

## SULLA DISPERSIONE DEI CARATTERI MENDELIANI (\*)

MARCELLO BOLDRINI

*Accademico Pontificio*

SUMMARY. — Monohybridorum descendentes stabiliorem habent qualitatum proportionem, quam ex fortuito casu fieri debet. Ex quo patet probabilitatem eventus ita mutare solere ut plerumque inter se compensentur; quod accidere videtur propter repetitos ex inadvertentia errores, quibus praëiudicatae investigantium opiniones dant causam.

1. — La ricomparsa delle opposte modalità dei caratteri parentali, nella seconda generazione di un incrocio monoibrido, nelle proporzioni di  $\frac{3}{4}$  e  $\frac{1}{4}$ , è uno di quei fenomeni entrati nella conoscenza comune, che nessuno più oserebbe mettere in dubbio. Questo fatto, e gli altri con esso collegati, che stanno a base delle tre famose leggi di MENDEL — la legge della frequenza, quella della indipendenza dei caratteri e, infine, la legge della dissociazione dei fattori — hanno costituito il punto di partenza della Genetica, vale a dire del più moderno e promettente ramo della Biologia; e la massa delle conoscenze, rigidamente controllate e interpretate, è diventata così vasta; l'intrico delle relazioni così tecnico e difficile; i fatti nuovi rilevati giorno per giorno così luminosi e assorbenti, da non lasciar tempo al genetista moderno di riprendere in esame il più antico e saldo blocco patrimoniale della propria disciplina.

Eppure non mancano motivi per farlo, i quali derivano anzitutto dal dubbio che possa essere solo apparente, tanto essa è rara, la straordinaria semplicità dei reperti mendeliani, e poi anche da alcune con-

---

(\*) Nota presentata nella Tornata dell'8 giugno 1941.

tradizioni, emerse nel corso degli anni, di cui la più recente, scoperta dal WINGE e non ancora risolta, riguarda il numero dei gruppi genetici dei caratteri del pisello, il quale supera il numero dei suoi cromosomi in assetto aploide.

Mi è parso utile riprendere in esame le frequenze statistiche, con cui si manifestano i due allelomorfi nella discendenza di un monoibrido, per controllare se e fino a qual punto la stabilità dei risultati corrisponde alla presunzione teorica della dipendenza da un complesso causale costante, quale è appunto ammesso dalla terza legge di MENDEL, che dice: « Gli ibridi dei piselli formano cellule uova e cellule polline le quali, in rapporto alla loro costituzione, rappresentano in egual numero tutte le forme costanti che derivano dalla combinazione dei caratteri riuniti con la fecondazione ». In termini moderni, la produzione dell'uno o dell'altro allelomorfo nella discendenza di un monoibrido è dovuta al casuale combinarsi di gameti portatori rispettivamente del gene D e del gene R, nei quattro assortimenti possibili ben noti, DD, DR, RD, RR. Il fenomeno avverrebbe, dunque, nelle più semplici condizioni un gioco di sorte, eseguito con probabilità costante in tutti i casi, realizzando, così, in pieno, le ipotesi probabilistiche bernoulliane. Per conseguenza, data una serie di masse parziali di osservazioni, le frequenze relative dell'uno o dell'altro dei due alleli in  $F_2$  dovrebbero presentare una dispersione perfettamente normale.

Ma anche il reperto della dispersione supernormale non si può oggi più escludere a priori, tenendo conto dei fenomeni della *letalità* e della *penetranza*, che erano ignoti ma non meno reali ai tempi di MENDEL e nei primi anni del novecento.

Supponiamo una serie formata dalla frequenza relativa della modalità dominante in alcune masse parziali di osservazioni, sia eseguite da autori diversi, sulla medesima coppia allelomorfa, sia dallo stesso autore, su caratteri diversi. Quest'ultimo è il caso di MENDEL, che sperimentò successivamente sulla forma dei semi, il colore dei cotiledoni, la forma del baccello, ecc., in *Pisum*. Se i vari autori ottennero una diversa incidenza della letalità, oppure se la letalità è ineguale per i caratteri sperimentati, alle varie masse d'osservazioni corrispondano probabilità empiriche ineguali, e la dispersione della serie risulterà di tipo lexiano.

Altrettanto è da dire nei riguardi della penetranza, cioè della idoneità di certi caratteri ereditari ad estrinsecarsi, la quale, come è ben noto, varia sotto l'influenza di circostanze molteplici, non esclusi taluni fattori esterni, mutevoli perciò da luogo a luogo e da tempo a tempo.

È difficile invece prevedere a priori che si possa presentare il reperto della dispersione subnormale, perchè bisognerebbe immaginare che, in seno a ciascuna delle masse di osservazioni date, la probabilità di comparsa degli opposti attribuiti parentali variasse secondo regole uniformi, capaci di esercitare un'azione stabilizzatrice.

2. - Vediamo come si possa misurare la dispersione delle serie formate dalle frequenze relative con cui si manifesta l'uno o l'altro degli opposti alleli, in numerosi gruppi di discendenti di un monoibrido (<sup>1</sup>).

Il caso più generale si verifica quando siano note  $m$  masse parziali di  $n_j$  elementi ciascuna ( $j=1, 2, \dots, m$ ) di cui  $f_j$  posseggono il carattere dominante ed  $n_j - f_j$  quello recessivo.

Per il calcolo e il confronto delle dispersioni effettiva e teorica è necessario che le masse siano ugualmente numerose. Però, dato il caso generale testè previsto, che le masse effettivamente osservate abbiano una consistenza numerica diseguale, esse verranno preventivamente uniformate, adottando un unico termine di riferimento  $N$ , ponendo cioè  $N = n_j$  e calcolando proporzionalmente le corrispondenti frequenze relative di  $f_j$ . Il valore di  $N$  può essere, volendo, scelto a caso, adottando, per esempio, una potenza di 10, ma più opportunamente si farà coincidere con la media armonica degli  $n_j$ .

Quando, però, come nel caso che a noi interessa, le varie masse parziali  $n_j$  sono notevolmente diverse l'una dall'altra, è opportuno sostituire alla *serie ridotta semplice*, quella che CHARLIER chiama la *serie*

---

(<sup>1</sup>) La teoria è senz'altro applicabile anche per misurare la dispersione delle frequenze relative delle combinazioni di caratteri nella discendenza dei poliibridi. Anche a questi, del resto, disponendo del materiale statistico necessario, si possono applicare il piano di ricerca e le considerazioni svolte nella presente Nota.

*ridotta ponderata*. Ponendo, per semplicità,  $N=1000$ , si sostituiranno ai dati delle serie effettive quelli risultanti dalla seguente successione:

$$[1] \quad n_1 \text{ volte } f_1' = \frac{1}{n_1} f_1 N; \quad n_2 \text{ volte } f_2' = \frac{1}{n_2} f_2 N; \quad \dots$$

La media delle frequenze ridotte risulta allora:

$$[2] \quad M = \frac{\frac{f_1 N n_1}{n_1} + \frac{f_2 N n_2}{n_2} + \dots}{n_1 + n_2 \dots} = \frac{N \sum_{j=1}^m f_j}{\sum_{j=1}^m n_j},$$

e la probabilità empirica di un successo è la seguente:

$$[3] \quad \circ p = \frac{\sum_{j=1}^m f_j}{\sum_{j=1}^m n_j} = M : N.$$

Per ottenere lo scarto quadratico medio empirico  $\sigma$  occorre, anzitutto, trovare i singoli scostamenti:

$$(N f_j : n_j - M) = \left( N f_j : n_j - N \sum_{j=1}^m f_j : \sum_{j=1}^m n_j \right)$$

e i loro quadrati:

$$\frac{N^2}{n_j^2} \left( f_j - n_j \sum_{j=1}^m f_j : \sum_{j=1}^m n_j \right)^2.$$

Ricordando la [3], si può scrivere più semplicemente:

$$\frac{N^2}{n_j^2} (f_j - n_j \circ p)^2.$$

La media di tali quadrati è la varianza della serie ponderata:

$$\sigma^2 = \frac{1}{\sum_{j=1}^m n_j} \sum_{j=1}^m n_j \frac{N^2}{n_j^2} (f_j - {}_0p)^2 ,$$

$$[4] \quad \sigma^2 = \frac{N^2}{\sum_{j=1}^m n_j} \sum_{j=1}^m \frac{1}{n_j} (f_j - n_j {}_0p)^2 .$$

Scrivendo:

$$[5] \quad \sigma^2 = \frac{N m}{\sum_{j=1}^m n_j} \cdot \frac{N}{m} \sum_{j=1}^m \frac{1}{n_j} (f_j - n_j {}_0p)^2 ,$$

e chiamando  $F^2$  il primo fattore del secondo membro, si ottiene la seguente espressione dello scarto quadratico medio empirico:

$$[6] \quad \sigma = F \sqrt{\frac{N}{m} \sum_{j=1}^m \frac{1}{n_j} (f_j - n_j {}_0p)^2} .$$

Basta ripetere i semplici calcoli necessari, per constatare che il fattore  $F$  entra anche nel calcolo dello scarto quadratico medio teorico (basato sulle probabilità empiriche  ${}_0p$  e  ${}_0q$ ) il quale, pertanto, assume la forma:

$$[7] \quad {}_0\mu = F \sqrt{N {}_0p {}_0q} .$$

Il calcolo di  $\sigma$  con la formula [5] è esatto, ma molto laborioso. Perciò, lo CHARLIER suggerisce di determinarlo in modo approssimativo

dallo scarto semplice medio  $S$ , ricordando la ben nota relazione teorica  $\sigma : S = 1,2533$ , che, però, vale solo per le distribuzioni normali:

$$S = \frac{1}{\sum_{j=1}^m n_j} \sum_{j=1}^m n_j \frac{N}{n_j} \left| f_j - n_j \cdot p \right| ,$$

$$S = \frac{N m}{\sum_{j=1}^m n_j} \cdot \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \left| f_j - n_j \cdot p \right| ,$$

e quindi:

$$[8] \quad S = F^2 \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \left| f_j - n_j \cdot p \right| .$$

Ottenuto  $S$ , si ricava subito il cercato valore approssimato di  $\sigma$ :

$$[9] \quad \sigma = 1,2533 S ,$$

che si confronterà con  ${}_0\mu$  dato dalla formula [7].

La dispersione sarà giudicata normale quando sarà approssimativamente  $\sigma = {}_0\mu$ , e rispettivamente ipo- oppure ipernormale quando risulteranno significative le disequaglianze  $\sigma \leqslant {}_0\mu$ .

Il giudizio di significatività del quoziente di divergenza:

$$[10] \quad Q = \sigma : {}_0\mu ,$$

è sempre una questione arbitraria, e ci si può basare, sia sulla tavola delle probabilità di  $\chi^2$ , ricordando la relazione messa in luce da R. A. FISHER:

$$[11] \quad Q n = \chi^2 ,$$

sia sull'errore della quantità  $(Q^2 - 1)$ , cioè:

$$[12] \quad {}_0\mu = \sqrt{2 : m} .$$

Senonchè, non bisogna dimenticare, a questo riguardo, le minute e precise riserve formulate dal LEXIS, circa l'interpretazione da dare ai valori numerici del quoziente di divergenza, nè trascurare la critica rivolta in linea generale dal GINI alla teoria degli errori delle costanti statistiche.

3. -- Cominceremo il nostro studio dalla serie della tabella I, contenente i dati statistici ottenuti dallo stesso MENDEL, sperimentando

TABELLA I. — *Ripartizione delle modalità dominante (D) e recessiva (R) in F<sub>2</sub> dei monoibridi di pisello (dati di Mendel).*

Caratteri allelomorfi parentali  1	Frequenze nei discendenti delle modalità		Frequenze teoriche della modalità dominante	Scarti assoluti fra le col. 2 e 4
	D $f_j$ 2	D + R $n_j$ 3	${}_0p n_j$ 4	$ f_j - {}_0p n_j $ 5
Colore dei cotiledoni . . . . .	6.022	8.023	6.009,11	18,89
Forma dei semi . . . . .	5.474	7.324	5.485,57	11,57
Colore del rivestimento dei semi .	705	929	695,81	9,19
Forma del baccello maturo . . . .	882	1.181	884,55	2,55
Colore del baccello acerbo . . . .	428	580	434,41	6,41
Posizione dei fiori . . . . .	651	858	642,62	8,38
Lunghezza dello stelo . . . . .	787	1.064	796,93	9,93
<i>Totali</i>	14.949	19.959	14.949	66,92

$$m = 7 \quad N = 1000$$

$${}_0p = 14.949 : 19.959 = 0,749, \quad {}_0q = 1 - {}_0p = 0,251$$

$$F^2 = (100 \times 7) : 19.959 = 0,3507, \quad F = 0,5922$$

$$S = 0,3507 (66,92 : 7) = 3,3527$$

$$\sigma = 3,3527 \times 1,2588 = 4,2019$$

$${}_0\mu = 0,5922 \sqrt{1000 \times 0,749 \times 0,251} = 8,1191.$$

$$Q = 4,2019 : 8,1191 = 0,518.$$

su 7 caratteri con modalità opposte del pisello, e conteggiando le frequenze delle modalità dominante e recessiva nella seconda generazione ibrida.

Si ha  $m=7$ ,  $N=1000$ . Il calcolo delle varie costanti di dispersione non presenta alcuna difficoltà, purchè si ricordino le cose dette nel precedente paragrafo e si seguano con cura le indicazioni scritte sotto la tabella. Si è trovato  $\sigma=4,20$ ,  ${}_0\mu=8,12$  e perciò  $Q=0,52$ . Contrariamente ad ogni attesa (*retro*, § 1) la dispersione non risulta nè normale nè supernormale, ma decisamente subnormale, rivelando così, senza possibilità di equivoco, l'azione di circostanze analoghe a quelle previste nello schema probabilistico di Poisson<sup>(1)</sup>.

La serie della tabella II, riportata in tutti i trattati di Genetica, comprende la massa dei controlli eseguiti sulla legge della dominanza dal 1900 in poi, cioè dopo la riscoperta delle leggi mendeliane, sul carattere « colore dei cotiledoni » del pisello, unitamente ai risultati conseguiti dal MENDEL stesso, che figuravano già al primo posto nella serie della tabella I. La successione statistica della tabella II è, dunque, perfettamente omogenea rispetto al carattere considerato, ma i dati provengono da autori svariati e riguardano coltivazioni eseguite in paesi, in tempi e probabilmente anche con sementi di razze diverse.

Si ha questa volta  $N=1000$ ,  $m=15$ . La dispersione risulta di nuovo fortemente iponormale. Abbiamo, infatti,  $\sigma=1,2892$ ,  ${}_0\mu=3,7114$   $Q=0,35$ .

Appena si passa dal campo botanico a quello zoologico, i dati diventano molto meno ricchi ed omogenei. Per riunire serie abbastanza lunghe e basate su un materiale abbondante, mi sono limitato a tener conto delle esperienze che - iniziate dal nostro collega Accademico prof. CUÉNOT - furono proseguite per vari anni, da numerosi autori, sull'incrocio di varie specie di topolini. La tabella III raccoglie le frequenze delle modalità dominante e recessiva, nella discendenza degli incroci, secondo il colore della pelliccia. Si ha  $N=1000$ ,  $m=22$ , ed ancora una volta lo scarto quadratico medio empirico  $\sigma=27,24$  risulta inferiore a quello teorico  ${}_0\mu=38,56$ , onde il quoziente di divergenza rimane inferiore all'unità  $Q=0,74$ .

(<sup>1</sup>) Cfr. M. BOLDRINI, *Sull'impiego investigativo dello schema probabilistico di Poisson*, in « Giornale degli Economisti », 1939.

TABELLA II. — Ripartizione dei piselli secondo il colore dei cotiledoni dominate giallo (D) e recessivo verde (R) in  $F_2$  degli incroci  $D \times R$ .

Autori delle ricerche	Frequenze dei colori dei cotiledoni nei discendenti degli ibridi		Frequenze teoriche dei semi gialli	Scarti assoluti fra le col. 2 e 4
	giallo D $f_j$	giallo + verde D + R $n_j$		
1	2	3	4	5
MENDEL . . . . .	6.022	8.023	6.025,09	3,09
CORRENS . . . . .	1.394	1.847	1.387,06	6,94
TSCHERMAK . . . . .	3.580	4.770	3.582,17	2,17
HURST . . . . .	1.310	1.755	1.317,97	7,97
BATBSON . . . . .	11.908	15.806	11.869,95	38,05
LOCK . . . . .	1.438	1.952	1.465,91	27,91
DARBISHIRE . . . . .	109.060	145.246	109.076,53	16,53
DARBISHIRE . . . . .	1.089	1.443	1.083,66	5,34
WHITE . . . . .	1.647	2.190	1.644,64	2,36
CORRENS . . . . .	1.012	1.356	1.018,33	6,33
TSCHERMAK . . . . .	3.000	3.959	2.973,12	26,88
LOCK . . . . .	3.082	4.090	3.071,50	10,50
DARBISHIRE . . . . .	5.662	7 518	5.645,85	16,15
CORRENS . . . . .	225	295	221,54	3,46
LOCK . . . . .	2.400	3.250	2.440,68	40,68
<i>Totali</i>	152.824	203.500	152.824,—	209,36

  

$m = 15,$	$N = 1000$
${}_0p = 152.824 : 203.500 = 0,751, \quad {}_0q = 1 - {}_0p = 0,249$	
$F^2 = (1000 \times 15) : 203.500 = 0,0737, \quad F = 0,2715$	
$S = 0,0737 (209,36 : 15) = 1,02865$	
$\sigma = 1,02865 \times 1,2533 = 1,2892$	
${}_0p' = 0,2715 \sqrt{1000 \times 0,751 \times 0,249} = 3,7114$	
$Q = 1,2892 : 3,7114 = 0,347$	

TABELLA III. — Ripartizione delle modalità dominante (D) e recessiva (R) in  $F_2$  degli incroci di topolini, secondo il colore della pelliccia.

Autori delle ricerche	Frequenze dei colori della pelliccia nei discendenti degli ibridi		Frequenze teoriche della modalità dominante	Scarti assoluti fra lo col. 2 e 4
	D $f_j$ 2	D + R $n_j$ 3	$0p n_j$ 4	$ f_j - 0p n_j $ 5
1				
CUÉNOT . . . . .	198	270	201,23	3,23
» . . . . .	162	219	163,22	1,22
» . . . . .	72	93	69,31	2,69
» . . . . .	71	92	68,57	2,43
MISS DURHAM . . . . .	54	65	48,44	5,56
» . . . . .	42	59	43,97	1,97
» . . . . .	90	117	87,20	2,80
» . . . . .	50	63	46,95	3,05
» . . . . .	25	31	23,10	1,90
» . . . . .	46	63	46,95	0,95
» . . . . .	81	117	87,20	6,20
» . . . . .	99	126	93,91	5,09
» . . . . .	23	29	21,61	1,39
» . . . . .	30	38	28,32	1,68
» . . . . .	45	61	45,46	0,46
» . . . . .	25	35	26,08	1,08
» . . . . .	330	454	336,36	8,36
» . . . . .	349	474	353,27	4,27
» . . . . .	216	285	212,41	3,59
» . . . . .	38	54	40,25	2,25
» . . . . .	19	21	18,63	0,37
PLATE . . . . .	30	41	30,56	0,56
<i>Totali</i>	2.095	2.811	2.095,—	61,10

$$m = 22 \quad N = 1000$$

$$0p = 2095 : 2811 = 0,745, \quad 0q = 1 - 0p = 0,255$$

$$F^2 = (1000 \times 22) : 2811 = 7,8264, \quad E = 2,798$$

$$S = 7,8264 (61,10 : 22) = 21,7355$$

$$\sigma = 21,7355 \times 1,2533 = 27,24$$

$$0\mu = 2,798 \sqrt{1000 \times 0,745 \times 0,255} = 38,56$$

$$Q = 27,24 : 38,56 = 0,71$$

Infine, nella tabella IV sono state raccolte due serie, riguardanti entrambe il reincrocio di topolini eterozigoti con recessivi, sempre rispetto al colore della pelliccia. A differenza degli esempi precedenti,

TABELLA IV. — *Ripartizione delle modalità dominante (D) e recessiva (R) nei discendenti di incroci fra topolini eterozigoti (DR) e recessivi (RR) secondo il colore della pelliccia (dati di Hagedoorn).*

SERIE A				SERIE B			
Frequenze dei colori della pelliccia nei discendenti		Frequenze teoriche della modalità dominante	Scarti assoluti fra le colonne 1 e 3	Frequenze dei colori della pelliccia nei discendenti		Frequenze teoriche della modalità dominante	Scarti assoluti fra le colonne 5 e 7
D	D + R	$op n_j$	$ f_j - op n_j $	D	D + R	$op n_j$	$ f_j - op n_j $
$f_j$	$n_j$			$f_j$	$n_j$		
1	2	3	4	5	6	7	8
56	119	55,70	0,30	340	704	346,22	6,22
34	73	36,28	2,28	116	247	121,46	5,46
73	149	74,06	1,06	298	579	284,75	13,25
33	61	30,32	2,68	172	366	180,00	3,00
26	54	26,84	0,84	133	287	141,15	8,15
29	57	28,33	0,67	212	409	201,15	10,85
113	227	112,82	0,18	51	109	53,60	2,60
18	40	19,88	1,88	116	223	109,67	6,33
40	76	37,77	2,23	—	—	—	—
422	849	422	12,12	1438	2924	1438, —	60,86
$m = 9 \quad N = 1000$ $op = 422 : 849 = 0,497, \quad oq = 0,503$ $F^2 = (1000 \times 9) : 849 = 10,6007$ $F = 3,256$ $S = 10,6007 (12,12 : 9) = 14,2760$ $\sigma = 14,2760 \times 1,2533 = 17,89$ $\sigma^2 = 3,256 \sqrt{1000 \times 0,497 \times 0,503} = 51,48$ $Q = 17,89 : 51,48 = 0,35$				$m = 8 \quad N = 1000$ $op = 1438 : 2924 = 0,492, \quad oq = 0,508$ $F^2 = (1000 \times 8) : 2924 = 2,7360$ $F = 1,654$ $S = 2,7360 (60,86 : 8) = 20,8141$ $\sigma = 20,8141 \times 1,2533 = 26,09$ $\sigma^2 = 1,654 \sqrt{1000 \times 0,492 \times 0,508} = 26,12$ $Q = 26,09 : 26,12 = 1,00$			

in cui teoricamente i due allelomorfi avrebbero dovuto comparire rispettivamente in  $\frac{3}{4}$  e  $\frac{1}{4}$  dei casi, trattandosi ora di reincroci, le modalit  dominante e recessiva sono attese entrambe in parti uguali.

La serie A   formata da  $m=9$  elementi. Ponendo ancora  $N=1000$ , risulta  $\sigma=17,89$  e  ${}_0\mu=51,48$ , per modo che il quoziente di divergenza diventa  $Q=0,85$ .

Diverso comportamento si nota per la serie B, formata da  $m=8$  termini. Adottando  $N=1000$ , abbiamo ottenuto  $\sigma=26,09$  e  ${}_0\mu=26,12$ , e perci   $Q=1$ .   questo, dunque, l'unico caso in cui, pur rimanendo lo scarto quadratico medio empirico inferiore a quello teorico, praticamente si pu  dire che il quoziente di divergenza conferma al cento per cento l'attesa teorica di dispersione normale<sup>(1)</sup>.

4. - I risultati precedenti erano assolutamente inattesi, perch , delle tre possibili forme di dispersione, l'unica che non si prestasse ad una interpretazione preventiva era proprio quella iponormale, che appunto si   verificata. Siccome, perch , nella Scienza solo i fatti hanno ragione, noi non possiamo far altro che prendere nota dei risultati precedenti, ed aggiungerli all'elenco delle difficolt  che, come si   accennato nel § 1, non mancano nemmeno nei fenomeni pi  semplici della Genetica.

Se poi vogliamo avventurarci - come pare opportuno - in tentativi di spiegazione, possiamo farlo liberamente, tenendo perch  presente che, anche se potessero meritare critiche e suscitare dubbi, essi non infirmerebbero per questo i fatti riscontrati.

Si noti, intanto, che il reperto della dispersione iponormale si spiega solo pensando a probabilit  che rimangono uniformi dall'una all'altra massa d'osservazioni, ma variano in seno a ciascuna massa, per l'azione di forze compensatrici e regolatrici.   noto, ad esempio, che il fenomeno della mascolinit  delle nascite, osservato entro limiti

---

<sup>(1)</sup> Parmi utile segnalare a coloro che volessero continuare ed estendere anche ad altre specie e ad altri paradigmi ereditari i calcoli contenuti in questa Nota, l'opera di A. LANG, *Experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie, seit 1900*, Jena, 1914, una specie di repertorio contenente molti dati. Di essa - ma non di essa soltanto - mi sono largamente servito. Non credo esista gi  pronta una raccolta analoga per la Botanica.

di tempo non troppo estesi, dà luogo a dispersione normale. Se però si elaborano in modo conveniente le nascite mensili della Sicilia, per una serie di anni, i rapporti di mascolinità presentano dispersione subnormale, a causa del regolare abusivo differimento al mese di gennaio della denuncia di molte nascite maschili, avvenute, in realtà, in dicembre e anche in novembre, ciò che produce alterazioni e compensi nelle probabilità empiriche, ripetentisi di anno in anno.

Nel caso della segregazione dei caratteri mendeliani, non si riesce a intuire nessun evento analogo nel meccanismo spontaneo del fenomeno, e perciò è il caso di chiedersi se esso non sia provocato da quella che possiamo chiamare in lato senso l'equazione personale dell'osservatore.

Cominciamo dal considerare le esperienze a cui si riferisce la tabella II. Si fece un gran discutere, nel primo novecento, dopo la riscoperta delle leggi di MENDEL, circa l'esistenza, o meno, nei discendenti degli ibridi, di una continuità di passaggi fra le modalità opposte dei vari caratteri. Tale intermediarietà era sostenuta dalla scuola biometrica, in particolare da PEARSON e da WELDON, i quali accettavano la teoria darwiniana dell'evoluzione, e ritenevano, quindi, che le varietà derivassero dalla trasformazione di masse di individui, per mezzo dell'accumulo di piccole differenze, soggette all'azione della cernita naturale. Per essi, dunque, l'esistenza, nei discendenti degli ibridi, di portatori di variazioni intermedie fra le modalità opposte ancestrali costituiva un anello importante nel loro sistema deduttivo, mentre sembrava contraddittorio il manifestarsi discontinuo degli attributi mendeliani.

Si poneva sul terreno genetico, opposto a quello dei biometristi, il BATESON, il quale, con esperimenti numerosi e variati, riuscì, insieme a Miss SAUNDERS, a provare che la così detta intermediarietà aveva origini e significati diversi, e, a suo giudizio, non costituiva nessuna contraddizione ai fatti e alle ipotesi di MENDEL.

Nella disputa, che si protrasse vivacissima per alcuni anni, uno degli argomenti sollevati dal WELDON, a favore della tesi dell'intermediarietà, era appunto basato sul colore dei cotiledoni del pisello. Il dotto naturalista e statistico, fra l'altro, acquistò sul mercato due partite di semi delle varietà *Telephone* e *Stratagem* (è noto che MENDEL non dava importanza alle razze madri su cui sperimentava) e fece ve-

dere che, già all'origine, si poteva riscontrare, nell'una e nell'altra, tutta una gamma di tinte dei cotiledoni, dal verde, al giallo, all'arancione. Con questo e con molti altri argomenti, egli ritenne di aver sollevato un dubbio grave contro la legge della segregazione<sup>(1)</sup>.

Il BATESON rimase dapprima scosso dalle obiezioni del WELDON, ma, dopo ripetute esperienze, si convinse che la mistura e la gradazione dei colori era un fatto puramente fenotipico, dovuto alla esposizione del baccello alla luce e al sole. I semi verdi, infatti, a suo giudizio, scolorivano solo nella parte rivolta superiormente, ma la loro natura conservavasi eminentemente recessiva<sup>(2)</sup>.

Queste discussioni hanno perduto oggi completamente la loro attualità: la Genetica ha vinto le sue prove e, se anche è vero che talune interpretazioni date ai fatti ereditari dal BATESON sono state dovute abbandonare, nessuno oserebbe sostenere che, intorno al punto specifico della segregazione dei caratteri mendeliani, avesse un po' di ragione il suo avversario. Tuttavia, il contrasto di idee ora ricordato non ha soltanto un valore accademico, perchè esso dimostra che allora, come necessariamente anche oggi, non era affatto un'impresa facile e certa classificare i piselli discendenti dagli ibridi, secondo le due opposte categorie genotipiche di colore dei cotiledoni, giallo e verde.

5. - Torniamo, ora, alle costanti di dispersione delle serie statistiche esaminate nel §3, cominciando dalla tabella II, e domandiamoci come si possa spiegare il basso quoziente di divergenza trovato. È lecito presumere che, se la classificazione dei cotiledoni del pisello fosse stata affidata a persone del tutto inesperte, sulla scelta dei casi dubbi avrebbe largamente influito il caso. La variabilità della serie sarebbe risultata piuttosto forte, ma - supponendo che i criteri di scelta fossero rimasti immutati dall'uno all'altro gruppo d'osservazioni e ammettendo

---

(1) W. F. R. WELDON, *Mendel's Laws of Alternative Inheritance in Peas*, in « *Biometrika* », I, 1902, pag. 228-254. — ID., *On the Ambiguity of Mendel's Categories*, ibidem, II, 1902, pag. 44-55. — ID., *Mr. Bateson's Revisions of Mendel's Theory of Heredity*, ibidem, II, 1903, pag. 286-298.

(2) Vedi riassunti questi argomenti nell'opera: W. BATESON, *Mendel's Principles of Heredity*, Cambridge, 1913, pag. 235-244.

come vera la spiegazione di MENDEL -- la dispersione sarebbe apparsa normale. Viceversa, dato che le ricerche sono state condotte in luoghi, in tempi, da persone, con razze di semi spesso diversi, è più logico ammettere che gli individui inesperti incaricati della selezione avrebbero adottato criteri leggermente ineguali l'uno dall'altro. In tale ipotesi, con tutta probabilità la dispersione della serie sarebbe risultata ipernormale.

Ma la verità è diversa; la selezione dei colori venne eseguita da scienziati illustri, perfettamente consapevoli delle leggi di MENDEL. Perciò, sorge spontaneo il dubbio che, nel separare i cotiledoni gialli dai verdi (due colori già di per sé facili da confondere, data la tonalità con cui si presentano nel pisello) essi si siano lasciati alquanto influenzare dal preconcetto teorico. Convinti, come dovevano essere, della giustezza delle scoperte mendeliane, che assegnavano nella discendenza monoibrida degli eterozigoti  $\frac{3}{4}$  alla modalità dominante (giallo) e  $\frac{1}{4}$  a quella recessiva (verde), più o meno inconsciamente i vari sperimentatori regolarono forse la separazione dei colori, nei casi dubbi, in modo da conservare a ciascuno la proporzione prevista teoricamente. Di qui, la forte azione compensatrice, che il quoziente di divergenza  $Q=0,35$  mette in piena luce.

Lo stesso ragionamento, con le variazioni del caso, si può ripetere relativamente alle ricerche intorno alla ereditarietà del colore della pelliccia nei topolini. Anche le tabelle III e IV rivelano una dispersione subnormale; ma i quozienti di divergenza sono compresi fra 0,35 e 1, rimanendo, quindi, generalmente superiori a quello calcolato nella tabella II. Si può dire, per questo, che la causa stabilizzatrice abbia agito meno fortemente sulle serie zoologiche che non sui risultati botanici della tabella II? Vi sono ragioni per rispondere col sì, mentre altre suggeriscono il no. Si noti che, il più delle volte, negli incroci veniva usato, come modalità recessiva, il colore albino, che è facile da identificare. Altre volte, però, trattavasi di incroci fra soggetti unicolori (D) e soggetti macchiati (R), o fra animali con pelliccia grigia (D) ed argentea (R), ecc., relativamente ai quali sono sempre possibili incertezze di classificazione. Vi è anche da temere che, nel caso del topo, a talune varietà recessive, si accompagni una certa letalità. Come si diceva nel § 1, ciò potrebbe creare una tendenza alla dispersione supernormale, che, anche quando sia piccola, facilmente

maschera e soverchia ogni contraria causa stabilizzatrice<sup>(1)</sup>. Tutto considerato, è difficile giudicare se le esperienze zoologiche, i cui risultati si leggono nelle tabelle III e IV, furono meno influenzati dai preconcetti teorici, capaci di attenuare la dispersione, oppure se tale tendenza appare meno intensa perchè, insieme ad essa, agirono forze opposte, come ad esempio la letalità, che tendono invece ad esaltarla<sup>(2)</sup>.

6. - Tutto quanto precede è certamente sostenibile, fino a che si tratta delle ricerche eseguite nei primi anni del novecento, nell'ardore della riscoperta delle leggi dell'ereditarietà biologica, mentre aiuta assai meno per comprendere la dispersione subnormale della serie della tabella I, basata sulle esperienze dello stesso MENDEL, che non doveva avere al riguardo alcun preconcetto teorico.

Tuttavia, rileggendo la celebre memoria di lui, l'attenzione si concentra sul fatto che le esperienze sull'ibridismo dei piselli durarono otto anni, onde i primi reperti poterono con agio essere moltiplicati e controllati in varie generazioni successive. Si apprende inoltre che i caratteri forma del seme (liscia e rugosa) e colore dei cotiledoni (giallo e verde) « si sviluppano immediatamente dopo la fecondazione artificiale, per esclusiva influenza del polline estraneo. Perciò, essi possono essere osservati perfino nel primo anno di esperimento, mentre, come è naturale, tutti gli altri caratteri compariscono solo nell'anno seguente, nelle piante nate dal seme incrociato ». Più sotto, MENDEL,

(1) Vedine le ragioni teoriche nella mia memoria: *Sull'impiego investigativo dello schema ecc.*, cit.

(2) Il sospetto che un'influenza stabilizzatrice delle serie qui studiate possa derivare involontariamente dal preconcetto teorico degli sperimentatori trova appoggio nel fatto seguente. Il LANG (op. cit., pag. 511) dopo avere esposto a lungo le ricerche di miss DURHAM sull'ereditarietà del colore della pelliccia nei topi, così comincia un nuovo paragrafo: « Concludendo, miss DURHAM comunica anche un risultato dell'incrocio di topi grigi selvatici, eterozigoti rispetto al fattore della zonatura, e attendeva di riscontrare un rapporto mendeliano di 3:1 di animali grigi e neri. Essa, invece, ottenne 76 animali grigi contro 37 neri, ciò che non va d'accordo col rapporto 3:1 ». Dunque, almeno il LANG trovava ragionevole tener da parte questo risultato eccezionale, che avrebbe fatto salire la dispersione della serie formata dai soli risultati conformi.

descrivendo uno a uno i suoi risultati statistici, spiega ulteriormente: « I<sup>a</sup> esperienza, forma del seme. Da 253 ibridi, si ottennero 7324 semi, nel secondo anno delle ricerche ». Si deve concludere da tutto ciò che forse molto presto, cioè fin dal primo o, al più tardi, dal secondo anno di lavoro, MENDEL poté stabilire le proporzioni in cui appaiono i due allelomorfi, nella generazione degli ibridi. Non vi è, dunque, nessuna impossibilità che questa conoscenza, raggiunta assai per tempo, abbia, in qualche modo, influenzato il suo giudizio per le classificazioni successive. Del resto, anche MENDEL incontrò e dovette superare le difficoltà classificatorie messe in luce 40 anni dopo dal WELDON. Quantunque egli avesse curato di scegliere, nelle sue esperienze di incrocio, caratteri con modalità ben differenziate, non sfuggì alla sua grande perspicacia il fatto che, in certe circostanze, i semi verdi tendono a sbiancarsi (il fenomeno disputato in seguito fra WELDON e BATESON); che, per quanto riguarda l'altezza, le piante eterozigote lussureggiano, raggiungendo quindi dimensioni superiori a quelle delle piante madri; che nelle colture, le piante nane soffrono dalla vicinanza delle giganti, e perciò occorre trapiantarle, allevandole a parte, ecc. Vi sono, dunque, da un lato l'influenza psicologica dei primi risultati, sul giudizio relativo ai successivi, dall'altro le inevitabili incertezze di classificazione, che possono spiegare, anche nel caso della serie di MENDEL, la dispersione subnormale della frequenza relativa delle modalità dominanti. Il quoziente di divergenza della serie della tabella I, alquanto superiore a quello calcolato sui dati della tabella II, supponendo esatta la spiegazione data, sembra dimostrare - come è logico - che MENDEL inconsciamente adattò i risultati sperimentali alle esigenze della teoria in misura minore di quanto non facessero quaranta anni dopo i suoi continuatori.