



ГЕНИЙ ГРЕГОР МЕНДЕЛЬ И ГЕНОМ ПЕРВОГО ГЕНЕТИКА

¹Герашенков Г.А., ²Чемерис Д.А., ¹Вершинина З.Р., ¹Гималов Ф.Р., ¹Сахабутдинова А.Р.,
¹Рожнова Н.А., ¹Михайлова Е.В., ¹Баймиев Ан.Х., ¹Кулуев Б.Р., ¹Баймиев Ал.Х., ¹Чемерис А.В.

¹Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия, E-mail: apomixis@anrb.ru
²ООО «ГЕНВЕД», Москва, Россия

Резюме

В настоящем обзоре дано довольно подробное описание жизненного пути основоположника генетики Грегора Менделя, своими экспериментами по скрещиванию горохов навеки вошедшего в плеяду наиболее значимых личностей за всю историю человечества. Теперь весь биологический мир знает «законы Менделя» и знаменитое расщепление признаков в соотношении 3:1. Благодаря развитию современных технологий секвенирования ДНК, точно установлены гены и их локализация на хромосомах для четырех из семи исследованных Менделем расходящихся признаков. Оставшиеся три признака могут кодироваться несколькими генами и неясно, что использовал Мендель, контролируя конкретные фенотипы. К сожалению, выбранные Менделем другие объекты и, в частности, ястребинки показали противоположный горохам результат в силу того, что это апомиктические растения, размножающиеся бесполосемянным путем, и на них законы Менделя принципиально распространяться не могут, но тогда этого еще никто не знал. К тому же внедрение Менделем в биологию математики было революционным настолько, что оказалось непонято его коллегами. Лишь один ученый - наш соотечественник И.Ф.Шмальгаузен проникся важностью полученных Менделем результатов, упомянув его статью 1866 г. в своей диссертации в 1874 г., отметив, что способ представления ботанических результатов в виде формул заслуживает дальнейшей разработки. Прошло долгих три с лишним десятка лет, прежде чем состоялось переоткрытие законов Менделя, совершенное в 1900 г. практически одновременно и независимо тремя учеными - Г. де Фризом, К. Корренсом и Э. Чермаком. Рассуждая о неких материальных носителях, Мендель, по сути, предсказал существование единиц наследственности в виде генов, убедительно показав парность (бинарный характер) наследуемых признаков, включая приведение доказательства достаточности одного пыльцевого зерна для оплодотворения яйцеклетки, а также на основе экспериментов с двудомными растениями выдвинул гипотезу о генетическом определении пола. Но главная заслуга Менделя заключается в том, что он своими пионерными работами придал (хотя и с задержкой) очень мощный импульс дальнейшему развитию подобных исследований. Его работы значимы не только для науки о растениях, поскольку установленные им законы применимы фактически ко всем организмам, размножающимся половым путем. Так как рабочие записи Менделя не сохранились, а опубликовано им совсем мало статей, то о многих его достижениях, в том числе прорывного характера, известно благодаря сохранившимся письмам, которые он отправлял крупному ботанику К.Нэгели, излагая в них результаты своих исследований по скрещиванию различных растений, но тот их по достоинству оценить не смог, акцентируя внимание лишь на ястребинках. В ознаменование двухсотлетнего юбилея со дня рождения Менделя был секвенирован полный геном первого генетика, коим Мендель, безусловно, может считаться. Биоинформатический анализ его генома позволил установить у Менделя наличие патогенных вариантов генов, могущих привести к некоторым болезням, в том числе проявлявшимся у него в юношеском возрасте. В данном обзоре уделено также внимание становлению Менделя как ученого и периоду его жизни, когда он был еще Иоганном.

Ключевые слова: Грегор Мендель, Иоганн Мендель, законы Менделя, горох, ястребинка, скрещивание, доминантный признак, рецессивный признак, расщепление, ген, геном, секвенирование

Цитирование: Геращенко Г.А., Чемерис Д.А., Вершинина З.Р., Гималов Ф.Р., Сахабутдинова А.Р., Рожнова Н.А., Михайлова Е.В., Баймиев Ан.Х., Кулуев Б.Р., Баймиев Ал.Х., Чемерис А.В. Гений Грегор Мендель и геном первого генетика // *Biomics*. 2023. Т.15(2). С.96-138. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2023-13

© Авторы

THE GENIUS OF GREGOR MENDEL AND THE GENOME OF THE FIRST GENETICIST

¹Gerashchenkov G.A., ²Chemeris D.A., ¹Vershinina Z.R., ¹Gimalov F.R., ¹Sakhabutdinova A.R., ¹Rozhnova N.A., ¹Mikhailova E.V., ¹Baymiev An.Kh., ¹Kuluev B.R., ¹Baymiev Al.Kh., ¹Chemeris A.V.

¹Institute of Biochemistry and Genetics, Ufa Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia, E-mail: saltykova-e@yandex.ru

²GENVED LLC, Moscow, Russia

Resume

This review gives a detailed description of the life path of the founder of genetics, Gregor Mendel, who forever entered the pleiad of the most significant personalities in the history of mankind with his peas experiments. Now all biologists know the "Mendel's laws" and the famous trait inheritance a ratio of 3:1. The development of modern DNA sequencing technologies allowed to identify genes of the four of the seven divergent traits studied by Mendel and their localization on chromosomes. The remaining three traits may be encoded by several genes and it is unclear what Mendel used to control specific phenotypes. Unfortunately, the other objects chosen by Mendel and, in particular, the hawkweeds showed the opposite result to the peas due to the apomictic reproduction. Mendel's laws cannot apply to them in principle, but at his time no one knew this yet. In addition, Mendel's introduction of mathematics into biology was so revolutionary that it was misunderstood by his colleagues. Only one scientist, our fellow countryman I.F. Schmalhausen, saw the importance of the results obtained by Mendel, mentioning his 1866 article in the dissertation in 1874. He noted that the method of presenting botanical results in the form of formulas deserves further development. It took more than three decades before the rediscovery of Mendel's laws, accomplished in 1900 almost simultaneously and independently by three scientists - G. de Vries, K. Correns and E. Cermak. Reasoning about certain material carriers, Mendel, in fact, predicted the existence of units of heredity in the form of genes. He demonstrated the binary nature of inherited traits, providing evidence of the sufficiency of one pollen grain for fertilization of an egg. On the basis of experiments with dioecious plants he put forward a hypothesis about the genetic determination of sex. But Mendel's main merit is that his pioneering work gave a very powerful impetus to the further development of this area of research. His works are significant not only for the plant science, since the laws he discovered are applicable to all sexually reproducing organisms. Since Mendel's working notes have not been preserved, and very few articles have been published by him, many of his achievements, including breakthrough ones, are known from the letters he sent to the botanist K. Nageli. In these letters he outlined the results of his research on crossing various plants, but Nageli didn't pay much attention to the results, focusing only on the hawkweeds. On the bicentennial anniversary of Mendel's birth, his complete genome was sequenced. Bioinformatic analysis of his genome made it possible to discover pathogenic variants of genes that could lead to some diseases, including those manifested in his youth. This review also pays attention to the formation of Mendel as a scientist and the period of his life when he was still Johann.

Key words: Gregor Mendel, Johann Mendel, Mendel's laws, peas, hawkweed, crossing, dominant trait, recessive trait, segregation, gene, genome, sequencing

Citation: Gerashchenkov G.A., Chemeris D.A., Vershinina Z.R., Gimalov F.R., Sakhabutdinova A.R., Rozhnova N.A., Mikhailova E.V., Baymiev An.Kh., Kuluev B.R., Baymiev Al.Kh., Chemeris A.V. The Genius of Gregor Mendel and the genome of the first geneticist. *Biomics*. 2023. V.15(2). P.96-138. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2023-13 (In Russian)

© The Authors

Введение

Поводами к написанию данной статьи послужили прошедшая юбилейная дата - двухсотлетие со дня рождения гениального ученого, открывшего для человечества генетику Иоганна / Грегора¹ Менделя, отмечающаяся летом 2022 г., а также его расшифрованный геном. Очень подробно исторические аспекты развития учения о наследственности и результаты работ предшественников Менделя и его последователей, включая переоткрытие законов Менделя, изложены в книгах Н.Ф.Робертс "Plant hybridization before Mendel" [Roberts, 1929] и А.Е.Гайсиновича «Зарождение и развитие генетики»² [Гайсинович (Gaissinovich), 1988]. Поэтому ограничимся здесь лишь наиболее важными моментами, изложенными в них, несколько дополнив, приведя ряд сведений, ставших известными лишь в последние десятилетия, включая информацию о конкретных генах, проявление которых, еще не ведая о них, анализировал Мендель. Причем постараемся цитировать малоизвестные, но важные публикации о Менделе, поскольку о нем написано очень много, и повторяться не имеет смысла. Равно как и не будем детально описывать выведенные им на примере гороха законы наследования, изучаемые уже давно в средней школе. Также не коснемся других сфер научных интересов Менделя, поскольку этому посвящена другая наша статья [Салтыкова и др. (Saltykova et al.), 2023].

Первым биографом Менделя стал уроженец Брюнна (ныне Брно) Г.Илтис, подготовивший книгу "Gregor Johann Mendel. Leben, Werk und Wirkung" [Iltis, 1924], позже изданную (в 1932 г.) и переизданную (в 1966 г.) на английском – "Life of Mendel", в которой весьма подробно изложен жизненный путь нашего героя. Значительный интерес представляет еще одна биографическая книга с длинным названием "Johann Gregor Mendel wie er wirklich war ...", которую написал профессор ботаники Технологического университета в Брно О.Рихтер [1943]. Также довольно подробное описание жизни Менделя дано в работе [Orel, 1996], считающееся сейчас наиболее полной биографией

¹ Сам Мендель никогда не писал ни Johann Gregor (так вообще неправильно, поскольку имя, выбираемое человеком при рукоположении становится основным), ни Gregor Johann на что указывается в недавней работе [Matalová, Matalová, 2022] и мы в этой и в сопровождающей статье [Салтыкова и др. (Saltykova et al.), 2023] будем придерживаться такого же подхода, используя имя Иоганн, когда Мендель еще не принял духовный сан, и, напротив, употребляя имя Грегор при описании времен, когда он стал членом Августинского ордена.

² эту книгу можно рекомендовать прочесть всем, кто интересуется историей науки (генетики)

Менделя, хотя за прошедшие неполные три десятилетия появилось немало новых фактов. Много исторической информации, в том числе по территориям, где проживал Мендель, включая его биографию времен учебы, содержится в книге двух авторов J.Klein и N.Klein [2013]. Большое количество документальных материалов и фотографий, связанных с жизнью Менделя, среди которых немало публикуемых впервые, приведено в недавно изданной книге "Gregor Mendel – The Scientist. Based on Primary Sources 1822-1884" [Matalová, Matalová, 2022].

В серии ЖЗЛ (Жизнь Замечательных Людей) вышел довольно объемный труд «Мендель (Vita aeterna)», принадлежащий перу Б.Г.Володина (он же Пузис) [Володин (Volodin), 1968], в котором содержится очень детальное жизнеописание Грегора Менделя. Однако, поскольку книга художественная, то в ряде случаев отделить истину от некоторых домыслов, на кои автор имел писательское право, не представляется возможным. Поэтому ее можно лишь рекомендовать для чтения исключительно как художественное произведение, при этом дающее представление о гениальности и многогранности человека, которому она посвящена, что собственно и являлось главной задачей Володина. На русском языке есть и другое описание жизни и творчества Менделя, рассмотренное через призму диалектики [Фролов, Пастушный, 1972].



Рис. 1. Грегор Мендель (1822 – 1884)³
Fig. 1. Gregor Mendel (1822 – 1884)

³ данная «цветная» фотография взята из имеющегося у нас сигнального экземпляра (возможно принадлежащего К.А.Фляксбергеру или даже самому Н.И.Вавилову) книги «Грегор Мендель. Опыты над растительными гибридами» 1935 г. издания в переводе Фляксбергера и под общей редакцией Вавилова [Мендель (Mendel), 1935], тогда как в регулярном издании с тиражом в 10 тысяч экземпляров она уже оказалась монохромной, видимо из-за экономии средств

О Менделе на разных языках написано уже очень много, но при этом имеют место некоторые противоречия в его жизнеописании. Поэтому сведения, приведенные здесь (где, возможно, соблюдая хронологический порядок), все же считать исключительно верными будет не совсем правильно. При этом надеемся, что, опираясь на недавно найденные и опубликованные материалы, нам удалось избежать многих прежних неточностей, переходящих ранее из публикации в публикацию. Готовы даже взять на себя смелость утверждать, что в изложенной нами краткой биографии Иоганна / Грегора Менделя приведены наиболее выверенные (иногда до дней) даты его жизни по сравнению с остальными русскоязычными публикациями о нем. В данной статье, помимо самого Менделя, будут упоминаться многие люди, в том числе известные, мало известные и совсем неизвестные широкой публике. Но, чтобы не увеличивать объем материала, было принято решение не давать о них (за редкими исключениями) никаких справок, поскольку практически про всех при желании можно найти информацию в интернете.

Иоганн / Грегор Мендель. Краткая биография.

22 июля 2022 г. исполнилось 200 лет со дня рождения гениального ученого, заложившего для человечества основы генетики – Грегора Менделя. При этом имеются расхождения с датами его рождения и можно встретить упоминание, что родился Иоганн 20 июля, а был крещен 22. И это все произошло в маленьком местечке Хейцендорфе (Гинчице⁴ по-чешски) недалеко от города Одрау в Моравии, в тогдашней Австрийской империи. И здесь Мендель не одинок в том смысле, что у многих великих людей есть неоднозначности с датами их рождений. В литературе можно найти немало предположений, как такое вышло, но в итоге многие приходят к мнению, что точную дату рождения Менделя установить невозможно, склоняясь к тому, что правильной все же является 22 июля. Этому вопросу даже посвящена отдельная статья, в которой приведены копии оригинальных документов [Sekerák, 2022]. Также весьма тщательное расследование проведено в книге J.Klein и N.Klein [2013], в которой ставится под сомнение дата 20 июля, поскольку, по всей видимости, все записи за 1822 г. вносились приходским священником А.Е.Шрейбер⁵ с опозданием (возможно «по памяти»), причем с орфографическими ошибками. К тому же по воспоминаниям его племянников Мендель отмечал свой день рождения

именно 22 июля, когда праздновался День Святой Марии Магдалены.

Родителями нареченного Иоганна были Антон Мендель и его жена Розина, урожденная Швиртлих. Илтис [Iltis, 1924] сумел проследить родословную предков Иоганна Менделя до начала XVII века, а в книге Klein, Klein [2013] предки Mendel (Mendele) и Schwirtlich приведены до девятого и восьмого колена (до 1555 г. и 1575 г.), соответственно, на основе генеалогического древа, составленного одним из племянников Грегора Менделя, которого звали Alois Schindler - сыном его младшей сестры Терезии. К сожалению, в книге [Klein, Klein, 2013] не указаны потомки старшей сестры Менделя - Вероники. И поэтому здесь ненадолго нужно перенестись в недалекое прошлое и заметить, что прапраправнучатый племянник Менделя Erich Richter 1933 г.р., который при рукоположении взял имя Clemens и стал священнослужителем того же Августинского монашеского ордена, что и его знаменитый предок. Но интерес к нему был проявлен не только из-за того, что он родственник Грегора Менделя, а потому, что он оказался дизиготным близнецом⁶ и таковых среди потомков родного дяди Иоганна (брата отца) тоже Иоганна Менделя, согласно приведенной родословной, было еще две пары, что и вызвало интерес у авторов статьи, предметно занимающихся подобными вопросами [Gedda, Parisi, 1985]. К тому же в цитируемой статье отмечается, что горошины в бобе гороха тоже могут считаться «разнойцевыми близнецами», что дополнительно «роднит» их с семейством Менделей. Позже сам Richter опубликовал короткую статью, явившуюся аннотацией его устного выступления, посвященного 150-ти летнему юбилею докладов Менделя в 1865 г., где также было приведено генеалогическое древо уже этой ветви семьи Менделей [Richter, 2015].

Антон Мендель был рекрутирован в армию Наполеона и провел в походах около 8 лет⁷, а вернувшись на родину в 1818 г. женился на дочери мелкого землевладельца, занимавшегося садовничеством. В этнической немецкоговорящей семье Менделей родилось пятеро детей, но две девочки (вторая и четвертая, т.е. третий и пятый ребенок) умерли в раннем возрасте. Таким образом, Иоганн, родившись вторым ребенком, оказался средним, имея двух сестер - старшую Веронику (1820 г.р.) и младшую Терезию (1827 г.р.). Антона Менделя можно считать скорее мелким землевладельцем, хотя он и имел довольно большой дом, который построил сам, для чего ему

⁴ сейчас Гинчице входит в состав муниципалитета Вражне Ново-Йичинского района Моравско-Силезского края в Чехии

⁵ тем самым вошедшим в историю

⁶ его брат Gerhard умер в годовалом возрасте

⁷ побывал ли он при этом на территории России - неизвестно

пришлось влезть в долги⁸. Он также увлекался садоводством, держал пчел и приобщал к этим занятиям своего маленького сына, что сыграло немаловажную роль в интересах повзрослевшего Иоганна, ставшего к тому времени уже Грегором, но об этом - ниже.

В девятилетнем возрасте в 1831 г. Иоганна отдали в местную одноклассную (элементарную) школу, иначе бы семье грозил большой штраф за уклонение от обязательного в то время образовательного минимума для детей. Его способности заметил учитель, порекомендовав семье отправить Иоганна учиться дальше. После непростого родительского решения тот в 1833 г. стал учеником четырехклассной Коллегии искусств, наук и ремесел в Лейпнике (ныне Липник), где он также считался лучшим учеником. Но этого образования не хватало, чтобы можно было учительствовать, как это делал родной брат матери тоже Антон (как и ее муж), являвшийся уважаемым среди односельчан человеком, что могло бы в будущем обеспечить Иоганну безбедное существование. Поэтому родителям пришлось отдать сына в 1834 г. в гимназию города Троппау (ныне Опава), которую он окончил в 1840 г. с полугодовым перерывом в 1839 г. по причине нервной болезни, вызванной у него чрезмерным напряжением сил и плохим питанием, на которое он был вынужден зарабатывать сам, давая частные уроки. К этому Иоганна вынудило случившееся несчастье с отцом, которого придавило бревном и он, став немощным, был вынужден передать все свое хозяйство зятю⁹ (мужу старшей дочери) с условием, что тот будет оплачивать Иоганну учебу. Но и в той школе не было двух старших классов, а Иоганн очень хотел стать учителем и из-за этого ему пришлось поступить в Философский институт в г. Ольмюцце (ныне Оломоуц), однако денег катастрофически не хватало. Заниматься репетиторством в этом городе не удавалось, поскольку в нем проживало преимущественно чешское население, а Мендель этим языком практически не владел. В литературе бытует точка зрения, что ему на помощь пришла младшая сестра, расставшаяся с частью своего приданного. Забегая вперед, следует сказать, что впоследствии уже Грегор сполна вернул свой долг, взяв на себя расходы по содержанию и обучению детей Терезии, двое из которых Алоис и Фердинанд

⁸ отчий дом Иоганна / Грегора Менделя сохранился до сих пор, лишь поменяв нумерацию с 58 на 69, и в 1966 г. был признан памятником культуры, а в 2007 г. полностью отремонтирован за счет средств Евросоюза

⁹ в этом их договоре была еще масса других условий, но они к теме данной статьи прямо не относятся

стали врачами. Старший сын Терезии - тоже Иоганн - был техническим работником в реальном училище в Брюнне и, помимо этого, он, как и его дядя Грегор, был членом Общества естествоиспытателей, но умер от туберкулеза во второй половине 1870-х гг., когда ему было около 25 лет [Hartl, 2022]¹⁰. Возвращаясь к приданному, нужно принять во внимание, что младшей сестре Иоганна - Терезии было в тот момент только неполных 12 лет, тогда как старшая Вероника была уже на выданье и, скорее всего, то решение за Терезию принимали родители, исходя из возраста дочерей.

Учась в Философском институте, Иоганн опять очень сильно заболел некоей неизвестной болезнью, но, по всей видимости, у него было психосоматическое расстройство нервной системы из-за постоянных стрессов¹¹ и почти год он был вынужден провести в отчем доме. Закончив Философский институт в Ольмюцце в 1843 г., Мендель очень хотел учиться в университете, но об этом не могло быть и речи из-за нехватки денег, и поэтому он был вынужден выбрать иной путь. В том учебном заведении в Ольмюцце многие предметы преподавали священнослужители¹² и одним из них был преподаватель физики профессор¹³ и при этом прелат Ф.Франц. Он дал Менделю рекомендательное письмо, датированное 14 июля 1843 г., посодействовав тем самым принятию последнего в

¹⁰ В книге Klein, Klein [2013] приведено генеалогическое древо, вроде как подготовленное Алоисом Шиндлером, и в нем указана еще их сестра тоже, как и мать - Терезия, год рождения которой приведен 1857, но вместо года смерти стоит знак вопроса. Но там же указан и старший их брат - Иоганн, а годы его жизни приведены - 1855-1891, что расходится с вышеприведенными данными о его ранней смерти. Годы жизни остальных: Алоис - 1856-1930; Фердинанд - 1864-1942. И это означает, что окончательную версию их семейного древа готовил не Алоис. При этом их мать Терезия вышла замуж в 1852 г. и Грегор приезжал на ее свадьбу, учась в то время в Венском университете.

¹¹ вспоминаем здесь о болезнях молодого Менделя не случайно, как это станет ясно из дальнейшего изложения

¹² что в те времена было распространенным явлением

¹³ Следует иметь в виду, что преподаватели в гимназиях в Австрийской империи тогда назывались профессорами и это далеко не те профессора, что работали в университетах. Однако Мендель профессором не стал, дважды провалив экзамены в Вене, хотя в одной из его публикаций, о которой речь пойдет в другой нашей статье [Салтыкова и др., 2023] он как автор указан профессором.

монастырь Святого Фомы (Томаша) Августинского аббатства в Альтбрюнне, называемый еще королевским и бывший на тот момент одним из самых богатых в Австрийской империи. При этом Франц отметил плохое знание Менделем чешского и его намерение освоить этот язык в ходе обучения в Теологическом институте. Как правило, в таких случаях проводился достаточно суровый конкурсный отбор, тем более, что в тот год на 4 места оказалось 13 претендентов, но для Менделя сделали исключение, возможно, как раз благодаря рекомендации Франца, который являлся старым другом аббата монастыря. Об аббате, которого звали С.Нарр (К.Напп), обязательно нужно будет сказать несколько слов, как и о некоторых других людях, окружавших Грегора Менделя в Брюнне, и в самом монастыре. Так, уже 7 сентября 1843 г. Мендель получил известие, что его приняли послушником. Оставались простые формальности в виде письма-согласия от родителей, медицинской справки и еще одного согласия от архиепископа из Ольмюнца, поскольку Мендель учился в Институте, принадлежащем другому католическому Ордену. Его окончательное «зачисление» в священнослужители произошло 9 октября 1843 г. Вместе с Менделем в тот год послушниками стали еще трое молодых людей, одним из которых был Ансель Раумбосек (1824-1901), к которому позже придется неоднократно вернуться.

* * *

Напп, родившийся в 1792 г. в семье перчаточника, рано лишившись отца, в юности, как и Мендель, познал бедность, но сумел «выйти в люди», став профессором в Теологическом институте в Брюнне. Занимаясь восточными языками, он стал известным специалистом по арабскому, арамейскому¹⁴, халдейскому и сирийскому языкам, а также по церковному праву, получив в 1832 г. степень доктора Honoris causa. Но еще в 1824 г. он был вынужден сильно сократить научную деятельность, так как стал аббатом того самого монастыря Святого Томаша¹⁵ и оставался таковым до самой смерти, наступившей 22 июля 1867 г. После него 30 марта¹⁶ 1868

¹⁴ иногда можно встретить ошибочное упоминание вместо арамейского языка – армянского

¹⁵ назначение Наппа аббатом состоялось, когда ему было всего 28 лет и это было оправданно, исходя из его недюжинных способностей, а также принимая во внимание, что смена аббата влекла за собой в те годы уплату в государственную казну большой пошлины, а так как эта должность была фактически пожизненной, то было решено попытаться дольше не платить, выбрав молодого аббата

¹⁶ Эту дату 30 марта Мендель приводит в очередном письме Нэгели, датированном 4 мая 1868 г., однако в литературе можно встретить и неверные даты

г. аббатом стал Мендель, но это будет позже. Став аббатом, Напп основал Моравский ипотечный банк, сберегательную кассу и страховое общество. Занялся он и политической деятельностью, будучи избранным в Моравский ландтаг. Им также курировались гимназии и училища Моравско-Силезской земли. Лежали на Наппе и другие мирские обязанности, включая президентство в Сельскохозяйственном обществе Брюнна. Вообще во времена аббатства Наппа в монастыре царил почти университетская атмосфера, чему способствовала и его богатая библиотека, насчитывающая в своем фонде около 20 тысяч единиц хранения из книг, а также трактатов по искусству, истории, литературе, музыке, медицине, религии и науке. При этом в архиве монастыря хранился уникальный документ в виде письма Папы Григория IX (занимал папский престол с 1227 по 1241 гг.), предписывающего наказания для мужчин, проявляющих неуважение к монахиням [Hartl, 2022], так как изначально монастырь был женским. Напп интересовался селекцией овец, поскольку Брюнн был тогда одним из центров выработки шерсти¹⁷, что, в том числе приносило основной доход аббатству, располагавшему большими отарами овец и стадами молочного скота, многими гектарами земли для пастбищ, для выращивания табака и зерновых культур, а также обширными насаждениями винограда винных сортов.

* * *

С 1845 г. в течение 4-х лет Мендель в Брюннском Теологическом институте изучал, кроме богословских наук, различные языки, а также прослушал лекции по сельскому хозяйству, читал которые известный специалист профессор F.Diebl – автор нескольких книг по помологии, включая небольшое, но весьма содержательное руководство по виноградарству, выращиванию фруктовых, а также дикорастущих лесных деревьев, вышедшее в 1844 г. в Брюнне в издательстве R.Rohrer. За это время Мендель прошел ступени иподиакона, диакона и 6 августа 1847 г. по прошествии положенных 4 лет был рукоположен в сан священника, взяв себе новое имя – Грегор¹⁸ [Klein, Klein, 2013].

избрания его аббатом – 31 марта и 1 апреля. Есть и другое свидетельство правильной даты – Мендель в своем письме родным, адресованном мужу Терезии, датированном 26 марта 1868 г. пишет, что в ближайший понедельник (который в том году приходился на 30 марта) решится, кто станет аббатом и тогда он сможет помогать им в еще большей степени, при этом просит за него молиться [Hartl, 2022].

¹⁷ называемым даже чешским Манчестером

¹⁸ в литературе имеются упоминания, что Мендель взял себе имя Грегор сразу в 1843 г., только став послушником, что допускалось

Ich habe die Absicht, mich dem Dienste zu widmen, den die Naturwissenschaften
 und die Aufzucht der Pflanzen, um meinen Pflichten auf der Universität
 nachzukommen.
 Lausnau am 17^{ten} April 1850
 Gregor Mendel
 Privat. Aufzucht der
 am k. k. Gym. in Lausnau

Рис. 2. Заключительная часть автобиографии Грегора Менделя, написанная им собственноручно и датированная 17 апреля (1)850 г.

Fig. 2. The final part of Gregor Mendel's autobiography, written by him personally and dated April 17 (1)850.

По окончании данного института, Менделю дали приход, но в силу разных обстоятельств¹⁹ он стал в 1849 г. исполняющим обязанности преподавателя гимназии²⁰ в Цнайме (ныне Зноймо), где преподавал математику, греческий и латинский языки. Среди своих коллег-учителей и учеников Мендель пользовался всеобщей любовью, однако звания преподавателя гимназии у него не было и директор, желавший закрепить Менделя в своей школе, усиленно советовал ему сдать соответствующие экзамены, тем более, что в 1849 г. вышел указ, обязывающий всех учителей получить на то официальное разрешение. К прохождению этих испытаний перед государственной комиссией в Венском университете Мендель приступил 10 мая 1850 г., написав для этого своим аккуратным почерком сохранившуюся доселе автобиографию (как тогда было принято, от третьего лица), датированную 17 апреля (1)850²¹ г. (рис. 2), в которой, описывая годы учебы и перенесенные болезни, пишет, что он почувствовал, что не в силах больше выносить подобные тяготы, и поэтому был вынужден стать священнослужителем, что избавляло его от горьких забот о пропитании [Hltis, 1924; 1954]. У разных исследователей жизненного пути Менделя можно встретить разные суждения на этот его шаг, поскольку одни считают, что он все же выбрал «дорогу к Богу», исходя из убеждений веры, в том числе по причине набожности своей матери, а другие – из-за нужды в «хлебе насущном». Фактически в

этой автобиографии Мендель отвечает, что им первоначально двигало второе.

Однако, благодаря полученным за годы учебы знаниям и природному интеллекту, Мендель придерживался чуть иных взглядов на многие вопросы развития мира, несколько расходящихся с догматами веры, что и помешало ему выдержать те экзамены, о чем он был уведомлен 17 октября 1850 г. Причем в заключение той Комиссии говорилось, что Менделю «недостает умозрения». Как итог, Мендель был вынужден покинуть ту гимназию и вернуться в монастырь.

Тут опять нужно вернуться к тогдашнему аббату Наппу, который сыграл в судьбе Менделя очень важную роль, сильно его поддерживая на протяжении многих лет [Weiling, 1968]. В те годы монастырь должен был поставлять педагогов в средние школы и поэтому имел право за счет своих средств направлять наиболее способных для учебы в Венский университет. Так, благодаря поддержке Наппа, Мендель в 1851 – 1853 гг. в течение 22 месяцев, живя в одном из венских монастырей, как вольнослушатель проходил обучение в Венском университете по естественной истории. Среди его преподавателей, в частности, были известный физик К.Доплер, а также один из первых цитологов растений F.Unger. За это время в течение 4-х семестров на философском факультете Мендель прослушал экспериментальную физику, высшую математику, химию, зоологию, ботанику, палеонтологию.

В пробуждении у Менделя научного интереса заметную роль сыграл преподававший энтомологию профессор В.Коллар, повлиявший на Грегора так, что он в 1853 г. вступил в Венское зоолого-ботаническое общество (спонсором выступил Коллар) и даже сделал свой первый научный доклад «О вредителе редиса *Botys margaritalis*». Позднее, в 1854 г. уже из Брюнны Мендель направил Коллару письмо, в котором описал результаты своих исследований вредителя гороха *Bruchus pisi*, и тот счел возможным опубликовать их в Известиях Общества. Подробнее об этих первых научных работах Менделя говорится в другой статье [Салтыкова и др. (Saltykova et al.), 2023].

¹⁹ главную роль в этом сыграло то, что Мендель оказался чересчур впечатлительным человеком, принимающим близко к сердцу страдания людей, не справляясь с ролью духовника, и аббат Напп испросил разрешение у епископа Schaffgotsch для отправки Менделя учительствовать, что, возможно, не соответствует действительности – см. сноску 22

²⁰ называемым супплетом, заработная плата которого была вполнину ниже, чем у полноценного учителя

²¹ к этой дате в виде 850 г. мы еще вернемся

Мендель, не став сразу сдавать экзамены по окончании учебы, летом 1853 г. вернулся в монастырь, а в мае 1854 г. он опять стал супплентом в Брюннском реальном училище. Несколько месяцев между этими событиями остаются «белым пятном» в биографии Менделя, однако существует точка зрения, что он в это время учительствовал в местной начальной школе. Но чтобы стать настоящим учителем (профессором) нужно было сдать экзамены в Венском университете, которые Мендель уже однажды провалил. Провалил он их во второй раз, но о причинах этой его повторной неудачи много раз толков, и истины точно уже не установить. Довольно детальное исследование предшествующих этому экзамену и последовавших после него событий описано в книге [Klein, Klein, 2013] и, пожалуй, стоит кратко их пересказать, тем более, что это также, скорее всего, связано с нездоровьем Менделя, с которого и начнем.

Известно о пяти случаях серьезного недомогания Менделя в относительно молодом возрасте. Первый произошел поздней весной 1839 г. в Троппау, когда неустановленная болезнь вынудила Менделя прервать учебу в гимназии и вернуться в Хейцендорф. Второй произошел в 1841 г. в Ольмюнце, помешав его учебе в Философском институте и также заставив вернуться домой. Касательно эпизода 1849 г. известно, что врачи обследовали Менделя, поскольку в сохранившемся Отчете о расходах аббатства за тот период есть информация об оплате приглашенных к нему врачей, однако никакого конкретного заключения они не дали, что немудрено, так как и сейчас подобные психосоматические заболевания на нервной почве плохо диагностируются²². После случая 1849 г. в 1856 г. произошли еще два подобных эпизода - один в январе, а другой в мае. У всех этих случаев есть определенные общие черты, поскольку все они, похоже, были спровоцированы стрессовыми ситуациями. Первые два в 1839 и 1841 гг. вероятно случились из-за экзистенциальных тревог, а третья в 1849 г. ввиду неспособности Менделя справиться с эмоциональной стороной пастырской работы (если это было так), в результате чего Напп определил его быть учителем. Последние два случая - из-за стресса, связанного с экзаменами, к которым Мендель, по всей видимости, был психологически не готов.

²² есть и другая версия «болезни» Менделя 1849 г. [Nivet, 2004], заключающаяся в том, что это был хитрый ход Наппа, воспользовавшегося каким-то не очень серьезным заболеванием Менделя с целью вывести последнего «из-под удара» и излишнего давления на него епископа, который был недоволен молодым монахом (особенно после революционных событий 1848 г. и петиции ряда священнослужителей монастыря), сделав Менделя преподавателем в одной из отдаленных школ с помощью письма министра центрального правительства в Вене

После провала первого экзамена в 1850 г. Мендель видимо опасался нового подобного испытания и делал все, чтобы его оттянуть или вообще обойтись без него, поскольку он мог другим путем стать квалифицированным учителем для уровня средней школы без необходимости снова проходить через эту изнурительную для него процедуру. Но для этого ему было необходимо выполнить научные исследования, которые привели бы к защите диссертации и получению докторской степени. Следовательно, время после завершения учебы в Венском университете могло быть для Менделя периодом поисков подходящей темы исследований или даже подготовки к нему, если он уже принял соответствующее решение. При этом знакомство с научной средой Вены несомненно пробудило в нем тягу к исследованиям, и в любом случае совмещение научной работы с преподавательской деятельностью было тем, что он, видимо, планировал в своей карьере. Однако, если планы Менделя и были таковы, то судьба вмешалась, перечеркнув их, поскольку в мае 1854 г., как уже говорилось выше, ему пришлось сдать супплентом и снова сдавать квалификационные экзамены.

Информация о второй попытке Менделя сдать очень важный для него экзамен весьма противоречива. Однако сохранились бухгалтерские документы аббатства, согласно которым 9 апреля 1855 г. Менделю были выданы средства для поездки в Вену по поводу его экзамена для получения статуса учителя. Также в бухгалтерских книгах есть запись от начала января 1856 г., свидетельствующая о покупке для Менделя неуказанного, но при этом довольно дорогого лекарства, что может говорить о том, что с начала 1856 г. в ожидании приближающегося экзамена Мендель чувствовал себя неважно. Еще раз Мендель 2 мая 1856 г. получил деньги для участия во втором очном этапе экзамена, состоявшегося 5 мая. Из письма его коллеги и друга патера Клацела, находящегося в то время также в Вене, следует, что, хотя выполненное Менделем домашнее задание было оценено как отличное, на очном экзамене он перенервничал настолько, что потерял способность писать из-за приступа аграфии, вызванной параличом мышц в результате нарушения работы управляющих нервов. Вернувшись в Брюнн, Мендель заболел столь серьезно, что Напп, опасаясь за его жизнь, сообщил об этом отцу больного. На эту последовательность событий указывает еще одна запись в бухгалтерской книге аббатства от 31 мая 1856 г., которая гласит, что отец и брат²³ патера Грегора останавливались в

²³ на самом деле с отцом приехал его брат, тоже Иоганн Мендель, приходящийся Грегору родным дядей

аббатстве в качестве гостей и это было для них бесплатно.

Но существует и другая версия несдачи Менделем экзамена - из-за произошедшей стычки с одним из экзаменаторов, предположительно, ботаником, по поводу одного спорного на тот момент научного вопроса о протекании оплодотворения у растений, что так расстроило Менделя, что у него случился нервный срыв. В Брюнне даже были готовы больше поверить в эту версию, как еще один пример столичного (венского) высокомерия по отношению ко всему, что исходит из провинции. Это даже могло, сделав Менделя мучеником, послужить ему на пользу и укрепить его репутацию. Возможно, Менделем планировалась еще третья попытка сдачи экзамена, назначенная на 5 августа 1856 г., но, по всей видимости, он на него не явился.



Рис. 3. Групповой портрет капитула старобрюннского монастыря. Сидят (слева направо) – патер Pavel Křížkovský, приор Baptist Vorthey, аббат Cyrill Napp, патер Matouš Klácel или патер Alipius Winkelmeyer²⁴; стоят (слева направо) – патер Benedict Fogler, патер Anselm Rambousek, патер Antonín Alt, патер Tomáš Bratránek, патер Joseph Lindenthal, патер Грегор Мендель, патер Václav Šembera.

Fig. 3. Group portrait of the chapter of the Altbrunn monastery. Sitting (from left to right) – Pater Pavel Křížkovský, Prior Baptist Vorthey, Abbot Cyrill Napp, Pater Matouš Klácel or Pater Alipius Winkelmeyer; standing (from left to right) – Pater Benedict Fogler, Pater Anselm Rambousek, Pater Antonín Alt, Pater Tomáš Bratránek, Pater Joseph Lindenthal, Pater Gregor Mendel, Father Václav Šembera.

²⁴ В ряде изданий при указании кто есть кто на этой фотографии сидящего крайнего справа указывают как патера Matouš Klácel, а в других говорится что это патер Alipius Winkelmeyer и последний вариант кажется более правдоподобным

Оправившись после болезни, Мендель занялся экспериментами по скрещиванию гороха для выяснения вопросов наследования признаков, к которым начал готовиться еще в 1854 г. Но перед тем, как к ним перейти, прежде стоит уделить внимание окружению Менделя в монастыре и в Брюнне, чему уделено довольно много внимания в книге [Klein, Klein, 2013], а также в специально посвященной этому вопросу статье [Soudek, 1984].

Поскольку сохранилось несколько групповых портретов капитула старобрюннского монастыря Святого Фомы времен пребывания в нем Менделя, то логичнее говорить о конкретных людях, глядя на их фото (рис. 3). При этом, к сожалению, точная дата этого фотоснимка неизвестна. Считается что он был сделан в период между 1861 и 1864 гг., т.е. приблизительно после 20 лет нахождения Менделя в монастыре и в преддверии еще такого же количества лет как он закончит в нем свой жизненный путь.

В тогдашний капитул монастыря входили весьма одаренные люди. Про аббата Наппа, его образованность, множественные интересы и обязанности «в миру» выше уже говорилось. Упомянем и некоторых других. Патер Klácel (Клацел) был профессором философии и журналистом, придерживаясь довольно радикальных для того времени взглядов, интересуясь, в том числе, источниками социализма и коммунизма, написав даже книгу на эту тему. В 1869 г. Клацел покинул монастырь и эмигрировал в США, вероятно, с молчаливого согласия своего друга Менделя, ставшего к тому времени аббатом [Soudek, 1984]. Патер Bratránek (Братранек) был профессором лингвистики и имел докторскую степень PhD, преподавая в Львовском и Краковском университетах. Он был первым биографом поэта И.В. фон Гёте и при этом еще слыл ботаником-любителем, в 1853 г. даже опубликовал книгу “Aesthetic studien”, где коснулся эстетики растений. Патер Křížkovský был композитором, возглавлял хор в кафедральном соборе в Ольмюнце, являлся директором музыкальной консерватории в Брюнне, которую посещал известный чешский композитор Leoš Janáček, первым учителем которого был как раз Křížkovský. Патер Antonín Alt был одно время директором гимназии в Троппау (в которой когда-то учился Мендель). Часть остальных монахов монастыря также преподавали в школах и гимназиях различные предметы и только двое занимались исключительно религиозными делами. В 1848 г., когда в Австро-Венгрии случилась революция, по инициативе Клацела ряд монахов, включая Менделя, подготовили и подписали некую петицию, которая была направлена в Вену, но в силу ряда объективных причин никаких особых последствий для монастыря это не имело.

Известный молекулярный биолог W.Szybalski [2010] уделил внимание профессору Львовского университета A.Zawadzki, который также довольно долго работал в Брюнне, занимаясь преподаванием ботаники в реальной школе и в течение 14 лет был коллегой Менделя. Причем Zawadzky был одним из немногих в Брюнне, разбирающимся в опытах Менделя с горохом и до некоторой степени был (как решил Szybalski) его наставником. К тому же Zawadzki был в то время вице-президентом Брюннского Общества естествоиспытателей, на двух заседаниях которого в 1865 г. Мендель доложил результаты своих исследований.

Отдельного внимания также заслуживает личность Johann Nave – гражданского служащего в Моравском департаменте финансов, являвшегося старым другом Менделя еще по Венскому университету и интересовавшемуся ботаникой [van Dijk et al., 2022]. В апреле 1858 г. Мендель²⁵ рекомендовал его как нового члена естественнонаучной секции Сельскохозяйственного общества, которая со временем преобразовалась по инициативе Nave в 1861 г. в отдельное Общество естествоиспытателей. А в мае 1858 г. Nave сделал доклад на тему развития и репродукции у водорослей, будучи международно признанным специалистом в этой области. Считается, что Nave оказывал влияние на Менделя в плане пробуждения интереса у последнего к фундаментальным вопросам наследования при скрещивании. Однако Nave в ноябре 1864 г. в возрасте 33 лет скоропостижно скончался от туберкулеза и не мог присутствовать на лекциях Менделя в 1865 г., хотя Nave был бы самым подготовленным слушателем, особенно на второй лекции, к которым ниже перейдем. Здесь остается только добавить, что вся богатая библиотека Nave отошла Брюннскому Обществу естествоиспытателей.

Опыты Менделя по скрещиванию гороха

Основателем ботанического сада в Старобрюннском монастыре был австрийский издатель и владелец типографии Rohrer, являвшийся ботаником-любителем и имевший много друзей в аббатстве, в котором часто бывал. Место для данного сада размером 35 на 7 метров было выбрано у стены монастырского здания, куда по длинной стороне выходили окна трапезной и библиотеки. Через некоторое время ответственным за его содержание оказался Мендель, преобразовавший этот небольшой ботанический сад в свой экспериментальный участок для выращивания сортов гороха. При этом окна двух

комнат Менделя, находящихся на первом этаже, выходили как раз на этот участок, на его узкую сторону. Сейчас около них установлен памятный камень, на котором на четырех языках (чешском, немецком, французском и английском) написано, что в этом месте прелат Грегор Мендель проводил свои эксперименты для установления законов наследования. Помимо этого участка, Мендель и свое жилище превратил в некую лабораторию для изучения природы. В нем находились клетки с птицами, белыми и серыми мышами. Жила у Менделя и другая живность, в том числе из дикой фауны.



Рис. 4. Ботанический сад монастыря, ставший для Менделя экспериментальным участком²⁶ для постановок его опытов по скрещиванию горохов [Iltis, 1924].
Fig. 4. The botanical garden of the monastery, which became for Mendel an experimental field for his experiments on crossbreeding of peas [Iltis, 1924].

Здесь, пожалуй, стоит упомянуть о том, что изначально Мендель собирался проводить свои опыты по скрещиванию с целью понять законы наследственности как раз на серых и белых мышах, но епископ Schaffgotsch, прознавший про намерения молодого монаха, им воспротивился, посчитав это не богоугодным делом. И это было к лучшему, поскольку с мышами Мендель бы точно не достиг нужных результатов. После такого запрета Мендель остановил свой выбор на растениях, а именно на

²⁵ сам Мендель стал членом естественнонаучной секции Сельскохозяйственного общества еще в 1855 г.

²⁶ на переднем плане видно какое-то небольшое сооружение, напоминающее собачью конуру, но была ли она во времена Менделя – остается вопросом, хотя известно, что собак он любил и у него, в частности, была сука породы немецкий дог по кличке “Flora” [Hanson, 1948], что от Менделя было вполне естественно ожидать

горохе *Pisum sativum*²⁷, удовлетворяющем многим требованиям, среди которых - самоопыление; легкость кастрации для целенаправленного опыления другой пыльцой при проведении скрещиваний при практической невозможности этого процесса в природных условиях; наличие большого числа линий и сортов с резко различающимися признаками.

По завершению своих опытов, длившихся 8 лет с 1856 по 1863 г., Мендель затем больше года перепроверял / пересчитывал свои результаты, прежде чем решиться доложить о них на Обществе естествоиспытателей Брюнна, что имело место 8 февраля и 8 марта 1865 г. Информация об этих заседаниях ранее была доступна из книги Илтиса [Iltis, 1924], который спустя очень много лет сумел опросить G. von Niessl и A. Makowsky²⁸ - двух оставшихся на тот момент в живых свидетелей тех событий, но недавно на них брошен новый взгляд, ставший возможным благодаря анализу Брюннских газет за тот период [van Dijk, Ellis, 2022]. В Брюнне с населением около 70 тысяч жителей в те годы выходило несколько газет, из которых информацию о заседаниях этого Общества естествоиспытателей давали две на немецком языке и одна на чешском. Заседания Общества проводились на регулярной основе в одном из классов реального училища (где как раз преподавал Мендель) в центре Брюнна с 18⁰⁰ до 20³⁰ - 21⁰⁰.

В 1865 г. членов данного общества насчитывалось 161 человек и обычно на заседаниях присутствовало от четверти до трети его членов. Таким образом, Менделя слушало не менее 40 человек, среди которых, возможно, из капитула монастыря были патеры Братранек и Фоглер (являвшиеся членами Общества), а также Линденталь и Винкельмейр, помогавшие Менделю в его экспериментах; мог быть и аббат Напп. Согласно газетным материалам, первая лекция Менделя заняла около полутора часов. Для написания своих формул Мендель использовал классную доску и мел, при этом можно не сомневаться, что он, будучи опытным педагогом, постарался донести до слушателей все максимально доступно. Учитывая отсутствие таких понятий, как генотип, фенотип и аллель, трудно представить, как Мендель мог быть более ясным в своей лекции 1865 г. перед аудиторией, абсолютно неподготовленной к тому, что сейчас называется генетикой. Существует мнение, что мало кто из

слушателей в отсутствие Nave смог понять и тем более разобраться в математическом анализе результатов скрещивания различных линий гороха. Вторая лекция, которая была заметно короче (около получаса), посвящена вопросам репродукции при оплодотворении. При этом на ней из-за плохой погоды присутствовало не более 20 человек. В своей второй лекции Мендель сообщил не менее важные сведения, что каждое пыльцевое зерно и яйцеклетка содержат по одному типу наследуемых элементов и это для того времени было революционным взглядом. По существу, Мендель указал на бинарный тип наследования, к чему позже еще вернемся. В итоге решение о публикации в Трудах общества этих докладов было принято.

Еще одной причиной затрудненного восприятия слушателями лекций Менделя, по мнению van Dijk и Ellis [2022], было то, что Мендель использовал термин "Hybriden", а не "Bastarden", более привычный для членов общества – ботаников и зоологов, поскольку они были специалистами в изучении представителей дикой природы. В одной из тех газет даже было приведено пояснение, что гибриды это есть бастарды, но образующиеся при скрещивании растений одного вида, а именно гороха в опытах Менделя. Проведенный анализ употребления терминов "Hybriden" и "Bastarden" за 10-ти летний период в Трудах брюннского общества естествоиспытателей с 1862 по 1871 гг. показал, что первый (за вычетом статьи Менделя) использовался всего два раза, а второй – 61 раз [van Dijk, Ellis, 2022]. Здесь можно еще заметить, что в немецком переводе книги Дарвина «О происхождении видов...» для гибридов между видами используется "Bastarden", а для гибридов внутри одного вида – "Blendlingen", хотя ботаники и садоводы последний термин использовали крайне редко.

Как бы то не было, Мендель стал готовить материал двух лекций для одной публикации. Несмотря на то, что Мендель в своем втором письме K. Nagel²⁹ сообщает, что опубликованная статья является полной версией его лекций на самом деле это, скорее всего, не так и к этому выводу пришли van Dijk и Ellis [2022], анализируя количество слов в статье и скорость их произношения, при этом зная общее время, затраченное Менделем на выступления (около двух часов), которого бы не хватило. Говоря об идентичности, Мендель, видимо, имел в виду совпадение экспериментальной части, тогда как им были явно добавлены теоретические рассуждения, вызванные реакцией аудитории.

В итоге, тщательно проверив свои результаты, и, придя к выводу, что ошибок им не допущено, дополнительно доработав свою рукопись,

²⁷ в те годы горох посевной подразделялся на ряд видов, что не имеет значения для данной статьи, тем более, что это было необоснованно

²⁸ к слову сказать, Маковский за месяц до Менделя в январе 1865 г. на заседании Общества сделал доклад, посвященный эволюционной теории Дарвина

²⁹ о которых отдельно пойдет речь

Мендель отправил ее в редакцию. Он сразу заказал (что видно из резолюции главного редактора издания профессора G. von Niessl-Mayendorf, сделавшего соответствующую надпись на титульном листе рукописи (рис. 5)) 40 отдельных оттисков, которые, в том числе, собирался рассылать известным ученым. Это свидетельствует о том, что Мендель хорошо понимал важность полученных им результатов и хотел, чтобы с ними ознакомились как можно больше ученых.

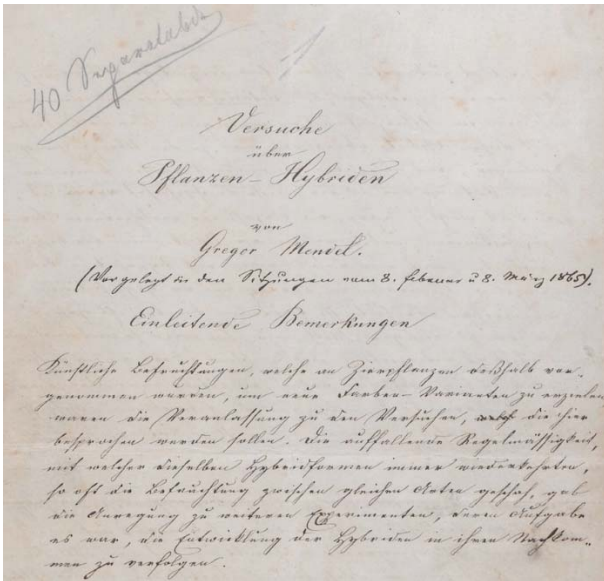


Рис. 5. Титульная страница рукописи Менделя “Versuche über Pflanzenhybriden”, опубликованной в 1866 г. в “Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn”, с резолюцией редактора журнала профессора G. von Niessl
Fig. 5. The title page of Mendel's manuscript “Versuche über Pflanzenhybriden”, published in 1866 in “Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn” with the resolution of the editor of the journal Professor G. von Niessl

Как оно случилось на самом деле - опишем чуть ниже, но сначала нужно коротко коснуться самих экспериментов Менделя и его рукописи, на судьбе которой, пожалуй, следует остановиться отдельно. Ее обнаружение, а затем пропажа очень подробно изложены в одной из работ [Simunek, Hossfeld, 2010]. Со слов Илтиса, ему чудом удалось в 1909 г. в Обществе естественной истории Брюнна найти ту бесценную рукопись Менделя среди бумаг, приготовленных для сжигания. В письме англичанину W. Bateson³⁰ Илтис пишет, что готов продать ее за

³⁰ являвшимся ярым менделистом и о нем еще неоднократно будет говориться

4000 австрийских крон. Бэтсон проявил определенный интерес, но сделка не состоялась. Позже в 1920 г. Илтис предлагал купить эту рукопись одному американскому биологу С.В. Davenport уже за 6 тысяч долларов, говоря, что эти деньги пойдут для поддержки Общества естественной истории. Известно, что в предвоенные годы рукописью владело именно это Общество и она хранилась в сейфе. После оккупации Чехословакии немецкими войсками в марте 1939 г. Общество естественной истории было слито с другими структурами, а в 1941 г. всю рукопись сфотографировал, скорее всего, профессор K. Zaar. Эти фотоснимки в том же 1941 г. были опубликованы в одном из номеров журнала Der Züchter³¹. В военные годы вышла книга другого биографа Менделя по имени Richter [1943], который сильно интересовался всем, что связано с Менделем и за несколько дней до освобождения Брно советскими войсками забрал рукопись и увез ее то ли в Вену, то ли в Германию. По крайней мере, когда Красная армия вошла в Брно, сейф был открыт и пуст. Судьбу рукописи Менделя пытались проследить даже на Нюрнбергском процессе, но тщетно.

Мендель весьма тщательно спланировал свою работу по скрещиванию гороха, ознакомившись, по крайней мере, со значительной частью исследований, выполненных до него на этом и схожих объектах, о чем он сам упоминает во Введении к своей статье “Versuche über Pflanzenhybriden” [Mendel, 1866], приведя ряд фамилий известных ботаников и селекционеров - Koelreuter, Gartner, Lescocq, Wichura³². В разделе, поясняющем выбор объекта для скрещивания, Мендель описывает требования, предъявляемые к используемым растениям, перечисленные нами выше. Прежде чем приступить к полномасштабным опытам, Мендель в 1854 – 1855 гг. из приобретенных им (преимущественно в Германии) 34 сортов гороха, отличающихся фенотипическими признаками, остановил свой выбор на 22 из них, показавших константность форм. Причем в качестве контролей они высевались им все годы, что шли эксперименты. Но главные результаты получены на растениях с семью парами расходящихся признаков. Мендель в этом же разделе довольно подробно объясняет процесс скрещивания, делая акцент на особом устройстве цветка у гороха, исключаящего

³¹ полностью фотокопия рукописи статьи Менделя с переводом постранично на итальянский приведена в книге “Novant'anni delle leggi mendeliane, 1865-1955” [Gedda, 1956]

³² ни перечисленные Менделем экспериментаторы, ни многие другие исследователи количественных подсчетов результатов гибридизации или не вели или не делали на их основе никаких серьезных выводов

попадание пыльцы с другого растения. Из этого следует, что Мендель не прибегал к каким-либо ухищрениям для исключения неконтролируемого оплодотворения. Далее Мендель сообщает, что из более чем 10 тысяч скрещиваний имело место лишь небольшое число случаев оплодотворения нежелательной пылью. В частности, к этому могли приводить самки жука *Bruchus pisi*, откладывающие яйца в цветок гороха и для этого открывающие его «лодочку», отмечая, что с помощью лупы у него получалось разглядеть на лапках этого жука отдельные пыльцевые зерна.

Приступив к запланированным скрещиваниям горохов в 1856 г., Мендель за восемь лет проделал гигантский объем работы. В частности, только при оценке гибридов первого поколения (по Менделю, т.е. выращенных из гибридных семян) в рамках первого опыта по оценке формы горошин (округлых или морщинистых) им проанализировано 253 растения с 7324 горошинами. В рамках второго опыта, учитывающего окраску семядолей (желтую или зеленую) было исследовано 258 растений с 8023 горошинами. Третий опыт предполагал подсчет отличающихся окраской цветков (фиолетово-красных и белых) у 929 растений. В четвертом опыте Мендель контролировал форму бобов (простую выпуклую и с перехватами) у 1181 растения. Пятый опыт был направлен на исследование окраски незрелых бобов (зеленых и желтых) у 580 растений. В шестом опыте Менделем велся учет расположения цветков (пазушное или верхушечное) на 858 растениях. Наконец в седьмом опыте Мендель принимал во внимание длину междоузлий и всего стебля и, соответственно, высоту растений (низкие или высокие) у 1064 растений. Причем во всех этих экспериментах доминантные и рецессивные признаки давали соотношение близкое к 3:1³³ по фенотипу, тогда как по генотипу оно, обозначенное Менделем прописными и строчными буквами $(A + 2Aa + a)^{34}$, составило 1:2:1.

И тут, как ни странно, опять нужно вернуться ко дню рождения Менделя. В уже цитированной статье [Sekerák, 2022], посвященной расследованию даты появления на свет первого генетика, были произведены интересные нумерологические подсчеты. Так, записав цифрами дату рождения

Менделя – 22.7.1822, ее можно превратить в чуть иную форму – $22(7+1)822$ или в 228822, что становится палиндромом. Но автор пошел дальше, проведя над датой рождения Менделя – 22nd July 822³⁵ следующие преобразования – 22nd July 822 (удалив буквы и оставив только цифры), что привело его к числу 22822, которое он далее представил как $(2+2) 8 (2+2)$ или 484, что, при приведении к общему знаменателю в итоге дает число 121 или иначе к известному расщеплению по Менделю – 1:2:1 по генотипу. Однако такие преобразования нельзя проделать, будь дата рождения Менделя 20 июля!

В ходе своих опытов Мендель продолжал скрещивание гибридов, доведя растения гороха из упоминаемых выше первого и второго опытов до 6-го поколения; третий и седьмой опыты – до 5 поколения, а оставшиеся четвертый, пятый и шестой опыты – до 4 поколения. В той своей эпохальной статье Мендель не ограничился одним горохом и упомянул, что им проделаны схожие эксперименты с другими растениями, но привел лишь результаты законченных экспериментов с фасолями *Phaseolus vulgaris*, *P. multiflorus* и *P. nanus*, показавших аналогичное гороху распределение, по фенотипу близкое к 3:1. Нужно также заметить, что помимо гороха и фасоли, Мендель в этой статье коротко упоминает и о гвоздике *Dianthus caryophyllus* с белыми, красными, красными с фиолетовым оттенком и в бело-красную полоску цветками, подвергавшимся им скрещиванию, что обычно остается за пределами внимания многих специалистов, возможно, потому, что никаких численных значений Мендель по ним не приводит.

Чтобы в полной мере оценить работоспособность Менделя при проведении экспериментов по скрещиванию гороха³⁶ и других растений, следует упомянуть, что, во-первых, далеко не все результаты были включены в цитированную выше публикацию, а во-вторых, то, что с 1854 г. по 1868 г. Мендель также работал в реальной школе Брюнна, преподавая в двух низших классах физику и естественную историю, в зависимости от количества параллельных классов имея 18 и 27 часов преподавания в неделю с 60 - 120 учащимися в классе. И это было его основное место работы.

³³ Оставляем здесь без внимания нападки на Менделя некоторых ученых [Fisher, 1936], посчитавших, что им получены слишком ровные распределения по фенотипам, тем более, что эти подозрения были позже многократно опровергнуты [Monaghan, Corcos, 1985; Weiling, 1986; Ellis et al., 2019].

³⁴ сейчас принято писать AA и aa соответственно для доминантных и рецессивных по конкретному признаку гомозигот

³⁵ кстати, в некоторых сохранившихся письмах Менделя при указании даты он игнорировал 1, указывая, в частности, просто 850, что, например, стоит на его уже упоминавшийся автобиографии ³⁶ считается, что при выращивании растений Менделю помогали братья-монахи Линденталь, Винкельмейер и Братранек, а также монастырский садовник J. Maresch, но анализировал получаемые результаты, несомненно, сам Мендель в одиночку

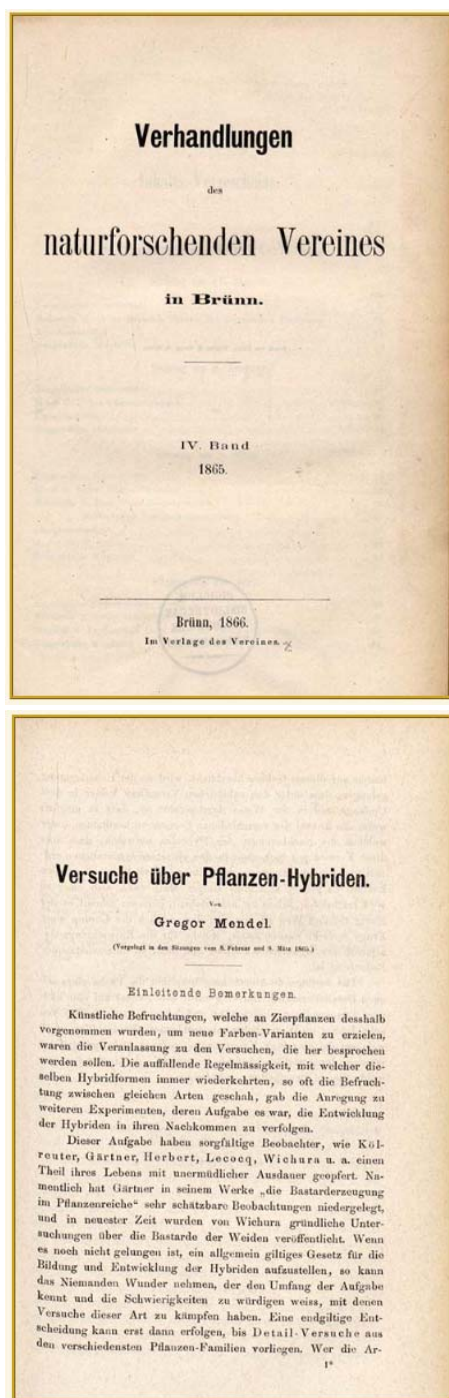


Рис. 6. Обложка и первая страница отдельного оттиска статьи Менделя “Versuche über Pflanzen hybriden”, опубликованной в 1866 г. четвертом томе “Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn”
 Fig. 6. Cover and first page of a reprint of Mendel's article “Versuche über Pflanzen hybriden”, published in 1866 in the fourth volume of “Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn”

Изданный из-за оккупации Брюнна прусскими войсками только в конце 1866 г. четвертый том³⁷ “Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn”³⁸ имел тираж 500 экземпляров [Weilling, 1991] и был разослан в 134³⁹ библиотеки разных стран, включая Россию, куда он был направлен в библиотеки Академии наук и Географического общества в Санкт-Петербурге и в библиотеку Московского общества испытателей природы. Известно, что из упомянутых выше 40 оттисков Мендель, исправив обнаруженные опечатки, разослал, по крайней мере, 12 экземпляров, места нахождения которых привел в своей книге R.M.Henig [2000]. Судьба остальных оттисков за редкими исключениями неизвестна. Вполне вероятно, что часть оттисков Мендель послал близким друзьям, возможно и родным, а часть раздал членам Общества естествоиспытателей. Хотя можно допустить, что поскольку тираж Трудов был достаточно велик, а члены Общества наверняка платили ежегодные членские взносы, то, возможно, каждый из них мог получать по собственному тому и оттиски им не требовались.

Один оттиск своей работы Мендель послал К. von Marilaun, ботанику из Инсбрука, который посещал лекции Унгера по физиологии растений в Венском университете в то же время, что и Мендель. Когда оттиск статьи Менделя был найден в его библиотеке после смерти, страницы были неразрезанными - то есть напечатанные листы были сложены в сегменты размером со страницу, но еще не разрезаны на части и, следовательно, не прочитаны.

Еще один неразрезанный оттиск мог находиться в личной библиотеке Дарвина, но о нем будет говориться в соответствующем разделе о Менделе и Дарвине.

Третий оттиск оказался в личной библиотеке известного голландского биолога M.Beijerinck⁴⁰,

³⁷ В этом же томе имеется статья Менделя, посвященная метеорологическим наблюдениям в Моравии и Силезии за 1865 г., но об изысканиях Менделя как метеоролога говорится в другой нашей статье [Салтыкова и др. (Saltykova et al.), 2023].

³⁸ издание Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn выходило с 1862 по 1942 г. и все его выпуски, включая статьи Менделя, доступны на сайте - https://www.zobodat.at/publikation_series.php?id=6304

³⁹ в разных литературных источниках можно встретить упоминание о 114, 120, 133, 135 библиотеках, с которыми Общество естествоиспытателей в Брюнне вело книгообмен

⁴⁰ Здесь требуется небольшое отвлечение. Бейеринку самому пришлось нелегко из-за вопросов приоритета. Когда в 1898 г. он объявил, что обнаружил инфекционный агент, который назвал вирусом, то

который получил его от какого-то посредника. Но когда он узнал, что H. de Vries собирается опубликовать статью, обобщающую результаты работ по гибридизации примулы и кукурузы, то разыскал пресловутый оттиск той статьи и отправил его своему молодому коллеге со словами – «Я знаю, что вы изучаете гибриды, и поэтому, возможно, прилагаемая статья 1865 г. некоего Менделя, которой я случайно располагаю, все еще представляет для вас некоторый интерес». Эта пересылка произошла где-то между 1898 и 1900 гг. - сведения разнятся. Но точная дата имеет определенное историческое значение, поскольку де Фриз шел по тому же пути, что и Мендель, и в 1900 г. он стал широко известен как один из трех (фактически первый) «переоткрывателей» работы Менделя. Но в этой связи возникает вопрос – пришел ли он к своим выводам независимо, или следовал по стопам Менделя.

Четвертый оттиск поступил в Институт Макса Планка в Тюбингене в Германии окольным путем. Первоначально он был отправлен неизвестному получателю, который переправил его T. Boveri, завещавшему в 1915 г. статью уже ставшего известным Менделя Kaiser Wilhelm Institute for Biology в Берлине. Так совпало, что первый его директор K. Correns был одним из тех, кто заново (вторым) «открыл» Менделя в 1900 г.

Отправил ли Мендель также оттиск Унгеру, своему профессору ботаники в Вене? Пятый оттиск действительно существует в библиотеке Institute of Botany при Graz University, где Унгер преподавал до переезда в Вену в 1849 г. Можно допустить, что этот оттиск, также найденный неразрезанным, был подарен этому институту Унгером, который, возможно, получил свой экземпляр от самого Менделя. Но к 1867 г., когда Мендель рассылал оттиски, Унгер уже отошел от преподавательской деятельности.

Возможно, оттиск под номером шесть достался ботанику, о котором Мендель впервые узнал из лекций того же Унгера - M.J. Schleiden, безгранично верившего в силу чисел и могущего оценить

русский биолог Д.Ивановский сумел доказать свое первенство. Как только Бейеринку стало известно о статье Ивановского, опубликованной за шесть лет до его собственной, он признал приоритет русского ученого. Как и статья Менделя, статья Ивановского появилась в малоизвестном журнале, который так и не получил широкой читательской аудитории и никогда не переводился с языка оригинала. В отличие от Менделя, Ивановский был еще жив, когда его открытие было переоткрыто более известным ученым, и был достаточно дерзок, чтобы настоять на том, чтобы ему воздали должное.

методологию Менделя лучше, чем любой другой ботаник, живший в то время. В ботанике, писал Шлейден, вы не сможете разработать полную теорию чего бы то ни было без математики, и это было написано им еще в 1850 г. Но точной информации на этот счет нет.

За последние несколько десятилетий было найдено еще несколько оттисков, но пути, которые привели их из пункта А, а именно из монастыря Святого Фомы в условные пункты В, С, D, E и F в виде библиотек разных обществ и организаций (Royal Society, Linnaean Society, Greenwich Observatory) или частных коллекций, в которых они сейчас хранятся – довольно туманны. Так, например, одним оттиском располагает University of Indiana в США. Еще два оттиска находятся в частных коллекциях в Англии, после того как были приобретены на аукционах в 1980-х гг. за 4400 и 13500 немецких марок. Один оттиск находится в исходном пункте А – в монастырской библиотеке Святого Фомы в нынешнем Брно, другой - в National Institute of Genetics в г. Мишима, Япония. Но ценность и, соответственно, стоимость оригинальных оттисков работы Менделя еще выросла и позже нашлась еще парочка. Так, на аукционе Christie's в 1998 г. был продан экземпляр, за который было заплачено 51780 долларов США, а в 2019 г. аналогичный лот «ушел» за еще большую сумму - 287250 фунтов стерлингов, причем состояние этого оттиска было далеко не идеальным, что можно видеть из сайта <https://www.christies.com/en/lot/lot-6216731>.

И это все, что на лето лета 2023 известно о разосланных Менделем оттисках его статей из тех 40 им заказанных. Найдутся ли еще – большой вопрос, хотя нужно иметь в виду, что в 1968 г. было известно всего лишь о четырех таких, следы которых или они сами были обнаружены у Бейеринка, von Marilaun, Boveri и K. von Nageli [Vorzimmer, 1968].

Единственный «сработавший» оттиск оказался как раз у профессора Мюнхенского университета крупного ботаника Нэгели. Мендель отправил ему оттиск своей статьи в самый последний день 1866 г. вместе с письмом, в котором кратко изложил свои восьмилетние эксперименты с горохом, сообщив о знакомстве с работами Gartner и других ранних гибридологов, а также поделился результатами своей предварительной работы с гибридами некоторых растений, включая *Hieracium*, притом, что ястребинка была излюбленным объектом Нэгели. Ответ от него Мендель получил 27 февраля 1867 года.

Нэгели с большой тщательностью подошел к составлению ответа, проявив некоторую «недоверчивую осторожность» в отношении выводов священника. Он также приложил оттиски пяти

недавних журнальных статей на близкую тему. Хотя формулировки Нэгели были вежливыми, они были скептическими. Он неправильно понял основной вывод статьи Менделя, что рецессивный признак остается в гибриде и, вместо того чтобы быть утраченным, в конечном итоге проявит себя при правильном сочетании гамет в последующих поколениях. Но при этом Нэгели посоветовал Менделю перепроверить свои результаты на другом объекте, а именно ястребинке, которая, как уже говорилось выше, его сильно интересовала, впрочем, как и многих других ботаников того времени из-за высокой пластичности видов этого рода. Но для изучения законов наследования объект хуже придумать было трудно. Тем не менее, Мендель за него взялся и на протяжении ряда лет вел с Нэгели переписку⁴¹, из которой известно, что, помимо гороха, фасоли, ястребинки, он проводил скрещивания растений следующих родов – *Matthiola*, *Mirabilis*, *Zea*, *Aquilegia*, *Antirrhinum*, *Calceolaria*, *Campanula*, *Carex*, *Cirsium*, *Cucurbita*, *Dianthus*, *Geum*, *Ipomea*, *Lathyrus*, *Linaria*, *Lichnis*, *Pirus*, *Potentilla*, *Prunus*, *Sedum*, *Tropaeolum*, *Verbascum*, *Veronica*, *Viola*. Причем только первые три показали схожие с горохом результаты, тогда как остальные давали отклонения. Но наибольшее внимание в 1867 – 1869 гг. Мендель уделял ястребинке, скорее всего желая угодить такой величине как Нэгели и получить поддержку последнего в своем математическом подходе к вопросам наследуемости. Однако из-за того, что у ястребинки собранные в соцветия цветки очень мелкие, Менделю приходилось использовать иголку и микроскоп, чтобы провести кастрацию этого растения, и это настолько сильно испортило ему зрение, что он на некоторое время даже был вынужден полностью прервать подобные занятия. Не менее серьезным препятствием экспериментам Менделя по скрещиванию стало избрание его аббатом монастыря, навлекшего на него массу различных дел, заметно мешавших занятиям наукой.

Мендель все же сумел выполнить определенный объем экспериментов по скрещиванию нескольких видов *Hieracium* и 9 июня 1869 г. сделал доклад на эту тему на заседании того же брюннского Общества естествоиспытателей, после чего в 1870 г.

⁴¹ Собственно, более детальное описание экспериментов Менделя сейчас известны благодаря его сохранившимся у Нэгели письмам Менделя и черновикам писем самого Нэгели Менделю, поскольку практически все записи последнего были, скорее всего, уничтожены (сожжены) по указанию нового аббата, которым стал Рамбоусек. Более подробно о письмах Менделя Нэгели будет говорить дальше.

вышла соответствующая довольно короткая статья в Трудах этого Общества [Mendel, 1870]⁴². В ней Мендель описал все трудности, с которыми он сталкивался, работая с этими видами растений. Но самое неприятное было то, что ястребинки показывали противоположный горохам результат, и это настолько сильно огорчало Менделя, что он даже до некоторой степени охладел к своим результатам по скрещиванию, по крайней мере, травянистых растений. Вывод об этом можно сделать, в том числе из статьи одного развездного представителя французской компании, специализирующейся на продаже редких растений и их семян, летом 1878 г. сумевшего встретиться с Менделем в аббатстве, и спустя много лет опубликовавшего статью с несколько необычным названием «Я говорил с Менделем» [Eichling, 1942]. Отчет об этой встрече стоит здесь частично привести, поскольку он еще говорит о Менделе как человеке. Итак, исколесив почти всю Европу, тот молодой человек С.W.Eichling, 22 лет отроду, проездом из Праги в Вену попал в Брюнн, где, встретившись с заказчиком и закончив коммерческие дела, постучался в дверь августинского монастыря, где Мендель был аббатом с титулом прелата. Он поговорил со встретившим его монахом через маленькую решетку в тяжелой деревянной двери, дав ему визитку, после чего уже через несколько минут Eichling впустили в большой зал, из которого широкая лестница вела в приемную настоятеля. Первым впечатлением гостя (как он вспоминает) было искреннее и приятное удивление, поскольку вопреки ожиданиям навстречу ему шел симпатичный священник в очках, улыбаясь и приветственно протягивая руку. Его лицо выражало одновременно решимость и доброту. Мендель предложил гостю присесть и у них завязался оживленный разговор. Оказалось, что Мендель знал почти всех важных людей в области продажи растений и семян в Европе, в частности, подробнее расспросив об одном из них из Франции. Затем они вместе просмотрели имеющийся у гостя каталог, и Мендель проявил большой интерес к редким растениям, которые предлагала их фирма, задав много вопросов об их размножении. Наступил полдень, и монастырский колокол воззвал к обеду, на который аббат пригласил своего гостя. Сытный обед, поданный в кабинете настоятеля, состоял из супа, домашних овощей, домашнего хлеба, изысканной

⁴² в этот раз Мендель отдельные оттиски не заказывал; в этом же томе была опубликована его статья, посвященная метеорологическим наблюдениям в Моравии и Силезии за 1869 г.

ветчины и пива⁴³. После небольшой беседы настоятель пригласил гостя прогуляться с ним по его обширным садам. Территория содержалась в идеальной чистоте. Мендель показал овощные грядки и плантации фруктовых деревьев многих сортов, где на каждом дереве была этикетка. Мендель с гордостью указал на пару шпалер у стены, доверху «увешанных» фруктами, в частности одного старофранцузского сорта груши, что требовало искусной обрезки для правильного ветвления и плодоношения. Eichling пишет, что в то время, когда он встретил Менделя, то практически ничего не знал о его открытиях и экспериментах, однако Мендель воздержался просвещать гостя на этот счет. Мендель показал несколько грядок с цветущим горохом, который, по его словам, он изменил по высоте, а также по типу плодов, чтобы лучше обеспечивать урожай свое заведение, но на вопрос как ему это удалось, Мендель ответил, что это всего лишь маленький трюк⁴⁴, но с ним связана длинная история, рассказывать которую было бы слишком долго. После чего Мендель сменил тему и предложил осмотреть его оранжерею, в которой с гордостью показал хорошо разросшиеся папоротники и филодендроны. Мендель расспрашивал гостя о его учебе и сам с энтузиазмом рассказал о своих студенческих годах в Вене, после чего они даже вспомнили некоторые из любимых студенческих песен, в частности "Gaudeamus igitur" и др. Пришло время уходить, и визитер поблагодарил настоятеля за великую доброту к молодому незнакомцу. По сердечному рукопожатию и благословию Eichling понял, что приобрел друга. Далее Eichling отмечает, что странно то, что, когда он спросил Менделя о его работе с горохом, тот намеренно сменил тему. Вряд ли у него было желание утаить какие-то факты, поскольку та бессмертная (как мы сейчас понимаем) статья об эпохальных открытиях была уже опубликована дюжину лет назад. Казалось бы, за прямое приглашение поговорить о том, что, должно быть, было очень важным эпизодом в его жизни, следовало бы с готовностью ухватиться. Но нет. Может быть, эта сдержанность была вызвана полным забвением его публикаций? А также опровергающими его теорию результатами скрещиваний ястребинок? На самом деле найти ключ к загадке наследственности и сделать открытие, полностью проигнорированное как друзьями, так и научной общественностью, должно быть, оказалось

⁴³ здесь стоит заметить, что согласно плану построек монастыря в книге Klein, Klein [2013] собственная пивоварня у них имела

⁴⁴ по всей видимости, речь шла о тетрагибриде BcDG, про который Мендель написал во втором письме Нэгели

тяжело для Менделя. Как бы то ни было, не сумев разговорить Менделя вопросом о горохе, Eichling [1942] заключает, что в том монастырском саду шестьдесят четыре года назад он упустил бесценный шанс услышать из уст основателя генетики о том, как тот сделал открытие, которое сегодня признано судьбоносным в изучении основ Жизни.

Возвращаясь к ястребинкам, необходимо заметить, что виды этого рода являются факультативными апомиктами и размножаются бесполосемянным способом, о чем стало известно только в 1903 г. благодаря исследованиям датско-норвежского коллектива авторов [Ostenfeld, Raunkier, 1903] и Мендель, как и никто другой в 1860-х гг., об этом не догадывался.

Письма Менделя Нэгели⁴⁵

За без малого двух десятков лет скрещиваний различных травянистых растений Менделем проделан гигантский объем работы, однако, кроме двух статей по гороху⁴⁶ и ястребинке, опубликованных в 1866 и 1870 гг. соответственно, нашелся лишь односторонний черновик его рабочих записей, поскольку все остальное исчезло. Однако в архиве Нэгели сохранились 10 писем Менделя, из которых только и известно о множестве видов растений, использовавшихся Менделем для скрещиваний и упомянутых в предыдущей главе. Эти письма настоящий клад информации о проводимых Менделем экспериментах и выше ряд сведений из них был уже приведен. Однако они заслуживают более внимательного к ним отношения.

Так, в 1905 г. Корренс [Correns, 1905] опубликовал сохранившуюся переписку Менделя с Нэгели, имевшую место в период с 1866 по 1873 гг.⁴⁷ При этом Корренс в свое время был студентом Нэгели и знал, что тот переписывался с Менделем по ястребинкам. А после смерти Нэгели Корренс женился на его племяннице и получил доступ к семейному архиву [van Dijk, Ellis, 2016]. Письма, пронумерованные от I до X, были на немецком и много позже переведены L.K.Piternick и G.Piternick на английский⁴⁸, что сделало их более доступным большому кругу читателей. Имеется и русский перевод этих писем Менделя [Мендель (Mendel),

⁴⁵ письма Нэгели Менделю не сохранились, однако у отправителя остались кое-какие их черновики

⁴⁶ по одному только гороху было высеяно более 28 тысяч растений

⁴⁷ точнее, по 1875 г., но это была уже не переписка в полном значении этого слова

⁴⁸ При этом цитировать этот их перевод следует так – [Mendel, 1950].

1965]. Письма весьма разные по объему и содержащейся в них информации.

Итак, первое письмо Мендель отправил Нэгели 31 декабря 1866 г. Оно заняло в переводе 1950 г. около 3 печатных страниц и было подписано (в переводе на английский) – Gregor Mendel Monastery capitular and teacher in the high school. Но важнее другое. Так, считается, что это Нэгели рекомендовал Менделю опыты, подобные тем, что были выполнены на горохе, провести на ястребинке. Однако это не совсем так, поскольку сам Мендель в этом своем первом письме сообщил, что помимо гороха (и фасоли, упомянутой в статье), им начато скрещивание растений родов *Hieracium*, *Cirsium* и *Geum*. В частности, им были проведены скрещивания пяти видов ястребинок. И далее Мендель пишет, что не имеет опыта работы с ястребинками⁴⁹, в чем досточтимый Нэгели крайне сведущ, и выражает надежду, что сможет получить от него необходимые рекомендации и советы. Видимо Мендель посчитал, что, упомянув ястребинку, он привлечет тем самым внимание Нэгели – очень уважаемого в то время ботаника и может до некоторой степени заручиться его поддержкой в продвижении своих работ и нового математического подхода для выяснения наследуемых признаков, но вышло несколько иначе.

Во втором письме от 18 апреля 1867 г., занявшим около 8 печатных страниц, Мендель приводит весьма подробные пояснения по экспериментам с горохом, описывая и созданный им высокоурожайный тетрагибрид ВcDG, характеризующийся желтой окраской горошин (В), белыми цветками (с), ровной формой бобов (D) и большой высотой растений (G). Не обходит Мендель вниманием в этом письме ястребинку и прочие виды, сетуя при этом на недостаток места в своем саду для выращивания растений и проведения скрещиваний.

Все последующие письма посвящены опытам с ястребинкой, а горох, если и вспоминался (всего в двух письмах), то мимоходом лишь в качестве сравнения.

В пятом письме Мендель сообщает об избрании его аббатом и назначении прелатом монастыря и выражает при этом надежду, что как только он вникнет в новые для него обязанности, то может стать так, что у него появится даже больше времени на опыты по скрещиванию растений⁵⁰, а именно ястребинок, которым и в этом коротком письме нашлось место.

В восьмом довольно большом письме (свыше 5 печатных страниц) от 3 июля 1870 г.⁵¹ Мендель сообщает, в том числе, о болезни глаз, настигшей его после майских и июньских экспериментов 1869 г. по скрещиванию ястребинок, в результате которой он всю зиму не мог никак напрягать зрение, хотя замечает, что уже все прошло, и он может читать длинные тексты, и вести нужные эксперименты. В этом же письме Мендель пишет, что решил проверить утверждения Нодена и Дарвина о необходимости наличия не менее трех пыльцевых зерен для опыления и произведения оплодотворения. С этой целью им был использован вид *Mirabilis jalapa*, цветки которого Мендель контролируемо опылял единичными пыльцевыми зернами и получил 18 хорошо развившихся семян. При этом он замечает, что, возможно, не все пыльцевые зерна обладают одинаковой способностью к опылению. В одной из недавних работ [Zhang et al., 2022] очень подробно рассмотрены те эксперименты Менделя, что позволило авторам назвать описанные Менделем процесс и выявленные закономерности «гаметной теорией наследственности».

27 сентября 1870 г. Мендель отправил свое очередное IX письмо, в котором сообщил, что растения ночной красавицы, выросшие из семян, образовавшихся в результате опыления единичными пыльцевыми зернами, ничем не отличались от обычных, тем самым окончательно опровергнув Дарвина и Нодена. Также Мендель описал свои эксперименты по скрещиванию двух близких видов двудомных растений *Lychnis diurna* и *L. vespertina occur*, в ходе которых он опылил три цветка первого вида пыльцой второго и затем, получив семена, высеял их отдельно из каждого. В итоге выросло 203 растения, из которых 151 оказалось женским, а 52 – мужскими, что дало соотношение 4:1. Причем оно было практически одинаковым для семян из всех трех цветков. Мендель привел также свои соображения на этот счет, заметив, что возможно, это связано с тем, что яйцеклетки, а также пыльцевые клетки различаются по половому признаку и что он намерен продолжить изыскания в этом направлении. Таким образом, даже не закончив эти эксперименты, Мендель фактически предсказал генетическое определение пола у раздельнополых растений.

После IX письма последовал большой трехлетний перерыв и только 18 ноября 1873 г. Мендель послал свое очередное, ставшее последним, десятое письмо, занявшего более трех страниц, и оно было полностью посвящено ястребинкам. При этом Мендель выражал сожаление, что у него совсем нет времени на его любимое занятие по скрещиванию растений.

⁴⁹ на самом деле хуже *Hieracium* растения для подобных опытов придумать было сложно

⁵⁰ забегая вперед, нужно сказать, что эти ожидания Менделя оказались несбыточными

⁵¹ предыдущее письмо датировано 15 апреля 1869 г.

Известно, что Нэгели еще дважды слал письма Менделю в 1874 и 1875 гг., но тот на них почему-то не ответил. Хотя можно предположить, что Мендель «поставил крест» на экспериментах по скрещиванию травянистых растений. К тому же началась его многолетняя тяжба с властями из-за введенного налога, отнявшая у Менделя много времени, а также немало физических и духовных сил, подорвавших его и так неважное здоровье, но об этом ниже.

Цитирование работ Менделя с описанием скрещивания травянистых растений до 1900 г.

В одной из работ указывается, что до 1900 г. имелось 11 упоминаний классических работ Менделя по скрещиванию. Возможно, их стоит привести, как это сделали в своей статье авторы [Olby, Gautrey, 1968] –

Anonymous contributor to <i>Neuigkeiten</i> * in the year	1865
Hermann Hoffmann	1869
Ivan Fedorovich Schmalhausen	1874
Royal Society	1879
Wilhelm Olbers Focke	1880
George John Romanes	1881
Carl Nageli and Albert Peter	1885
Carl Nageli	1891
Liberty Hyde Bailey	1892
Robert Allen Rolfe	1899
Carl Correns	1899

* *Neuigkeiten* – немецкоязычная газета в Брюнне

На самом деле газетных публикаций, как сейчас выясняется, было немало [van Dijk et al., 2022], но не они представляют интерес для данной статьи, в связи с чем их можно проигнорировать, считая, что упоминаний работ Менделя учеными было даже 13, поскольку в той публикации [Olby, Gautrey, 1968] упущены из виду упоминание статьи Менделя в журнале “Flora” 1867 г. издания, диссертация шведского автора 1872 г. и подборка ботанической литературы, вышедшая в 1881 г.

Также стоит упомянуть об относительно недавно обнаруженном [Mielewicz et al., 2017] переиздании в 1867 г., хотя и в сокращенной версии, непосредственно основной работы Менделя “Versuche über Pflanzen hybriden” в виде серии статей в ежемесячном приложении по естественным наукам, которое вышло в Еженедельнике коммерческого объединения (“Wochenschrift des Gewerbevereins”) в Бамберге, бывшим в то время крупным центром семеноводства. К сожалению, неизвестный редактор того издания из перепечатки удалил почти все статистические и аналитические данные, имевшиеся в оригинале, что с одной стороны упростило, а с другой – дополнительно осложнило и без того непростой для восприятия материал.

Уже через полгода после своего появления работа Менделя была упомянута в известном ботаническом журнале “Flora” в номере от 14 мая 1867 г. в разделе «Справочник периодической ботанической литературы», а также в реестре авторов и в предметном указателе с ключевыми словами “Bastarde” и “Hybriditat” [Weiling, 1991].

Первым, кто по-настоящему процитировал работу Менделя в своей книге “Untersuchungen zur Bestimmung des Werthes von Species and Varietat” 1869 г. издания, был Г.Гофман, но он лишь кратко упомянул эксперименты по скрещиванию *Phaseolus*, *Geum* и *Pisum*, уделив последнему виду чуть больше внимания и отметив при этом, что гибриды способны ревертировать в последующих поколениях к исходным формам. Причем Гофман частично скопировал текст Менделя и это означает, что он читал его статью.

23 мая 1872 г. в Упсале (Швеция) А. Blomberg защитил диссертацию на тему формирования гибридов у фанерогамных растений, при работе над которой автор не проводил никаких собственных экспериментов по скрещиванию и лишь анализировал имевшуюся литературу, дав ссылки на Менделя аж на 6 страницах (19, 32, 34, 36, 37 и 39) своей работы, на что впервые было обращено внимание в 1915 г. [Larsson, 1915], а спустя еще несколько десятилетий на нее указали Gustafsson [1968] и Orel [1973].

Здесь нарушим хронологию и обратимся к последующим цитированиям эпохальной работы Менделя, оставив отечественного ученого И.Ф.Шмальгаузена напоследок.

Опубликованный в 1879 г. восьмой том The Royal Society’s Catalogue of Scientific Papers (1864-1873) содержал сразу ссылки на три статьи Менделя по гороху, по ястребинке, о торнадо⁵², но не факт, что ими кто-то воспользовался.

В 1880 г. вышла книга В.Фокке “Pflanzen-Mischlinge”, который понял в экспериментах Менделя не больше, чем Гофман, однако процитировал Менделя в своей книге 15 раз. Именно этот его труд сыграл потом важную роль в переоткрытии законов Менделя.

Для 12 тома девятого издания Encyclopedia Britannica, вышедшего в 1881 г., G.J.Romanes подготовил статью “Hybridism”, в которой перечислил ряд фамилий ученых, опубликовавших какие-либо статьи на эту тему за последние годы, и среди них фигурировал Mendel. Однако Romanes скорее всего взял этот список из книги Focke, где они приведены практически в том же порядке, из чего

⁵² об этой работе говорится в другой нашей статье [Салтыкова и др. (Saltykova et al.), 2023]

следует, что сам Romanes работ Менделя мог и не читать.

Также в 1881 г. из печати вышел довольно объемный труд [Jackson, 1881], представляющий собой основанную на содержащем информацию о 15 тысячах ботанических работ «Тезаурусе» за авторством G.A.Pritzel 1872 г. издания “Thesaurus literaturae botanicae omnium gentium, inde a rerum botanicarum initiis ad nostra usque tempora, quindecim millia operum recensens”, дополненную им подборкой ботанической литературы из еще 6 тысяч подобных работ, систематизированных по определенному принципу. В §35 “Fertilization” в разделе “Hybridization” среди прочих работ (которых упомянуто всего 13) есть статья Менделя по гороху – “Mendel (G.). Ueber Pflanzen-Hybriden. Bruenn, 1866”. К сожалению, других ее выходных данных приведено не было.

В 1885 г. Nageli вместе с Peter публикуют книгу “Die Hieracium Mittel-Europas” о 932 страницах, в которой многократно цитируют Менделя с его экспериментами по ястребинкам. Более того, одному из полученных Менделем бастардов они дают название “*H. Mendelii* = *bruennense* × *Auricula*”. При этом в 1884 г. Нэгели самостоятельно издает солидный труд “Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre” объемом 822 страницы, но места для Менделя в нем не находится. В 1891 г. Нэгели пишет предисловие к книге своей будущей жены и вспоминает в нем Менделя в связи с ястребинками.

В 1892 г. L.H.Bailey в своей статье “Cross-Breeding and Hybridizing” [Bailey, 1892] в библиографическом списке литературы, составленном по годам, на страницах 32 и 34 приводит, соответственно, работы Менделя (указывая 1865 и 1869 гг.) по гороху и ястребинкам, но в тексте никаких упоминаний о них нет.

В 1899 г. Корренс, являвшийся учеником Нэгели и слышавший от того о работах Менделя лишь с ястребинками, уже после смерти своего учителя лично ознакомился и с другими работами Менделя и затем опубликовал статью [Correns, 1899], где, обойдясь вообще без каких-либо цитирований, упомянул Менделя лишь одним словом, закончив статью вот этой фразой – “Es ist im Wesentlichen das gleiche Verhalten, wie bei der Bastardirung gelb- und grunsamiger Erbsen-Rassen, das schon DARWIN und MENDEL richtig deuteten”⁵³.

В том же 1899 г. состоялась международная конференция “On Hybridisation (the Cross-Breeding of

Species) and on the Cross-Breeding of Varieties” и в докладе A.Rolfe, посвященном вопросам гибридизации, рассматриваемым с точки зрения ботанической систематики, при описании различных гибридов ястребинок Мендель указан как один из тех, кому удалось получить гибриды внутри этого рода *Hieracium*. Вероятно, это было первым упоминанием имени Менделя на крупной международной конференции, хотя и не в связи с главной его работой. Но это свидетельствует о том, что данному специалисту из Ботанического сада в Kew была известна, по крайней мере, статья Менделя, посвященная ястребинкам и опубликованная все в тех же Трудах общества естествоиспытателей в Брюнне [Mendel, 1870], как и статья по скрещиванию горохов [Mendel, 1866]. Однако материалы той конференции были опубликованы только в 1990 и имя Менделя оказалось упомянутым на странице 187 [Rolfe, 1900].

Но все эти специалисты, даже те, кто прочитал работы Менделя, не смогли оценить их по достоинству, не поняв главного, в отличие от нашего соотечественника Шмальгаузена, который еще в 1874 г. проникся (но, скорее всего, все же не всей) важностью работы Менделя [Шмальгаузен (Schmalhausen), 1874]. Так, завершая написание магистерской диссертации на тему «О растительных помесях», он натолкнулся на статью Менделя 1866 г. и в разделе «Очерк литературы о перекрестном опылении растительных видов и о главнейших результатах относящихся сюда опытов», смог ее привести лишь в виде объемной сноски, поскольку рукопись уже была сдана в типографию. Однако и в России никто, кроме самого Шмальгаузена, на работу Менделя внимание тогда не обратил, а опубликованная в 1875 г. в Германии в журнале “Flora” диссертация Шмальгаузена включала лишь экспериментальный материал без обзора литературы и, соответственно, не несла сноски с описанием правильного понимания работы Менделя.

Уже в советские времена внимание на первое упоминание в России работы Менделя Шмальгаузенем обратили Ю.А.Филипченко [Филипченко (Filipchenko), 1925] и затем Гайсинович, опубликовавший в столетний юбилей доклада Менделя статью в журнале «Бюллетень Московского общества испытателей природы» [Гайсинович (Gaissinovich), 1965]. В ней он привел в тексте статьи сноски Шмальгаузена полностью⁵⁴ и отметил, что автор (Шмальгаузен) подчеркнул удачный выбор Менделем объекта исследований, а способ последнего представления результатов в виде формул заслуживает дальнейшей разработки. Зарубежные

⁵³ в переводе на русский означает – «По сути, это то же самое поведение, что и при скрещивании линий желтого и зеленого гороха, о котором правильно толковали ДАРВИН и МЕНДЕЛЬ»

⁵⁴ что мы тоже сделали в виде рисунка, «выхваченного» из оригинала

ученые [Monaghan, Corcos, 1987] также отдали должное Шмальгаузену, подчеркнув, что он оказался единственным, кто до 1900 г. понял всю важность работ Менделя, заметив при этом, что дальнейшего развития это направление в России тогда не получило,

поскольку сам Шмальгаузен прекратил заниматься растительными гибридами, заинтересовавшись палеоботаникой.

^{*)} Сь работою Менделя «Опыты надъ растительными помѣсями» (въ Verhandl. d. naturforschenden Vereines in Brünn. IV Bd. 1865) мнѣ случилось познакомиться только послѣ того, какъ моя работа была отдана въ типографію. Я считаю однако нужнымъ указать на эту статью потому что методъ автора и способъ выражать свои результаты въ формулахъ заслуживаютъ поднаго вниманія и должны быть дальше разработаны (для вполнѣ плодородныхъ помѣсей). Задача автора: опредѣлить съ математическою точностью число возникающихъ отъ гибриднаго опыленія формъ и количественное соотношеніе индивидовъ этихъ формъ. Онъ выбираетъ для скрещиванія растительныя формы, отличающіяся постоянными и легко отличимыми признаками, которыхъ помѣси остаются вполнѣ плодородными въ послѣдующихъ генерацияхъ. Породы гороха вполнѣ удовлетворятъ этимъ требованіямъ. Для сравненія формъ выбираются опредѣленные признаки, которые въ этомъ случаѣ таковы, что въ получаемой помѣси они не смѣшиваются, а всегда одинъ признакъ поглощается у $\frac{3}{4}$ индивидовъ, т. е. дѣлается вполнѣ неза-

мѣтнымъ отъ преобладанія противоположнаго признака, а $\frac{1}{4}$ индивидовъ помѣси по этому признаку переходятъ къ типу другой формы. Последняя группа индивидовъ въ послѣдующей генерации остается постоянною. Первая же раздѣляется опять на двѣ группы: $\frac{1}{4}$ ея остается постоянною, $\frac{1}{4}$ —сходная по избранному признаку съ первою четвертью—остается гибридною, послѣднія $\frac{1}{4}$ индивидовъ переходить къ противоположному типу. Мендель приходитъ къ заключенію, что изъ сѣмянъ помѣси двухъ отличающихся признаковъ половина воспроизводитъ помѣсь, другая же половина даетъ растенія, которыя остаются постоянными и на половину воспроизводитъ преобладающей, на половину исчезающей признакъ. Для потомства же помѣсей, въ которыхъ соединено нѣсколько признаковъ, онъ получаетъ сложный рядъ, котораго члены можно представить себѣ происходящими отъ комбинаціи (умноженія) нѣсколькихъ рядовъ, изъ которыхъ каждый состоитъ изъ трехъ членовъ, получаемыхъ при скрещиваніи двухъ противоположныхъ признаковъ. Равно по наблюденіямъ Менделя, какъ и по его математическимъ соображеніямъ всегда получаются между прочими тоже постоянные члены съ новыми комбинаціями признаковъ. Опыты его и математическія соображенія во второй части работы (Befruchtungszellen der Hybriden) приводятъ его къ заключеніямъ въ сущности сходнымъ съ теоретическими соображеніями Нодена (въ Nouv. Arch. du Mus. I).

Интересны тоже наблюденія Кёрнике надъ сортами кукурузы (въ Verhandl. d. naturw. Vereines d. pr. Rheinlande und Westphalens Jahrg. 9, 1872), но къ сожалѣнію онъ не слѣдуетъ методу столь превосходно примененному Менделемъ и не даетъ числовые выводы. Если Мендель замѣтилъ, что у сортовъ гороха чужая цвѣтъ влѣзетъ непосредственно на признаки развивающагося сѣмени, то Кёрнике замѣчаетъ соответствующее только у сорта кукурузы, котораго выскотъ окрашенъ въ синий цвѣтъ, другіе же сорта маиса при перекрестномъ опыленіи даютъ початокъ и зерна сходные съ производящими растеніемъ, а вліяніе чужой цвѣтки обнаруживается только на растеніяхъ выросшихъ изъ сѣмянъ полученныхъ отъ гибриднаго опыленія.

Рис. 7. Сноска из магистерской диссертации И.Ф.Шмальгаузена «О растительных помесях», размещенная на страницах 25 и 26 и описывающая работу Менделя с горохом

Fig. 7. A footnote from I.F.Schmalhausen's master's thesis "On plant hybrids", posted on pages 25 and 26 and describing Mendel's work with peas

Мендель и Дарвин

Известный английский генетик Бэтсон, о котором уже говорилось и еще будет идти речь, завершил свою книгу “Mendel’s Principles of Heredity” словами: «Если бы работа Менделя попала в руки Дарвина, то не будет преувеличением сказать, что история развития эволюционной философии сильно отличалась бы от той, свидетелями которой мы являемся». И это был 1902 г. и он, по всей видимости, был прав при условии, что Дарвин бы понял главную идею работы Менделя. Существенным недостатком дарвиновской теории эволюции являлось отсутствие приемлемой теории наследственности. И знание работы Менделя могло оказать Дарвину значительную помощь в дальнейшем развитии его теории, а также, опираясь на менделеевские постулаты о дискретном характере наследования и неких «единицах» (элементах) наследственности, избежать сильной критики, известной с 1867 г. как «кошмар Дженкина».

Многие историки науки задавались вопросами – знал ли Дарвин о Менделе, читал ли его статью, и встречались ли эти два великих ученых XIX столетия? На последний вопрос нужно твердо ответить отрицательно, тогда как с первыми двумя не все так однозначно. Некие предпосылки этим событиям имели место быть. Так, Мендель в составе большой делегации в 1862 г. посетил международную выставку, проходившую в Лондоне, и в период с 7 по 12 августа мог находиться от проживающего в пригороде Лондона Дарвина на расстоянии всего 13 км по прямой [van Dijk, Ellis, 2020]. Однако Дарвин и его жена по свидетельству их сына Леонарда⁵⁵ в те дни болели скарлатиной и никого не принимали. К тому же Мендель в силу своей скромности вряд ли бы

⁵⁵ и сын Дарвина, спустя очень много лет, говорил об этом не «по памяти», поскольку жизнь его отца в отличие от жизни Менделя очень тщательно задокументирована

отважился на визит к Дарвину, тем более, что он в то время еще не завершил свои эксперименты с горохом и был простым никому неизвестным монахом, увлекающимся ботаникой и к тому же не владел английским. Да и книги Дарвина «О происхождении видов...»⁵⁶ в его личной библиотеке еще не было, поскольку он приобрел только второе немецкое издание 1863 г.⁵⁷, хотя об этой книге он наверняка знал. То, что потом Мендель с одним из главных трудов Дарвина внимательно ознакомился, не вызывает сомнений, так как в нем имеются множественные ремарки на полях, подчеркивания, восклицательные знаки, да и в статье Менделя о горохе в заключительной части прослеживается некоторое влияние Дарвина [Fairbanks, Abbott, 2016].

А читал ли Дарвин статью Менделя или, по крайней мере, знал о нем – до конца неясно. Одна из статей [Galton, 2009] так и называется “Did Darwin read Mendel?” Существует миф, что в личной библиотеке Дарвина хранился неразрезанный экземпляр оттиска статьи Менделя о горохе. Но, скорее всего, это не соответствует действительности и такое заблуждение, по всей видимости, возникло из-за того, что были перепутаны издания - оттиск статьи Менделя и книга Фоке. Так, как уже говорилось выше, Romanes готовил статью “Hybridism” для Британской энциклопедии и обратился к Дарвину за советом - каких ему указать ученых, занимающихся скрещиваниями. Дарвин в ответ послал ему только что им полученную недавно вышедшую книгу Фоке “Pflanzen-Mischlinge” со словами, что он сам ее прочесть еще не успел⁵⁸, но судя по оглавлению, в ней есть нужная информация [Olby, Gautrey, 1968]. Romanes книгой воспользовался и затем вернул ее Дарвину. Но в итоге в этой книге оказалось много неразрезанных страниц, в том числе содержащих информацию о работах Менделя – отсюда и пошло ложное мнение о получении Дарвиным оттиска статьи Менделя, оставленного без внимания. Однако полностью нельзя исключать того, что Мендель все же посылал Дарвину оттиск своей статьи, поскольку каталог библиотеки Дарвина составлялся в 1908 г. через 26 лет после смерти хозяина и до этого библиотека как минимум один раз перемещалась и

можно допустить, что что-то мелкое (типа оттиска статьи), могло затеряться [Galton, 2009].

Если все же Мендель послал свой оттиск Дарвину, то тот мог его проигнорировать отчасти ввиду плохого знания немецкого, но, главным образом, из-за того, что крайне не любил математику, а работа Менделя «наводнена» различными подсчетами. Только увидев их, Дарвин мог отложить ее в сторону. Ему, кстати, принадлежит резкое высказывание о математике в биологии⁵⁹ [Galton, 2009] в переводе на русский звучащее примерно так «Математика в биологии подобна скальпелю в столярной мастерской – от нее нет никакого проку». Еще в письме своему школьному другу Дарвин пишет, что математика ему не дается (если коротко) [Berry, Browne, 2022]. А Мендель, напротив, математику любил.

У Дарвина была и другая возможность ознакомиться с работой Менделя по уже упоминавшейся книге Гофмана, тем более, что ее полное название “Untersuchungen zur Bestimmung des Wertes von Species und Varietät: ein Beitrag zur Kritik der Darwin'schen Hypothese”⁶⁰ явно привлекло его внимание. Настолько, что он переслал ее своему сыну со словами “horrid job”⁶¹ и просьбой как можно скорее повторить некоторые описанные в ней эксперименты. При этом в его сохранившемся экземпляре на страницах 50, 51 и 53, 54 и 55 имеются примечания, сделанные рукою Дарвина, тогда как на странице 52 располагался текст, описывающий эксперименты Менделя по *Phaseolus*, *Geum* и *Pisum*, где, впрочем, никакой «математики», способной «отпугнуть» Дарвина, не было. Возможно, Дарвин пропустил этот отрывок или не придавал ему значения, будучи озабочен серьезной критикой в свой адрес [Galton, 2009]. Другой автор [Punnett, 1925] еще раньше допустил, что Дарвин, обсуждая в своем труде “The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom” 1876 г. издания эксперименты, описанные Гофманом в той его книге, скорее всего, должен был видеть информацию о работах Менделя.

Практически одновременно с Менделем на протяжении целого ряда лет скрещивания горохов в Англии вел T.Laxton [1866; 1872], тоже ничего не знавший о Менделе. Причем он также изучал цвет, форму горошин, высоту растений гороха, прослеживал их изменения до четвертого поколения, наблюдая те же закономерности, что и Мендель, однако не ведя их строгого математического учета.

⁵⁶ католическая церковь вообще не рекомендовала священникам знакомиться с этим произведением Дарвина и возможно, что в монастырской библиотеке в Брюнне этой книги могло не быть

⁵⁷ первое немецкое издание вышло в 1860 г.

⁵⁸ Дарвин не очень хорошо владел немецким, и если какая-то работа казалась ему важной, то он просил перевести ее для него, что обычно делал натуралист W.Dallas

⁵⁹ “Mathematics in biology was like a scalpel in a carpenter's shop – there was no use for it”

⁶⁰ «Исследования по определению ценности видов и разновидностей: вклад в критику гипотезы Дарвина»

⁶¹ «ужасная работа»

При этом Лакстон переписывался с Дарвиным и даже посылал ему гибридные семена [Гайсинович (Gaissinovich), 1988], что свидетельствует о том, что тому о подобных работах, по крайней мере, проводимых в его стране, все же было известно.

Сам Дарвин в 1868 г. опубликовал двухтомник “The Variation of Animals and Plants under Domestication”, где упомянул о «преобладании» того или иного признака в результате скрещивания львиного зева с красными и белыми цветками, обнаружив во втором поколении гибридов у цветков отдельных растений появление красного цвета, «пропавшего» у гибридов первого поколения. При этом Дарвин даже подсчитал количество растений с белыми и красными цветками, которых оказалось 88 и 37 соответственно, что дает близкое к классическому 3:1 соотношение 2,4:1, но Дарвин его высчитывать не стал и не уделил этому внимания. Есть точка зрения, что даже если бы Дарвин нашел время, чтобы ознакомиться со статьей Менделя, он, возможно, не понял бы ее тогда, тем более, что она все же довольно трудна для восприятия в целом [Betty, Browne, 2022].

Что же, по мнению Менделя, он открыл?

Название данной главы возникло не на пустом месте. Приблизительно так называется одна из статей [Hartl, Orel, 1992], описывающих открытие Менделя – “What did Gregor Mendel think he discovered?” Еще одна схожая статья называется “How did Mendel arrive at his discoveries?” [Dijk et al., 2022]. Критик Менделя Fisher, скептически отнесшийся к подозрительно точному соотношению 3:1 для многих скрещиваний горохов, в давней своей статье [Fisher, 1936] тоже вопрошал - Сначала мы хотим знать, что открыл Мендель? Как он это обнаружил? И что же, по его мнению, он обнаружил? Но сейчас даже школьники старших классов знают, что Мендель открыл «законы Менделя», как их назвал в 1900 г. Корренс. Их классических - три – закон единообразия первого поколения; закон расщепления признаков; закон независимого наследования признаков. Это далеко не все, что Менделем было обнаружено в ходе его экспериментов с растениями, однако чтобы дать необходимую информацию на этот счет следует еще раз обратиться к основной статье Менделя по гороху и его переписке с Нэгели.

Выше мы уже упоминали о недавнем проведении подсчетов по частоте использования Менделем таких терминов как «гибрид» и «бастард» [van Dijk, Ellis, 2022]. Совсем недавно эти же авторы [Ellis, van Dijk, 2023] уделили самое серьезное внимание другой терминологии Менделя в той самой статье 1866 г., опираясь, в том числе и на английский

перевод⁶², сделанный для BSHS (British Society for the History of Science). Ввиду экономии места не имеем возможности подробно пересказывать эту статью, тем более, что она есть в открытом доступе, но на отдельные моменты внимание обратить необходимо. Так, Мендель ввел в обиход понятие доминантности и рецессивности, но, также и термины как “Merkmal”, “Elemente” и “Factoren”, использованные Менделем очень разное число раз, что указывает на то, что они имели для него различное значение, хотя на первый взгляд они до некоторой степени кажутся синонимами. Слова “Merkmal” в единственном и множественном числе являются наиболее часто используемыми, и встречаются 157 раз на протяжении всей статьи, “Elementen” встречается 10 раз в трех последовательных абзацах обсуждения и их использование в статье явно неслучайно. Термин “Factoren” встречается единожды в разделе про половые клетки гибридов. В сочетании с прилагательными «доминантный» и рецессивный» Мендель использовал термин “Merkmal”, но не “Elementen” или “Factoren”.

Термин “Merkmal” Мендель использовал еще с рядом определений в следующих контекстах: «родительский признак», «гибридный признак», «доминирующий признак» и «рецессивный признак». При этом он видел разницу между доминирующим родительским признаком и доминирующим гибридным признаком, хотя растения казались морфологически одинаковыми. Разница заключалась в том, что самоопыление растения с доминантным родительским признаком давало исключительно растения с одним и тем же доминантным родительским признаком, тогда как самоопыление доминантного гибридного признака давало 1/4 потомства с рецессивным родительским признаком. Хотя понятий «генотип» и «фенотип» во времена Менделя не существовало, Мендель использовал «Merkmale» для обозначения чего-то родственного генотипу в некоторых местах и родственного фенотипу в других местах, явно понимая эти различия.

⁶² Существует, по меньшей мере, четыре перевода статьи Менделя на английский и BSHS перевод сейчас принято считать лучше передающим нюансы немецкого языка и максимально близким к оригиналу по стилю и содержанию. На русский язык также есть несколько переводов статьи Менделя – К.Фляксбергера (1910 г.), О.Егуновой (1912 г.) и Л.Бреславец (1923 г.). Переиздание биологических трудов Менделя в 1965 г. включает перевод Бреславец. Нами в данной статье преимущественно использован перевод Фляксбергера, кроме оговорок в отдельных местах.

Неудивительно, что в своем обсуждении природы генеративных клеток Менделю пришлось ввести новое слово «фактор», потому что природа этих «оживляющих» клеток имеет отношение к тому, что может произойти позже, когда генеративные клетки сливаются и формируется зигота. При этом развивается фенотип следующего поколения. Фактор вызывает ощущение возможности вызвать что-то, а не то, что происходит на самом деле. Мендель не сказал, что это за оживляющее начало элементов, из чего оно состоит, где его можно найти, много ли его и сколько их можно было бы найти, если бы знать, где искать. Причем этот фрагмент его статьи, скорее всего, не был частью двух лекций. Было бы, конечно, слишком смело говорить, что Мендель думал о генах, но его элементы и факторы близки к этому.

Здесь стоит обратиться к статье, заголовком которой названа данная глава [Hartl, Orel, 1992]. Ее авторы совершенно справедливо замечают: что, чтобы Мендель ни думал о своем открытии, у него точно сложилось мнение, что он получил очень важный результат. Несмотря на то, что статья Менделя о горохе готовилась им с учетом сделанных

докладов и реакции аудитории на них, а также с привлечением новых данных, в том числе других исследователей, ее основой, вне всякого сомнения, послужил текст, готовящийся именно для февральского и мартовского докладов 1865 г. Исходя из этого, Hartl и Orel [1992] пришли к выводу, что в подобных ситуациях, чтобы лучше донести до слушателей (тем более для неподготовленной аудитории) наиболее важную с точки зрения докладчика информацию, акцентировать внимание на ней нужно неоднократно. Используя этот посыл, ими была внимательно изучена та самая статья по горохам и обнаружены повторы мыслей Менделя, сразу на нескольких страницах, пусть и не дословно, но очень близко по смыслу. Причем, на стр. 29 оригинальной печатной версии статьи 1866 г. этот текст выделен разрядкой, поскольку сам Мендель в рукописи его выделил подчеркиванием (рис. 8). Собственно и другие места, в том числе в виде только части предложений, а также отдельных слов, выделенных Менделем в рукописи аналогичным образом, в печатной версии даны разрядкой.

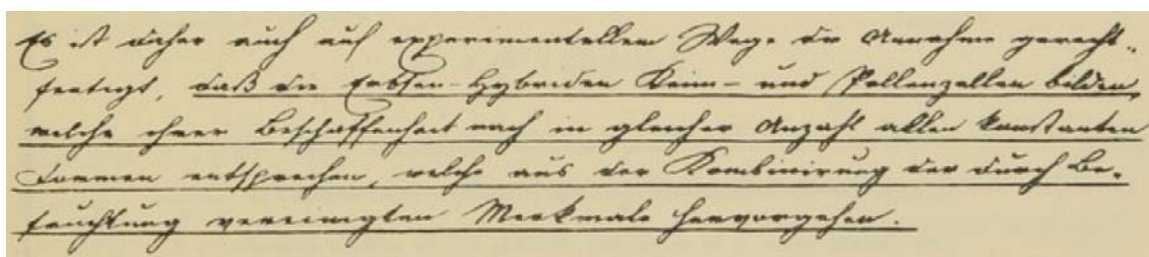


Рис. 8. Фрагмент рукописи Менделя, в котором говорится про образование гибридами гороха зародышевых и пыльцевых клеток, соответствующих всем константным формам, возникающим в результате сочетания признаков, в равном количестве, что Мендель счел очень важным результатом, выделив подчеркиванием

Fig. 8. A fragment of Mendel's manuscript, which talks about the formation of germ and pollen cells by pea hybrids corresponding to all constant forms resulting from a combination of traits in equal numbers, which Mendel considered a very important result because highlighted it by underline

Этот фрагмент звучит так – “Es ist daher auch auf experimentellem Wege die Annahme gerechtfertigt, dass die Erbsen-Hybriden Keim- und Pollenzellen bilden, welche ihrer Beschaffenheit nach in gleicher Anzahl allen constanten Formen entsprechen, welche aus der Combinirung der durch Befruchtung vereinigten Merkmale hervorgehen”. Эта фраза была переведена Фляксбергером как «Ввиду этого является доказанным экспериментальным путем предположение, что гибриды гороха образуют такие мужские и женские половые клетки, которые в своих свойствах соответствуют в числовом отношении всем константным формам, получаемым из комбинаций, соединяемых путем скрещивания признаков». Бреславец перевела это предложение следующим образом - «В результате

экспериментальным путем подтвердилось предположение, что гибриды гороха образуют зародышевые и пыльцевые клетки, которые по своим свойствам соответствуют в равных количествах всем константным формам, получающимся из комбинаций соединенных при оплодотворении признаков». Самый короткий перевод сделала Егунова – «Таким образом, гипотеза, что гибриды гороха образуют зародышевые и пыльцевые клетки, состав которых соответствует всем постоянным формам, возможным от сочетания признаков, соединенных оплодотворением, подтвердилось опытным путем».

Но это все нюансы, а главное то, что Мендель придавал очень большое значение этому обстоятельству, на стр. 32 повторив эту мысль и

назвав эту формулировку ни много, ни мало - «законом сочетания различных признаков».

Мендель нигде не оговаривал, что наследственными детерминантами являются некие физические частицы, однако он предположил, что они являются материальными сущностями, а не метафизическими «потенциалами», и утверждал, что отличительные черты растений обусловлены только различиями в составе и группировке этих наследственных элементов. Мендель явно рассматривал сегрегацию как явление, характеризующее гибриды. По мнению Менделя четкая сегрегация гетерозигот позволяла сделать важный вывод о том, что наследственные элементы остаются неизменными, благодаря их объединению в гетерозиготные генотипы. Что касается гомозигот, то тут следует обратить внимание на трактовку цитируемыми авторами [Hartl, Orel, 1992] этого вопроса. Так, они задаются вопросом, можно ли сказать, что сегрегация генов (абстрактных сущностей), происходит в гомозиготных генотипах и сами отвечают, что это в значительной степени является вопросом семантики и может обсуждаться даже сегодня. И это был 1992 г., когда до секвенирования полных геномов, тем более диплоидных, было еще очень далеко. А сейчас можно смело утверждать, что парные хромосомы в гомозиготных организмах далеко не одинаковы, и сегрегация в той или иной степени обязательно происходит.

Попытку взглянуть глазами Менделя на его же собственные эксперименты недавно предприняла международная группа авторов [Lujic et al., 2022], помимо данных по горохам, обращаясь, в том числе к экспериментам Менделя с ночной красавицей, которую он опылял единичными пыльцевыми зёрнами и описал этот результат в письмах к Нэгели. В итоге они пришли к заключению, что Мендель предвосхитил гаметную теорию наследственности, отметив также упомянутую им «гибридную силу»⁶³ и плейотропность в виде влияния чего-то одного на многие проявления. Впрочем, эти авторы оказались не одиноки в таком взгляде на результаты Менделя и его соображения, приведшие к столь важнейшим экспериментам по скрещиванию горохов.

Мендель ввел сохраняющееся и поныне использование одной прописной буквы для обозначения элемента, соответствующего доминантному состоянию признака, и одной строчной буквы для обозначения элемента, соответствующего рецессивному состоянию признака, однако в настоящее время для отражения диплоидного состояния организма используются по два символа –

AA, aa. Эта разница далеко не тривиальна. Ревизионистки настроенные исследователи Менделя утверждали, что использование им «A», а не «AA», или «a», а не «aa», подразумевает, что у Менделя была ошибочная концепция природы гомозигот. Действительно, в схеме Менделя генеративные клетки (гаплоидные гаметы) обозначались одной буквой, такой как «A» или «a», как и сегодня, но и растения, от которых они произошли, также могли обозначаться «A», «a» соответственно. То есть для Менделя растение, обозначенное «A», означает, что оно обладает способностью производить генеративные клетки (гаметы) «A», тогда как обозначенное «a» способно производить «a» гаметы. При этом растение «Aa» обозначает способность производить оба типа гамет. И тогда выходит, что Мендель не заблуждался на этот счет.

Сильно искушение предположить, что Мендель думал так же, как и мы, исходя из уровня нынешних знаний, но некоторые из современных понятий, такие как гаплоидные гаметы, были ему недоступны. При этом весьма интересна фраза Менделя из раздела Заключительных примечаний, заслуживающая того, чтобы привести ее почти полностью – «... у явнобранных, с целью дальнейшего размножения, сливаются две клетки, одна мужская, другая женская, в одну клетку; эта последняя клетка путем питания и образования новых клеток развивается в самостоятельный организм. Это развитие следует постоянному закону, который основан на материальных качествах и распределении элементов, достигших в клетке способного к жизни слияния».

О.В.Трапезов [(Тrapezov), 2015; 2015a] считал, что Мендель в процессе длительных размышлений умозрительно пришел к мысли о бинарности наследственных факторов, происходящих от материнских и отцовских форм, и эксперименты с горохом требовались ему лишь для подтверждения своей догадки двоичного кодирования конкретного признака. И это принципиально отличает Менделя от его предшественников (а также от тех, что работали параллельно), фактически не задумывавшихся об этом по причине анализа сразу большого числа признаков из-за неверно выбранного ими методического подхода. При этом Мендель в своей статье по гороху в заключительной части привел математические подсчеты, согласно которым при одновременном анализе большого числа признаков необходимо проводить скрещивания растений, число которых равно 4^n , где n – количество пар расходящихся признаков, а ожидаемое количество последних можно подсчитать по формуле 3^n . При этом Мендель привел эти численные значения для 7 пар признаков, составляющие 16384 растения и 2187 различных форм соответственно и заметил, что это

⁶³ Впрочем, о «гибридной силе» или гетерозисе многие гибридологи, включая Дарвина, говорили не раз еще до Менделя

просто весь ряд только. И поэтому работая с меньшим числом растений, достоверные данные получить невозможно. Нужна даже большая выборка, чтобы еще принимать во внимание (исключить) неизбежные по теории вероятности отклонения.

Собственно такого же взгляда на работы Менделя придерживались и другие ученые, считающие, что Мендель знал заранее, что его может ожидать. В частности, Трапезов в своих цитируемых выше статьях приводит слова Н.В.Тимофеева-Ресовского, говорившего, что у Менделя «была нахальная гипотеза, что есть два начала, одно из которых доминантно». Однако в цитируемых статьях Трапезов не преобразовал данные Менделя в двоичный формат записи, тогда как мы, полностью соглашаясь с его точкой зрения, все же решили в двоичном счислении представить используемые Менделем признаки при дигибридном скрещивании, где для доминантного состояния применили «1», а для рецессивного – «0» (рис. 9). При этом принадлежность доминантного признака материнской или отцовской форме во внимание не принималась, помещая прописные буквы и соответственно «1» вперед. Как известно, при таком скрещивании по фенотипу для 16 потомков или кратному их числу в среднем возникает соотношение – 9 : 3 : 3 : 1.











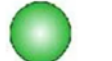



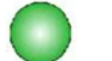

 Желтая АА Гладкая ВВ 1111	 Желтая АА Гладкая Вb 1110	 Желтая Аa Гладкая ВВ 1011	 Желтая Аa Гладкая Вb 1010
 Желтая АА Гладкая Вb 1110	 Желтая АА Морщинистая bb 1100	 Желтая Аa Гладкая Вb 1010	 Желтая Аa Морщинистая bb 1000
 Желтая Аa Гладкая ВВ 1011	 Желтая Аa Гладкая Вb 1010	 Зеленая aa Гладкая ВВ 0011	 Зеленая aa Гладкая Вb 0010
 Желтая Аa Гладкая Вb 1010	 Желтая Аa Морщинистая bb 1000	 Зеленая aa Гладкая Вb 0010	 Зеленая aa Морщинистая bb 0000

Рис. 9. Фенотипическое проявление при дигибридном скрещивании по Менделю как 9 : 3 : 3 : 1 линий гороха с желтыми, зелеными, гладкими и морщинистыми горошинами с их кодированием в двоичном счислении, где «1» - доминантный признак, а «0» - рецессивный

Fig. 9. Phenotypic manifestation in dihybrid crossing according to Mendel as 9 : 3 : 3 : 1 pea lines with yellow, green, smooth and wrinkled peas encoded in binary, where "1" is the dominant trait, and "0" is recessive

Мендель в своей статье по гороху отмечает, что «ряд, по которому развиваются гибриды, в которых соединены по две пары расходящихся признаков, представляют 16 индивидов, относящихся к 9 типам различных форм, а именно АВ+Ab+aB+ab+2ABb+2aBb+2AaB+2Aab+4AaBb». При переходе на двоичное кодирование с современным обозначением генотипов возникает столько же вариантов перестановок «нулей» и «единиц»: 1111 - 1; 1100 - 1; 0011 - 1; 0000 - 1; 1110 - 2; 1011 - 2; 1000 - 2; 0010 - 2; 1010 - 4, что дает соотношение – 1 : 1 : 1 : 1 : 2 : 2 : 2 : 2 : 4. При этом данные на рис. 9 принимают вид, показанный на рис. 10. Причем становятся заметны некие закономерности распределения уникальных (бесцветных) и повторяющихся гамет, выделенных группами разных цветов.

Желтая АА Гладкая ВВ 1111	Желтая АА Гладкая Вb 1110	Желтая Аa Гладкая ВВ 1011	Желтая Аa Гладкая Вb 1010
Желтая АА Гладкая Вb 1110	Желтая АА Морщинистая bb 1100	Желтая Аa Гладкая Вb 1010	Желтая Аa Морщинистая bb 1000
Желтая Аa Гладкая ВВ 1011	Желтая Аa Гладкая Вb 1010	Зеленая aa Гладкая ВВ 0011	Зеленая aa Гладкая Вb 0010
Желтая Аa Гладкая Вb 1010	Желтая Аa Морщинистая bb 1000	Зеленая aa Гладкая Вb 0010	Зеленая aa Морщинистая bb 0000

Рис. 10. Цифровизация данных при дигибридном скрещивании по Менделю, дающее 9 типов гамет со следующими двоичными числами в виде такого же числа вариантов перестановок «нулей» и «единиц»: 1111 -1; 1110 - 2; 1100 - 1; 1011 - 2; 1010 - 4; 1000 - 2; 0011 - 1; 0010 - 2; 0000 - 1

Fig. 10. Digitalization of data in the case of dihybrid crossing according to Mendel, which gives 9 types of gametes with the following binary numbers in the form of the same number of permutations of "zeros" and "ones": 1111 -1; 1110 - 2; 1100 - 1; 1011 - 2; 1010 - 4; 1000 - 2; 0011 - 1; 0010 - 2; 0000 - 1

Возвращаясь к созданному Менделем высокоурожайному тетрагибриду BcDG, характеризующемуся желтой окраской горошин (B), белыми цветками (c), ровной формой бобов (D) и большой высотой растений (G), необходимо признать, что Мендель вел скрещивания, контролируя именно их, что и было им отражено в обозначении этого гибрида, но и остальные три расходящихся признака этому тетрагибриду были обязательно присущи так или иначе. Причем здесь под «так» или «иначе» можно подразумевать соответственно доминантный и рецессивный признаки. Причем, скорее всего, тот тетрагибрид нес остальные признаки в доминантном состоянии, поскольку это повышает вероятность получения константной формы. Похоже, что именно такая Менделем и была создана, поскольку на протяжении многих лет она с успехом возделывалась

в монастыре для продовольственных целей. Таким образом, полный габитус тетрагибрида BcDG, исходя из используемых Менделем 7 пар расходящихся признаков, может быть выражен следующей буквенной формой записи – ABcDEFG, подразумевающей в дополнение к вышеописанным следующие черты: гладкую форму горошин (A), зеленый цвет незрелых бобов (E), пазушное расположение цветков (F). Если эту буквенную запись переводить в бинарную по вышеуказанному принципу, то получится следующее двоичное число – 1111001111111. Но до подобной цифровизации во времена Менделя было еще очень далеко.

Подводя некий итог целому ряду открытий и прочих достижений Менделя, нужно заметить, что, помимо сформулированных им основных закономерностей наследования, которые были для его времени по-настоящему революционны, тем более, что ни о каких материальных носителях наследуемых признаков ничего известно не было, им достигнуты и прочие важные результаты. Так, фактически Мендель создал новый метод гибридологического анализа, опирающегося на статистику, которую до него никто в биологии не применял. Это позволило ему с математической точностью вести учет потомков как с расходящимися, так и с константными признаками, благодаря взятым в эксперименты по моно-, ди-, и тригибридным скрещиваниям линиям гороха, что за счет удачно выбранного объекта дало возможность установить закономерности наследования. Рассуждая о неких материальных носителях, Мендель, по сути, предсказал существование единиц наследственности в виде генов, о которых никто и думать тогда не мог. Принимая во внимание парность наследуемых признаков, Мендель, можно сказать, предсказал диплоидный⁶⁴ характер организмов. Очень важным результатом его исследований (к сожалению, неопубликованным и изложенным в двух письмах, адресованных Нэгели) следует считать доказательство достаточности одного пыльцевого зерна для произведения оплодотворения, чем он опроверг самого Дарвина вместе с Нодэном. Также в письме к Нэгели Мендель на основе экспериментов с двудомными растениями изложил свои соображения о генетическом определении пола. Но главная заслуга Менделя заключается в том, что он своими пионерными работами придал очень мощный импульс дальнейшему развитию подобных исследований, причем не только с растительными объектами, и возникновению науки генетики, но для этого потребовалось еще несколько десятилетий.

⁶⁴ полиплоидию здесь оставляем за скобками, тем более, что любой полиплоид функционально диплоиден

Переоткрытие законов Менделя

В июле 1899 г. в Chiswick и в Лондоне состоялась уже упоминавшаяся международная конференция “On Hybridisation (the Cross-Breeding of Species) and on the Cross-Breeding of Varieties”, которую позже было предложено считать первым международным конгрессом по генетике. Материалы той конференции были опубликованы в 1900 г. в отдельном томе Journal of the Royal Horticultural Society, получившим второе название - “Hybrid Conference Report”, что даже было выведено на обложку этого номера. Во вступительной статье к очередному переизданию на русском языке эпохальной работы Менделя «Опыты над растительными гибридами» [Мендель (Mendel), 1935] Н.И.Вавилов отмечает, что Бэтсон сделал на той конференции интересный доклад “Hybridization as a method of scientific investigation” [Bateson, 1900], в котором дал некий прогноз влияния гибридизационного метода на развитие биологической науки, предвещая революцию во взглядах на наследственность, изменчивость и вообще на виды организмов, но Мендель в нем упомянут не был. Уже кратко упоминаемый выше де Фриз (о котором ниже будет говориться подробнее) на той конференции сделал два доклада, один из которых был посвящен использованию при скрещивании специальных пакетиков из пергаментной воощенной бумаги для предохранения цветков от воздействия насекомых [de Vries, 1900]. де Фриз сообщил, что он с успехом использует подобные пакеты при скрещивании разных видов растений с 1893 г. При этом он указал, что подобные пакеты, давно применяющиеся для защиты гроздей винограда от птиц, ос и прочих вредителей, выдерживают и солнце, и дождь, и ветер и могут быть использованы для других целей, а именно при скрещиваниях. Завершил свое выступление де Фриз рекомендацией всем использовать подобные пакеты при проведении скрещиваний, отметив также что, они пригодны для записей на них карандашом конкретной комбинации отцовского и материнского растений. Возможно, именно де Фриз ввел в обиход применение при скрещиваниях тех простых устройств, что сейчас называют изоляторами. В другом докладе де Фриз описывал возникающие при гибридизации различные уродства у растений, но его касаться не будем, а перейдем к событиям непосредственно 1900 г.

Так, честь повторного обнаружения и подтверждения закономерностей наследования, выявленных Менделем, принадлежат все тому же голландцу Г. де Фризу, немцу К.Корренсу и австрийцу Э.Чермаку, практически одновременно опубликовавшим свои статьи на этот счет. Так, де Фриз оказался первым из той троицы, направившим в

немецкий журнал *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* статью 14 марта 1900 г., в которой он сформулировал вытекавшие из его опытов два положения – о проявлении у бастардов первого поколения лишь одного из двух «антагонистических признаков» и их разделении при образовании пыльцы и яйцеклеток [de Vries, 1900a]. При этом де Фриз коротко упоминает, что важные моменты этих положений уже давно установлены для гороха Менделем, выразив сожаление, что оригинальная работа Менделя цитируется крайне редко и малоизвестна и что он сам лишь недавно узнал о ней после того, как закончил большинство своих опытов. Не дождавшись выхода этой публикации, де Фриз направляет во французский журнал *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences* 26 марта 1900 г. [de Vries, 1900b] краткое сообщение, в котором, возможно, из-за недостатка места вообще не упоминает труды Менделя, хотя использует предложенные им термины – «доминантный» и «рецессивный» признаки. Причем эта публикация вышла раньше, и случилось так, что ознакомившись с ней, К.Корренс поспешил опубликовать свой материал [Correns, 1900], отправив его 24 апреля в тот же журнал *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* и озаглавив “G. Mendels Regel uber das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde⁶⁵”, выведя тем самым имя Менделя в заголовок, что было сделано им специально, поскольку он не знал о другой (первой) статье де Фриза и считал, что тот намеренно умалчивает про Менделя. В этой своей статье 1900 г. Корренс привел результаты своих исследований по скрещиванию лишь по гороху и только после того, как изложил основные положения открытия Менделя. При этом некоторые толкования и формулировки закономерностей, обнаруженных Менделем, у него отличались от таковых у де Фриза. Э.Чермак, также ознакомившись с тем же кратким сообщением де Фриза, поспешил со своей статьей на эту же тему, поскольку он в 1898 - 1899 гг. получил схожие данные на горохе, закончив выполнение диссертационной работы в январе 1900 г. Незадолго до этого он ознакомился с работами Менделя и был удивлен, что его результаты не новы. Но увидев свежую публикацию подобных результатов де Фриза, отправляет свою рукопись в австрийский журнал [Tschermak, 1900], но, не дождавшись выхода этой большой статьи, 2 июня 1900 г. отправляет краткое сообщение “Uber kunstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*” все в тот же *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* [Tschermak, 1900a]. Итого в 1900 г. вышло восемь статей (де Фриз в конце 1900 г.

⁶⁵ «Правило Г. Менделя о поведении потомства при образовании бастардов»

опубликовал еще одну, а Корренс – целых две), посвященных описанию результатов скрещивания растений, подтверждающих выводы Менделя.

Однако при описании повторного открытия законов Менделя нельзя ограничиться упоминанием только этих троих ученых, поскольку горячим сторонником «менделизма» (который так тогда еще никто не называл) стал англичанин Бэтсон, явившийся первым переводчиком⁶⁶ главной статьи Менделя на английский язык, вошедшей в состав книги самого Бэтсона “Mendel’s Principles of Heredity”, вышедшей в 1902 г. Здесь можно заметить, что научная общественность, не в пример таковой в 1860-е гг., уже была готова к восприятию подобных результатов и сам Бэтсон проводил подобные исследования по выяснению характера наследования у кур и некоторых растений. При этом он резко отрицательно относился к господствовавшему тогда в английской биологической науке биометрическому направлению ортодоксальных дарвинистов, возглавлявшемуся приходящимся двоюродным братом⁶⁷ Дарвину Ф.Гальтоном и учеником последнего⁶⁸ - К.Пирсоном, явившемся гораздо лучшим математиком, нежели его шеф. Из-за них первое неприятие законов Менделя как противопоставлявшихся теории естественного отбора по Дарвину в Англии уже состоялось уже в самом в начале 1900-х гг. А какое отношение к менделизму сложилось тогда в России и как оно менялось на протяжении первых двух третей XX столетия представляет собой тему отдельной статьи.

Так, какие же гены использовал Мендель в своих экспериментах?

Во времена Менделя никто и мечтать не мог, что когда-нибудь будут известны нуклеотидные последовательности отдельных генов и всего генома гороха. Хотя о существовании неких генов – носителей наследственной информации Мендель догадывался, называя их факторами или элементами. Продолжая считать, что фенотипические признаки зависят от определенных факторов непонятной природы, еще в 1917 г. для гороха был составлен большой их перечень [White, 1917], в котором нашлось место и для Менделевских форм горошин (*R/r*), их цвета (*I/i*), окраски венчика цветков (*A/a*), формы боба (*V/v*), его цвета (*Gp/gp*), расположения цветков (*Fa/fa*) и высоты растения (*Le/le*).

⁶⁶ на самом деле переводчиком был не указанный Бэтсоном ботаник С.Т.Друери

⁶⁷ точнее, полукузеном, поскольку у Дарвина и Гальтона были разные бабушки и общий дед, женатый дважды

⁶⁸ Бэтсон также являлся учеником Гальтона

В последние десятилетия благодаря развитию молекулярной биологии стало возможным определять последовательности нуклеотидов отдельных генов, а позже и целых геномов. Можно считать, что такие времена, о которых прежде даже не мечталось, наступили, когда в 2019 г. стал известен черновой геном гороха французского сорта Cameo, размером 3,92 млрд.п.н., распределенных по 7 хромосомам гаплоидного набора [Kreplak et al., 2019]. В настоящее время известны с разной степенью завершенности почти полные геномы гороха уже пяти образцов (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/?taxon=3888>) размерами от 3,3 до 4,3 млрд.п.н. в зависимости от полноты их прочтения. Один из них секвенирован отечественными авторами [Zorin et al., 2022]. При этом, считается, что размер генома⁶⁹ *Pisum sativum* L. ($2n = 14$), определенный ранее косвенным методом с помощью цитофлуориметрии, равен 4,45 млрд.п.н. [Dolezel, Greilhuber, 2010]. Референсным геномом гороха (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCF_024323335.1/) в настоящее время принято считать секвенированный в 2022 г. китайский сорт ZW6 размером 3,8 млрд.п.н. [Yang et al., 2022]. Эти авторы также определили размер генома этого сорта с помощью цитофлуориметрии, показавшей величину 4,28 млрд.п.н., а k-мерный анализ дал им величину немного меньше – 4,26 млрд.п.н. Финальная сборка прочитанных последовательностей была распределена по 7 псевдомолекулам (хромосомам) и еще 1572 протяженных контига в эти псевдомолекулы не были уложены. В рамках этой работы было также секвенировано с меньшим покрытием еще 118 образцов гороха, что позволило выявить более 26 млн. однонуклеотидных замен (SNP) и около 1,5 млн. коротких инделов (инсерций/делеций), при этом только 2,4% SNP и 1,1% инделов локализованы в экзонах, кодирующих 47,5 тысяч генов на гаплоидный набор, из которых Менделем в

⁶⁹ Здесь стоит напомнить, что согласно определению, данному еще в 1920 г. немецким ботаником Н. Winkler [1920], под термином «геном» понимается гаплоидный набор хромосом, и мы уже неоднократно поднимали вопрос о необходимости перехода на секвенирование диплоидных геномов с фазированной сборкой *de novo* вместо нынешнего секвенирования или ресеквенирования квазигаплоидных геномов [Кулуев и др. (Kuluev et al.), 2020; Баймиев и др. (Baumiev et al.), 2022], поскольку только они (диплоидные) обеспечивают функциональное состояние любого эукариотического организма и несут информацию о доминантных и рецессивных генах, что для понимания процессов, подобных тем, с которыми сталкивался Мендель, исключительно важно.

моногибридные скрещивания было взято всего 7. Точнее 7 пар из уже 95 тысяч генов полного диплоидного генома, содержащегося в 14 хромосомах. И какие это были гены - частично уже стало известно еще до секвенирования полного генома гороха.

Так, в 1990 г. была клонирована и секвенирована последовательность локуса, который определяет форму горошин – гладкую (*R*) или морщинистую (*r*) [Bhattacharya et al., 1990]. Этот локус, расположенный на хромосоме 3, кодирует одну из изоформ крахмалсинтазы с разветвляющей активностью SBEI (starch-branch enzyme), при этом рецессивный ген *r* несет вставку транспозона размером около 0,8 т.п.н. В 1997 г. сразу две группы исследователей [Lester et al., 1997; Martin et al., 1997] практически одновременно идентифицировали использованный Менделем *Le* ген гороха, расположенный на хромосоме 5 и определяющий длину междоузлий и общую высоту растений. Данный ген отвечает за один из этапов биосинтеза фитогормона гиббереллина, влияющего на рост растений. В рецессивном гене *le* имеется мутация гуанина на аденин, приводящая к замене аланина на треонин вблизи активного сайта фермента. В 2007 г. были идентифицированы локусы *I* и *i*, отвечающие за цвет горошин, вызывая деградацию хлорофилла А [Armstead et al., 2007; Sato et al., 2007], и, как сейчас известно, расположенные на хромосоме 2. Чуть позже удалось выяснить какой ген Мендель использовал при изучении наследования окраски цветка. Им явился ген, кодирующий транскрипционный фактор bHLH (basic helix-loop-helix), задействованный в функционировании генов семейства халконсинтаз [Hellens et al., 2010], расположенный на хромосоме 6. Оказалось, что мутация G→A в месте сплайсинга приводит к возникновению белой окраски венчика.

По завершению секвенирования квазигаплоидного генома гороха и его по-хромосомной сборки появилась возможность указать локализацию генов, использованных Менделем и установленным уже не только предположительно (рис. 10).

Chromosome	Size (bp)	GC content (%)	Gene number
1	463644500	37,5	7775
2	492729000	38	7253
3	535674373	38	8718
4	501613000	37,5	8079
5	652929960	38	11464
6	523395090	37,5	8571
7	549106000	38	9362

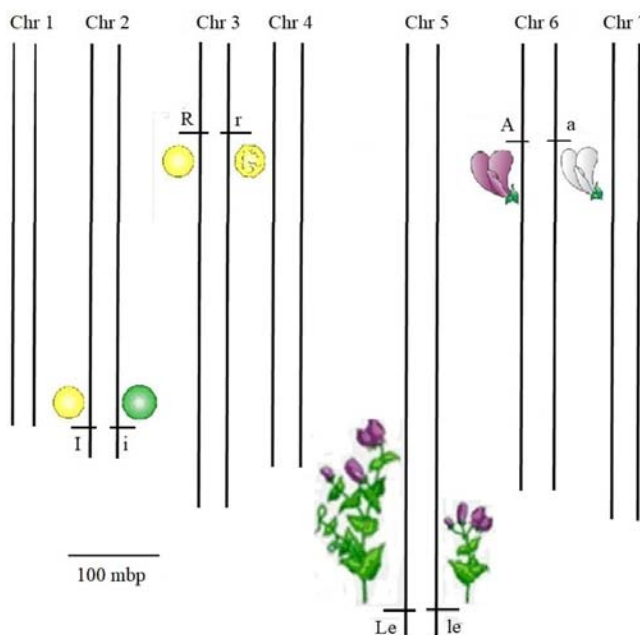


Рис. 10. Локализация на парных хромосомах гороха (в диплоидном геноме) точно установленных, использованных Менделем доминантных и рецессивных генов, отвечающих за следующие признаки: форму горошин – гладкую (*R*) или морщинистую (*r*), за длину междоузлий и общую высоту растений (*Le* – высокое и *le* – низкое), цвет горошин (*I* – желтый и *i* – зеленый), окраску цветка – сиреневую (*A*) или белую (*a*). Координаты локусов на хромосомах – приблизительные.

Fig. 10. Localization on paired pea chromosomes (in the diploid genome) of precisely established dominant and recessive genes used by Mendel, responsible for the following characteristics: the shape of peas – smooth (*R*) or wrinkled (*r*), for the length of internodes and the total height of plants (*Le* – high and *le* – low), the color of peas (*I* – yellow and *i* – green), the color of the flower is lilac (*A*) or white (*a*). The coordinates of the loci on the chromosomes are approximate.

Что касается остальных трех использовавшихся Менделем генов, то ситуация с ними сложнее, главным образом, потому что эти признаки могут контролироваться разными генами, оказывающими схожее влияние, и не совсем ясно, какие именно мутации имели соответствующие линии гороха у Менделя [Ellis et al., 2011; Reid, Ross, 2011]. В 2021 г. было предположено, что *Gp/gp* локусы представляют собой отличающиеся между собой, скорее всего, единичной однонуклеотидной заменой варианты генов 3'-экзорибонуклеазы, влияющей на цвет боба [Shirasawa et al., 2021]. За форму бобов (локусы *V/P* и *v/p*), возможно, ответственны гены транскрипционных факторов *WRKY*, *NAC* и *MYB*,

участвующих в процессах лигнификации и это кандидаты «в гены», использованные Менделем [Susmilch et al., 2022]. За расположение цветков на стебле (локусы *FA/FAS* и *fa/fas*), похоже, отвечают различные гены, расположенные на хромосомах 3 и/или 4. С ними меньше всего ясности [Susmilch et al., 2022].

При всем при этом нужно заметить, что Менделю сильно повезло не только с выбором гороха в качестве объекта, а также с тем, что все расходящиеся используемые им признаки кодировались генами, находящимися на разных хромосомах или, по крайней мере, наследуемыми несцепленно.

* * *

Раз уж речь зашла о хромосомах⁷⁰, нужно отметить, что впервые о том, что они могут нести Менделевские факторы наследственности, было сказано только в 1903 г. [Sutton, 1903], а также коротко коснуться открытия процесса деления этих «окрашенных тел», тем более, что некие связи с Менделем, точнее с его статьей о горохе, присутствуют. Приоритет в этом принадлежит российскому ученому И.Д.Чистякову, опубликовавшему в 1874 г. в одном малоизвестном итальянском журнале статью [Tchistiakoff, 1874], в которой он привел рисунки неких структур, возникающих в ходе кариокинеза. Однако известный немецкий ботаник Э.Страсбургер считал, что честь открытия кариокинеза и наблюдения за расходящимися к полюсам хромосомами принадлежат ему, о чем он заявил в своем докладе на III Международном ботаническом конгрессе, проходившем в 1893 г. в Генуе. Но на нем произошел описанный в статье С.С.Станкова [Станков (Stankov), 1946], посвященный столетию со дня рождения Чистякова, некий инцидент, когда на трибуну затем поднялся крупный российский ботаник И.П.Бородин⁷¹ и сообщил собравшейся аудитории, что это недоразумение и впервые открыл кариокинез и наблюдал хромосомы профессор Московского университета Чистяков. И это при том, что

⁷⁰ получивших это свое название лишь в 1884 г.

⁷¹ «связь» с Менделем Бородина состоит в том, что последний первым на русском языке дал довольно подробное описание работы Менделя по скрещиванию гороха в своей статье, посвященной разным вопросам оплодотворения в растительном царстве и опубликованной в трех номерах (4, 11 и 12) журнала «Мир божий» за 1903 г. [Бородин (Borodin), 1903; 1903a; 1903b], вышедших также в виде отдельного оттиска, который, кстати, у одного из авторов данной статьи имеется

Страсбургер, цитируя публикации Чистякова 1871 и 1875 г., «забыл» про наиболее важную работу последнего 1874 г. К сожалению, Станков в своей работе привел неполные библиографические данные той статьи Чистякова, но нам удалось ее найти на одном из архивных сайтов - <https://bibdigital.rjb.csic.es/records/item/12340-nuovo-giornale-botanico-italiano-v-6?offset=2400> и с ней детально ознакомиться.

* * *

Последние годы жизни Менделя

В одном из писем Нэгели, как уже говорилось выше, Мендель сообщает ему, что стал аббатом и прелатом, выразив надежду, что когда он войдет в курс новых своих обязанностей, то, возможно, будет даже иметь больше времени на проведение опытов по скрещиванию различных растений. Но в итоге этого не случилось и Мендель, став настоятелем монастыря, был вынужден погрузиться в пучину разных прочих дел и на него были возложены многочисленные обязанности, с которыми ранее управлялся Напп. При этом признание заслуг Менделя на этих поприщах было отмечено награждением его императором Австрии Командорским крестом Ордена Святого Франца Иосифа в 1872 г. Причем нужно признать, что до конца 1873 г., если судить по переписке с Нэгели, Менделю удавалось выкраивать время на свои любимые занятия по скрещиванию **травянистых** растений, пока он в этом полностью не разочаровался, получив, по сути, опровержение своих данных по горохам. Выделение жирным шрифтом группы растений, о которых идет речь, здесь сделано не случайно, поскольку Мендель продолжал заниматься плодоводством, включая скрещивание яблонь, груш, других видов плодовых деревьев, осуществляя и их прививки. Появились у него в 1870-ые и начале 1880-х гг. прочие научные интересы, но им мы уделили внимание в другой статье [Салтыкова и др. (Saltykova et al.), 2023] и посему здесь касаться не будем.

Мендель-аббат стал депутатом Моравского ландтага, становится одним из директоров Моравского ипотечного банка, а в октябре 1881 г. его директором. К тому же Мендель был членом целого ряда Обществ и Ассоциаций, среди которых 26 ненаучных и 8 научных, где Мендель некоторое время являлся их вице-президентом [Weiling, 1991]. Но это отнимало время, а не силы. Наибольшие неприятности Менделю как прелату доставил принятый в Австрии в 1874 г. закон о регулировании расходов по содержанию католического культа, согласно которому монастыри должны были платить довольно значительный религиозный налог. Илтис [Itis, 1924] очень подробно изложил происходившие события при принятии этого Закона, его легитимность и порядок введения в действия с конкретными

сроками. Так, «королевский» монастырь в Брюнне, где Мендель был настоятелем, должен был ежегодно уплачивать в Религиозный фонд более 7 тысяч флоринов, что было довольно большой суммой по тем временам. Мендель счел этот налог несправедливым (незаконным⁷²) и отказался его платить, что привело к затяжному спору с властями, подорвавшему его здоровье. Поначалу его поддерживали прочие монастыри, но затем они смирились с необходимостью уплаты такого налога и Мендель остался «один на один» с властями. В самом монастыре далеко не все продолжали поддерживать своего прелата, и сформировалась некая оппозиция, которую возглавил патер Рамбоусек, ставший аббатом после Менделя. В результате многолетней судебной тяжбы у монастыря в уплату налога часть имущества была изъята. Однако вскоре после смерти Менделя данный закон был отменен и отобранное имущество монастырю вернули.

Выше мы уже писали о здоровье Менделя, которым он похвастаться не мог, хотя, возможно, нервные болезни его юности остались в прошлом, но появились другие. Мендель был склонен к полноте⁷³ и по совету врачей, чтобы остановить этот процесс, стал много курить. Причем в последние годы жизни он выкуривал до 20 кубинских или британских (легких) сигар ежедневно. Фактически его организм (и так не самый здоровый), можно считать, был отравлен никотином. У Менделя случилась Брайтова болезнь почек, были проблемы с сердцем. Еще в пятницу 4 января 1884 г. Мендель занимался научными исследованиями и диктовал результаты своих метеорологических наблюдений. Но затем произошло ухудшение его состояния настолько, что врачи потеряли всякую надежду на улучшение. В воскресенье, 6 января, около 2 часов ночи Мендель ушел в мир иной. При вскрытии в больнице присутствовал племянник Менделя, доктор А.Шиндлер, в то время медицинский работник. Было установлено хроническое воспаление почек (болезнь Брайта), осложненное гипертрофией сердца. При этом не было обнаружено ни дефекта сердечного клапана, ни какой-либо аномалии головного мозга, хотя такие слухи о невменяемости Менделя специально

⁷² что не соответствовало действительности, хотя Мендель так не считал и отправлял властям множество писем с обоснованиями своей позиции, в том числе с юридическим анализом

⁷³ сохранилась единственная фотография родных Менделя, где запечатлены его сестры, а также стоящий за ними муж старшей сестры Вероники и видно, что младшая Терезия представляет собой раздобревшую женщину; она как и сам Мендель была «в мать», а старшая сестра – «в отца»

распускались. В официальном извещении монастыря о смерти своего прелата сообщалось, что торжественное освящение тела и святая месса, состоится 9 января в 9 часов утра в Коллегиальной церкви, а тело покойного впоследствии будет захоронено на Центральном кладбище Брюнна для вечного упокоения и при этом была указана правильная дата его рождения – 22 июля 1822 г., в чем они, видимо не сомневались. Причем за органом на церемонии прощания был уже упоминавшийся знаменитый чешский композитор Янашек.

После мессы тысячи соборезнующих последовали за помпезным кортежем. В процессии, помимо «верхушки власти», было множество профессоров высших и средних школ, католическое духовенство, а также протестантский пастор и еврейский раввин, представители многих Ассоциаций и Обществ, представители пожарной части Хейнцендорфа, создание которой профинансировал Мендель, и особенно много было бедных людей, которым Мендель делал добро и помогал как мог. Но никто из них тогда не понимал, какого Великого человека они провожают в последний путь.

Есть свидетельства, что после Менделя остался большой архив его записей. Так, A. Douřev, который вместе со своей матерью ухаживал за стареющим аббатом, вспоминал: «После его смерти были найдены тысячи листов бумаги, исписанных научными заметками и данными» [Fairbanks, 2022]. Однако вскоре после смерти Менделя все его личные записи, включая опубликованные им научные работы⁷⁴, были сожжены на огромном костре во дворе монастыря на том самом месте, где когда-то стояла его оранжерея. Сожжение архива, возможно, было вызвано ревностью преемника Менделя на посту прелата – Рамбоусека, который всегда недолюбливал Менделя, особенно после того, как тот занял желанную для него должность аббата в 1868 г. [Henig, 2000]. Однако сожжение бумаг Менделя также могло быть не более чем обычной уборкой. Ни один из двух оставшихся в живых любимых племянников Менделя не пришел за документами дяди, хотя позже Алоис сказал, что ждал, когда Рамбоусек предложит ему забрать труды Менделя, которые когда-то дядя ему обещал отдать. И в этом случае, выходит, виноваты и племянники, что архив Менделя оказался потерян, но все равно вряд ли была необходимость в такой спешке по освобождению помещений. Тем более, что жили эти племянники Менделя в том же Брюнне и их несложно было оповестить. Справедливости ради следует привести и другую точку зрения младшего из племянников –

Фердинанда, который допустил, что его дядя, предчувствуя кончину мог сам уничтожить все рукописи, чтобы они не попали в руки его недоброжелателей [Simunek, Hossfeld, 2010]. По счастью, Нэгели и его наследники сохранили письма Менделя. В противном случае большая часть его обширных исследований по скрещиванию растений, особенно после 1866 г., осталась бы неизвестной.

Геном первого генетика – Грегора Менделя

Благодаря бурному развитию технологий секвенирования ДНК новых поколений, появилась возможность восстанавливать полные геномы людей, давно почивших и такие примеры уже есть. Однако на секвенирование генома отца генетики – патера и прелата Грегора Менделя еще не замахивались. Но в преддверии его двухсотлетнего юбилея эта мысль пришла к проректору Masaryk University в Брно S. Pospíšilová, являвшейся также заведующей кафедрой медицинской генетики и геномики Медицинского факультета, и показалась вполне естественной. Ее вдохновителем был директор Брненской обсерватории и планетария астроном J. Dušek, задавший простой вопрос – не подвергался ли когда-либо основоположник генетики генетической экспертизе? После проведения целого ряда консультаций с университетскими антропологами, археологами, генетиками, пришли к выводу, что такое исследование вполне осуществимо, если на него получить необходимые разрешения от городских властей и от августинцев. Местные священники стали консультироваться с вышестоящим начальством в епархии, потом в Праге и затем с Августинским орденом в Риме, в результате чего разрешение на эксгумацию было дано.

К июню 2021 г. был сформирован коллектив из двух десятков ученых разных специальностей Масариков Университета и Центрального европейского технологического института в Брно, которому предстояло выполнить очень важное исследование. Однако не было полной уверенности о месте захоронения Менделя, поскольку центральное кладбище, где находилась общая могила четверых августинцев, было открыто лишь за два месяца до смерти Менделя (т.е. осенью 1883 г.), а надгробная плита была установлена годом позже, и на ней имя Менделя было указано среди прочих. Но были ли там останки Менделя – предстояло выяснить. Вскрытие могилы производилось со всеми предосторожностями, исключая попадание современной человеческой ДНК [Drozdová et al., 2022]. Также были взяты образцы ДНК всех, кто находился в непосредственной близости от останков, чтобы при необходимости на биоинформатической стадии исключить загрязнение. Вообще весь

⁷⁴ среди них могли и быть неотосланные Менделем отпечатки той самой статьи по скрещиванию горохов

коллектив отнесся к выполнению проекта с большим благоговением, учитывая геном какой выдающейся личности им предстояло секвенировать. Однако не обошлось без неожиданностей. В могиле оказалось пять гробов, поставленных один на другой, и в пятом неучтенном гробу, как позже удалось установить с высокой вероятностью, находились останки аббата Наппа, умершего еще в 1867 г. задолго до открытия данного кладбища⁷⁵. Еще одной удивительной находкой стала сохранившаяся, хотя и полуистлевшая местная газета, датированная октябрем 1883 г.⁷⁶, которой было застелено дно самого нижнего жестяного гроба, что послужило неким подтверждением, что именно это гроб Менделя [Mulvihill et al., 2022]. Тем не менее, требовались дополнительные доказательства. Все необходимые образцы были взяты из всех пяти гробов и в ноябре 2021 г. останки были возвращены в место их упокоения монахами-августинцами, приехавшими со всего мира, чтобы отдать дань почести одному из наиболее важных членов Ордена.

Монастырь предоставил возможность ученым тщательно осмотреть сохранившиеся вещи и одежду Менделя и взять с них мазки [Fialová et al., 2022]. А в любимой Менделем книге по астрономии и в труде Дарвина «Происхождение видов» были найдены волосы. ДНК из волос из книги и из зубов из могилы выделяли с помощью набора Applied Biosystems PrepFiler Forensic DNA Extraction Kit. После секвенирования митохондриальной ДНК из этих образцов их нуклеотидные последовательности совпали на 100%, отличаясь от референсной кембриджской последовательности на одни и те же 12 однонуклеотидных замен. Также были секвенированы полные митогеномы из шести образцов из аббатства⁷⁷. Помимо ДНК-анализа митогеномов проводилась компьютерная томография и рентгенография черепа для сравнения с фотографиями Менделя, дополнительно подтвердившая, что найденные останки принадлежат Менделю. Попутно был определен рост Менделя, равный 168 см, размер ступни составил 27 см, а также был измерен объем

его головного мозга, несколько превышающий средние показатели – 1530 см³.

Секвенирование ядерного генома Менделя, в ходе которого было произведено 335 млн. прочтений, проводилось в течение нескольких месяцев и было завершено в январе 2022 г. [Pardy et al., 2022]. Удалось реконструировать 91% генома Менделя, 99% его экзона в среднем с 9,26× покрытием. Применялось, в том числе дуплексное секвенирование, рассчитанное на выявление мутаций, встречающихся с редкой частотой [Kennedy et al., 2014]. При сравнении с референсным геномом человека GRCh38 было выявлено 4,1 млн. однонуклеотидных замен и инделов. Был также проведен метагеномный и протеомный анализ из зубного камня останков Менделя [Chocholová et al., 2022].

Помимо символизма задачи проекта весьма важным было на геномном уровне установить информацию о здоровье Менделя, умершего в относительно молодом возрасте на 62 году жизни. Так, в геноме Менделя было обнаружено несколько патогенных вариантов генов, связанных с болезнью почек, диабетом, с сердечными заболеваниями, включая аритмию и синдром удлиненного QT, при котором нарушается реполяризация сердца после сердечбиения. Это позволило предположить, что Мендель умер все же от инфаркта миокарда, а не от болезни почек, поскольку известно, что он подписывал документы практически до дня своей смерти, что указывает на внезапное ее наступление. Также был выявлен патогенный вариант гена, связанного с эпилепсией и неврологическими проблемами, что, возможно, объясняет имевшие место у Менделя нервные срывы, мешавшие его учебе и сдаче экзаменов, о чем упоминалось выше.

Исследователей мучил вопрос – как бы Мендель отнесся к тому, что его тело изучают после его смерти. Однако они пришли к заключению, что Мендель был бы рад оказать помощь науке, зная энтузиазм, с которым он относился ко всему новому. К тому же, как известно, Мендель настаивал на вскрытии, поскольку опасался, что его отравят и это было как бы с его стороны предостережение недругам от подобных действий. Так что можно считать, что состоялось повторное вскрытие тела Менделя уже на новом витке медицинских знаний и развитой молекулярной биологии.

Вместо заключения

В этой статье фактически меньше, чем на 35 страницах уместилось неполных 62 года жизни Иоганна / Грегора Менделя вместе со связанным с его

⁷⁵ видимо когда-то было произведено перезахоронение, но на надгробной плите соответствующую надпись почему-то не сделали – возможно что-то помешало

⁷⁶ здесь можно напомнить, что Мендель умер 6 января, а похоронен 9 января 1884 г.

⁷⁷ Фактически проводилась ДНК-идентификация личности. Методы ее проведения довольно подробно изложены нами в недавней монографии «ДНК-криминалистика» [Чемерис и др. (Chemeris et al.), 2022]

важнейшим открытием принципа наследуемости⁷⁸ рядом последующих событий. Жизни непростой. Так, заголовок одной из статей прямо вопрошает “The life of Gregor Johann Mendel – tragic or not?” [Gustafsson, 1968]. Собственно, ответ на него дал сам Мендель незадолго до своей смерти сказавший, что его научные труды принесли ему большое удовлетворение и что он убежден, что скоро весь мир восхвалит результаты этих трудов. Но еще ранее в разговоре со своим другом von Niessl Мендель, поняв, что никто всерьез не заинтересовался его опытами с горохом, и в тот момент, когда они находились среди его растений *Hieracium* и *Cirsium*, пророчески заметил, что его время еще придет – “Meine Zeit wird kommen!” [Pltis, 1943; Gustafsson, 1968]. Эти слова Менделя были выведены в заголовок одной из статей, посвященных 150-ти летнему юбилею сделанных им ставшими знаменитыми докладов [Новиков (Novikov), 2015]. Этот автор отметил, что самый беспристрастный вердикт Менделю вынесли такие судьи как «время» и «истина», подтвердив, что он был прав.

Беда Менделя была в том, что он опередил свое время, по крайней мере, на три с лишним десятилетия. Такая же участь постигла и Ф.Мишера, в 1869 г. (практически в то же время, что и Мендель получил свои результаты по гороху) открывшего миру такую субстанцию как нуклеин [Miescher, 1871] и только через шесть десятилетий названную ДНК, представляющую собой как раз те «элементы», которыми кодировались расходящиеся признаки, исследуемые Менделем. При этом также, как и у Менделя, статья Мишера вышла в малоизвестном журнале. Их «роднит» еще и то, что Мишер опубликовал совсем немного работ и его научное наследие заключено преимущественно в письмах, которые он отправлял своему дяде профессору анатомии В.Гису, их сохранившему [Спирин (Spirin), 1985]. Но Мишеру «повезло» меньше и сейчас, когда имя Менделя на слуху, по крайней мере у всех биологов, то про Мишера знает очень ограниченный круг исследователей. Так, например, когда студентам-биологам задают конкретный вопрос – «Кто открыл ДНК?», то практически все единодушно отвечают – Уотсон и Крик, хотя они открыли всего лишь форму структурной организации этого биополимера в виде двойной спирали. Нам представляется важным отдавать должное этому ученому, что стараемся делать по мере возможности [Герашенков и др.

(Gerashchenkov et al., 2019)⁷⁹. Что касается Уотсона с Криком, то они не сами одни открыли двойную спираль ДНК, доказательством чему служит специальная подборка статей в апрельском номере журнала Nature 1953 г., где они лишь среди прочих, а также и Нобелевская премия, вместе с ними врученная У.Моррису в 1962 г. тому свидетельством. А важнейшая рентгенограмма, известная как “Photograph 51”, вообще была получена рано ушедшей из жизни Р.Франклин. Есть еще довольно объемная книга [Williams, 2019] о забытых участниках открытия двойной спирали ДНК, причем вклад некоторых очень значителен. Поэтому открытие двойной спирали ДНК является завершением многолетних исследований, начал которые так или иначе Мишер. А их продолжением служат многочисленные достижения молекулярной биологии, благодаря которым стало возможно секвенирование ДНК и полных геномов, что позволило, в том числе, узнать об особенностях такого у отца генетики - Менделя.

И если Мишера с Менделем никогда и никак не объединяли, то последнего Дарвину даже противопоставляли. Причем борьба дарвинизма с менделизмом на протяжении многих лет была очень упорной в той же Англии и особенно в СССР, в целом подзадержав развитие генетики, а в нашей стране еще и отбросив назад. Но верится, что это в прошлом, хотя его нужно знать и помнить, чтобы не повторять прежних ошибок, но это материал для другой статьи о Менделе и менделизме с дарвинизмом. Примирить дарвинизм с менделизмом взялся Т.G.Dobzhansky⁸⁰, издав в 1937 г. книгу “Genetics and the Origin of Species”. Не так давно вышла статья, в которой в заголовке присутствует вопрос – Дарвин или Мендель является пионером генетики? [Liu, 2005]. Но наш ответ – Мендель!

Однако здесь нужно вспомнить еще и упоминавшегося выше родственника Дарвина, о котором такой известный историк науки как Д.Дж. де Солл Прайс говорил, что Гальтон «*по праву является основателем математической генетики*» [Прайс (Price), 1966]. Филипченко также считал, что Гальтон, как и Мендель заложили основы современной генетики [Филипченко (Filipchenko), 1925]. Действительно, Гальтон в своих исследованиях наследственности опирался на вариационно-статистические методы анализа наследуемых признаков, но для него объектом преимущественно

⁷⁸ Прочие научные интересы Менделя описаны в другой нашей статье [Салтыкова и др. (Saltykova et al.), 2023]

⁷⁹ В том же номере журнала есть статья других авторов [Byrne, Dahm, 2019], в которой подробно описан процесс открытия Мишером нуклеина

⁸⁰ по-русски пишется и произносится с буквой «р» - Добржанский

служил человек, а поставить на нем гибридологические методы, подобно Менделю, он не мог, и это сильно сказывалось на его выводах, в том числе ложных. И эта ситуация схожа с той, что сложилась при изучении нуклеиновых кислот, когда такой всемирно известный ученый как F. Levene, родившийся в Российской империи и после переезда в США опубликовавший множество работ, внес очень большой вклад в изучение нуклеотидов и их компонентов, но при этом даже несколько затормозил исследование этого биополимера, поскольку придерживался своей неверной тетрадной теории организации молекул ДНК, что подробно изложено нами ранее [Гарафутдинов, Чемерис (Garafutdinov, Chemeris), 2019].

Кстати, Гальтон, как и Мендель, родился в 1822 г., а «роднит» их еще и то, что оба имели широкие интересы, простиравшиеся у обоих, в том числе в метеорологию. Однако между ними есть непреодолимое различие, поскольку Мендель происходил из крестьянской семьи, а Гальтон был аристократ, среди предков которого имелись королевские особы и даже «наш» Ярослав Мудрый [Кольцов (Koltsov), 1922]. Из их происхождения происходило еще другое отличие в виде по сути «борьбы за существование» для Менделя в юности и «открытость чуть ли не всех дверей» для Гальтона. И в этой связи как раз интересен труд Гальтона 1869 г. “Hereditary Genius”, посвященный вопросу наследования гениальности. Согласно него, Мендель не укладывается в соответствующие рамки, тем более, что наука тогда (да и сейчас, только в другом разрезе) это удел, если не одних богатых, то, по крайней мере, не бедных. Все же мы бы поостереглись считать Гальтона одним из основателей науки генетики, тем более, что он даже больше известен как зачинатель такого спорного направления как «евгеника».

Что касается секвенирования полного генома Менделя, то, не желая даже близко ставить под сомнение точность полученных данных, считаем, что это, безусловно, очень важный результат. При этом еще можно вспомнить, что когда только обсуждался проект «Геном человека», то были предложения секвенировать геном Дарвина [Walsh, Marks, 1986], но в те годы это точно было не под силу. Однако и сейчас с секвенированием древней ДНК, в том числе из относительно недавних захоронений, не все обстоит так просто, поскольку этот природный биополимер не сохраняется неизменным, а подвергается различным модификациям и разрушениям. И это происходит довольно быстро. В этой связи у нас имеется своя точка зрения на этот счет, заключающаяся в том, что, поскольку подобные исследования не носят массовый характер, то в таких

случаях важна не скорость получения результатов⁸¹, а их высокая достоверность, достичь которую с помощью методов, рассчитанных на ферментативную амплификацию и массовое параллельное секвенирование, невозможно. Необходимо использовать мономолекулярное секвенирование, причем не нынешнее, а должны быть разработаны методы секвенирования еще более новых поколений, чему ранее мы уделили внимание в одной из своих статей [Чемерис и др. (Chemeris et al.), 2022]. Но пока таких нет, то приходится использовать существующие возможности или довольствоваться тем, что есть. И еще раз повторим – секвенирование полного генома Грегора Менделя – не просто важное, а знаковое событие. Как и само явление Миру этого великого человека – Грегора Менделя, в миру – Иоганна.

Литература

1. Баймиев Ал.Х., Кулуев А.Р., Матниязов Р.Т., Гарафутдинов Р.Р., Баймиев Ан.Х., Гималов Ф.Р., Чемерис Д.А., Кулуев Б.Р., Чемерис А.В. Разнообразии количественных оценок содержания ДНК в ядрах растений, их разброс, некоторые термины и понятия (геном, C-value, пангеном) // *Biomics*. 2022. Т.14(1). С.79-100. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2022-6
2. Бородин И.П. Очерки по вопросам оплодотворения в растительном царстве. I. // *Мир Божий*. 1903. № 4. С.257-272.
3. Бородин И.П. Очерки по вопросам оплодотворения в растительном царстве. II. // *Мир Божий*. 1903а. № 11. С.199-210.
4. Бородин И.П. Очерки по вопросам оплодотворения в растительном царстве. III. // *Мир Божий*. 1903б. №12. С.255-274.
5. Володин Б.П. Мендель (Vita aeterna) // М., Молодая гвардия. 1968. 258 С.
6. Гайсинович А.Е. Первое изложение работы Г. Менделя в России (И.Ф. Шмальгаузен, 1874) // *Бюлл. Московского общ-ва испытателей природы*. 1965. Т.70(4). С.22-24.
7. Гайсинович А.Е. Зарождение и развитие генетики // М. Наука. 1988. 424 С.
8. Гарафутдинов Р.Р., Чемерис А.В. «Российский след» в ранних исследованиях

⁸¹ С момента когда мир приступил к выполнению проекта секвенирования полного генома человека стоимость такого секвенирования (квазигапloidного) генома человека снизилась приблизительно в миллион раз и во столько же раз сократилось время на выполнение этой задачи [Зубов и др. (Zubov et al.), 2021].

- нуклеиновых кислот // *Biomics*. 2019. Т.11(3). С. 266-281. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2019-25
9. Геращенко Г.А., Гарафутдинов Р.Р., Баймиев Ан.Х., Кулуев Б.Р., Баймиев Ал.Х., Чемерис А.В. Два величайших открытия двух столетий - нуклеин и двойная спираль ДНК // *Biomics*. 2019. Т.11(3). С. 259-265. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2019-24
 10. Зубов В.В., Чемерис Д.А., Васильев Р.Г., Курочкин В.Е., Алексеев Я.И. Краткая история методов высокопроизводительного секвенирования нуклеиновых кислот // *Biomics*. 2021. Т.13(1). С. 27-46. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2021-4
 11. Кольцов Н.К. Генеалогия Ч.Дарвина и Ф.Гальтона // *Русский эвгенический журнал*. 1922. Т.1(1). С. 64-73. (перепечатка - *Природа*. 2012. №10. С.64-70)
 12. Кулуев Б.Р., Баймиев Ан.Х., Геращенко Г.А., Юнусбаев У.Б., Гарафутдинов Р.Р., Алексеев Я.И., Баймиев Ал.Х., Чемерис А.В. Сто лет гаплоидным геномам. Сейчас наступает время диплоидных // *Biomics*. 2020. Т.12(4). С. 411-434. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2020-33
 13. Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. М. 1935.
 14. Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. М. Наука. 1965.
 15. Прайс Д. Малая наука, большая наука // *Наука о науке*. М.: Прогресс. 1966. С.281-384.
 16. Новиков Ю.М. Грегор Мендель: мое время придет // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015. Т.19(1). С.7-12. doi: 10.18699/VJ15.001
 17. Салтыкова Е.С., Чемерис Д.А., Вершинина З.Р., Геращенко Г.А., Гималов Ф.Р., Чемерис А.В. Гений Грегор Мендель и иные научные интересы отца генетики, помимо скрещивания гороха // *Biomics*. 2023. Т.15(2). С.139-150. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2023-14
 18. Спирин А.С. (ред.) Фридрих Мишер. Труды по биохимии. М. 1985. 318 с.
 19. Станков С.С. Профессор Иван Дорофеевич Чистяков и его предшественники в Московском университете // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 1946. Т. 51(2). С. 99-109.
 20. Трапезов О.В. Мендель: подтверждение идеи бинарного кодирования признака методами статистической физики // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015. Т.19(1). С.27-38. Doi: 10.18699/VJ15.003
 21. Трапезов О.В. Поворотный момент в науке о живом: установление законов наследственности // *Философия науки*. 2015. №66. С.113-136. DOI: 10.15372/PS20150308
 22. Филипченко Ю.А. Френсис Гальтон и Грегор Мендель. Серия: Биографическая библиотека. М., Государственное издательство. 1925. 86 С.
 23. Фролов И.Т., Пастушный С.А. Мендель, менделизм и диалектика // *М. Мысль*. 1972. 230 С.
 24. Чемерис А.В., Аминов Ф.Г., Гарафутдинов Р.Р., Анисимов В.А., Сагитов А.М., Хуснутдинова Э.К., Сахабутдинова А.Р., Чемерис Д.А., Михайленко К.И. ДНК-криминалистика. М.: Наука. 2022. 466 С.
 25. Чемерис А.В., Гарафутдинов Р.Р., Сахабутдинова А.Р., Морозов Р.А., Матниязов Р.Т., Геращенко Г.А., Кулуев Б.Р., Баймиев Ан.Х., Баймиев Ал. Х., Чемерис Д.А. Скрещивались ли неандертальцы массово с кроманьонцами? (С палеодилетантской точки зрения, но с учетом данных полногеномного секвенирования образцов современной и древней ДНК, а также на основе знаний используемых для этого технологий) // *Biomics*. 2022. Т.14(2). С.156-179. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2022-12
 26. Шмальгаузен И.Ф. О растительных помесях : Наблюдения из Петербург. флоры : Дис. И. Шмальгаузена, представл. в Физ.-мат. фак. С.-Петербур. ун-та для получения степ. магистра ботаники. - Санкт-Петербург : тип. В. Демакова, 1874. 113 С.
 27. Armstead I, Donnison I, Aubry S, Harper J, Hörtensteiner S, James C, Mani J, Moffet M, Ougham H, Roberts L, Thomas A, Weeden N, Thomas H, King I. Cross-species identification of Mendel's I locus. *Science*. 2007. V.315(5808). P.73. doi: 10.1126/science.1132912
 28. Bailey L.H. Cross-breeding and hybridizing. The philosophy of the crossing of plants considered with reference to their improvement under cultivation // *New York*. 1892. 44 P.
 29. Bateson W. Hybridisation and cross-breeding as a method of scientific investigation // *Journal of the Royal Horticultural Society*. 1900. V. 24. P.59-66.
 30. Bateson W. Mendel's principles of heredity. A defense with a translation of Mendel's original papers on hybridisation. Cambridge University Press. 1902. 212 P.
 31. Berry A, Browne J. Mendel and Darwin // *Proc Natl Acad Sci USA*. 2022. V.119(30). e2122144119. doi: 10.1073/pnas.2122144119
 32. Bhattacharyya MK, Smith AM, Ellis TH, Hedley C, Martin C. The wrinkled-seed character of pea described by Mendel is caused by a transposon-like insertion in a gene encoding starch-branching enzyme // *Cell*. 1990. V.60(1). P.115-122. doi: 10.1016/0092-8674(90)90721-p
 33. Byrne J., Dahm R. Friedrich Miescher and the 150th anniversary of the discovery of DNA. *Biomics*. 2019. V.11(3). P. 249-258. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2019-23

34. Chocholová E., Drozdová E., Fialová D. et al., Metagenomic and proteomic analysis of dental calculus of abbot Gregor Johann Mendel *Folia Mendeliana*. 2022. V.58(1). P.57-61.
35. Correns C. Untersuchungen über die Xenien bei Zea Mays // *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*. 1899. V.17(10). P. 410-417.
36. Correns C. G.Mendel's Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde // *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*. 1900. V.18. P.158-168.
37. Correns C. Gregor Mendels "Versuche über pflanzenhybriden und die Bestätigung ihrer Ergebnis durch die neuesten Untersuchungen // *Bot. Zeitung*. 1900a. No. 15. P.229-238.
38. Correns C. Gregor Mendels briefe an Carl Nägeli 1866 – 1873 // 1905. 79 P.
39. de Vries H. Hybridising of monstrosities // *Journal of the Royal Horticultural Society*. 1900. P.69-75.
40. de Vries H. On the use of transparent parchment paper bags for artificial fertilization // *Journal of the Royal Horticultural Society*. 1900. P.266-268.
41. de Vries H. Sur la loi de disjonction des hybrides // *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de l'Academie des Sciences*. 1900. V.130. P.845-847.
42. de Vries H. Das Spaltungsgesetz der Bastarde. // *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 1900. V.18. P.83-90.
43. de Vries H. Ueber erbungleiche Kreuzungen// *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 1900. V.18. P.435-441.
44. Dolezel J, Greilhuber J. Nuclear genome size: are we getting closer? *Cytometry A*. 2010 Jul;77(7):635-42. doi: 10.1002/cyto.a.20915
45. Drozdová E., Fialová D., Chocholová E. et al. Body remains of abbot Gregor Johann Mendel // *Folia Mendeliana*. 2022. V.58(1). P.37-54.
46. Eichling C.W. I talked with Mendel // *Journal of Heredity*. 1942. V.33(7). P.243-246. doi: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a105181
47. Ellis THN, van Dijk PJ. Mendel's terminology and notation reveal his understanding of genetics // *Hereditas*. 2023. V.160(1). P.16. doi: 10.1186/s41065-023-00276-x
48. Ellis THN, Hofer JMI, Swain MT, van Dijk PJ. Mendel's pea crosses: varieties, traits and statistics // *Hereditas*. 2019. V.156. P.33. doi: 10.1186/s41065-019-0111-y
49. Ellis TH, Hofer JM, Timmerman-Vaughan GM, Coyne CJ, Hellens RP. Mendel, 150 years on // *Trends Plant Sci*. 2011. V.16(11). P.590-596. doi: 10.1016/j.tplants.2011.06.006
50. Fairbanks DJ. Demystifying the mythical Mendel: a biographical review // *Heredity (Edinb)*. 2022. V.129(1). P.4-11. doi: 10.1038/s41437-022-00526-0
51. Fairbanks DJ, Abbott S. Darwin's Influence on Mendel: Evidence from a New Translation of Mendel's Paper // *Genetics*. 2016. V.204(2). P.401-405. doi: 10.1534/genetics.116.194613
52. Fialová D., Drozdová E., Chocholová E et al. Mutidisciplinary approach to identification of Gregor Johann Mendel's skeletal remains // *Folia Mendeliana*. 2022. V.58(1). P.29-36.
53. Fisher R.A. Has Mendel's work been rediscovered? // *Annals of Science*. 1936. V.1(2). P. 115-137. DOI: 10.1080/00033793600200111
54. Galton D. Did Darwin read Mendel? *Q. J. Med*. 2009. V.102(8). P.587-589. doi: 10.1093/qjmed/hcp024
55. Gedda L. Novant'anni delle leggi mendeliane, 1865-1955. Rome. 1956. 494 P.
56. Gedda L., Parisi P. Editorial: Gregor Mendel and twins // *Twin Research and Human Genetics*. 1985. V.34(3-4). P. 121-124. doi: 10.1017/S0001566000004645
57. Gustafsson A. The life of Gregor Johann Mendel--tragic or not? // *Hereditas*. 1969. V.62(1). P.239-258. doi: 10.1111/j.1601-5223.1969.tb02232.x
58. Hanson H.C. The Mendel tradition in Brno, Czechoslovakia // *Agricultural History*. 1948. V.22(3). P.205-208.
59. Hartl DL. Gregor Johann Mendel: From peasant to priest, pedagogue, and prelate // *Proc Natl Acad Sci USA*. 2022. V.119(30). e2121953119. doi: 10.1073/pnas.2121953119
60. Hartl D.L., Orel V. What did Gregor Mendel think he discovered? // *Genetics*. 1992. V.131(2). P.245-253. doi: 10.1093/genetics/131.2.245
61. Hellens RP, Moreau C, Lin-Wang K, Schwinn KE, Thomson SJ, Fiers MW, Frew TJ, Murray SR, Hofer JM, Jacobs JM, Davies KM, Allan AC, Bendahmane A, Coyne CJ, Timmerman-Vaughan GM, Ellis TH. Identification of Mendel's white flower character // *PLoS One*. 2010 Oct 11;5(10):e13230. doi: 10.1371/journal.pone.0013230
62. Henig R.M. The Monk in the Garden. The Lost and Found Genius of Gregor Mendel, the Father of Genetics. 2000. 280 P.
63. Iltis A. Gregor Mendel's autobiography // *J. Hered.* 1954. V.45(5). P. 231-234. doi: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a106480
64. Iltis H. Gregor Mendels Leben. Springer, Berlin, Heidelberg. 1924. 197 P. doi: 10.1007/978-3-662-36954-8_1
65. Iltis H. Gregor Mendel and His Work // *Scientific Monthly*. 1943. V. 56(5). P. 414-423.
66. Jackson B.D. Guide to the literature of botany; being a classified selection of botanical works, including nearly 6000 titles not given in Pritzel's 'Thesaurus'. London. 1881. 577 P.

67. Kennedy SR, Schmitt MW, Fox EJ, Kohn BF, Salk JJ, Ahn EH, Prindle MJ, Kuong KJ, Shen JC, Risques RA, Loeb LA. Detecting ultralow-frequency mutations by Duplex Sequencing // *Nat Protoc.* 2014. V.9(11). P.2586-2606. doi: 10.1038/nprot.2014.170
68. Klein J., Klein N. Solitude of a Humble Genius - Gregor Johann Mendel: Volume 1. Formative Years // Springer. 2013. 407 P. doi: 10.1007/978-3-642-35254-6
69. Kreplak J, Madoui MA, Cápál P. et al. A reference genome for pea provides insight into legume genome evolution // *Nat Genet.* 2019. V.51(9). P.1411-1422. doi: 10.1038/s41588-019-0480-1
70. Larsson B. Mendel citerad i svensk text 1872 // *Botaniska Notiser.* 1915. P.35-38.
71. Laxton T. Observations on the variations effected by crossing in the color and character of the seed of peas // Report of the International Horticultural Exhibition and Botanical Congress. 1866. P. 156.
72. Laxton T. Notes on some changes and variations in the offspring of cross-fertilized peas // *Journal of the Royal Horticultural Society.* 1872. V.3. P.10-14.
73. Lester DR, Ross JJ, Davies PJ, Reid JB. Mendel's stem length gene (Le) encodes a gibberellin 3 beta-hydroxylase // *Plant Cell.* 1997. V.9(8). P.1435-1443. doi: 10.1105/tpc.9.8.1435
74. Liu Y. Darwin and Mendel: who was the pioneer of genetics? // *Rivista di Biologia.* 2005. V.98(2). P.305-322.
75. Lujie Y., Zha F., Sekerak J., Zhao X., Han J., Sun K., Zhang H. On the bicentennial of Mendel's birth, attempting to recover Mendel's inheritance principles with Mendel's eyes // *Folia Mendeliana.* 2022. V.58(2). P.79-90.
76. Martin DN, Proebsting WM, Hedden P. Mendel's dwarfing gene: cDNAs from the Le alleles and function of the expressed proteins // *Proc Natl Acad Sci USA.* 1997. V.94(16). P.8907-8911. doi: 10.1073/pnas.94.16.8907
77. Matalová A., Matalová E. Gregor Mendel – The Scientist. Based on Primary Sources 1822-1884. Springer. 2022. 304 P. doi: 10.1007/978-3-030-98923-1
78. Mendel G. Versuche über Pflanzen-Hybriden. Verhandlungen des Naturforschenden Vereins zu Brünn. 1866. V.4. P. 3-47
79. Mendel G., 1870. Ueber einige aus künstlicher Befruchtung gewonnenen Hieracium-Bastarde. Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn 8: 26-31.
80. Mendel G. Gregor Mendel's letters to Carl Nägeli, 1866-1873 // *Genetics.* 1950. V.35. P.1-29.
81. Mielewicz M., Francis D.P., Studer B., Simunek M.V., Hossfeld U. Die Rezeption von Gregor Mendels Hybridisierungsversuchen im 19. Jahrhundert – Eine bio-bibliographische Studie // *Nova Acta Leopoldina NF.* 2017. No. 413. P. 83 –134.
82. Monaghan F, Corcos A. Chi-square and Mendel's experiments: where's the bias? // *J Hered.* 1985. V.76(4). P.307-309. doi: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a110099
83. Monaghan FV, Corcos AF. Reexamination of the fate of Mendel's paper // *J Hered.* 1987. V.78(2). P.116-118. doi: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a110328
84. Mulvihill J., Carda J., Macek M., Genuardi M., Easter C., Fairbanks D., Lindee M.S., Adam V., Dostál O., Sekerák J., Křížová B., Pospíšilová Š. eP434: Celebrating and commemorating the 2022 bicentennial of Mendel's birth, the exhumation of Mendel's body for archeologic, anthropologic, and genomic research // *Genet. Med.* 2022. V.24(3). Suppl. S271-S272. doi: 10.1016/j.gim.2022.01.468
85. Nivet C. Une maladie énigmatique dans la vie de Gregor Mendel // *Med. Sci. (Paris).* 2004. V.20(11). P.1050-1053. doi: 10.1051/medsci/200420111050
86. Olby R., Gautrey P. Eleven references to Mendel before 1900 // *Annals of Science.* 1968. V.24(1). P. 7-20. DOI: 10.1080/00033796800200021
87. Orel V. Gregor Mendel: The first geneticist. Oxford University Press. 1996. 376 P.
88. Orel V. The enigma of hybrid constancy in Mendel's Pisum paper perceived by Albert Blomberg in 1872 // *Hereditas.* 1973. V.73(1). P. 41-43. doi: 10.1111/j.1601-5223.1973.tb01065.x
89. Ostensfeld C.H., Raunkier C. Kastreringsforsog med Hieracium og andre Cichoriee // *Botanisk tidsskrift.* 1903. V.25. P.409-413.
90. Pardy F., Hynst J., Fialová D., Brzobohatá K., Hejtmánek L., Pospishilová S. Reconstructing the genome of Gregor Johann Mendel using state-of-the-art molecular and bioinformatics tools // *Folia Mendeliana.* 2022. V.58(1). P.53-60. .
91. Punnett R. An Early Reference to Mendel's Work // *Nature.* 1925. V. 116. P. 606. doi: 10.1038/116606a0
92. Reid JB, Ross JJ. Mendel's genes: toward a full molecular characterization // *Genetics.* 2011. V.189(1). P.3-10. doi: 10.1534/genetics.111.132118
93. Richter FC. Remembering Johann Gregor Mendel: a human, a Catholic priest, an Augustinian monk, and abbot // *Mol Genet Genomic Med.* 2015. V.3(6). P.483-485. doi: 10.1002/mgg3.186
94. Richter O. Johann Gregor Mendel wie er wirklich war. Neue Beiträge zur Biographie des berühmten Biologen aus Brünn's Archiven. Brünn. 1943. 263 P.
95. Roberts H.F. Plant hybridization before Mendel // Princeton, Princeton University Press, 1929. 374 P. doi: 10.5962/bhl.title.4517
96. Rolfe A. Hybridisation viewed from the standpoint of systematic botany// *Journal of the Royal Horticultural Society.* 1900. V. 24. P.181-202.
97. Sato Y, Morita R, Nishimura M, Yamaguchi H, Kusaba M. Mendel's green cotyledon gene encodes a

- positive regulator of the chlorophyll-degrading pathway // *Proc Natl Acad Sci USA*. 2007. V.104(35). P.14169-14174. doi: 10.1073/pnas.0705521104
98. Sekerák J. Mendel's date of birth // *Folia Mendeliana*. 2022. V.58(1). P.63-75.
99. Shirasawa K, Sasaki K, Hirakawa H, Isobe S. Genomic region associated with pod color variation in pea (*Pisum sativum*) // *G3 (Bethesda)*. 2021. V.11(5). jkab081. doi: 10.1093/g3journal/jkab081
100. Simunek M.V., Hossfeld U. Mendel's manuscript of "Versuch über Pflanzenhybriden": The (never) ending story // *Research Project DFG HO-2143/8-1, 8-2*. 2010.
101. Soudek D. Gregor Mendel and the people around him (commemorative of the centennial of Mendel's death) // *Am J Hum Genet*. 1984. V.36(3). P.495-498.
102. Sussmilch FC, Ross JJ, Reid JB. Mendel: From genes to genome. *Plant Physiol*. 2022 Nov 28;190(4):2103-2114. doi: 10.1093/plphys/kiac424
103. Sutton W.S. The chromosomes in heredity // *Biol. Bull.* 1903. V.4. P.231-251.
104. Szybalski W. Professor Alexandr Zawadzki of Lvov university – Gregor Mendel's mentor and inspirer // *Biopolymers and Cells*. 2010. V.26(2). P.83-86.
105. Tchistiakoff I. Matériaux pour servir à l'histoire de la cellule végétale. Memoire 1—3. // *Nuovo giornale botanico Italiano*. 1874. V.6. P. 70—93, 209—243, 257—319.
106. Tschermak E. Über künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum* // *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 1900. V.18. P. 232-239.
107. van Dijk PJ, Ellis TH. The Full Breadth of Mendel's Genetics // *Genetics*. 2016. V.204(4). P.1327-1336. doi: 10.1534/genetics.116.196626
108. van Dijk P.J., Ellis T.H.N. Mendel's journey to Paris and London: Content and significance for the origin of genetics // *Folia Mendeliana*. 2020. V.56(1-2). P.5-33.
109. van Dijk P.J., Ellis T.H.N. From Gregor Mendel's 1865-lectures to his 1866-masterpiece // *Folia Mendeliana*. 2022. V.58(1). P.77-98.
110. van Dijk PJ, Jessop AP, Ellis THN. How did Mendel arrive at his discoveries? // *Nat Genet*. 2022. V.54(7). P.926-933. doi: 10.1038/s41588-022-01109-9
111. Vorzimmer P.J. Darwin and Mendel: The Historical Connection // *Isis*. 1968. V. 59(1). P. 77-82.
112. Walsh J.B., Marks J. Sequencing the human genome // *Nature*. 1986. V.322. P. 590. doi: 10.1038/322590a0
113. Weiling F.F. C.Napp und J.G.Mendel Ein Beitrag zur Vorgeschichte der Mendelschen Versuche // *Theoret. Appl. Genetics*. 1968. V. 38. P. 144–148. doi: 10.1007/BF00933809
114. Weiling F. What about R.A. Fisher's statement of the "too good" data of J.G. Mendel's *Pisum* paper? // *J Hered.* 1986. V.77(4). P.281-283. doi: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a110239
115. Weiling F. Historical study: Johann Gregor Mendel 1822-1884 // *Am J Med Genet*. 1991. V.40(1). P.1-25; discussion 26. doi: 10.1002/ajmg.1320400103
116. White O.E. Studies of Inheritance in *Pisum*. II. The Present State of Knowledge of Heredity and Variation in Peas // *Proceedings of the American Philosophical Society*. 1917. V.56(7). P.487-588.
117. Williams G. Unravelling the Double Helix: The Lost Heroes of DNA. Wiedeneld & Nicolson. London. 2019. 494 P.
118. Winkler H. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. 1920. Jena: Gustav Fischer Verlag. 250 s.
119. Yang T, Liu R, Luo Y et al. Improved pea reference genome and pan-genome highlight genomic features and evolutionary characteristics // *Nat Genet*. 2022. V.54(10). P.1553-1563. doi: 10.1038/s41588-022-01172-2
120. Zhang H, Zhao X, Zhao F, Han J, Sun K. Mendel's controlled pollination experiments in *Mirabilis jalapa* confirmed his discovery of the gamete theory of inheritance in *Pisum* // *Hereditas*. 2022. V.159(1). P.19. doi: 10.1186/s41065-022-00232-1
121. Zorin EA, Kliukova MS, Afonin AM, Gribchenko ES, Gordon ML, Sulima AS, Zhernakov AI, Kulaeva OA, Romanyuk DA, Kusakin PG, Tsyganova AV, Tsyganov VE, Tikhonovich IA, Zhukov VA. A variable gene family encoding nodule-specific cysteine-rich peptides in pea (*Pisum sativum* L.). *Front Plant Sci*. 2022 Sep 14;13:884726. doi: 10.3389/fpls.2022.884726

References

1. Armstead I, Donnison I, Aubry S, Harper J, Hörtensteiner S, James C, Mani J, Moffet M, Ougham H, Roberts L, Thomas A, Weeden N, Thomas H, King I. Cross-species identification of Mendel's I locus. *Science*. 2007. V.315(5808). P.73. doi: 10.1126/science.1132912
2. Bailey L.H. Cross-breeding and hybridizing. The philosophy of the crossing of plants considered with reference to their improvement under cultivation // *New York*. 1892. 44 P.
3. Bateson W. Hybridisation and cross-breeding as a method of scientific investigation // *Journal of the Royal Horticultural Society*. 1900. V. 24. P.59-66.
4. Bateson W. Mendel's principles of heredity. A defense with a translation of Mendel's original papers on hybridisation. Cambridge University Press. 1902. 212 P.
5. Baymiev Al.Kh., Kuluev A.R., Matniyazov R.T., Garafutdinov R.R., Bayimiev An.Kh., Gimalov F.R., Chemeris D.A., Kuluev B.R., Chemeris A.V. The variety of quantitative estimates of the DNA content in plant nuclei and their dispersion, some terms and concepts (genome, C-value, pangenome). *Biomics*. 2022. V.14(1).

- P. 79-100. doi: 10.31301/2221-6197.bmcs.2022-6 (In Russian)
6. Berry A, Browne J. Mendel and Darwin // Proc Natl Acad Sci USA. 2022. V.119(30). e2122144119. doi: 10.1073/pnas.2122144119
 7. Bhattacharyya MK, Smith AM, Ellis TH, Hedley C, Martin C. The wrinkled-seed character of pea described by Mendel is caused by a transposon-like insertion in a gene encoding starch-branching enzyme // Cell. 1990. V.60(1). P.115-122. doi: 10.1016/0092-8674(90)90721-p
 8. Borodin I.P. Ocherki po voprosam oplodotvorenija v rastitel'nom carstve. I. // Mir Bozhij. 1903. № 4. S.257-272. [Essays on fertilization in the vegetable kingdom. I.] (In Russian)
 9. Borodin I.P. Ocherki po voprosam oplodotvorenija v rastitel'nom carstve. II. // Mir Bozhij. 1903a. № 11. S.199-210. [Essays on fertilization in the vegetable kingdom. II.] (In Russian)
 10. Borodin I.P. Ocherki po voprosam oplodotvorenija v rastitel'nom carstve. III. // Mir Bozhij. 1903b. № 12. S.255-274. [Essays on fertilization in the vegetable kingdom. III.] (In Russian)
 11. Byrne J., Dahm R. Friedrich Miescher and the 150th anniversary of the discovery of DNA. *Biomics*. 2019. V.11(3). P. 249-258. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2019-23
 12. Chemeris A.V., Aminev F.G., Garafutdinov R.R., Anisimov V.A., Sagitov A.M., Khusnutdinova E.K., Sakhabutdinova A.R., Chemeris D.A., Mihaylenko K.I. DNK-kriminalistika. M.: Nauka. 2022. 466 S. [DNA criminalistics] (In Russian)
 13. Chemeris A.V., Garafutdinov R.R., Sakhabutdinova A.R., Morozov R.A., Matniyazov R.T., Gerashchenkov G.A., Kuluev B.R., Baymiev An.Kh., Baymiev Al.Kh., Chemeris D.A. Did Neanderthals interbreed *en masse* with Cro-Magnons? (*From a paleodilettantish point of view but taking into account the data of whole genome sequencing of modern and ancient DNA specimens as well as knowledge of the technologies used for this*). *Biomics*. 2022. V.14(1). P. 156-179. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2022-12 (In Russian)
 14. Chocholová E., Drozdová E., Fialová D. et al., Metagenomic and proteomic analysis of dental calculus of abbot Gregor Johann Mendel *Folia Mendeliana*. 2022. V.58(1). P.57-61.
 15. Correns C. Untersuchungen über die Xenien bei Zea Mays // Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. 1899. V.17(10). P. 410-417.
 16. Correns C. G.Mendel's Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde // Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. 1900. V.18. P.158-168.
 17. Correns C. Gregor Mendels "Versuche über pflanzenhybriden und die Bestätigung ihrer Ergebnis durch die neuesten Untersuchungen // Bot. Zeitung. 1900a. No. 15. P.229-238.
 18. Correns C. Gregor Mendels briefe an Carl Nägeli 1866 – 1873 // 1905. 79 P.
 19. de Vries H. Hybridising of monstrosities // Journal of the Royal Horticultural Society. 1900. P.69-75.
 20. de Vries H. On the use of transparent parchment paper bags for artificial fertilization // Journal of the Royal Horticultural Society. 1900. P.266-268.
 21. de Vries H. Sur la loi de disjonction des hybrides // Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de l'Academie des Sciences. 1900. V.130. P.845-847.
 22. de Vries H. Das Spaltungsgesetz der Bastarde. // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1900. V.18. P.83-90.
 23. de Vries H. Ueber erbungleiche Kreuzungen// Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1900. V.18. P.435-441.
 24. Dolezel J, Greilhuber J. Nuclear genome size: are we getting closer? *Cytometry A*. 2010 Jul;77(7):635-42. doi: 10.1002/cyto.a.20915
 25. Drozdová E., Fialová D., Chocholová E. et al. Body remains of abbot Gregor Johann Mendel // *Folia Mendeliana*. 2022. V.58(1). P.37-54.
 26. Eichling C.W. I talked with Mendel // *Journal of Heredity*. 1942. V.33(7). P.243–246. doi: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a105181
 27. Ellis THN, van Dijk PJ. Mendel's terminology and notation reveal his understanding of genetics // *Hereditas*. 2023. V.160(1). P.16. doi: 10.1186/s41065-023-00276-x
 28. Ellis THN, Hofer JMI, Swain MT, van Dijk PJ. Mendel's pea crosses: varieties, traits and statistics // *Hereditas*. 2019. V.156. P.33. doi: 10.1186/s41065-019-0111-y
 29. Ellis TH, Hofer JM, Timmerman-Vaughan GM, Coyne CJ, Hellens RP. Mendel, 150 years on // *Trends Plant Sci*. 2011. V.16(11). P.590-596. doi: 10.1016/j.tplants.2011.06.006
 30. Fairbanks DJ. Demystifying the mythical Mendel: a biographical review // *Heredity (Edinb)*. 2022. V.129(1). P.4-11. doi: 10.1038/s41437-022-00526-0
 31. Fairbanks DJ, Abbott S. Darwin's Influence on Mendel: Evidence from a New Translation of Mendel's Paper // *Genetics*. 2016. V.204(2). P.401-405. doi: 10.1534/genetics.116.194613
 32. Fialová D., Drozdová E., Chocholová E et al. Mutidisciplinary approach to identification of Gregor Johann Mendel's skeletal remains // *Folia Mendeliana*. 2022. V.58(1). P.29-36.
 33. Filipchenko Ju.A. Frensis Gal'ton i Gregor Mendel'. Serija: Biograficheskaia biblioteka. M., Gosudarstvennoe izdatel'stvo. 1925. 86 S. [Francis

- Galton and Gregor Mendel. Series: Biographical Library] (In Russian)
34. Fisher R.A. Has Mendel's work been rediscovered? // *Annals of Science*. 1936. V.1(2). P. 115-137. DOI: 10.1080/00033793600200111
 35. Frolov I.T., Pastushnyj S.A. Mendel', mendelizm i dialektika // *M. Mysl'*. 1972. 230 S. [Mendel, mendelism and dialectics] (In Russian)
 36. Gaissinovich A.E. Pervoe izlozhenie raboty G. Mendelja v Rossii (I.F. Shmal'gauzen, 1874) // *Bjull. Moskovskogo obshh-va ispytatelej prirody*. 1965. T.70(4). S.22-24. [The first exposition of G. Mendel's work in Russia (I.F. Schmalhausen, 1874)] (In Russian)
 37. Gaisinovich A.E. Zarozhdenie i razvitie genetiki // *M. Nauka*. 1988. 424 S. [The origin and development of genetics] (In Russian)
 38. Galton D. Did Darwin read Mendel? *Q. J. Med.* 2009. V.102(8). P.587-589. doi: 10.1093/qjmed/hcp024
 39. Garafutdinov R.R., Chemeris A.V. "Russian traces" in early nucleic acids research. *Biomics*. 2019. V.11(3). P. 266-281. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2019-25 (In Russian)
 40. Gedda L. Novant'anni delle leggi mendeliane, 1865-1955. Rome. 1956. 494 P.
 41. Gedda L., Parisi P. Editorial: Gregor Mendel and twins // *Twin Research and Human Genetics*. 1985. V.34(3-4). P. 121-124. doi: 10.1017/S0001566000004645
 42. Gerashchenkov G.A., Garafutdinov R.R., Baymiev An.Kh., Kuluev B.R., Baymiev Al.Kh., Chemeris A.V. The two greatest discoveries of two centuries - the nuclein and the double helix of DNA. *Biomics*. 2019. V.11(3). P. 259-265. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2019-24 (In Russian)
 43. Gustafsson A. The life of Gregor Johann Mendel--tragic or not? // *Hereditas*. 1969. V.62(1). P.239-258. doi: 10.1111/j.1601-5223.1969.tb02232.x
 44. Hanson H.C. The Mendel tradition in Brno, Czechoslovakia // *Agricultural History*. 1948. V.22(3). P.205-208.
 45. Hartl DL. Gregor Johann Mendel: From peasant to priest, pedagogue, and prelate // *Proc Natl Acad Sci USA*. 2022. V.119(30). e2121953119. doi: 10.1073/pnas.2121953119
 46. Hartl D.L., Orel V. What did Gregor Mendel think he discovered? // *Genetics*. 1992. V.131(2). P.245-253. doi: 10.1093/genetics/131.2.245
 47. Hellens RP, Moreau C, Lin-Wang K, Schwinn KE, Thomson SJ, Fiers MW, Frew TJ, Murray SR, Hofer JM, Jacobs JM, Davies KM, Allan AC, Bendahmane A, Coyne CJ, Timmerman-Vaughan GM, Ellis TH. Identification of Mendel's white flower character // *PLoS One*. 2010 Oct 11;5(10):e13230. doi: 10.1371/journal.pone.0013230
 48. Henig R.M. The Monk in the Garden. The Lost and Found Genius of Gregor Mendel, the Father of Genetics. 2000. 280 P.
 49. Iltis A. Gregor Mendel's autobiography // *J. Hered.* 1954. V.45(5). P. 231-234. doi: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a106480
 50. Iltis H. Gregor Mendels Leben. Springer, Berlin, Heidelberg. 1924. 197 P. doi: 10.1007/978-3-662-36954-8_1
 51. Iltis H. Gregor Mendel and His Work // *Scientific Monthly*. 1943. V. 56(5). P. 414-423.
 52. Jackson B.D. Guide to the literature of botany; being a classified selection of botanical works, including nearly 6000 titles not given in Pritzel's 'Thesaurus'. London. 1881. 577 P.
 53. Kennedy SR, Schmitt MW, Fox EJ, Kohn BF, Salk JJ, Ahn EH, Prindle MJ, Kuong KJ, Shen JC, Risques RA, Loeb LA. Detecting ultralow-frequency mutations by Duplex Sequencing // *Nat Protoc*. 2014. V.9(11). P.2586-2606. doi: 10.1038/nprot.2014.170
 54. Klein J., Klein N. Solitude of a Humble Genius - Gregor Johann Mendel: Volume 1. Formative Years // Springer. 2013. 407 P. doi: 10.1007/978-3-642-35254-6
 55. Koltsov N.K. Genealogija Ch.Darvina i F.Gal'tona // *Russkij evgenicheskij zhurnal*. 1922. T.1(1). S. 64-73. (reprint - *Priroda*. 2012. №10. S.64-70) [Genealogy of Ch.Darwin and F.Galton] (In Russian)
 56. Kreplak J, Madoui MA, Cápál P. et al. A reference genome for pea provides insight into legume genome evolution // *Nat Genet*. 2019. V.51(9). P.1411-1422. doi: 10.1038/s41588-019-0480-1
 57. Kuluev B.R., Baymiev An.Kh., Gerashchenkov G.A., Yunusbaev U.B., Garafutdinov R.R., Alekseev Ya.I., Baymiev Al.Kh., Chemeris A.V. One hundred years of haploid genomes. Now time comes for diploid genomes. *Biomics*. 2020. Vol. 12(4). P. 411-434. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2020-33 (In Russian)
 58. Larsson B. Mendel citerad i svensk text 1872 // *Botaniska Notiser*. 1915. P.35-38.
 59. Laxton T. Observations on the variations effected by crossing in the color and character of the seed of peas // *Report of the International Horticultural Exhibition and Botanical Congress*. 1866. P. 156.
 60. Laxton T. Notes on some changes and variations in the offspring of cross-fertilized peas // *Journal of the Royal Horticultural Society*. 1872. V.3. P.10-14.
 61. Lester DR, Ross JJ, Davies PJ, Reid JB. Mendel's stem length gene (*Le*) encodes a gibberellin 3 beta-hydroxylase // *Plant Cell*. 1997. V.9(8). P.1435-1443. doi: 10.1105/tpc.9.8.1435
 62. Liu Y. Darwin and Mendel: who was the pioneer of genetics? // *Rivista di Biologia*. 2005. V.98(2). P.305-322.
 63. Lujie Y., Zha F., Sekerak J., Zhao X., Han J., Sun K., Zhang H. On the bicentennial of Mendel's birth,

- attempting to recover Mendel's inheritance principles with Mendel's eyes // *Folia Mendeliana*. 2022. V.58(2). P.79-90.
64. Martin DN, Proebsting WM, Hedden P. Mendel's dwarfing gene: cDNAs from the Le alleles and function of the expressed proteins // *Proc Natl Acad Sci USA*. 1997. V.94(16). P.8907-8911. doi: 10.1073/pnas.94.16.8907
65. Matalová A., Matalová E. Gregor Mendel – The Scientist. Based on Primary Sources 1822-1884. Springer. 2022. 304 P. doi: 10.1007/978-3-030-98923-1
66. Mendel G. Versuche über Pflanzen-Hybriden. Verhandlungen des Naturforschenden Vereins zu Brünn. 1866. V.4. P. 3-47
67. Mendel G., 1870. Ueber einige aus künstlicher Befruchtung gewonnenen Hieracium-Bastarde. Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn 8: 26–31.
68. Mendel G. Gregor Mendel's letters to Carl Nägeli, 1866-1873 // *Genetics*. 1950. V.35. P.1-29.
69. Mendel G. Opyty nad rastitel'nymi gibridami. M. 1935. [Experiments on plant hybrids] (In Russian)
70. Mendel G. Opyty nad rastitel'nymi gibridami. M. 1965. [Experiments on plant hybrids] (In Russian)
71. Mielewczik M., Francis D.P., Studer B., Simunek M.V., Hossfeld U. Die Rezeption von Gregor Mendels Hybridisierungsversuchen im 19. Jahrhundert – Eine bio-bibliographische Studie // *Nova Acta Leopoldina NF*. 2017. No. 413. P. 83 –134.
72. Monaghan F, Corcos A. Chi-square and Mendel's experiments: where's the bias? // *J Hered*. 1985. V.76(4). P.307-309. doi: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a110099
73. Monaghan FV, Corcos AF. Reexamination of the fate of Mendel's paper // *J Hered*. 1987. V.78(2). P.116-118. doi: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a110328
74. Mulvihill J., Carda J., Macek M., Genuardi M., Easter C., Fairbanks D., Lindee M.S., Adam V., Dostál O., Sekerák J., Křížová B., Pospíšilová Š. eP434: Celebrating and commemorating the 2022 bicentennial of Mendel's birth, the exhumation of Mendel's body for archeologic, anthropologic, and genomic research // *Genet. Med*. 2022. V.24(3). Suppl. S271-S272. doi: 10.1016/j.gim.2022.01.468
75. Nivet C. Une maladie énigmatique dans la vie de Gregor Mendel // *Med. Sci. (Paris)*. 2004. V.20(11). P.1050-1053. doi: 10.1051/medsci/200420111050
76. Novikov Yu.M. Gregor Mendel: my time will come. *Vavilovskii Zhurnal. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2015;19(1):7-12. DoI 10.18699/VJ15.001
77. Olby R., Gautrey P. Eleven references to Mendel before 1900 // *Annals of Science*. 1968. V.24(1). P. 7-20. DOI: 10.1080/00033796800200021
78. Orel V. Gregor Mendel: The first geneticist. Oxford University Press. 1996. 376 P.
79. Orel V. The enigma of hybrid constancy in Mendel's *Pisum* paper perceived by Albert Blomberg in 1872 // *Hereditas*. 1973. V.73(1). P. 41-43. doi: 10.1111/j.1601-5223.1973.tb01065.x
80. Ostensfeld C.H., Raunkier C. Kastreringsforsog med Hieracium og andre Cichoriee // *Botanisk tidsskrift*. 1903. V.25. P.409-413.
81. Pardy F., Hynst J., Fialová D., Brzobohatá K., Hejtmánek L., Pospishilová S. Reconstructing the genome of Gregor Johann Mendel using state-of-the-art molecular and bioinformatics tools // *Folia Mendeliana*. 2022. V.58(1). P.53-60. .
82. Price D. Malaja nauka, bol'shaja nauka // *Nauka o nauke. M.: Progress*. 1966. S.281-384. [Small science, big science] (In Russian)
83. Punnett R. An Early Reference to Mendel's Work // *Nature*. 1925. V. 116. P. 606. doi: 10.1038/116606a0
84. Reid JB, Ross JJ. Mendel's genes: toward a full molecular characterization // *Genetics*. 2011. V.189(1). P.3-10. doi: 10.1534/genetics.111.132118
85. Richter FC. Remembering Johann Gregor Mendel: a human, a Catholic priest, an Augustinian monk, and abbot // *Mol Genet Genomic Med*. 2015. V.3(6). P.483-485. doi: 10.1002/mgg3.186
86. Richter O. Johann Gregor Mendel wie er wirklich war. Neue Beiträge zur Biographie des berühmten Biologen aus Brünns Archiven. Brünn. 1943. 263 P.
87. Roberts H.F. Plant hybridization before Mendel // Princeton, Princeton University Press, 1929. 374 P. doi: 10.5962/bhl.title.4517
88. Rolfe A. Hybridisation viewed from the standpoint of systematic botany// *Journal of the Royal Horticultural Society*. 1900. V. 24. P.181-202.
89. Saltykova E.S., Chemeris D.A., Vershinina Z.R., Gerashchenkov G.A., Gimalov F.R., Chemeris A.V. The genius of Gregor Mendel and other scientific interests of the father of genetics, besides crossing of peas. *Biomics*. 2023. V.15(2). P.139-150. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2023-14 (In Russian)
90. Sato Y, Morita R, Nishimura M, Yamaguchi H, Kusaba M. Mendel's green cotyledon gene encodes a positive regulator of the chlorophyll-degrading pathway // *Proc Natl Acad Sci USA*. 2007. V.104(35). P.14169-14174. doi: 10.1073/pnas.0705521104
91. Sekerák J. Mendel's date of birth // *Folia Mendeliana*. 2022. V.58(1). P.63-75.
92. Shirasawa K, Sasaki K, Hirakawa H, Isobe S. Genomic region associated with pod color variation in pea (*Pisum sativum*) // *G3 (Bethesda)*. 2021. V.11(5). jkab081. doi: 10.1093/g3journal/jkab081
93. Shmal'gauzen I.F. O rastitel'nyh pomesjah : Nabljudeniya iz Peterburg. flory : Dis. I. Shmal'gauzena, predstavl. v Fiz.-mat. fak. S.-Peterb. un-ta dlja poluchenija step. magistra botaniki. - Sankt-Peterburg :

- tip. V. Demakova, 1874. 113 S. [On plant hybrids: Observations from the St. Petersburg flora: I. Schmalhausen's Dissertation] (In Russian)
94. Simunek M.V., Hossfeld U. Mendel's manuscript of "Versuch über Pflanzenhybriden": The (never) ending story // Research Project DFG HO-2143/8-1, 8-2. 2010.
95. Soudek D. Gregor Mendel and the people around him (commemorative of the centennial of Mendel's death) // *Am J Hum Genet.* 1984. V.36(3). P.495-498.
96. Spirin A.S. (ed.) Friedrich Miescher. Trudy po biohimii. M. 1985. 318 s. (Friedrich Miescher. Works on biochemistry.) [In Russian]
97. Stankov S.S. Professor Ivan Dorofeevich Chistjakov i ego predshestvenniki v Moskovskom universitete // *Bjulleten' Moskovskogo ob-va ispytatelej prirody. Otdel biologicheskij.* 1946. T. 51(2). S. 99-109. [Professor Ivan Dorofeevich Chistyakov and his predecessors at the Moscow University] (In Russian)
98. Sussmilch FC, Ross JJ, Reid JB. Mendel: From genes to genome. *Plant Physiol.* 2022 Nov 28;190(4):2103-2114. doi: 10.1093/plphys/kiac424
99. Sutton W.S. The chromosomes in heredity // *Biol. Bull.* 1903. V.4. P.231-251.
100. Szybalski W. Professor Alexandr Zawadzki of Lvov university – Gregor Mendel's mentor and inspirer // *Biopolymers and Cells.* 2010. V.26(2). P.83-86.
101. Tchistiakoff I. Matériaux pour servir à l'histoire de la cellule végétale. *Memoire 1—3.* // *Nuovo giornale botanico Italiano.* 1874. V.6. P. 70—93, 209—243, 257—319.
102. Trapezov O.V. Mendel: corroboration of the idea of binary trait coding by methods of statistical physics. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2015;19(1):27-38. DoI 10.18699/VJ15.003
103. Trapezov O.V. Povorotnyj moment v nauke o zhivom: ustanovlenie zakonov nasledstvennosti // *Filosofija nauki.* 2015. №66. S.113-136. DOI: 10.15372/PS20150308 [The turning point in the science of the living: the establishment of the laws of heredity] (In Russian)
104. Tschermak E. Über künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum* // *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 1900. V.18. P. 232-239.
105. van Dijk PJ, Ellis TH. The Full Breadth of Mendel's Genetics // *Genetics.* 2016. V.204(4). P.1327-1336. doi: 10.1534/genetics.116.196626
106. van Dijk P.J., Ellis T.H.N. Mendel's journey to Paris and London: Content and significance for the origin of genetics // *Folia Mendeliana.* 2020. V.56(1-2). P.5-33.
107. van Dijk P.J., Ellis T.H.N. From Gregor Mendel's 1865-lectures to his 1866-masterpiece // *Folia Mendeliana.* 2022. V.58(1). P.77-98.
108. van Dijk PJ, Jessop AP, Ellis THN. How did Mendel arrive at his discoveries? // *Nat Genet.* 2022. V.54(7). P.926-933. doi: 10.1038/s41588-022-01109-9
109. Volodin B.P. Mendel (Vita aeterna) // *M., Molodaya gvardiya.* 1968. 258 P. (In Russian)
110. Vorzimmer P.J. Darwin and Mendel: The Historical Connection // *Isis.* 1968. V. 59(1). P. 77-82.
111. Walsh J.B., Marks J. Sequencing the human genome // *Nature.* 1986. V.322. P. 590. doi: 10.1038/322590a0
112. Weiling F.F. C.Napp und J.G.Mendel Ein Beitrag zur Vorgeschichte der Mendelschen Versuche // *Theoret. Appl. Genetics.* 1968. V. 38. P. 144–148. doi: 10.1007/BF00933809
113. Weiling F. What about R.A. Fisher's statement of the "too good" data of J.G. Mendel's *Pisum* paper? // *J Hered.* 1986. V.77(4). P.281-283. doi: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a110239
114. Weiling F. Historical study: Johann Gregor Mendel 1822-1884 // *Am J Med Genet.* 1991. V.40(1). P.1-25; discussion 26. doi: 10.1002/ajmg.1320400103
115. White O.E. Studies of Inheritance in *Pisum*. II. The Present State of Knowledge of Heredity and Variation in Peas // *Proceedings of the American Philosophical Society.* 1917. V.56(7). P.487-588.
116. Williams G. Unravelling the Double Helix: The Lost Heroes of DNA. *Wiedeneld & Nicolson.* London. 2019. 494 P.
117. Winkler H. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. 1920. Jena: Gustav Fischer Verlag. 250 s.
118. Yang T, Liu R, Luo Y et al. Improved pea reference genome and pan-genome highlight genomic features and evolutionary characteristics // *Nat Genet.* 2022. V.54(10). P.1553-1563. doi: 10.1038/s41588-022-01172-2
119. Zhang H, Zhao X, Zhao F, Han J, Sun K. Mendel's controlled pollination experiments in *Mirabilis jalapa* confirmed his discovery of the gamete theory of inheritance in *Pisum* // *Hereditas.* 2022. V.159(1). P.19. doi: 10.1186/s41065-022-00232-1
120. Zorin EA, Kliukova MS, Afonin AM, Gribchenko ES, Gordon ML, Sulima AS, Zhermakov AI, Kulaeva OA, Romanyuk DA, Kusakin PG, Tsyganova AV, Tsyganov VE, Tikhonovich IA, Zhukov VA. A variable gene family encoding nodule-specific cysteine-rich peptides in pea (*Pisum sativum* L.). *Front Plant Sci.* 2022 Sep 14;13:884726. doi: 10.3389/fpls.2022.884726
121. Zubov V.V., Chemeris D.A., Vasilov R.G., Kurochkin V.E., Alekseev Ya.I. Brief history of high-throughput nucleic acid sequencing methods. *Biomics.* 2021. V.13(1). P. 27-46. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2021-4 (In Russian)