ellas es la semilla masculina, la otra es la femenina. Debido a que esas materias son de distinto tipo o de acuerdo con su naturaleza diferentes la una respecto de la otra, es fácil así de entender que la fuerza de una también debe ser distinta a la fuerza de la otra. De la unión y mezcla de ambas materias, que ocurre de un modo ordenado y en todo de acuerdo según una proporción determinada, se origina otra, de tipo intermedio, y que, consecuentemente, también posee una fuerza intermedia, compuesta, originada a partir de aquellas dos fuerzas simples, así como a partir de la unión de una sal ácida y una alcalina se origina una tercera, a saber, una sal intermedia. (Kölreuter (1763), § 1.)¹

En el caso habitual de condición intermedia en apariencia de los híbridos, la unión y mezcla de las materias masculina y femenina ocurría en proporciones iguales. Mientras que en los casos excepcionales en que la descendencia de los híbridos era variada, la combina-

ción ocurría en proporciones desiguales. Por otro lado —y debido a lo que Kölreuter denomina la “ley de la afinidad más cercana”, que posee “un gran alcance en la naturaleza y en los que encuentran su fundamento una cantidad de fenómenos conocidos desde hace tiempo que aparecen diariamente tanto en la química como en la física” (1766, § 20)—, nunca tiene lugar una fecundación mediante polen ajeno, si una planta recibe, al mismo tiempo, polen de la propia especie, e incluso el polen de una planta híbrida no llega a fertilizar, si se encuentra presente el polen de una de las formas parentales.

4. Impacto de su trabajo

El registro de los experimentos realizados por Kölreuter no tuvo mucha repercusión entre sus contemporáneos. Además, muchos de sus experimentos terminaron prematuramente, algunos sufriendo por falta de facilidades y buen equipamiento, y nunca fue capaz de llevar a cabo su intención de hibridizar pichones para demostrar que sus conclusiones sobre las plantas también se aplicaban a los animales. Es así que va creciendo en sus últimos años de vida la sensación de frustración, aun cuando continúa con sus experimentos hasta 1805, muriendo en 1806.

Aparte de la repetición de una de sus hibridaciones por el biólogo suizo Johann Hedwig en 1798, sus experimentos con híbridos no fueron reproducidos sino recién medio siglo después de la publicación de su obra principal y veinte años después de su muerte. Sageret (1763-1861) fue el primero en hacerlo, aunque no dio detalles de sus experimentos; lo siguieron Wiegmann (1770-1853) y Gärtner. Todos ellos testificaron la precisión de su trabajo, para sorpresa de aquellos críticos —entre los que se contaban Schelver (1778-1832) y su alumno Henschel (1790-1856)— que todavía negaban la sexualidad de las plantas y cuestionaban el contenido e importancia de sus experimentos. Fue para silenciar a esos críticos que Gärtner repitió y extendió su trabajo y de este modo sentó las bases sobre las cuales construyera Mendel.

5. Menciones de Mendel a Kölreuter

Es probable que Mendel haya escuchado hablar del libro de Gärtner a su profesor de fisiología vegetal, Franz Unger, durante su estadía en Viena, en 1852, y que lo haya leído cuidadosamente en los años 1853-1854, antes de que escogiese las 34 variedades de arvejas con las que trabajó (Olby, 1985).

En Mendel (1865), Kölreuter es mencionado en cinco oportunidades. La primera de ellas al comienzo de las “Observaciones introductorias”. Allí 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 del desarrollo de las formas orgánicas no debe subestimarse” (p. 4), pero criticándoles a sus predecesores no haber procedido mediante un análisis estadístico:

La fertilización artificial, llevada a cabo en plantas ornamentales para obtener nuevas variedades de color, motivaron los experimentos que se discutirán aquí. La llamativa regularidad con que las mismas formas híbridas reaparecen siempre, en tanto ha ocurrido fertilización entre especies iguales, dio el estímulo para la realización de posteriores experimentos, cuya función era seguir el desarrollo de los híbridos en sus descendientes.

Cuidadosos observadores, tales como Kölreuter, Gärtner, Herbert, Lecoq, Wichura y otros han consagrado una parte de sus vidas a esta tarea. [...] Si todavía no se ha logrado proponer una ley válida general para la formación y desarrollo de los híbridos, nadie que conozca la extensión de la tarea y sepa apreciar las dificultades con las que se enfrentan experimentos de este tipo debe sorprenderse. [...] Quien considere los trabajos en este campo llegará a la conclusión que entre los numerosos experimentos ninguno fue realizado en la amplitud y el modo que hiciera posible determinar el número de formas diferentes bajo las cuales aparecen los descendientes de los híbridos, que se clasificaran esas formas con seguridad en las generaciones individuales y que se pudieran fijar las proporciones numéricas mutuas. (Pp. 3-4.)

En la segunda de las menciones, Mendel se refiere al fenómeno conocido como "reversión":

La observación hecha por Gärtner, Kölreuter y otros, de que los híbridos poseen la tendencia a regresar a sus especies parentales también está confirmada por los experimentos referidos. (P. 17.)

Mendel aquí distorsiona las concepciones de Kölreuter (y de Gärtner), ya que según su opinión los híbridos poseen no sólo la *tendencia* a regresar a las especies originales, sino que dicho regreso es algo *necesario e inevitable* en todas las plantas híbridas sin excepción (Callender, 1988). Para Mendel, por el contrario, las plantas híbridas no desaparecen completamente con el correr del tiempo; más bien, lo que ocurre a lo largo de las sucesivas generaciones es un aumento constante del número absoluto de híbridos junto a una disminución creciente de su frecuencia respecto de las plantas que "regresan" a sus formas parentales.

En las "Observaciones finales", Mendel propone comparar sus observaciones realizadas en arvejas con las opiniones de Kölreuter y Gärtner:

No debería ser sin interés comparar las observaciones hechas en *Pisum* con los resultados a los que arribaron en sus investigaciones las dos autoridades en esta especialidad [hibridación], Kölreuter y Gärtner. Según la opinión concordante de ambos, los híbridos mantienen en su apariencia externa o bien la forma intermedia entre las especies parentales o bien se aproximan a una u otra de las especies, siendo a veces apenas distinguibles de ellos. A partir de sus semillas resultan ordinariamente, si ocurrió fecundación con el propio polen, distintas formas que divergen del tipo normal. Por lo general la mayoría de los individuos de una fecundación conserva la forma de los híbridos, mientras que algunos pocos son más parecidos a la planta semilla y uno que otro individuo se acerca más a la planta polen. Esto no vale sin embargo para todos los híbridos sin excepción. En algunas partes de los descendientes se aproximan más a una de las plantas originales, parte a la otra, o tienden en su totalidad más hacia un lado o hacia el otro; en algunos empero ellos *permanecen completamente iguales a los híbridos* y se propagan sin variar. Los híbridos de variedades se comportan como los híbridos de especies, sólo que ellos poseen una todavía mayor variabilidad de las formas y una tendencia más abierta a regresar a las formas originales.

Con respecto a la *forma* de los híbridos y su por lo general exitoso *desarrollo* no se deja de reconocer una conformidad con las observaciones realizadas en *Pisum*. De

otro modo ocurre con los casos excepcionales mencionados. (Pp. 38-39; énfasis de Mendel.)

Allí Mendel señala que sus resultados obtenidos en *Pisum* concuerdan bastante bien con lo observado por Kölreuter (y Gärtner) en sus experimentos, tanto respecto de la forma (apariciencia) de los híbridos como de su desarrollo (apariciencia de su descendencia). Con relación a la apariciencia de los híbridos, Mendel no encuentra que en *Pisum* ésta sea intermedia, sino sólo parecida a una u otra de las formas parentales. En cuanto a la apariciencia de la descendencia de los híbridos, Mendel observa que en *Pisum* ésta es *variable*: la mayoría conserva la forma híbrida, mientras que algunos se parecen más a una de las formas parentales y otros a la otra. En donde sin embargo sí existiría una diferencia es en la consideración de aquellos híbridos (a los cuales no pertenece *Pisum*) cuya descendencia es *constante*, e.e., en aquellos híbridos cuyos descendientes conservan la apariciencia de las formas híbridas y se propagan sin modificación. Como lo acentúa Mendel más adelante:

Nos encontramos con una *diferencia esencial* en aquellos híbridos que permanecen constantes en sus descendientes y que se propagan del mismo modo que las especies puras. [...] Esta situación es de especial importancia para la historia del desarrollo de las plantas, ya que los híbridos constantes alcanzan el estatus de *nuevas especies*. (P. 40; énfasis de Mendel.)

Estos híbridos, que Mendel denomina “constantes”, alcanzan el estatus de nuevas especies: pueden originarse así nuevas especies a partir de la hibridación de especies preexistentes. De este modo, y en contra de Kölreuter (y de Gärtner), Mendel apoya la “*nueva doctrina de la creación especial*” propuesta por Linneo.

Otra discrepancia entre el pensamiento de Mendel y el de Kölreuter es que mientras que para éste hay una diferencia esencial entre variedades y especies –diferencia que pudiera precisarse haciendo referencia al distinto comportamiento de los híbridos de variedades y de especies respecto de la fertilidad: los primeros son fértiles, al igual que su descendencia; los últimos, estériles–, Mendel no sólo considera que no hay una diferencia tajante entre los híbridos de variedades y los híbridos de especies, y que la hay sólo gradual, sino que tampoco cree que haya una diferencia tajante entre especies y variedades. Ya se había manifestado en este sentido con anterioridad: “Así como resulta imposible trazar una línea divisoria precisa entre especies y variedades, también lo ha sido hasta ahora establecer una diferencia fundamental entre los híbridos de especies y los de variedades” (p. 24).

Las últimas referencias de Mendel a Kölreuter figuran al final de su artículo, cuando discute los experimentos de transmutación y su significado:

Para finalizar merecen una especial mención los experimentos realizados por Kölreuter, Gärtner y otros sobre la *transmutación de una especie en otra mediante fecundación artificial*. A estos experimentos se les atribuyó una especial importancia; Gärtner los cuenta entre los “más difíciles en la producción de híbridos”. (P. 43; énfasis de Mendel.)

En la última de las menciones a Kölreuter, Mendel afirma:

Gärtner halló mediante repetidos experimentos que el tiempo que lleva la transmutación *recíproca* es distinta para algunas especies, de tal modo que una especie *A* puede ser transmutada en otra *B* una generación antes que la especie *B* en la otra *A*. Él extrae de allí al mismo tiempo la prueba de que la opinión de Kölreuter, según

la cual “ambas naturalezas mantienen en los híbridos el más completo equilibrio”, no es del todo sostenible. Parece, sin embargo, que Kölreuter no merece este reproche, sino que más bien Gärtner pasó por alto un punto importante, al cual él mismo presta atención en otro sitio, a saber, que ello “depende del individuo que se esoge para la transmutación ulterior”. (P. 45; énfasis de Mendel.)

Mendel pretende citar a Kölreuter, pero no lo hace directamente del escrito original —en donde se lee “que los dos tipos de naturalezas mantienen en los híbridos el más completo equilibrio” (Kölreuter, 1763, § 6)—, sino que lo hace de la cita ligeramente modificada de Gärtner (1849, p. 472), sin mencionar la página. Por otro lado, Mendel rechaza la observación crítica de Gärtner sobre Kölreuter y defiende a éste utilizando a Gärtner mismo.

6. Conclusiones

En este trabajo expusimos y analizamos, en primer término, el trabajo de Joseph Gottlieb Kölreuter. De él destacamos el contexto en el que realizó sus experimentos con híbridos —apoyando la teoría de la sexualidad de las plantas y, de acuerdo con la constancia de las especies y su diferenciación precisa de las variedades, oponiéndose a la “nueva doctrina de la creación especial” propuesta por Linneo— y sus resultados más importantes: la *esterilidad* de los híbridos, la *afinidad más cercana* del polen, la *reversión* de los híbridos, su carácter *intermedio*, la *identidad de los híbridos obtenidos por cruzamientos recíprocos* y la *transmutación de una especie en otra mediante sucesivas polinizaciones cruzadas*. En segundo término vimos la relación que hay entre la obra de Kölreuter y la de Mendel, a través de las menciones que éste hace de aquél, aun cuando no parece que haya tenido un conocimiento directo de su obra, sino que lo haya obtenido por medio de Gärtner (1849). Mendel se inscribe dentro de la *tradición de los hibridistas*, a la que pertenecía Kölreuter, 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” de Linneo.

Nota

¹ La traducción de ésta y las demás citas me pertenecen.

Bibliografía

- Behrens, J. (1896), “Joseph Gottlieb Kölreuter. Ein Karlsruher Botaniker des 18. Jahrhunderts”, *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Karlsruhe* 11, 268-320.
- Callender, L.A. (1988), “Gregor Mendel: An Opponent of Descent with Modification”, *History of Science* 26, 41-75.
- Camerarius, R.J. (1694), *De sexu plantarum epistola*, Tübingen: Typis Viduae Rommeii.
- Campbell, M. (1981), “Kölreuter’s Theory of Blending Inheritance: A Case Study in Theory Dynamics”, *Methodology and Science* 14, 1-33.
- Gärtner, C.F.v. (1849), *Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich*, Stuttgart: K.F. Hering & Comp.

- Kölreuter, J.G. (1761, 1763, 1764, 1766), *Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen, nebst Fortsetzungen 1, 2 und 3*, Leipzig: in der Gleditschischen Handlung.
- Mayr, E. (1982), *The Growth of Biological Thought*, Cambridge, Mass.: Belknap Press.
- Mendel, G. (1865), "Versuche über Pflanzen-Hybriden", *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins zu Brünn* 4, 3-47.
- Olby, R. (1966), "Joseph Kölreuter, 1733-1806", en Olby, R. (ed.), *Late Eighteenth Century European Scientists*, Oxford: Pergamon Press, pp. 33-65.
- Olby, R. (1985), *Origins of Mendelism*, New York: Schocken Books, 1966, 2ª ed. aumentada, Chicago: The University of Chicago Press.
- Olby, R. (1970-1980), "Kölreuter, Joseph Gottlieb", en Gillespie, C.C. (ed.), *Dictionary of Scientific Biography*, New York: Charles Scribner's Sons, pp. 440-442.
- Olby, R. (1986), "Mendels Vorläufer: Kölreuter, Wichura und Gärtner", *Folia Mendeliana* 21, 49-67.
- Reinöhl, F. (1942), "Joseph Gottlieb Kölreuter. Botaniker. 1733-1806", en Haering, H. y O. Hohenstätt (eds.), *Schwäbische Lebensbilder*, Stuttgart: W. Rohlhammer, Bd. 3, pp. 355-367.
- Roberts, H.F. (1929), *Plant Hybridization Before Mendel*, New Jersey: Princeton University Press.
- Sachs, J. (1875), *Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1960*, München: R. Oldenbourg.
- Zirkle, C. (1935), *The Beginnings of Plant Hybridization*, Philadelphia: University of Pennsylvania Press.