

# Da una rilettura di Mendel (e dintorni)

GIOVANNI CERCIGNANI

Queste pagine nascono da un' esplorazione dell' opera di Mendel, per capire attraverso il suo scritto quali fossero le sue azioni e il suo ragionamento di sperimentatore e di biologo. Sarebbe gratificante poter dire che mi sono risolto a scrivere di quell' esperienza perché mancano contributi su questo argomento: è chiaro che non mi trovo in tale circostanza. Pertanto, il titolo allude ai dintorni storici, culturali e scientifici contemporanei al monaco di Brunn, ma anche ai moltissimi suoi commentatori per tutto il XX secolo e oltre. La rilettura che ho portato a termine in questi ultimi due anni va intesa come un' esperienza personale particolare (di cui a suo tempo potrei dire, se non mi incalzasse l' oggetto fin troppo complesso di questo breve intervento) e non è sostituibile a mio avviso con la lettura dei trattati di genetica o dei commentatori detti sopra, tra i quali mi iscrivo da buon ultimo, non solo in ovvio ordine di tempo. Detto ciò, vale la pena di chiedersi perché serva leggere l' opera di Mendel, perché una schiera eterogenea di studiosi di varie estrazioni e formazioni abbiano scritto su questo soggetto, perché ancor oggi si discuta sulla figura di Mendel e sul senso scientifico della sua ricerca che costituisce l' origine della genetica. Visto che molto è stato scritto sull' argomento, e nella messe ingente di tali articoli se ne trovano alcuni (e)leggibili a riferimenti sicuri e convincenti, questa mia nota sarà più breve di quanto non tema l' accorto lettore.

Una prima, fondamentale e concreta risposta a questi "perché" si trova nelle ridotte dimensioni del lascito scientifico di (Johann) Gregor Mendel. Tolta una manciata di suoi articoli nel campo della meteorologia (o delle previsioni del tempo), le sole due pubblicazioni su incroci tra vegetali sono le 45 pagine (nell' originale tedesco) dei *Versuche über Pflanzen Hybriden* (Esperimenti sugli ibridi vegetali) del 1866 [1] e il breve articolo sugli incroci nel genere *Hieracium* stampato nel 1870 [2]. Quasi tutte le pubblicazioni di Mendel apparvero negli ATTI DELLA SOCIETÀ NATURALISTICA DI BRÜNN (oggi Brno, in Moravia), come d' uso, l' anno dopo che erano stati comunicati nelle sedute della Società. Altri riferimenti al lavoro sugli ibridi si trovano nelle varie lettere che egli scrisse dopo il 1866 al citologo e botanico svizzero Karl W. von Nägeli, professore a Monaco di Baviera. Ogni altro autografo sulle sue attività di ricerca, fossero appunti, quaderni sperimentali o simili, fu distrutto alla morte di Mendel, suppongo dal suo solerte successore alla guida dell' abbazia. Una fonte

potenziale di "indizi" sul pensiero biologico mendeliano si potrebbe cercare nelle annotazioni [3] a margine della copia di *On the Origin of Species etc., 3<sup>rd</sup> ed.* (1861) di Darwin in traduzione tedesca, che Mendel acquistò nel 1863; esse appaiono, però, quanto di più criptico, scarno e neutro ci si possa aspettare da un lettore, consapevole e attento, del libro che in quegli anni sollevò tanto interesse e tante discussioni.

La seconda ragione per rileggere Mendel sta nel fatto che le circa 13.000 parole dell' originale (che diventano almeno 14.000 nelle traduzioni) sono quasi tutte importanti per comprendere appieno il significato di quella relazione scientifica. Ogni commentario sarebbe necessariamente assai più lungo (come quelle pagine delle edizioni liceali della "Divina Commedia" in cui si leggono in cima tre o quattro versi danteschi e sotto c' è un precipizio di note, chiose e via dicendo); ogni tentativo di citare i passi rilevanti riproporrebbe quasi per intero il testo, saltando solo le ripetizioni di termini elencativi, che già Mendel "virgoletta" opportunamente. Come lo stesso autore scrisse a Nägeli, l' articolo è "la stampa fedele degli appunti per tale conferenza; da qui la brevità dell' esposizione, che è essenziale per una conferenza pubblica" (presentata alla fine dell' inverno 1865 in due sedute, a distanza di quattro settimane) e come tale è notevolmente riassuntiva; ancor oggi si considera il suo stile come il più adeguato a comunicare risultati scientifici a un auditorio (1). Tener presente questo aspetto è opportuno, mentre si legge il lavoro mendeliano, al fine di una sua corretta interpretazione. Sembrerebbe a questo punto scontato che il mio lettore debba conoscere il contenuto dell' articolo di cui parlo, per potermi seguire in queste noterelle; non sarò così esigente, anche perché spero che le mie parole lo esortino a (ri)leggerlo "in seguito", se non l' ha già fatto. Come punto di partenza per una ricognizione della fortuna di Mendel nei nostri tempi, consiglio <http://www.mendelweb.org>, "meravigliosa risorsa creata e mantenuta da Roger B. Blumberg" [4]. Da quella pagina web si può procedere più o meno approfonditamente, secondo l' intenzione di ciascuno, per esplorare l' oceano della letteratura su Mendel.

Un preciso quadro sinottico degli esperimenti di Mendel su *Pisum sativum* si trova all' inizio della recente rassegna critica di Fairbanks e Rytting [5], dalla quale, nella Tabella 1, ho riassunto i dati essenziali sui sette caratteri studiati da Mendel, utili alla discussione successiva.

Tab. 1 Corrispondenze dei 7 caratteri studiati da Mendel con geni noti in *Pisum sativum* **Dimmi: quante e quali sono le leggi dell'eredità formulate da Mendel?**

carattere (fenotipo)	forme differenziali (dominante/ recessiva)	gene	cromosoma <sup>1</sup>
forma del seme	rotonda/con rughe spigolose	<i>r</i>	7
colore dei cotiledoni	giallo/verde	<i>i</i>	1*
colore del tegumento del seme <sup>2</sup>	colorato-opaco/trasparente	<i>a</i>	1*
forma del baccello	rigonfio/con costrizioni	<i>v</i>	4*
		<i>p</i>	6
colore del baccello acerbo	verde/giallo	<i>gp</i>	5
posizione dei fiori	assiali/terminali	<i>fa</i>	4*
altezza del fusto	alto/nano	<i>le</i>	4*

<sup>1</sup> Vedi anche la Figura 1 e il testo.

<sup>2</sup> Tale carattere si esprime anche nei fiori (colore purpureo/bianco) e nella pigmentazione ascellare (rossiccia/assente).

\* Distanze in centiMorgan (cM): *i* da *a* = 204 cM; *fa* da *le* = 121 cM; *v* da *le* = 12 cM.

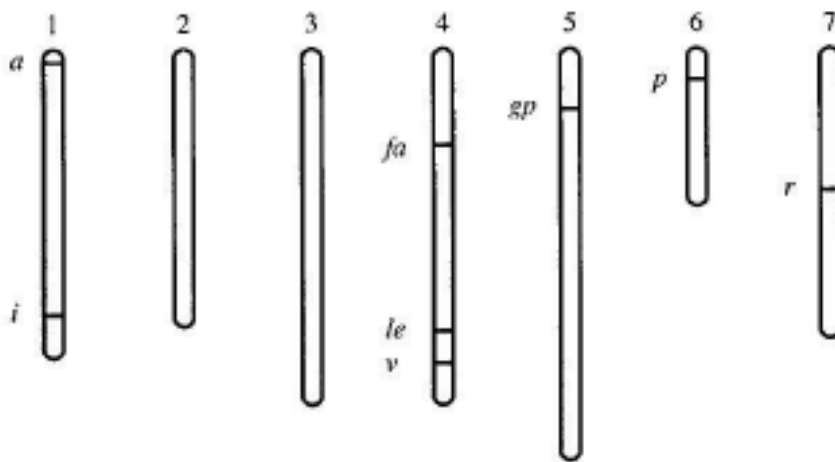


Fig. 1 Localizzazioni cromosomiche nel genoma aploide di *Pisum sativum* ( $n = 7$ ), dei geni per i sette caratteri studiati da Mendel. Da Fairbanks & Rytting [5]. Vedi anche la Tabella 1

Avverto che non mi avventurerò nella critica di analisi statistica sui dati di Mendel, poiché persone ben più autorevoli di me hanno scritto in tempi recenti [4, 5, 6, 7] per trattare della secolare diatriba sulla possibilità che egli abbia mal interpretato, travisato (o persino falsificato) i risultati di alcuni incroci. Per quanto i detti articoli non consentano di definire la questione compiutamente (termine incauto in tale contesto, viste le date recentissime e le diverse prospettive di quegli studi), condivido il loro giudizio che coralmemente riconosce a Mendel una sostanziale correttezza scientifica.

Per analoghe ragioni, non discuterò le possibili cause del cosiddetto “oblio” in cui fu lasciato il lavoro di Mendel per 34 anni dalla sua pubblicazione. Consiglio, a chi è interessato a questo e ad altri aspetti storico-epistemologici di tutta la vicenda mendeliana, l’acuto contributo di Sapp [8] che non solo tratta di come i vari commentatori di Mendel lo abbiano “usato”, ma discute anche il senso complessivo della metodologia scientifica in rapporto alla nascita della genetica come disciplina.

Comincerò da questa domanda, che tra le problematiche mendeliane affronta un aspetto banale, ma certamente non trascurabile, almeno sotto il profilo didattico.

Già, quante sono? Diversi testi italiani ne enunciano tre, mentre quelli anglosassoni si fermano a due: la legge di “segregazione dei caratteri alternativi” e quella di “assortimento indipendente di più coppie di caratteri alternativi”. L’incertezza fa capire che Mendel non ha (e)numerato queste famose leggi; sopraggiunge l’ulteriore sospetto che non abbia enunciato le regole dell’eredità proprio nella forma in cui le studiamo oggi nelle scuole e nelle università. Leggendo attentamente il suo articolo, troviamo ripetuta la parola “legge” (*Gesetz*), assai spesso al singolare, soprattutto riferita a regole note (di probabilità o di statistica); ci sono frasi scritte in corsivo (2), che hanno il tono di enunciati riassuntivi generalizzati, dove il termine “legge” non compare, ma alle quali Mendel nel contesto successivo fa riferimento parlando di

“legge di sviluppo” (*Entwicklungsgesetz*); subito prima del corsivo che riassume la regola dell’assortimento indipendente di più caratteri, Mendel usa la frase *der Satz Gültigkeit habe* (“abbia validità il teorema” o “valga il principio”). Procediamo con ordine per dipanare questi nodi: userò come guida iniziale, a rischio di apparire pedante, i titoli delle sezioni usati da Mendel. Dopo *Considerazioni introduttive*, *Scelta delle piante da esperimento* e *Divisione e organizzazione degli esperimenti*, la quarta sezione si intitola *Le forme degli ibridi*. Qui troviamo la descrizione di quanto accade nella “generazione F1” ottenuta incrociando due linee pure (“generazione P”) che differiscono per un solo carattere (ad es., forma del seme): potremo quindi cercare in tale contesto il possibile enunciato della “Prima Legge (italiana) di Mendel”, solitamente detta “della dominanza”, ma che sarebbe più corretto chiamare (se proprio vogliamo dargli lo *status* di legge scientifica) “dell’uniformità degli ibridi”. Infatti, enunciando questa regola con la frase “gli individui derivanti dall’incrocio presentano tutti il carattere di una delle due linee parentali, detto carattere dominante”, metteremo tra le cosiddette “eccezioni



Fratello Mendel siamo stufi di piselli...

Fig. 2 Sarà stato che i confratelli del monastero di Brünn erano stufi di banchettare coi piselli raccolti dal futuro abate?... e che perciò distrussero tutti gli appunti sui famosi esperimenti dopo la sua morte?

alle regole di Mendel” i casi di codominanza e dominanza incompleta. Se invece diciamo che “gli individui F1 presentano per quella caratteristica un aspetto uniforme”, ossia non riferibile a due classi disgiunte, potremo dire che la regola è valida per ogni carattere ereditario monogenico (ad es., i gruppi sanguigni A e B, il colore dei fiori nella bocca di leone). In tal modo, però, ci accorgiamo facilmente che la “legge” non ci aiuta a (pre)dire alcunché, né a interpretare in che modo i caratteri ereditari siano trasmessi da una generazione all’altra, anche se ci limitiamo all’enunciato che mette in evidenza la dominanza. Occorre perciò sciogliere il primo nodo: Mendel in questa sezione non parla di alcuna regola, ma definisce e usa i termini *dominante* e *recessivo* solo per far vedere che il conteggio della discendenza ad ogni generazione successiva è facilitato dall’aver a che fare con caratteri qualitativamente distinguibili (anche l’altezza del fusto lo è, perché la pianta risulta o nana o gigante). Che egli non avesse scoperto una nuova legge si ricava da più elementi: 1) la dominanza era un fenomeno noto da quasi un secolo, e per osservarla non era necessario fare conteggi precisi su un gran numero di esemplari; 2) Mendel non usa i nostri termini moderni P, F1, F2, ecc., né dà alcun nome alla generazione ibrida nata dall’incrocio delle linee pure; 3) Mendel preannuncia subito in questa sezione il risultato rilevante di cui ora si vuol occupare, ossia qual è la distribuzione dei caratteri negli individui delle generazioni successive, ottenute per autofecondazione dall’insieme di piante “F1” (che egli chiama semplicemente “ibridi”).

Infatti egli intitola la quinta sezione del suo lavoro *La prima generazione degli ibridi*, che va intesa come la nostra F2. Se qui cerchiamo una legge, andiamo delusi: infatti, la (ri)comparsa delle forme parentali dominante e recessiva era fenomeno già noto ai predecessori di Mendel, come Kölreuter e Gärtner, i quali avevano mostrato che gli ibridi ottenuti da incroci tra linee pure tendono a tornare ai tipi parentali (anche se ne davano un’interpretazione assai diversa da quella di Mendel): tuttavia, Mendel ci mostra in modo convincente che, nelle sue popolazioni sperimentali, piante col carattere dominante e recessivo compaiono ora secondo un rapporto statistico che tende al valore ideale di 3:1, e questo è un suo risultato. Per giustificate ragioni di completezza e chiarezza scientifica, egli ci rimanda però alla sesta sezione, *La seconda generazione degli ibridi*, da noi chiamata F3. Nella quale analizza la progenie risultante dalla riproduzione per autogamia degli esemplari col fenotipo dominante che -Mendel ci avverte in anticipo- potrebbero essere omozigoti (“costanti” o “col carattere parentale”, secondo il suo linguaggio) o eterozigoti (“ibridi”). Egli mostra quindi che 2/3 di questi individui F2 generano una discendenza in cui ricompare (una volta su quattro) la forma recessiva del carattere, mentre 1/3 di essi hanno una discendenza “costante” per la forma dominante del carattere (3).

Dopo aver mostrato che questa regolarità nella riproduzione degli ibridi si applica a ciascun singolo carattere tra i sette scelti per gli esperimenti, Mendel conclude: “Il rapporto 3:1, in accordo col quale si ha la distribuzione dei caratteri dominanti e recessivi nella prima generazione (F2, *ndt*), si risolve perciò in tutti gli esperimenti nel rapporto di 2:1:1, se si vuole differenziare il carattere dominante in base al suo significato come carattere ibrido o come carattere parentale. Poiché gli individui della prima generazione derivano direttamente dalle sementi degli ibridi, è allora chiaro che gli ibridi formano semi che hanno l’uno o l’altro dei due caratteri differenziali, e che di questi metà riproducono ancora la forma ibrida, mentre l’altra metà genera piante che rimangono costanti e ricevono il carattere dominante o quello recessivo in proporzioni uguali [1].

Possiamo assumere questo periodo, in corsivo nell’originale, come un enunciato della “legge di segregazione” (o Seconda Legge “italiana” di Mendel), contenente *in nuce* quell’aspetto che nel XX secolo sarà chiamato combinazione allelica nel genotipo (vedi la frase “differenziare il carattere dominante in base al suo significato come carattere ibrido (= eterozigote) o come carattere parentale (= omozigote)”). E’ comunque chiaro che questo risultato era di notevole e ulteriore importanza per Mendel, e non solo perché lo scrive in corsivo; l’aspetto quantitativo nella segregazione dei caratteri gli permette di estendere “per induzione” la *legge di sviluppo* in queste genealogie di piante. Egli infatti

va oltre: dopo aver detto che per i due caratteri del seme la riproduzione autogama degli ibridi è proseguita per sei generazioni, Mendel interpreta l'osservazione di Kölreuter e Gärtner sull'instabilità degli ibridi: se si suppone che, ad ogni generazione (autogama) dopo l'incrocio, ciascuna combinazione delle forme di un carattere abbia la stessa probabilità di comparire, e che tutti gli individui siano parimenti fecondi e vitali, dopo una decina di generazioni gli ibridi saranno ridotti allo 0,1 % della popolazione. Se si fanno riprodurre solo poche decine di esemplari per generazione, e si esaminano più caratteri simultaneamente, come avveniva negli esperimenti di Gärtner, le forme ibride iniziali sono praticamente destinate a scomparire.

Ci accorgiamo allora che il nostro paziente monaco sta cercando di verificare la correttezza del suo "modello induttivo" in relazione alle indagini dei suoi predecessori (che però incrociavano varietà con *molte* caratteri differenziali). Perciò non lo fa solo seguendo per più generazioni la discendenza degli ibridi, ma anche sperimentando incroci a più caratteri per osservare se la trasmissione alle generazioni successive avvenga secondo la regola numerica semplice riscontrata negli incroci a un solo carattere (in termini matematici, se la regola di sviluppo (*Entwicklungsgesetz*) per ciascun carattere può essere combinata linearmente con le altre). Negli esperimenti che riporta (descritti nella sezione 7, *La discendenza degli ibridi nei quali sono associati più caratteri differenziali*), egli trova conferma a questa idea: quindi, per quei sette caratteri "vale il principio che la discendenza degli ibridi in cui alcuni caratteri essenzialmente differenti sono combinati mostra i termini di una serie combinatoria, in cui sono unite le serie in sviluppo per ciascun paio di caratteri differenziali. E' dimostrato al tempo stesso che la relazione di ciascun paio di caratteri differenti in unione nell'ibrido è indipendente dalle altre differenze nelle due linee parentali originali [1].

Questa viene concordemente considerata la formulazione originale della "legge dell'assortimento indipendente" (o Terza Legge "italiana" di Mendel).

### **Caratteri che segregano indipendentemente**

Qui conviene discutere il significato delle affermazioni di Mendel. Sappiamo che questa "legge" non è tale, ossia non si applica universalmente, e che Morgan e i suoi collaboratori dimostreranno cinquant'anni dopo che alcuni caratteri sono associati (fenomeno del *linkage*), ossia non segregano indipendentemente nella discendenza, trovandosi sullo stesso cromosoma a distanze più o meno grandi. Mendel fu allora fortunato? Come poté accadere che sette caratteri diversi segregassero indipendentemente, se in *P. sativum* il numero aploide di cromosomi è  $n=7$ ? Alcuni commentatori nel XX secolo hanno affermato (incauti!) che Mendel si limitò a indagare o a riportare dati su sette caratteri perché, aggiungendone un ottavo (un nono, un decimo

...), avrebbe scoperto che esso era ereditato in associazione con uno dei precedenti sette, e la sua ipotesi sarebbe stata contraddetta. Come risulta invece dalla Tabella 1 e dalla Figura 1, i sette caratteri studiati da Mendel si trovano al più su cinque (forse solo su quattro) dei 7 cromosomi (4); egli poteva (secondo un modo superficiale di considerare i meccanismi e i metodi della genetica) incappare in un caso di non indipendenza nella segregazione anche con soli sette caratteri. In realtà, il fenomeno del *crossing over* produce, con una probabilità che aumenta con la distanza tra i *loci* sullo stesso cromosoma, la segregazione indipendente di caratteri "associati". Si può affermare che lo studio dell'associazione tra loci genici sullo stesso cromosoma (analisi di *linkage*) è più complessa da effettuare di quanto non lo siano gli esperimenti mendeliani. In parole povere: è più facile osservare l'indipendenza nell'assortimento che dimostrare l'associazione tra due caratteri, se i *loci* genici che li controllano non si trovano a breve distanza sullo stesso cromosoma.

E' interessante esaminare in tale contesto un paragrafo dell'articolo di Mendel che cita un fatto non trascurabile (ma di solito sorvolato dai commentatori): *Riguardo al periodo di fioritura degli ibridi, gli esperimenti non sono ancora conclusi. Si può tuttavia già affermare che esso cade quasi esattamente tra quello della linea che ha prodotto i semi e quello della linea che ha prodotto il polline, e che la costituzione degli ibridi riguardo a questo carattere segue probabilmente la regola appurata nel caso degli altri caratteri. Le forme selezionate per gli esperimenti di questo tipo devono avere una differenza di almeno 20 giorni tra il periodo medio di fioritura dell'una rispetto all'altra; inoltre, quando si interrano i semi, essi devono essere posti alla stessa profondità nel terreno, di modo che possano germinare simultaneamente. Ancora, durante l'intero periodo della fioritura, si devono annotare le variazioni più rilevanti di temperatura, e il ritardo o l'anticipo parziale nella fioritura che ne può derivare. E' chiaro che questo esperimento presenta molte difficoltà da superare e necessita grande attenzione.*

Sembra che nessun commentatore si sia interessato a queste frasi enigmatiche: esse non sono precedute da alcun accenno a esperimenti di questo genere, ed è possibile che Mendel abbia deciso di inserirle al momento di tenere la conferenza e non abbia poi modificato l'impostazione della restante parte del discorso, per le ragioni che egli stesso ebbe a scrivere. Eppure, da quelle frasi risulta che Mendel aveva iniziato esperimenti su un ottavo carattere (il periodo della fioritura), con ciò fornendo filo da torcere ai suoi posteristi critici poco avveduti. Si capisce anche che: 1) egli stava indagando un carattere "quantitativo" (5), avendo forse già osservato che le differenze tra i periodi medi di fioritura delle due linee erano nettamente superiori alle differenze individuali in ciascuna delle due varietà; 2) egli aveva cura di controllare tutte le variabili ambien-



tali e sperimentali che potevano influire sul risultato di un esperimento; 3) il carattere in esame mostrava chiaramente una dominanza intermedia.

### **Il significato della dominanza negli esperimenti di Mendel**

Leggendo (o rileggendo) con attenzione il lavoro di Mendel, giunti all'enunciato che indichiamo come "legge di segregazione", ci si può incuriosire del fatto evidente che il famoso rapporto 3:1 che si risolve in 2:1:1 verrebbe letto direttamente come 2:1:1 nel fenotipo della progenie degli ibridi (F<sub>2</sub>), se si usassero caratteri alternativi a dominanza intermedia, come il colore dei fiori nella bocca di leone. Per conoscere il genotipo degli individui F<sub>2</sub>, non sarebbe necessario farli riprodurre per sapere chi di loro è eterozigote, poiché il fenotipo lo dichiarerebbe immediatamente.

Questo aspetto degli esperimenti mendeliani viene di solito commentato, giustamente anche se in modo un po' sbrigativo, facendo notare che la relazione di dominanza/recessività usando caratteri di tipo qualitativo (ossia basati sull'appartenenza a due classi disgiunte) rende assai più semplice vagliare gli esemplari in base al fenotipo per conteggiarli nelle varie discendenze. Lo stesso Mendel fa notare come a volte ci possa essere qualche dubbio sulla valutazione negli individui ibridi di un fenotipo legato a un colore o a una forma, dubbio che ha scarso rilievo nel caso di carattere a dominanza completa e che ne avrebbe invece nel caso della dominanza intermedia. D'altronde, l'affermazione che Mendel abbia usato solo caratteri a dominanza completa non è vera in assoluto, a parte il caso citato poc'anzi: è stato infatti notato (6) che almeno uno dei sette caratteri (colore del tegumento del seme) mostrava un fenotipo che era distinguibile nell'eterozigote da quello delle due linee parentali, un rilievo già fatto da Correns, uno dei riscopritori di Mendel nel 1900, e di cui Mendel stesso ci dà conto [1]. Ciò conferma che il principio di dominanza completa non era operativamente indispensabile al monaco di Brunn, e che anzi la distinguibilità del fenotipo negli ibridi può averlo aiutato a vagliare più rapidamente i risultati degli incroci a tre caratteri (forma e colore dei semi e colore dei tegumenti). E' invece mia opinione che la scelta di caratteri con forme dominanti e recessive -che peraltro seguiva una consolidata tradizione per gli studi di ibridazione in *P. sativum*- sia servita a meglio argomentare il modello mendeliano.

Qui occorre riflettere sul fatto storico che Mendel (come qualunque altro studioso dell'epoca) non aveva né dati scientifici né altre risorse per identificare in alcun modo la natura fisica dei fattori che determinavano i caratteri ereditabili (6). Perciò, egli usa nella sua notazione simbolica solo "strutture" verificabili con l'esperienza: indica la "formula" di un carattere costan-

te con una sola lettera (maiuscola se dominante, minuscola se recessivo), mentre segnala quella di un carattere ibrido con due lettere (una maiuscola e una minuscola). Che egli credesse invero alla realtà fisica di quei fattori risulta chiaro dal seguito della sua trattazione, e ne darò contezza più avanti: tuttavia, egli si attiene al "tangibile e visibile" quando ricava dai propri dati sperimentali un possibile modello interpretativo. E' quindi plausibile che il fenomeno della dominanza valesse per lui come un opportuno espediente concettuale che eliminava il dubbio paradigmatico di avere a che fare con *tre entità* (il carattere recessivo, quello dominante e la forma intermedia o "mescolata" di un ibrido) quali risulterebbero nei casi in cui non vi è dominanza o questa è incompleta. Tale situazione avrebbe lasciato infatti aperta la possibilità di interpretare i risultati degli incroci come dovuti a un "mescolamento" o "cambiamento" di entità "pure" quando venivano portate a confluire nella stessa pianta. Il fatto che uno dei due caratteri prevalessse sulla forma alternativa consentiva invece di affermare che i rapporti osservati nella progenie degli ibridi erano dovuti alla combinazione (in coppie) di due forme alternative di ciascun carattere. Mendel è giustamente attento a sottolineare (col corsivo): *Non sono state osservate forme di transizione in alcun esperimento* (fine del primo capoverso della sezione *La prima generazione derivante dagli ibridi*). Vale a dire: non c'è mescolanza tra i fattori che determinano i caratteri ereditabili ("regola" di segregazione), ma essi agiscono in una combinazione che, se omogenea o "concorde", fa apparire il carattere (dominante o recessivo) nella forma specificata dal fattore, oppure (se disomogenea o "discorda") ha come esito un "compromesso" in cui uno dei fattori prevale sull'altro. Ciò equivale ad affermare che le entità determinanti i caratteri -qualunque sia la loro natura precisa- sono discrete, ossia numerabili, e riassortibili ad ogni generazione. Per questo, anche la "regola" di indipendenza nella segregazione aveva rilevanza per l'intero edificio teorico mendeliano, poiché eliminava complicazioni di tipo non lineare e i modelli che proponevano la "mescolanza di caratteri". La non dominanza e la dominanza incompleta non turbavano invece i predecessori di Mendel, che immaginavano l'eredità come legata a una "essenza" della specie o della varietà formata da tutti i caratteri specifici del tipo di organismo: con l'ibridazione, due "essenze" venivano a mescolarsi tra loro in una nuova entità. Per capire la solida prevalenza di tale paradigma pre-mendeliano, e il modo di ragionare conseguente, basta leggere la seguente frase di Karl Nägeli, tratta da un suo articolo intitolato *L'ibridazione nel Regno vegetale* (1865):

*Di regola, tuttavia, i caratteri paterni e materni si combinano e interpenetrano, per cui si origina un nuovo carattere individuale che si attiene più o meno alla media. Il modo e la maniera con cui*

avviene l'unione non possono essere determinati in anticipo. Citato da Wynn [10]

E' da notare che l'autore di quell'articolo è un citologo, non solo allievo di Schleiden, ma anche sostenitore delle teorie evoluzioniste e della non fissità delle specie, ossia non un "tradizionalista". Lo stesso Darwin espone idee simili in tutte le sue pagine dedicate alla produzione sperimentale di ibridi. Ancor prima Nägeli, in un lavoro pubblicato nel 1856 sull'*Individualità nella Natura con speciale riferimento al Regno Vegetale*, scrive: *Come i fenomeni naturali in generale, le specie non possono persistere in completa quiete. Proprio come la progenie del primo individuo era un poco differente da quello, così anche i germi che li generarono devono divergere in qualche misura da quei germi da cui essi stessi trassero origine. Un processo di cambiamento deve essere perennemente all'opera, ed esso non può mancare, alla fine, di comportare la scomparsa di quella specie o la sua transizione in un'altra.* Citato da Wynn [10]

Anche da queste frasi è possibile capire la diversità del paradigma scientifico prevalente nel campo dell'ereditarietà, negli anni in cui Mendel affrontò il problema: la "sostanza" del "germe" non solo è mescolabile, ma può anche cambiare da una generazione all'altra. Certamente noi riconosciamo oggi tale possibilità di cambiamento, nella mutazione di un gene; questo è però altro concetto da quello espresso nello scritto di Nägeli, che adombra una mutabilità assai più frequente (*e continua*) di quella che noi conosciamo. Il punto di vista di Mendel, che egli conferma coi risultati dei suoi esperimenti, è che la natura dei determinanti ereditari non sia così variabile, anche se l'aspetto esteriore degli ibridi può esserlo. Questo punto del pensiero mendeliano è interessante e vale la pena di collegarlo a un altro aspetto, centrale nel suo argomentare.

Uno dei caratteri più intriganti dello scritto mendeliano è l'evidente ricorso a due procedimenti che oggi consideriamo tipici del lavoro scientifico: 1) adottare un piano sperimentale che analizzi una sola variabile per volta; 2) effettuare misure che confrontino il comportamento del materiale in studio con un modello previsionale. Mendel (che fu allievo a Vienna di Helmholtz per la fisica e la matematica; il famoso fisico lo scelse anche come assistente nella preparazione di esperienze didattiche) accosta a questi procedimenti un uso notevolmente sobrio ma efficace del ragionamento su basi scientifiche. Si penserebbe che questa non fosse un'esclusiva, ma in un settore come quello in cui si muoveva Mendel, questo uso accorto della ragione non era molto frequente: a parte le citazioni sopra riportate, le argomentazioni sui risultati degli incroci nei lavori di ibridogenesi non brillavano per senso biologico. Facciamo l'esempio che Mendel ci propone nella sezione intitolata "Esperimenti con ibridi di altre specie vegetali", dopo aver discusso i risultati ottenuti sul colore dei fiori in *Phaseolus*: *E' stata espressa di frequente*



### *Hieracium aurantiacum*

Fig. 3 Il genere di composite (*Hieracium*) cui appartiene lo sparviere aureo, si riproduce spesso per apogamia, meccanismo che (al pari della partenogenesi negli animali) esclude l'unione tra geni di due linee diverse e la loro successiva segregazione nella discendenza. Studi nel XX secolo sugli ibridi tra piante del genere *Hieracium* prodotti da Mendel e da lui descritti come poco fertili [2], hanno poi mostrato -fatto ignorato da Mendel- che essi sono tutti invariabilmente apogamici [9]. Questi incroci tra specie di *Hieracium* furono suggeriti e propiziati da Nägeli, uno specialista del genere, che Mendel cercava di ingraziarsi nella speranza di diffondere le proprie scoperte, trovando però un substrato poco fertile sia nel botanico che nella pianta.

*l'opinione che la stabilità delle specie è notevolmente disturbata o decisamente alterata dalla coltivazione, di conseguenza vi è la tendenza a considerare lo sviluppo delle forme coltivate come legato al caso e senza regole; la colorazione delle piante ornamentali è inverosimilmente citata di solito come un esempio di grande instabilità. Non è chiaro, tuttavia, perché il semplice trasferimento nel terreno di un giardino debba provocare un così totale e persistente rivolgimento nell'organismo vegetale. Nessuno potrebbe seriamente affermare che in natura lo sviluppo delle piante sia governato da leggi diverse da quelle che valgono in un orto botanico. Qui, come in natura, cambiamenti di tipologie devono avvenire se le condizioni di vita sono alterate, e la specie possiede la capacità di adattarsi al nuovo ambiente. E' concordemente concesso che la coltivazione favorisce la comparsa di nuove varietà, e che con l'intervento umano si acquisiscono molte varietà che, in condizioni di natura, si perderebbero; ma nessuna osservazione giustifica l'assunzione che la tendenza a formare nuove varietà sia aumentata così straordinariamente da far*

*perdere così rapidamente alle specie ogni stabilità, e da produrre progenie così divergenti in una serie infinita di forme estremamente variabili. Se la sola causa di variabilità fosse il cambiamento nelle condizioni, potremmo attenderci che quelle piante coltivate che sono cresciute per secoli in condizioni quasi identiche raggiungano sempre caratteristiche costanti. Ciò non è il caso, come è ben noto, poiché è proprio in simili circostanze che si riscontrano non solo le forme più varie, ma anche quelle più variabili. Sono solo le Leguminose, come Pisum, Phaseolus, Lens, i cui organi riproduttivi sono protetti dal calice, che costituiscono un'eccezione notevole. Anche in questa famiglia sono comparse numerose varietà durante un periodo di coltivazioni di oltre 1000 anni sotto le condizioni più varie; esse conservano, tuttavia, in ambienti non soggetti a variazioni, un'elevata stabilità paragonabile a quella delle specie che crescono spontaneamente [1].*

Il passo citato mostra quanto dicevo all'inizio di questo articolo, ovvero la *densità di contenuto* dello scritto mendeliano: eviterò quindi di farne una parafrasi o un commento, perché ritengo che ciascun lettore possa considerare per conto proprio il significato di frasi che espongono concetti per noi oggi facilmente assimilabili. Mi limiterò ad osservare l'intuizione iniziale di questo capoverso, che porta poi alla sua logica conclusione: le leggi dell'eredità biologica si applicano in ogni condizione ambientale, modeste differenze nell'aspetto possono derivare da influssi ambientali, la varietà osservabile nella coltivazione deriva da fattori ereditari, la selezione (umana o ambientale) favorisce l'una o l'altra variante. Qualcuno nel XX secolo affermò (7) che Mendel non si interessava per nulla alle idee darwiniane, o che addirittura le avversasse; io, dopo aver letto quelle frasi, penso il contrario. Tale pensiero si rafforza se procedo a leggere qualche riga del lavoro mendeliano [1] oltre quelle succitate.

Un altro esempio di questo procedimento raziocinante si trova nei capoversi iniziali della parte finale dell'opera mendeliana, *Considerazioni conclusive*, dove egli interpreta in base alle regole da lui trovate i risultati riportati dai due autori di maggior spicco in questo ramo del sapere, Köhler e Gärtner [1]. Qui eviterò la citazione, perché troppo lunga, ribadendo che l'esperienza diretta di questa lettura non è sostituibile con riassunti o commenti, e limitandomi alla frase più celebre e dibattuta che si trova nel penultimo capoverso dell'articolo:

*Gärtner, dai risultati di questi esperimenti di trasformazione, fu indotto ad opporsi all'opinione di quei naturalisti che mettono in discussione la stabilità delle specie vegetali e credono in una evoluzione continua delle Piante. Egli coglie nella trasformazione completa di una specie in un'altra una prova indubitabile che le specie sono fisse entro limiti oltre i quali esse non possono cambiare. Sebbene tale opinione non possa essere accettata incondizionatamente, noi troviamo d'altronde negli esperimenti di Gärtner una conferma notevole di quella supposizione riguardo alla variabilità delle piante coltivate che è già stata espressa [1].*

Un commento a questa riflessione deve naturalmente riallacciarsi a quella riportata in precedenza. In breve, dirò che Mendel interpreta variabilità e stabilità come due aspetti della stessa proprietà, dovuta ai meccanismi di ereditarietà dei caratteri: la variabilità degli individui è insita nel modo in cui l'insieme dei caratteri ereditari viene trasmesso e riassortito ad ogni atto riproduttivo e solo in parte subisce l'influenza ambientale. Le specie sono fisse, non nel senso linneano, ma perché non possiamo sperare che esse cambino così velocemente da farcele apparire diverse a distanza di qualche generazione. Se vogliamo interpretare la variabilità, dobbiamo cercare di capire in che modo sia cifrata l'informazione fissa e regolare che fa dell'individuo un appartenente a una certa specie.

Mi sembra opinione condivisibile che questo concetto mendeliano sia precursore di buona parte del pensiero biologico moderno: forse anche perciò continuiamo ad appassionarci alla figura di Mendel. Ma il tempo a mia disposizione ormai scarseggia, per cui giungo all'ultimo punto che mi preme discutere.

### Un'altra "legge di Mendel"?

Se gli esperimenti descritti da Mendel nella prima metà dell'articolo [1] si distinguono da quelli dei suoi predecessori per la metodologia, l'analisi e l'interpretazione, pur riallacciandosi ad essi, la sezione intitolata *Le cellule riproduttive degli ibridi* (da pag. 24 a pag. 32 dell'originale) imprime una svolta decisamente nuova alla tesi che l'autore sta perseguendo. Anche qui, rinuncio a dare un riassunto di questi esperimenti rigorosi che Mendel descrive in stile inimitabile; mi salva poi dal commentarli l'ottimo contributo di Wynn [10], che analizza in dettaglio l'intera parte, mettendone in risalto lo "stile retorico" sia per gli aspetti legati ai procedimenti ipotetico-deduttivi e alla notazione quasi matematica, sia per quelli prettamente biologici. Qui Mendel enuncia infatti (a mio avviso) la sua legge fondamentale, dimostrando che nella formazione delle "cellule ovariche" e delle "cellule polliniche" degli ibridi (termini che oggi sostituiamo con *nuclei dell'uovo* e *nuclei spermatici*), i portatori dei caratteri differenziali sono ripartiti in maniera tale da contribuire nella fecondazione ciascun carattere in proporzioni uguali, che casualmente si troveranno appaiati in varie combinazioni nell'embrione in sviluppo. Per far comprendere in che modo ciò avvenga, egli fa ricorso a una figura schematica (vedi Figura 4) per noi immediatamente chiara. Poche righe sopra, egli aveva dichiarato, a conclusione del resoconto degli esperimenti: *E' quindi sperimentalmente confermata l'ipotesi che gli ibridi di Pisum formano cellule ovariche e polliniche le quali, nella loro costituzione, rappresentano in ugual numero tutte le forme costanti che derivano dalla combinazione dei caratteri uniti nella fecondazione [1].*



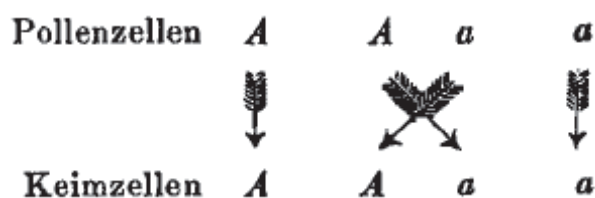


Fig. 4 Lo schema originale di Mendel nel suo articolo del 1866, che illustra le possibili combinazioni degli elementi formativi (*bildungsfähigen Elemente*) nella fusione tra cellula pollinica (*Pollenzell*) e cellula ovarica (*Keimzell*). Non sfugge al lettore che questa illustrazione è equivalente al quadrato di Punnett (per incrocio a un solo carattere) che tutti utilizzano nell'apprendere la genetica mendeliana.

Poiché, come ho detto e ripetuto, altri hanno scritto su vari aspetti del pensiero mendeliano, io qui rileverò solo due punti.

1) Mendel si muove concettualmente all'interno della teoria cellulare e mostra di comprendere in modo chiaro come si formi il nuovo individuo nella riproduzione sessuata. Per avere una visione più ampia di questa comprensione, occorre procedere nella lettura della parte finale dell'articolo di Mendel, laddove afferma: *è opinione di rinomati fisiologi che, allo scopo riproduttivo, una cellula pollinica e una cellula ovarica si uniscono nelle Fanerogame in una sola cellula ... e in una nota a pie' di pagina si profonde in questa intensa perorazione: In Pisum è fuor di dubbio che per la formazione del nuovo embrione debba avvenire una perfetta unione tra gli elementi di entrambe le cellule riproduttive. Come potremmo altrimenti spiegare che nella progenie degli ibridi ricompaiono i due tipi originali in ugual numero e con tutte le loro peculiarità? Se l'influenza della cellula ovarica su quella pollinica fosse solo esteriore, se assolvesse soltanto un ruolo di nutrice, allora il risultato di ogni fecondazione non potrebbe essere altro che lo sviluppo di un ibrido esattamente somigliante alla pianta che ha fornito il polline, o comunque alquanto simile. Un tal fatto non è confermato in alcun modo dagli esperimenti fin qui condotti. Una prova evidente dell'unione completa tra i contenuti di entrambe le cellule è fornita dall'esperienza, ottenuta da ogni lato, che è insignificante, per ciò che concerne la forma dell'ibrido, quale sia la specie originale che produce il seme o quale il polline.* Il passo è rilevante in connessione all'aneddoto che attribuisce la seconda bocciatura di Mendel all'esame di "abilitazione" all'insegnamento nelle scuole superiori; per quanto l'episodio sia negato da alcuni biografi e non se ne abbiano riscontri obiettivi, concordo con il commento che al riguardo fa Wynn nella sua tesi già citata [10].

2) La formulazione della frase sopra riportata si configura come una legge, che oggi sappiamo essere assai generale, anche se Mendel si cautela e circoscrive la sua verifica alla pianta che ha studiato; questa legge non si aggiunge a quelle che conosciamo come "leggi di Mendel", ma in qualche modo le supera e le fa apparire casi particolari, come se fossero stadi preliminari nella costruzione concettuale di questo punto di arrivo (9).

Ripeto, per chi si fosse sintonizzato ora sulla lunghezza d'onda del 1865, che la concezione espressa nell'enunciato di cui sopra era tutt'altro che diffusa. Volendo andare più a fondo, che cosa significa la frase *rappresentano in ugual numero tutte le forme costanti ecc.*? Il termine "costante" è assunto da Mendel per indicare il carattere non ibrido; poiché sta parlando di cellule riproduttive dell'ibrido, sembra che ora gli attribuisca un senso diverso, per cercare qual esso sia, occorre leggere nelle *Considerazioni conclusive*, dove egli afferma: *Poiché non si possono percepire cambiamenti nell'aspetto della pianta durante l'intero periodo vegetativo, dobbiamo inoltre assumere che agli elementi differenziali è possibile liberarsi dall'unione forzata solo quando si sviluppano le cellule riproduttive. Nella formazione di queste cellule tutti gli elementi esistenti partecipano in una sistemazione interamente libera e uguale, con la quale solo quelli differenziali si separano uno dall'altro. In tal modo si renderà possibile la produzione di tanti tipi di cellule ovariche e polliniche quante sono le possibili combinazioni degli elementi formativi (bildungsfähigen Elemente).*

E' quasi inevitabile leggere in queste righe la preconizzazione di concetti della genetica del XX secolo: gli *elementi formativi* (o *fattori*) richiamano da vicino l'idea di gene; anche se appare che Mendel attribuisca ai fattori in stato di omozigosi una mancanza di "separazione" (*solo quelli differenziali si separano uno dall'altro*), non è difficile immaginare che egli lo faccia per mettere in evidenza il processo che porta alla separazione di quelli in stato di eterozigosi, oppure per non dare al suo uditorio un ulteriore rovello oltre a quelli forniti con l'intera esposizione dei suoi complessi esperimenti. Faccio un'ultima trasgressione alla mia regola di non citare Mendel, per sottolineare l'importanza che egli assegna alla "legge" sopra riportata (nella discussione finale, il termine è sempre usato al singolare) e il rinnovato richiamo alla visione unitaria dell'organismo formato da cellule, visto che poco prima ha parlato di "cellula fondatrice" che dà origine al nuovo individuo: *Anche la validità della legge formulata per Pisum richiede ancora di essere confermata, e si deve di conseguenza sentire la*



Fig. 5 La femmina del coleottero *Bruchus pisi* può danneggiare il calice dei fiori nelle piante di *Pisum sativum*, per deporvi le uova, oltre che trasferirvi polline da altri esemplari di quella specie: Mendel ne aveva trattato in un suo lavoro del 1854, perciò fu attento alle interferenze che questo insetto poteva causare nei suoi esperimenti iniziati di lì a poco, come riporta nel suo famoso articolo [1].



*necessità di ripetere gli esperimenti più importanti, quelli, per esempio, relativi alla composizione delle cellule riproduttive degli ibridi. Può sfuggire all'osservatore singolo una differenza che sebbene all'inizio possa apparire non importante, si accumula però fino a un'entità che non può essere ignorata nel risultato totale. Si deve anche per prima cosa decidere con esperimenti se gli ibridi variabili di altre specie vegetali siano in completo accordo (con questa legge, NdT). Nel frattempo possiamo assumere che nei punti essenziali può difficilmente riscontrarsi una differenza di principio, poiché l'unità nello sviluppo vegetale della vita organica è al di là degli interrogativi.*

### **Non senza fatica si giunge al fine**

Diversi altri dettagli sarebbero interessanti da discutere, come l'analisi di Mendel sui risultati dei suoi incroci in *Phaseolus*, dove arriva a ipotizzare l'influenza di due fattori indipendenti sul colore dei fiori; o la sua chiara percezione del fenomeno della pleiotropia; o ancora la sua applicazione delle regole trovate per far capire come si possano "programmare" possibili incroci per produrre determinate linee ibride. Ma questo ci porterebbe fuori dall'assunto che mi ero proposto, che è (qualcuno se ne sarà accorto) far vedere come la nostra prospettiva sull'opera di Mendel sia stata distorta dalla vicenda a lui successiva, culminata nella nascita della genetica come disciplina a sé stante, in un'epoca in cui già l'indagine del microcosmo cellulare aveva portato a evidenziare quali potevano essere i vettori dei caratteri ereditari: rileggendo oggi quegli esperimenti e ragionamenti, possiamo percepire un sapore nuovo, ossia originario e che rivela la sorpresa dell'invenzione. Spero di non aver forzato troppo l'interpretazione dello scritto mendeliano, e di aver anche evitato un tono apologetico o agiografico; d'altronde, vi sono autori che si sono profusi nell'eccesso opposto, ossia cercando di diminuire il merito scientifico di Mendel o addirittura gettandogli addosso la taccia di impostore, a volte senza aver avuto l'accortezza di documentarsi in proposito, come acutamente notato da Hartl e Fairbanks [4]. Lo scopo di questo mio intervento è quello di riportare l'argomento a un'attenzione più diretta e aperta alla discussione, alla quale non sia velo alcuna partigianeria né diletantismo. Qualche mia affermazione potrà apparire tuttavia discutibile e attendo, come di consueto, le vostre critiche.

Giovanni Cercignani

### **Note**

(1) Il file pdf disponibile in rete per l'articolo di Mendel in tedesco origina da una copia anastatica dell'estratto a stampa, sul quale sono evidenti alcune correzioni a penna (suppongo dello stesso Mendel): una di esse può essere considerata l'eliminazione di una svista (völlige = "completi", corretto in völliggleiche = "in tutto simili").

(2) Nella stampa dell'articolo originale, queste frasi *in corsivo* sono evidenziate con una spaziatura espansa tra i caratteri delle parole, mentre il corsivo vero e proprio è usato per i simboli a noi familiari per indicare la forma dominante e recessiva di uno o più caratteri (come nel caso AaBb).

(3) Mendel riporta giustamente di aver fatto riprodurre per autogamia anche gli individui F2 col fenotipo recessivo, i quali danno una progenie "costante" per questa forma del carattere, coincidente con quella "parentale" recessiva.

(4) Il carattere "forma del baccello" in *P. sativum* può essere determinato o dal *locus v* sul cromosoma 4 o dal *locus p* sul cromosoma 6 (vedi Tabella 1 e Figura 1). Non è dato sapere quale fossero i genotipi delle varietà usate da Mendel per questo carattere. Nel caso che il carattere studiato da Mendel fosse controllato da *p*, l'indipendenza dagli altri sei caratteri era garantita; nell'altro caso, la distanza di 12 cM da *le* (che controlla l'altezza del fusto) farebbe pensare a una buona probabilità di osservare la non indipendenza nella segregazione dei due caratteri. I genetisti sanno tuttavia che, per dimostrare l'associazione tra due loci genici non in stretta adiacenza, occorre effettuare esperimenti mirati, diversi dagli incroci fatti da Mendel. (Istruttivo a tale riguardo è l'aneddoto di Beadle riportato da Sapp [8], nel quale il famoso genetista narra come gli sia capitato di incappare in un caso di dubbia associazione, e di aver rischiato di pubblicare un dato falso.) Le altre due coppie di caratteri che si trovano ciascuna su uno stesso cromosoma sono a distanza tale da garantire l'indipendenza nella segregazione sotto qualunque condizione sperimentale.

(5) Chi volesse un altro esempio di indagini di tal genere (si badi bene, siamo a nove caratteri), deve solo leggere un po' più avanti nell'articolo di Mendel: *Un esperimento con peduncoli fiorali di lunghezze differenti ha dato nell'insieme risultati piuttosto soddisfacenti, sebbene non si sia potuta realizzare la distinzione e la collocazione in serie delle forme con quella sicurezza indispensabile per un esperimento rigoroso.*

(6) Solo intorno al 1885 si ebbero le prime indicazioni che i cromosomi avessero un ruolo nella trasmissione dell'eredità biologica, ipotesi che venne comunque sviluppata dal 1902 in poi, ossia dopo la "riscoperta" del lavoro di Mendel.

(7) Si legga in proposito quanto riferisce e commenta Sapp nel suo saggio *The nine lives of Gregor Mendel* [8]. Se vogliamo cercare "leggi", ve n'è un'altra nell'articolo di Mendel, così formulata: *i caratteri costanti che compaiono nelle diverse varietà di un gruppo di piante possono essere ottenuti in tutte le associazioni possibili secondo le leggi combinatorie, per mezzo di fecondazione artificiale ripetuta*, che è preceduta dalle espressioni combinatorie "se *n* rappresenta il numero di caratteri differenziali nelle due linee originali,  $3n$  dà il numero di termini della serie combinatoria,  $4n$  il numero degli individui (tipici, NdT) appartenenti alla serie, e  $2n$  il numero di unioni che rimangono costanti." E' chiaro che essa è un utile corollario della legge di segregazione indipendente.

### **Riferimenti bibliografici**

[1] G. Mendel, 1866 *Versuche über Pflanzen-Hybriden* VERHANDLUNGEN DES NATURFORSCHENDEN VEREINES, ABHANDLUNGEN, Brünn 4, pp. 3-47. La copia anastatica dell'articolo (in tedesco) si può scaricare dal sito web <http://mendelweb.org/>. Anche la prima traduzione inglese (conosciuta come *Drury-Bateson translation*) è scaricabile dallo stesso sito, sia in forma-

to pdf (senza note) che in formato html (con annotazioni). Io me ne sono fatto una traduzione italiana (talvolta facendo ricorso all'originale tedesco) che rendo liberamente disponibile a chi me ne faccia richiesta personale (ovviamente esistono diverse e più illustri traduzioni italiane, molte delle quali fuori commercio).

[2] G. Mendel, 1870 *Über einige aus künstlichen Befruchtung gewonnenen Hieracium-Bastarde* VERHANDLUNGEN DES NATURFORSCHENDEN VEREINES, ABHANDLUNGEN, Brünn 8, pp. 26-31. Versione inglese di G. Bateson *On Hieracium-Hybrids Obtained By Artificial Fertilisation*, disponibile in formato pdf (chiedendola a me, è più semplice che cercarla, l'ho anche tradotta).

[3] Queste annotazioni (*per lo più frasi del testo segnate a margine*) sono pubblicate in rete a una pagina dell'AMERICAN JOURNAL OF BOTANY come appendice dell'articolo di Fairbanks e Rytting (vedi riferimento qui sotto) che le hanno riportate in inglese con la versione tedesca a confronto: <http://ajbsupp.botany.org/v88/fairbanks.html>

[4] D. L. Hartl, D. J. Fairbanks, 2007 *Mud sticks: on the alleged falsification of Mendel's data* GENETICS, 175:975-979. Scaricabile da: <http://www.genetics.org/cgi/reprint/175/3/975>. Mia versione italiana disponibile a richiesta.

[5] D. J. Fairbanks, B. Rytting, 2001 *Mendelian controversies: a botanical and historical review* AMERICAN JOURNAL OF BOTANY, 88(5):737-752. L'articolo in formato pdf può essere scaricato gratuitamente dal sito web della rivista: <http://www.amjbot.org/cgi/reprint/88/5/737>.

Mia versione italiana disponibile a richiesta.

[6] E. Novitski, 2004 *On Fisher's Criticism of Mendel's Results With the Garden Pea* GENETICS 166:1133-1136. Il commento di Edward Novitski inquadra il problema, che è svolto più generalmente dal punto di vista matematico nel contributo successivo, dovuto a Charles Novitski.

[7] C. E. Novitski, 2004 *Revision of Fisher's analysis of Mendel's garden pea experiments* GENETICS 166:1139-1140

[8] J. Sapp, 1990 *The nine lives of Gregor Mendel*. In: H. E. Le Grand [curatore] *Experimental inquiries: Historical, Philosophical and Social Studies of Experimentation in Science* pp. 137-166. KLUWER ACADEMIC PUBLISHERS, Dordrecht, The Netherlands. L'articolo è visibile su Internet al sito dell'organizzazione Mendel <http://www.mendelweb.org/MWsapp.html>. Anche questo l'ho tradotto in italiano e lo rendo disponibile a chi lo richieda.

[9] L. C. Dunn, 1965 *Commemoration of the Publication of Gregor Mendel's Pioneer Experiments in Genetics*. PROC. AMER. PHILOSOPH. SOC., 109:189-198

[10] J. I. Wynn, 2006 *Life's Rich Pattern: the Role of Statistics and Probability in Nineteenth Century, Argumentation for Theories of Evolution, Variation, and Heredity*. Dissertation submitted to the Faculty of the Graduate School of the University of Maryland, College Park, in partial fulfillment of the requirements of the degree of Doctor of Philosophy. La tesi (quasi 300 pp.) è scaricabile al sito: <https://drum.umd.edu/dspace/bitstream/1903/3492/1/umi-umd-3321.pdf>. La parte riguardante Mendel e il commento al suo lavoro è disponibile nella mia traduzione italiana.

