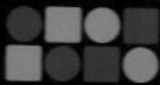


*Gregor Mendel*

GREGOR  
MENDEL



POKUSY S HYBRIDY ROSTLIN  
POKUSY S HYBRIDY ROSTLIN

**POKUSY  
S HYBRIDY  
ROSTLIN**

**Gregor Mendel**



ŠTÁTNA VEDECKÁ KNIŽNICA V PREŠOVE



\*273k0454700\*

Signatúra: B 79420

Prír. číslo: 501888

# Pokusy s hybridy rostlin<sup>1</sup>

Gregor Mendel

(Předloženo na zasedáních 8. února a 8. března 1865.)<sup>2</sup>

## Úvodní poznámky

Podnětem k pokusům, o kterých se zde má pojednat, byla umělá oplození okrasných rostlin s cílem získání nových barevných variant. Nápadná pravidelnost, s jakou se po oplození mezi stejnými druhy stále vracely tytéž hybridní formy, dala popud k dalším pokusům, které měly sledovat vývoj hybridů<sup>3</sup> u jejich potomků.

Svědomití pozorovatelé jako *Köhlreuter*, *Gärtner*, *Herbert*, *Lecoq*, *Wichura* aj. věnovali tomuto úkolu s neúnavnou vytrvalostí kus svého života.<sup>4</sup> Jmenovitě *Gärtner* uložil velmi cenná pozorování do svého díla „o vzniku kříženců v přírodě“ a v poslední době zveřejnil *Wichura* zásadní výzkumy o křížencích vrb. To, že se dosud nepodařilo stanovit všeobecně platný zákon vzniku a vývoje hybridů, nemůže překvapit nikoho, kdo zná rozsah zadání a dokáže uznat těžkosti, se kterými se pokusy tohoto druhu potýkají. Ke konečnému rozhodnutí dospějeme teprve tehdy, až budou provedeny podrobné pokusy s nejrůznějšími čeleděmi rostlin. Kdo má přehled o pracích v této oblasti, dojde k přesvědčení, že žádný z těch četných pokusů neumožňuje ani rozsahem, ani způsobem provedení určit počet různých forem, které se vyskytují v potomstvu hybridů, abychom mohli tyto formy v jednotlivých generacích s jistotou uspořádat a stanovit jejich vzájemné číselné poměry. Patří k tomu ovšem jistá odvaha pustit se do tak dalekosáhlé práce; nieméně se zdá, že je to jediná správná cesta, která nás může konečně přivést k řešení otázky, která má pro vývoj organických forem nezanedbatelný význam.

Předložené sdělení pojednává o případě jednoho takového podrobného pokusu. Podle povahy věci byl omezen na menší skupinu rostlin a nyní po uplynutí osmi let<sup>5</sup> je v podstatě uzavřen. Zda plán, podle kterého byly jednotlivé pokusy uspořádány a provedeny, odpovídá stanovenému úkolu, nechť rozhodne laskavé posouzení.



## Výběr pokusných rostlin

Hodnota a platnost každého pokusu je podmíněna vhodností použitých prostředků a jejich účelným využitím. Také v předkládaném případě nemůže být lhostejné, které druhy rostlin byly zvoleny jako nositelé pokusů a jakým způsobem byly pokusy prováděny.

Výběr skupiny rostlin, která má sloužit k pokusům tohoto druhu, musí být prováděn s největší opatrností, pokud nechceme, aby byl celý výsledek předem zpochybněn.

Pokusné rostliny musí být nutně

1. konstantní v rozdílných znacích.
2. Jejich hybridy musí být během kvetení chráněny nebo lehce ochranné před působením každého cizího pylu.
3. Hybridy a jejich potomstvo v dalších generacích nesmí trpět žádnou znatelnou poruchou plodnosti.

Narušení cizím pylem, pokud by k němu během pokusu došlo a nebylo by rozpoznáno, by nutně vedlo ke zcela mylným názorům. Snížená plodnost nebo úplná sterilita jednotlivých forem, které se vyskytují mezi potomky mnoha hybridů, by pokusy velmi ztížily nebo zcela zmařily. Abychom poznali vztahy hybridních forem k sobě navzájem a k jejich kmenovým druhům, je nezbytné podrobně pozorovat členy vývojové řady v každé jednotlivé generaci v plném počtu.

Zvláštní pozornost byla věnována hned na začátku l u s k o v i n á m pro zvláštní stavbu jejich květu. Pokusy, které byly provedeny s více členy této skupiny, vedly k závěru, že rod *Pisum*<sup>6</sup> stanoveným požadavkům dostatečně vyhovuje. Některé zcela samostatné formy tohoto rodu mají konstantní, jasně rozdílné a lehce rozlišitelné znaky a při vzájemném křížení dávají plně plodné hybridní potomky. Také nemůže snadno dojít k narušení cizím pylem, protože pohlavní orgány jsou těsně obepnuty člunkem a prašníky pukají už v poupěti, takže blizna se pokryje pylem už před otevřením květu. Tato okolnost je zvláště důležitá. Dalšími přednostmi je snadné pěstování této rostliny ve volné půdě a v květináčích, jakož i její relativně krátká

vegetační doba. Umělé oplození je ovšem poněkud náročnější, ale podaří se téměř vždycky. Za tímto účelem otevřeme ne zcela vyvinuté poupě, odstraníme člunek a pečlivě vyjmeme pinzetou všechny prašníky, přičemž bliznu hned pokryjeme cizím pylem.

Z několika semenářství bylo získáno celkem 34 více či méně rozdílných odrůd hrachu a podrobena dvouleté zkoušce. U jedné odrůdy bylo mezi větším počtem stejných rostlin patrně několik značně odlišných forem. Ty však v dalším roce nevariovaly a shodovaly se se zcela jinou odrůdou ze stejného semenářství; nepochybně byla semena pouze náhodně přimíchána. Všechny ostatní odrůdy daly naprosto stejné a konstantní potomky, v obou pokusných letech nebyla aspoň zaznamenána žádná podstatná změna. Pro oplození z nich bylo vybráno 22 a ty byly pěstovány každý rok po celé trvání pokusu. Osvědčily se bez výjimky.

Jejich systematické zařazení je obtížné a nejisté. Pokud bychom chtěli uplatnit nejpřísnější určení pojmu druhu, podle kterého k druhu náleží jen ti jedinci, kteří za úplně stejných okolností vykazují naprosto stejné znaky, potom bychom z nich nezařadili k jednomu druhu ani dva. Podle mínění odborníků patří většina k druhu *Pisum sativum*, zatímco zbytek se jednou považuje a popisuje jako poddruhy *P. sativum*, jindy zase jako samostatné druhy *P. quadratum*, *P. saccharatum*, *P. umbellatum*. Ostatně zařazení, které v systému dostávají, je pro pokusy, o kterých zde hovoříme, zcela lhostejné. Stejně jako se nedaří oddělit druhy a variety přesnou rozlišovací linií, nepodařilo se dosud určit zásadní rozdíl mezi hybridy druhů a variet.<sup>7</sup>

## Členění a uspořádání pokusů

Když se oplozením spojí dvě rostliny, které se konstantně liší v jednom nebo více znacích, jak dokazují četné pokusy, přecházejí společné znaky na hybridy a jejich potomstvo nezměněné; naproti tomu dvojice rozdílných znaků se sjednocují v hybridu v nový znak, který obvykle u jeho potomků prochází změnami. Úkolem tohoto pokusu bylo sledování těchto změn u jednotlivých dvojic rozdílných znaků a stanovení zákona, podle kterého se tyto změny objevují v následných generacích. Pokus se tudíž rozpadá na tolik jednotlivých experimentů, kolik mají pokusné rostliny konstantně rozdílných znaků.

Různé formy hrachu vybrané k oplození se lišily v délce a zbarvení stonku, ve velikosti a stavbě listů, v postavení, barvě a velikosti květů, v délce květních

stopek, v barvě, stavbě a velikosti lusků, v tvaru a velikosti semen, ve zbarvení slupky a děloh semene. Část uvedených znaků neumožňuje jisté a jasné rozlišení, jestliže rozdíl spočívá v těžko určujícím „více či méně“. Takové znaky byly pro jednotlivé pokusy nepoužitelné; musely se omezit pouze na charakteristiky, které se u rostlin projevovaly zřetelně a jednoznačně. Výsledek nakonec musel ukázat, zda se znaky v hybridním spojení chovají úplně shodně a zda z toho bude možné vyvodit závěr o těch znacích, které mají podřazený typový význam.

Znaky zahrnuté do pokusů se týkají:

1. rozdíl v tvaru zralých semen. Ta jsou buď kulatá, nebo zakulacená; prohlubeniny, pokud se na povrchu vyskytují, jsou mělké, nebo semena jsou nepravidelně hranatá, hluboce vrásčitá (*P. quadratum*).

2. rozdíl v zbarvení děloh semene. Dělohy zralých semen jsou zbarveny buď bledožlutě, jasně žlutě nebo oranžově, nebo mají více či méně intenzivní zelenou barvu. Tento barevný rozdíl je na semenech zřetelně rozeznatelný, protože jejich slupka je průsvitná.<sup>8</sup>

3. rozdíl v zbarvení slupky semene. Ta je buď zbarvena bíle a s tím se konstantně pojí bílá barva květu, nebo je šedá, šedohnědá, koženě hnědá s fialovým tečkováním nebo bez něho, potom je barva pavězy fialová, barva křídel nachová a stonek na osách listů načervenalý. Šedá slupka semene zhnědne ve vařící vodě dočerna.<sup>9</sup>

4. rozdíl v tvaru zralého lusku. Ten je buď jednoduše klenutý, nikdy se na žádném místě nezužuje, nebo je hluboko zaříznut mezi semeny a více méně vrásčitý (*P. saccharatum*).

5. rozdíl v barvě nezralého lusku. Ten je světle až tmavě zelený nebo živě žlutý, stejné zbarvení sdílejí také stonek, žebra listů a kalich. \*)

6. rozdíl v postavení květů. Ty jsou buď postaveny podél osy, nebo jsou nahloučeny na konci osy a vytvářejí docela krátký lichookolík; přitom se vrchní část stonku v průřezu více či méně rozšiřuje (*P. umbellatum*).

\*) Jeden druh má pěknou hnědočervenou barvu lusku, která během zrání přechází do fialové a modré. Pokus s tímto znakem začal teprve v minulém roce.

7. rozdíl v délce osy. Délka osy je u jednotlivých forem velmi rozdílná, avšak pro každou z nich je to znak do té míry konstantní, že se u zdravých rostlin, pěstovaných ve stejné půdě, mění jen nevýznamně. V pokusech s tímto znakem byly kvůli spolehlivému rozlišení délky považovány za dlouhou osu hodnoty 6–7 stop a krátkou od  $\frac{3}{4}$  do  $1\frac{1}{2}$  stopy.

Při oplození byly sjednoceny páry uvedených rozdílných znaků.

V 1. pokusu bylo provedeno 60 oplození u 15 rostlin

2.	„	„	58	„	10	„
3.	„	„	35	„	10	„
4.	„	„	40	„	10	„
5.	„	„	23	„	5	„
6.	„	„	34	„	10	„
7.	„	„	37	„	10	„

Z většího počtu rostlin stejného druhu byly k oplození vybírány jen nejsilnější rostliny. Slabé exempláře dávají vždy nejisté výsledky, protože už v první generaci hybridů, a ještě více v následující se někteří potomci buď nevyvinou do květu, anebo vytvoří semena, ale je jich málo a jsou špatná. Dále jsem ve všech pokusech provedl vzájemné křížení tak, že každý z obou druhů v jistém počtu oplození sloužil jako mateřská rostlina a při jiných byl použit jako rostlina otcovská.

Rostliny byly pěstovány na zahradních záhonech, malá část v květináčích a v přírodní svislé poloze je udržovaly tyčky, větve stromů a natažené šňůry. V každém pokusu byly některé rostliny v nádobách umístěny po dobu kvetení ve skleníku jako kontrola hlavního pokusu v zahradě vzhledem k možnému rušivému ovlivnění hmyzem. Z hmyzu, který navštěvuje rostliny hrachu, by mohl pokusy ohrozit druh brouka *Bruchus pisi* (semenokaz), pokud se vyskytne ve větším množství. Samička tohoto druhu klade, jak známo, svá vajíčka do květu a otevře přitom člunek; na končetinách jednoho exempláře, chyceného v květu, bylo pod lupou jasně vidět několik pylových buněk. Musíme se zde zmínit ještě o jednom případě, jak by mohlo dojít k příměsi cizího pylu. Občas se stane, že určité části jinak normálně vyvinutého květu zakrní, čímž dojde k částečnému odkrytí pohlavních orgánů. Tak byl pozorován nedostatečně vyvinutý člunek, přičemž blizna a tyčinky zůstaly zčásti obnažené. Také se občas stává, že pyl nedokončí svůj vývoj. V takovém případě dochází během kvetení k postupnému prodloužení čnělky, až blizna vystoupí na vrcholu člunku. Tento pozoruhodný jev byl pozorován také u hybridů *Phaseolus* a *Lathyrus*.

Nebezpečí, že práci naruší vniknutí cizího pylu, je však u *Pisum* velmi malé a nemůže celkem nijak rušit celkový výsledek. Mezi 10 000 rostlinami, které byly podrobněji zkoumány, se zřídka stalo, že k přimíšení cizího pylu nepochybně došlo. Ve skleníku nebyla taková porucha pozorována nikdy, a proto se nabízí domněnka, že na tom nese vinu *Bruchus pisi* a možná také uvedené abnormality ve stavbě květu.

### Stavba hybridů

Už pokusy s okrasnými rostlinami v dřívějších letech dokázaly, že hybridy zpravidla nepředstavují přesnou střední formu mezi kmenovými druhy. U jednotlivých nápadnějších znaků, které se vztahují ke stavbě a velikosti listů, ochlupení jednotlivých částí atd., vidíme téměř vždy střední útvar; v jiných případech naproti tomu má jeden z obou kmenových znaků tak velkou převahu, že ten druhý můžeme u hybridu objevit jen obtížně nebo vůbec ne.

Právě tak je tomu u hybridů hrachu. Každý ze 7 hybridních znaků se rovná jednomu z obou kmenových znaků buď tak dokonale, že druhý uniká pozornosti, nebo je mu tak podobný, že nemůže dojít k bezpečnému odlišení. Tato okolnost je velice důležitá pro určení a zařazení forem, ve kterých se objevují potomci hybridů. V průběhu svého dalšího pojednání budu označovat takové znaky, které přecházejí zcela nebo téměř beze změny do hybridního spojení, takže samy představují znaky hybridů, jako *d o m i n a n t n í*, a takové, které se ve spojení stávají latentními jako *r e c e s i v n í*. Výraz „recesivní“ byl zvolen proto, že takto označené znaky u hybridu ustupují do pozadí nebo mizí úplně, ale mezi potomky hybridu, jak bude ukázáno později, se opět objevují v nezměněné formě.<sup>10</sup>

Dále všechny pokusy dokázaly, že je úplně jedno, zda dominantní znak náleží mateřské nebo otcovské rostlině; hybridní forma zůstává v obou případech úplně stejná. Tento zajímavý úkaz vyzvedá také *G ä r t n e r s* poznámkou, že ani nejzkušenější znalec není u hybridu schopen rozpoznat, který ze dvou spojených druhů byl rostlinou mateřskou nebo otcovskou.<sup>11</sup>

Z rozdílných znaků, které jsem zahrnul do pokusů, jsou dominantní následující:

1. kulatý nebo zakulacený tvar semene s mělkými prohlubeninami nebo bez nich;

2. žluté zbarvení děloh semene;
3. šedá, šedohnědá nebo kůži podobná hnědá barva slupky semene ve spojení s fialově červeným květem a červenou skvrnou v úžlabích listů;
4. jednoduše klenutý tvar lusku;
5. zelené zbarvení nezralého lusku ve spojení se stejnou barvou stonku, listových žebér a kalichu;
6. úžlabní květy;
7. větší délka osy.

U posledního znaku je třeba poznamenat, že hybrid délkou své osy obvykle ještě překonává delší z obou kmenových os, což se dá snad připsat jen velké bujnosti, která se projevuje u všech částí rostliny, když jsou křížením spojeny osy značně rozdílné délky. Tak např. při opakovaném pokusu s hybridním sjednocením osy dlouhé 1 stopu a 6 stop vznikaly bez výjimky osy, jejichž délka kolísala mezi 6 a  $7\frac{1}{2}$  stopami.<sup>12</sup> *S l u p k a s e m e n h y b r i d ů* je často a více tečkovaná a tečky se občas slévají do menších namodralé fialových skvrn. Tečkování se projevuje často, i když u kmenového znaku chybí.

Hybridní formy *t v a r u s e m e n e a b a r v y d ě l o h* se vyvíjejí bezprostředně po umělém oplození pouhým působením cizího pylu. Můžeme je proto pozorovat už v prvním roce pokusů, zatímco všechny ostatní se samozřejmě projeví až v následujícím roce u těch rostlin, které jsme vypěstovali z oplozených semen.<sup>13</sup>

### První generace hybridů<sup>14</sup>

V této generaci vystupují *v e d l e d o m i n a n t n í c h* znaků také *r e c e s i v n í* v celé své jedinečnosti, a sice v jasném, vyloženě průměrném poměru 3 : 1, takže mezi každými 4 rostlinami této generace mají 3 dominantní a 1 recesivní charakter. To platí bez výjimky pro všechny znaky, které byly do pokusu zahrnuty. Hranatý vráscitý tvar semene, zelené zbarvení děloh, bílá barva slupky semen a bílá barva květů, zaškrcení lusků, žluté zbarvení nezralých lusků, stonku, kalichu a listových žebér, postavení květů v lichookolíku a zakrslá osa se opět objevují v uvedeném číselném poměru bez jakékoli podstatné změny. *P ř e c h o d n é f o r m y n e b y l y v ž á d n ě m p o k u s u z p o z o r o v á n y*.<sup>15</sup>



Protože hybridy ze vzájemného křížení měly úplně stejnou stavbu a také při jejich dalším vývoji nebyla zřejmá žádná zřetelná odchylka, mohly být výsledky v obou sloupcích pro každý pokus sloučeny. Hodnoty poměrů, které jsem získal pro každou dvojici rozdílných znaků, jsou tyto:

1 . p o k u s . Tvar semen. Z 253 hybridů bylo v druhém roce pokusů získáno 7324 semen. Mezi nimi bylo 5474 kulatých nebo zakulacených, 1850 semen bylo hranatých svařetých. Z toho vychází poměr 2,96 : 1.

2 . p o k u s . Zbarvení děloh semene. 258 rostlin dalo 8023 semen, 6022 žlutých a 2001 zelených; tak jsou vzájemně v poměru 3,01 : 1.

U obou těchto pokusů byla získána obvykle z každého lusku obojí semena. U dobře vyvinutých lusků, které obsahovaly v průměru 6 až 9 semen, se občas stalo, že všechna semena byla kulatá (pokus 1) nebo všechna žlutá (pokus 2); naproti tomu nikdy nebylo víc než 5 hranatých nebo 5 zelených v jednom lusu. Zdá se, že nezáleží na tom, zda se lusku u hybridu vyvine dřívě, nebo později, zda náleží hlavní, nebo vedlejší ose. U několika málo rostlin se vyvinulo v nejdříve založených luscích jen několik málo semen, a ta měla výlučně jeden z obou znaků; v později vyvinutých luscích však zůstal poměr normální. Stejně jako v jednotlivých luscích mění se rozdělení znaků také u jednotlivých rostlin. Pro názornost poslouží prvních 10 členů obou pokusných řad:

rostlina	1 . p o k u s tvar semene		2 . p o k u s zbarvení děloh semene	
	kulatý	hrnatý	žluté	zelené
1	45	12	25	11
2	27	8	32	7
3	24	7	14	5
4	19	10	70	27
5	32	11	24	13
6	26	6	20	6
7	88	24	32	13
8	22	10	44	9
9	28	6	50	14
10	25	7	44	18

Jako extrémy v rozdělení obou znaků semen na jedné rostlině bylo v prvním pokusu 43 kulatých a jen 2 hranaté, dále 14 kulatých a 15 hranatých

semen. V druhém pokusu bylo 32 žlutých a jen 1 zelené semeno, ale také 20 žlutých a 19 zelených.

Oba tyto pokusy jsou důležité pro stanovení průměrných číselných poměrů, protože při nižším počtu pokusných rostlin mohou velmi významně ovlivnit průměry. Sčítání semen, zvláště při 2. pokusu, však vyžaduje zvýšenou pozornost, protože u jednotlivých semen některých rostlin je zelené zbarvení děloh semene méně zřetelné a zpočátku může být lehce přehlédnuto. Příčina částečné ztráty zeleného zbarvení nemá žádnou souvislost s hybridním charakterem rostlin, protože se rovněž vyskytuje i u kmenové rostliny; tato zvláštnost se omezuje jen na jedince a nedědí se na potomky. Často byl tento jev pozorován u bujných rostlin. Semena, která byla během svého vývoje poškozena hmyzem, varíují v barvě a tvaru, ale při troše cviku v třídění je možné se lehce vyhnout chybám. Je skoro zbytečné zmiňovat se o tom, že lusky musí zůstat na rostlině tak dlouho, až dokonale uzrají a uschnou, protože teprve potom končí vývoj tvaru a zbarvení semene.<sup>16</sup>

3 . p o k u s . Barva slupky semene. Z 929 rostlin mělo 705 fialově červené květy a šedohnědou slupku; 224 mělo bílé květy a bílou slupku semene. Z toho vychází poměr 3,15 : 1.

4 . p o k u s . Tvar lusků. Z 1181 rostlin mělo 882 lusky jednoduše klemté, 299 zaškrčené. Proto poměr 2,95 : 1.

5 . p o k u s . Zbarvení nezralého lusku. Pokusných rostlin bylo 580, z toho 428 mělo zelené a 152 žluté lusky. Tudíž jsou ve vzájemném poměru 2,82 : 1.

6 . p o k u s . Postavení květů. Mezi 858 případy stály květy v úžlabích 651krát a 207krát na konci osy. Z toho plyne poměr 3,14 : 1.

7 . p o k u s . Délka osy. Z 1064 rostlin mělo 787 dlouhou, 277 krátkou osu. Tedy vzájemný poměr činí 2,84 : 1. V tomto pokusu byly zakrslé rostliny opatrně vyryty a přesazeny na vlastní záhony. Tato obezřetnost byla nutná, protože by mezi svými vysoko se pnoucími sourozenci nutně zakrslé. Už při počátečním vývoji je možné je lehce rozeznat podle utlumeného vzrůstu a tmavozelených silných listů.

Když shrneme výsledky všech pokusů, dostaneme mezi počtem forem s dominantním a recesivním znakem průměrný poměr 2,99 : 1 nebo 3 : 1.

Dominantní znak zde může mít dvojí význam, jednak jako kmenový charakter nebo jako znak hybridní. V kterém z obou významů se vyskytne v každém jednotlivém případě, může rozhodnout až další generace.

Jako kmenový znak musí přejít beze změny na všechny potomky, naproti tomu jako hybridní znak se chová stejně jako v první generaci.

### Druhá generace hybridů

Formy, které v první generaci získaly recesivní znak, ve druhé generaci v daném znaku už nevariují, jejich potomci zůstávají konstantní.

Jinak se chovají ty, které mají v první generaci dominantní znak. Z těch dávají dva díly potomky, kteří nesou dominantní a recesivní znak v poměru 3 : 1 a chovají se úplně stejně jako formy hybridní; jen jeden díl s dominantním znakem zůstává konstantní.

Jednotlivé pokusy daly tyto výsledky:

1. pokus. Z 565 rostlin vypěstovaných z kulatých semen první generace dalo 193 zase jen kulatá semena a zůstaly tak v tomto znaku konstantní; 372 však dalo současně kulatá i hranatá semena v poměru 3 : 1. Počet hybridů se tak měl k počtu konstantních jako 1,93 : 1.

2. pokus. Z 519 rostlin, které vyrostly ze semen, jejichž dělohy byly v první generaci zbarveny žlutě, dalo 166 výhradně žlutá, ale 353 žlutá a zelená semena v poměru 3 : 1. Hybridní a konstantní formy se rozdělily v poměru 2,13 : 1.

Pro každý jednotlivý další pokus jsem vybral 100 rostlin, které měly v první generaci dominantní znak, a pro posouzení jeho významu bylo vyseto 10 semen od každé rostliny.

3. pokus. Potomci 36 rostlin dali semena s výlučně šedohnědou slupkou; z 64 rostlin jsem získal semena částečně s šedohnědou, částečně s bílou slupkou.

4. pokus. Potomci 29 rostlin měli jen jednoduše klenuté lusky, zatímco potomci 71 rostlin dílem jednoduše klenuté a dílem zaškrcené.

5. pokus. Potomci 40 rostlin měli pouze zelené lusky, potomci 60 rostlin dílem zelené a dílem žluté.

6. pokus. Potomci 33 rostlin měli postavení květů pouze podél stonku, naproti tomu u 67 byly květy částečně úžlabní a částečně vrcholové.

7. pokus. Potomci 28 rostlin měli dlouhou osu, potomci 72 rostlin osu dílem dlouhou a dílem krátkou.

V každém z těchto pokusů je určitý počet rostlin s dominantním znakem konstantní. Pro posouzení poměru, v jakém se oddělují formy s trvale kon-

stantním znakem, jsou první dva pokusy obzvláště závažné, protože u nich bylo možno porovnávat větší počet rostlin. Poměry 1,93 : 1 a 2,13 : 1 dávají dohromady skoro přesně průměrný poměr 2 : 1. Šestý pokus dal zcela souhlasný výsledek, u ostatních poměr více či méně kolísá, jak se ani nedá jinak očekávat u nízkého počtu 100 pokusných rostlin. 5. pokus, který vykázal největší odchylku, byl opakován a potom místo poměru 60 : 40 dal poměr 65 : 35. Podle toho se jeví průměrný poměr 2 : 1 jako ověřený. Tím je prokázáno, že z těch forem, které v první generaci mají dominantní znak, dva díly nesou hybridní charakter, jeden díl zůstává v dominantním znaku konstantní.

Poměr 3 : 1, podle kterého probíhá rozdělení dominantních a recesivních znaků v první generaci, se tudíž pro všechny pokusy rozloží v poměru 2 : 1 : 1 v případě, že současně rozlišujeme dominantní znak v jeho významu hybridního znaku a kmenového charakteru. Protože členové první generace vznikají bezprostředně ze semen hybridů, je vidět, že hybridy dvojice rozdílných znaků vytvářejí semena, z kterých polovina tvoří opět hybridní formu, zatímco druhá polovina dává rostliny, které zůstávají konstantní a dominantní a recesivní znak získávají stejným dílem.

### Další generace hybridů

Poměry, podle kterých se vyvíjejí a rozdělují potomci hybridů v první a druhé generaci, platí pravděpodobně pro všechna další pokolení. 1. a 2. pokus proběhl teď už v šesti generacích, 3. a 7. v pěti, 4., 5., 6. ve čtyřech generacích, i když začal až od třetí generace s malým počtem rostlin, aniž bylo možné pozorovat nějakou odchylku. Potomci hybridů se rozdělili v každé generaci v poměrech 2 : 1 : 1 na hybridní a konstantní formy.

Označujeme-li *A* jeden z obou konstantních znaků, např. dominantní, a recesivní a *Aa* hybridní formu, ve které jsou oba sjednoceny, pak dostaneme výraz:

$$A + 2Aa + a$$

jako vývojovou řadu pro potomky hybridů s jednou dvojicí rozdílných znaků.<sup>17</sup>

Postřeh Gärtnera, Kölreutera a jiných, že hybridy tihnou k návratu ke svým kmenovým formám, potvrzují i pokusy, o kterých zde pojednáváme. Dá se ukázat, že počet hybridů, které pocházejí z jednoho oplo-

zení, ve srovnání s počtem ustálených konstantních forem a jejich potomků z generace na generaci významně zaostává, aniž by však zcela vymizely. Pokud předpokládáme v průměru pro všechny rostliny ve všech generacích stejnou plodnost a uvažujeme-li dále, že každý hybrid tvoří semena, z nichž z poloviny vzejdou opět hybridy, zatímco druhá polovina bude v obou znacích stejným dílem konstantní, vylíhnou číselné poměry pro potomky v každé generaci z následujícího přehledu, přičemž *A* a *a* označuje opět oba kmenové znaky a *Aa* hybridní formu. Pro stručnost nechť platí předpoklad, že každá rostlina v každé generaci vytvoří jen 4 semena.

Generace	uvedeno v poměr			uvedeno v poměr		
	<i>A</i>	<i>Aa</i>	<i>a</i>	<i>A</i> :	<i>Aa</i> :	<i>a</i>
1	1	2	1	1 :	2 :	1
2	6	4	6	3 :	2 :	3
3	28	8	28	7 :	2 :	7
4	120	16	120	15 :	2 :	15
5	496	32	496	31 :	2 :	31
<i>n</i>				$2^n - 1$ :	2 :	$2^n - 1$

V desáté generaci je např.  $2^n - 1 = 1023$ . Tak na každých 2 048 rostlin, které vzejdou z této generace, připadne 1023 s konstantním dominantním znakem, 1023 se znakem recesivním a jen 2 hybridy.

### Potomstvo hybridů, u kterých se spojuje více rozdílných znaků

Pro pojednávání pokusy bylo použito rostlin, které se lišily jen v jednom podstatném znaku. Následující úkol spočíval ve zjištění, zda nalezený vývojový zákon platí pro každou dvojici rozdílných znaků i tehdy, když se u hybridu při oplození spojí více odlišných charakteristik.

Co se týče stavby hybridů, pokusy ukázaly shodně, že jedné z obou kmenových rostlin je vždy blíže ta, která má větší počet dominantních znaků. Když má např. mateřská rostlina krátkou osu, vrcholové bílé květy a jednoduše klenuté lusky, otcovská rostlina naproti tomu osu dlouhou, fialově červené úžlabní květy a lusky zaškrcené, bude hybrid připomínat mateřskou rostlinu jen tvarem lusku, v ostatních znacích bude shodný s rostlinou otcovskou. Když má jedna z obou kmenových forem jen dominantní znaky, potom se od ní dá hybrid sotva odlišit.

Dva pokusy byly provedeny s větším počtem rostlin. V prvním pokusu se lišily kmenové rostliny tvarem semen a zbarvením děloh semene; ve druhém tvarem semen, zbarvením děloh semene a barvou slupky. K cíli vedou nejnadhěji a nejbezpečněji pokusy se znaky semen.

Abychom si usnadnili přehled, budeme označovat při těchto pokusech rozdílné znaky mateřské rostliny písmeny *A, B, C*, znaky otcovské rostliny *a, b, c* a hybridní formy těchto znaků *Aa, Bb, Cc*.

**P r v n í p o k u s :** *AB* mateřská rostlina      *ab* otcovská rostlina  
*A* kulatý tvar semene      *a* hranatý tvar semene  
*B* žluté dělohy semene      *b* zelené dělohy semene.

Oplozená semena se jevila jako kulatá a žlutá, podobná semenům mateřské rostliny. Rostliny z těchto semen daly semena různých druhů, které ležely často společně v jednom lusku. Celkem bylo od 15 rostlin získáno 556 semen, z kterých bylo

- 315 kulatých a žlutých,
- 101 hranatých a žlutých,
- 108 kulatých a zelených,
- 32 hranatých a zelených.

Všechna byla v následujícím roce vyseta. Z kulatých žlutých semen jich 11 nevzešlo a 3 rostliny nedospěly do plodnosti. Ostatní měly:

- 38 kulatá žlutá semena. . . . . *AB*
- 65 kulatá žlutá a zelená semena . . . . . *ABb*
- 60 kulatá žlutá a hranatá zelená semena . . . . . *AaB*
- 138 kulatá žlutá a zelená, hranatá žlutá a zelená semena . . . . . *AaBb*

Z hranatých žlutých semen dalo úrodu 96 rostlin, z nichž

- 28 mělo jen hranatá žlutá semena . . . . . *aB*
- 68 hranatá, žlutá a zelená semena . . . . . *aBb*

Ze 108 kulatých zelených semen přineslo plody 102 rostlin, z toho mělo:

- 35 jen kulatá zelená semena . . . . . *Ab*
- 67 kulatá a hranatá zelená semena . . . . . *Aab*

Hranatá zelená semena dala 30 rostlin s naprosto stejnými semeny, která zůstala konstantní . . . . . *ab*.

Potomci hybridů se podle toho objevují v 9 různých formách a zčásti ve velmi nestejném počtu. Když je sestavíme a seřadíme, získáme:



38	rostlin s označením	<i>AB</i>
35	" " "	<i>Ab</i>
28	" " "	<i>aB</i>
30	" " "	<i>ab</i>
65	" " "	<i>ABb</i>
68	" " "	<i>aBb</i>
60	" " "	<i>AaB</i>
67	" " "	<i>Aab</i>
138	" " "	<i>AaBb</i> .

Všechny formy se dají rozdělit do tří podstatně rozdílných skupin. V první jsou formy označené jako *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*; mají jen konstantní znaky a v dalších generacích se nemění. Každá z těchto forem je zastoupena průměrně 33krát. Druhá skupina obsahuje formy *ABb*, *aBb*, *AaB*, *Aab*; tyto formy jsou konstantní v jednom znaku, ve druhém hybridní a v další generaci variují jen v hybridním znaku. Každá se vyskytuje průměrně 65krát. Forma *AaBb* se vyskytuje 138krát, je v obou znacích hybridní, a chová se přesně tak jako hybrid, ze kterého pochází.

Když srovnáme počet forem, které se v tomto oddílu vyskytují, nemůžeme přehlédnout průměrné poměry 1 : 2 : 4. Počty 33, 65, 138 dávají docela příznivé přibližné hodnoty k poměrným číslům 33, 66, 132.

Vývojová řada tak sestává z 9 členů. 4 z nich se v ní vyskytují jednou a jsou v obou znacích konstantní; formy *AB*, *ab* se rovnají kmenovým rostlinám, obě zbývající představují ještě další možné konstantní kombinace mezi sjednocovanými znaky *A*, *a*, *B*, *b*. Čtyři členové se vyskytují po dvou a jsou v jednom znaku konstantní, ve druhém hybridní. Jeden člen se objevuje čtyřikrát a je v obou znacích hybridní. Potomci hybridu, pokud pocházejí ze spojení dvou párů rozdílných znaků, se pak vyvíjejí podle výrazu  $AB + Ab + aB + ab + 2ABb + 2aBb + 2AaB + 2Aab + 4AaBb$ .

Tato vývojová řada je nepochybně řadou kombinační, ve které se sjednocují členy obou vývojových řad pro znaky *A* a *a*, *B* a *b*. Všechny členy řady obdržíme kombinací výrazů

$$A + 2Aa + a$$

$$B + 2Bb + b$$

Druhý pokus: *ABC* mateřská rostlina

*A* kulatý tvar semene

*B* dělohy semene žluté

*C* slupka semene šedohnědá

*abc* otcovská rostlina

*a* hranatý tvar semene

*b* dělohy semene zelené

*c* slupka semene bílá

Tento pokus byl prováděn úplně stejným způsobem jako předcházející. Ze všech pokusů byl časově nejnáročnější a nejnamáhavější. Z 24 hybridů bylo získáno celkem 687 semen, která byla všechna tečkovaná, šedohnědá nebo žedozeleňá, kulatá nebo hranatá. Z nich v následujícím roce dozrálo 639 rostlin, a jak další pozorování ukázala, bylo mezi nimi

8	rostlin	<i>ABC</i>	22	rostlin	<i>ABCc</i>	45	rostlin	<i>ABbCc</i>
14	"	<i>AbC</i>	17	"	<i>AbCc</i>	36	"	<i>aBbCc</i>
9	"	<i>AbC</i>	25	"	<i>aBCc</i>	38	"	<i>AaBCc</i>
11	"	<i>Abc</i>	20	"	<i>abCc</i>	40	"	<i>AabCc</i>
8	"	<i>aBC</i>	15	"	<i>ABbC</i>	49	"	<i>AaBbC</i>
10	"	<i>aBc</i>	18	"	<i>ABbc</i>	48	"	<i>AaBbc</i>
10	"	<i>abC</i>	19	"	<i>aBbC</i>			
7	"	<i>abc</i>	24	"	<i>aBbc</i>			
			14	"	<i>AaBC</i>	78	"	<i>AaBbCc</i>
			18	"	<i>AaBc</i>			
			20	"	<i>AabC</i>			
			16	"	<i>Aabc</i>			

Vývojová řada sestává z 27 členů. Z toho je 8 konstantních ve všech znacích a každý se vyskytuje průměrně 10krát; 12 je konstantních ve dvou znacích, ve třetím hybridní, každý se vyskytuje průměrně 19krát; 6 je konstantních v jednom znaku, ve zbývajících dvou hybridní, každý z nich se objevuje v průměru 43krát; jedna forma se vyskytuje 78krát a je ve všech znacích hybridní. Poměry 10 : 19 : 43 : 78 se natolik blíží poměrům 10 : 20 : 40 : 80 nebo 1 : 2 : 4 : 8, že představují nepochybně správné hodnoty.

Vývoj hybridů, pokud jsou jejich kmenové rostliny rozdílné ve třech znacích, probíhá tedy podle výrazu:

$$ABC + AbC + AbC + Abc + aBC + aBc + abC + abc + 2ABCc + 2AbCc + 2aBCc + 2abCc + 2ABbC + 2ABbc + 2aBbC + 2aBbc + 2AaBC + 2AaBc + 2AabC + 2Aabc + 4ABbCc + 4aBbCc + 4AaBCc + 4AaBcc + 4AaBbC + 4AaBbc + 8AaBbCc.$$

Také zde je to kombinační řada, ve které se sjednocují vývojové řady pro znaky *A* a *a*, *B* a *b*, *C* a *c*. Výrazy

$$A + 2Aa + a$$

$$B + 2Bb + b$$

$$C + 2Cc + c$$

udávají všechny členy řady. Konstantní spojení, která se v nich vyskytují, odpovídají všem kombinacím, která jsou možná mezi znaky *A*, *B*, *C*, *a*, *b*, *c*; dvě z nich, *ABC* a *abc* se rovnají oběma kmenovým rostlinám.<sup>111</sup>

Kromě toho byl proveden ještě větší počet pokusů s menším počtem pokusných rostlin, u kterých byly hybridizací spojeny ostatní znaky po dvou nebo po třech; všechny přinesly přibližně stejné výsledky. Je proto mimo veškerou pochybnost, že pro všechny znaky, které byly zahrnuty do pokusů, platí věta: **P o t o m c i h y b r i d ů , k t e ř í s j e d n o c u j í v í c e p o d s t a t n ě r o z d í l n ý c h z n a k ů , p ř e d s t a v u j í č l e n y k o m b i n a č n í ř a d y , v e k t e r é j s o u s p o j e n y v ý v o j o v é ř a d y p r o k a Ź d o u d v o j i c i r o z d í l n ý c h z n a k ů .** Tím je současně prokázáno, že projev každé dvojice rozdílných znaků v hybridním spojení je nezávislý na ostatních rozdílech obou kmenových rostlin.

Označuje-li  $n$  počet charakteristických rozdílů obou kmenových rostlin, pak  $3^n$  dává počet členů kombinační řady,  $4^n$  počet jedinců, kteří řadě náležejí, a  $2^n$  počet spojení, která zůstávají konstantní. Tak např. řada, sestávající z kmenových forem, které se liší ve 4 znacích má  $3^4 = 81$  členů,  $4^4 = 256$  jedinců a  $2^4 = 16$  konstantních forem; nebo, což je totéž, mezi 256 potomky hybridů je 81 různých spojení, ze kterých je 16 konstantních.

Všechna konstantní spojení, která jsou u hrachu možná kombinací uvedených 7 charakteristických znaků, opakovaným křížením také skutečně získáme. Jejich počet je dán rovnicí  $2^7 = 128$ . Tím dostáváme zároveň faktický důkaz, že konstantní znaky, které se u skupiny rostlin v různých formách vyskytují, mohou opakovaným umělým oplozením vstupovat do všech spojení, která jsou možná podle pravidel kombinace.

Pokusy s dobou kvetení hybridů nejsou ještě ukončeny. Ale zatím už je možné uvést, že doba květu je skoro přesně uprostřed mezi dobou kvetení mateřské a otcovské rostliny a vývoj hybridů v tomto znaku pravděpodobně probíhá tak jako u ostatních znaků. Formy, které se vybírají pro pokusy tohoto druhu, se musí lišit v průměrné době kvetení nejméně o 20 dnů; dále je nutné, aby při výsevu byla semena ukládána stejně hluboko do země, a ve stejný čas vzklíčila, dále aby během celé doby kvetení bylo zohledněno výraznější kolísání teplot a jím způsobené částečné urychlení nebo opoždění rozkvětu. Vidíme, že tento pokus musí překonávat mnohé svízele a vyžaduje si velkou pozornost.<sup>19</sup>

Pokusíme-li se krátce shrnout dosažené výsledky, shledáme, že rozdílné znaky, které u rostliny umožňují snadné a jisté rozlišení, se v hybridním spojení projevují zcela shodně. Potomci hybridů pro každou dvojici rozdílných znaků jsou z poloviny opět hybridy, zatímco druhá polovina

je konstantní stejným dílem ve znaku otcovské a mateřské rostliny. Když při oplození sjednotíme více rozdílných znaků hybridu, pak potomci hybridu tvoří členy kombinační řady, ve které jsou sjednoceny vývojové řady pro každý pár rozdílných znaků.

Úplná shoda, kterou vykazují všechny znaky podrobené pokusu, zajisté přispouští a opravňuje názor, že se asi stejně zachovají i ostatní znaky, které vystupují na rostlinách méně ostře, a proto nemohly být zahrnuty do jednotlivých pokusů. Experiment s rozdílnou délkou květní stopky dal vcelku uspokojivý výsledek, i když rozlišení a zařazení forem nemohlo být provedeno s jistotou, jaká je nezbytná pro korektní pokusy.<sup>20</sup>

## Pohlavní buňky hybridů

Výsledky, ke kterým vedly uvedené pokusy, daly podnět k dalším experimentům, jejichž úspěch nás opravňuje k tomu, abychom učinili závěry o stavu vaječných a pylových buněk hybridů. Důležitý pevný bod nabízí u *Pisum* ta okolnost, že mezi potomky hybridů se objevují konstantní formy, a sice ve všech kombinacích spojovaných prvků. Pokud sahá zkušenost, všude se potvrzuje, že konstantní potomci mohou vzniknout pouze tehdy, když jsou zárodečná buňka a oplozující pyl stejné a obě jsou vybaveny takovým základem, který uvádí v život zcela shodné jedince, jak je tomu při normálním plození čistých druhů. Musíme proto uznat, že také při tvorbě konstantních forem na hybridní rostlině spolupůsobí naprosto stejné faktory. Poněvadž různé konstantní formy se tvoří na jedné rostlině, dokonce v jedném květu, zdá se správným předpoklad, že se v pestících hybridů tvoří tolikero zárodečných a v prašnicích tolik pylových buněk, kolik je možných kombinací kombinacích forem a že tyto zárodečné a pylové buňky odpovídají svou vnitřní skladbou jednotlivým formám.

Ve skutečnosti se dá teoreticky ukázat, že tento předpoklad by úplně postačil pro vysvětlení vývoje hybridů v jednotlivých generacích, kdybychom směli současně předpokládat, že různé druhy zárodečných a pylových buněk se u hybridu vytvářejí průměrně ve stejném počtu.<sup>21</sup>

Abyste mohl být tento předpoklad podroben experimentální zkoušce, zvolil jsem tento pokus: dvě formy, které se konstantně lišily stavbou semen a zbarvením děloh, byly spojeny oplozením.



Označíme-li rozdílné znaky opět písmeny  $A, B, a, b$ , potom:

$AB$	mateřská rostlina,	$ab$	otcovská rostlina,
$A$	tvar kulatý,	$a$	tvar hranatý,
$B$	dělohy semene žluté,	$b$	dělohy semene zelené.

Z umělého oplození bylo vyseto více semen obou kmenových rostlin a z nich byly určeny nejsilnější exempláře k vzájemnému křížení. Oplozen byl:

1. hybrid pylem  $AB$ ,
2. hybrid "  $ab$ ,
3.  $AB$  " hybridu,
4.  $ab$  " hybridu.

Pro každý z těchto 4 pokusů byly na třech rostlinách oplozeny všechny květy. Pokud byl shora uvedený předpoklad správný, musely vzniknout u hybridů zárodečné a pylové buňky forem  $AB, Ab, aB, ab$  a vytvořila se spojení:

1. Zárodečné buňky  $AB, Ab, aB, ab$  s pylovými buňkami  $AB$ ;
2. " "  $AB, Ab, aB, ab$  " "  $ab$ ;
3. " "  $AB$  " "  $AB, Ab, aB, ab$ ;
4. " "  $ab$  " "  $AB, Ab, aB, ab$ .

V každém z těchto pokusů potom mohly vzejít jen tyto formy:

1.  $AB, ABb, AaB, AaBb$ ;
2.  $AaBb, Aab, aBb, ab$ ;
3.  $AB, ABb, AaB, AaBb$ ;
4.  $AaBb, Aab, aBb, ab$ .

Pokud dále vznikaly jednotlivé formy zárodečných a pylových buněk hybridu průměrně ve stejném počtu, pak číselně musela být v každém pokusu uvedená čtyři spojení početně stejná. Dokonalou shodu číselných poměrů nicméně nebylo možno očekávat, protože při každém oplození, také při normálním, některé jednotlivé zárodečné buňky zůstanou nevyvinuté nebo později zakrní, a dokonce některé z dobře vyvinutých semen po výsevu nevzejdou. Uvedený předpoklad se může omezit na to, že při tvorbě nejrůznějších zárodečných a pylových buněk je zjevná tendence k jejich stejnému počtu, aniž by ho muselo být dosaženo s matematickou přesností u každého jednotlivého hybridu.

První a druhý pokus měl především ověřit stav hybridních vaječných buněk, stejně jako třetí a čtvrtý pokus měly rozhodnout o buňkách pylových. Jak vyplývá ze shora uvedeného přehledu, musel první a třetí pokus stejně jako druhý a čtvrtý dát naprosto shodná spojení, také výsledek měl být už částečně vidět ve druhém roce ve stavbě semene a zbarvení uměle oplozených semen. U prvního a třetího pokusu se vyskytují dominantní znaky ve stavbě semene a barvě  $A$  a  $B$  v každém spojení; a sice částečně jako konstantní, částečně v hybridním sjednocení s recesivními znaky  $a$  a  $b$ , a proto musí všem semenům vtisknout svůj vlastní ráz. Všechna semena by se proto měla jevit, pokud byl předpoklad správný, jako kulatá a žlutá. Naproti tomu u druhého a čtvrtého pokusu je spojení stavby semene a barvy hybridní, proto jsou semena kulatá a žlutá; jiné je hybridní ve stavbě semene a konstantní v recesivním znaku barvy, proto jsou semena kulatá a zelená; třetí je konstantní v recesivním znaku tvaru a hybridní v barvě, proto jsou semena hranatá a žlutá; čtvrté je konstantní v obou recesivních znacích, proto jsou semena hranatá a zelená. U obou těchto pokusů se dalo očekávat čtvero semen a to: kulatá žlutá, kulatá zelená, hranatá žlutá, hranatá zelená.

Sklizeň zcela odpovídala daným požadavkům:

Bylo získáno v

1. pokusu 98 výhradně žlutých kulatých semen;
3. pokusu 94 " " " " ;
2. pokusu 31 kulatých žlutých, 26 kulatých zelených, 27 hranatých žlutých, 26 hranatých zelených;
4. pokusu 24 kulatých žlutých, 25 kulatých zelených, 22 hranatých žlutých, 27 hranatých zelených semen.

O příznivém výsledku se už skoro nedalo pochybovat, následující generace musela přinést konečné rozhodnutí. Z vysetých semen dalo v následujícím roce plody v prvním pokusu 90 rostlin, v třetím 87 rostlin; z nich daly semena

v 1. pokusu	3. pokusu	
20	25 kulatých žlutých semen . . . . .	$AB$ ;
23	19 kulatých žlutých a zelených semen . . . . .	$ABb$ ;
25	22 kulatých a hranatých žlutých semen . . . . .	$AaB$ ;
22	21 kulatých a hranatých, žlutých a zelených semen . . .	$AaBb$ .

U druhého a čtvrtého pokusu dala kulatá a žlutá semena rostliny s kulatými a hranatými, žlutými a zelenými semeny . . . . .  $AaBb$ .

Z kulatých zelených semen byly získány rostliny s kulatými a hranatými zelenými semeny ..... *Aab*.

Hranatá žlutá semena dala rostliny s hranatými žlutými a zelenými semeny ..... *aBb*.

Z hranatých zelených semen vyrostly rostliny, které daly opět jen hranatá zelená semena ..... *ab*.

I když ani v obou těchto pokusech některá semena nevzklíčila, nemohlo to nic změnit na číslech zjištěných už v minulém roce, protože každý druh semen dal rostliny, jejichž semena byla mezi sebou shodná a od jiných odlišná. Daly tedy:

2. pokus	4. pokus	
31	24	rostlin semena formy <i>AaBb</i> ;
26	25	" " " " <i>Aab</i> ;
27	22	" " " " <i>aBb</i> ;
26	27	" " " " <i>ab</i> .

Při všech pokusech se tedy vyskytly všechny formy, jaké byly předpokládány, přitom téměř ve stejném počtu.

Při další zkoušce byly zahrnuty do pokusu znaky *barva květu* a *délka osy* a výběr byl proveden tak, aby ve třetím roce pokusu musel vystoupit každý znak u poloviny všech rostlin, pokud platil shora uvedený předpoklad. *A, B, a, b* slouží opět k označení různých znaků.

*A* květy fialově červené, *a* květy bílé.  
*B* osa dlouhá, *b* osa krátká.

Forma *Ab* byla oplozena pylem *ab* a z toho vznikl hybrid *Aab*. Dále byla oplozena *aB* rovněž pylem *ab* a z toho vzešel hybrid *aBb*. V druhém roce byl použit pro další oplození hybrid *Aab* mateřskou rostlinou, a *aBb* rostlinou otcovskou.

Mateřská rostlina *Aab*, otcovská rostlina *aBb*.  
 Možné vaječné buňky *Ab, ab*, pylové buňky *aB, ab*.

Z oplození mezi možnými vaječnými a pylovými buňkami musela vzejít 4 spojení, a sice:

$$AaBb + aBb + Aab + ab.$$

Z toho je zřejmé, že podle shora uvedeného předpokladu by měla mít v třetím pokusném roce ze všech rostlin

polovina fialově červené květy (*Aa*). . . . . členy 1., 3.  
 „ bílé květy (*a*). . . . . „ 2., 4.

polovina dlouhou osu (*Bb*). . . . . členy 1., 2.  
 „ krátkou osu (*b*). . . . . „ 3., 4.

Ze 45 oplození ve druhém roce bylo získáno 187 semen, ze kterých ve třetím roce rozkvetlo 166 rostlin. Mezi nimi se objevily jednotlivé členy v následujícím počtu:

člen	barva květu	osa
1.	fialově červená	douhá . . . . . 47krát
2.	bílá	douhá . . . . . 40 „
3.	fialově červená	krátká . . . . . 38 „
4.	bílá	krátká . . . . . 41 „

Fialově červená barva květu (*Aa*) se tak vyskytla u 85 rostlin

bílá	„	„	( <i>a</i> )	„	„	81	„
douhá osa	„	„	( <i>Bb</i> )	„	„	87	„
krátká osa	„	„	( <i>b</i> )	„	„	79	„

I tímto pokusem je předkládaný názor dostatečně potvrzen.

Pro znaky *tvár lusku, barva lusku a postavení květů* byly také v malém rozsahu provedeny pokusy a získány zcela shodné výsledky. Všechna spojení, která byla možná sjednocením různých znaků, objevila se přesně podle očekávání a v téměř stejném počtu.

Tím je experimentálně oprávněn předpoklad, že hybridy hrachu tvoří vaječné a pylové buňky, jejichž skladba odpovídá ve stejném počtu všem konstantním formám, které vzejdou z kombinace znaků sjednocených při oplození.

Rozdílnost forem mezi potomky hybridů, stejně jako číselné poměry, ve kterých je můžeme pozorovat, nacházejí v právě dokázané větě dostatečné potvrzení. Nejjednodušší případ nabízí vývojová řada pro jednotlivé dvojice rozdílných znaků.<sup>22</sup> Tato řada se jak známo označuje výrazem  $A + 2Aa + a$ , přičemž *A* a *a* představují formy s konstantně rozdílnými znaky a *Aa* představují hybridní formu obou. Obsahuje při 3 různých členech 4 jedince. Při jejich tvorbě vstupují do oplození pylové a vaječné buňky formy *A* a *a* v průměru stejným dílem, tedy každá forma dvakrát, tak vzniknou 4 jedinci. Podle toho se na oplození podílejí:

pylové buňky  $A + A + a + a$   
 vaječné buňky  $A + A + a + a$

Je zcela ponecháno náhodě, který z obou druhů pylu se spojí s kterou jednotlivou vaječnou buňkou. Přitom na základě principu pravděpodobnosti v průměru mnoha případů musí se vždy spojit každá pylová buňka  $A$  i  $a$  stejně často s každou formou vaječné buňky  $A$  i  $a$ ; tak se při oplození setká jedna ze dvou pylových buněk  $A$  s jednou vaječnou buňkou  $A$ , druhá s jednou vaječnou buňkou  $a$ , stejně jako jedna pylová buňka  $a$  s jednou vaječnou buňkou  $A$ , druhá s  $a$ .



Výsledek oplození můžeme znázornit tak, že označení pro spojení vaječné a zárodečné buňky budou uvedena ve formě zlomku, a sice pylové buňky nad zlomkovou čarou a vaječné buňky pod čarou. V uvedeném případě dostaneme:

$$\frac{A}{A} + \frac{A}{a} + \frac{a}{A} + \frac{a}{a}$$

U prvního a čtvrtého členu jsou vaječné a pylové buňky shodné, proto musejí být produkty jejich spojení konstantní, jmenovitě  $A$  i  $a$ ; u druhého a třetího naopak dochází ke sjednocení obou rozdílných kmenových znaků, proto jsou také formy, které z těchto oplození vzejdou, zcela identické s hybridem, z kterého pocházejí. U s k u t e č ň u j e s e t a k o p a k o v a n á h y b r i d i z a c e. Tak se vysvětluje nápadný jev, že hybridy jsou schopné tvořit vedle obou svých kmenových forem také potomky, kteří jsou s nimi shodní;  $\frac{A}{a}$  a  $\frac{a}{A}$  dávají obě stejné spojení  $Aa$ , protože, jak již bylo výše uvedeno, pro zdařilé oplození je lhostejné, který z obou znaků patří pylové nebo vaječné buňce. Proto platí

$$\frac{A}{A} + \frac{A}{a} + \frac{a}{A} + \frac{a}{a} = A + 2Aa + a.$$

Takto se utváří p r ů m ě r n ý průběh samooplození hybridů, u kterých jsou sjednoceny dva rozdílné znaky. U jednotlivých květů a u jednotlivých rostlin může být však poměr, ve kterém formy vytvářejí řady, poměrně významně porušen. Bez ohledu na to, že počet, v jakém se vyskytují obojí zárodečné buňky v semeníku, můžeme považovat za stejný pouze v průměru, je zcela ponecháno náhodě, který z obou druhů pylu uskuteční oplození každé jed-

notlivé vaječné buňky. Proto jednotlivé hodnoty musí nutně kolísat a jsou dokonce možné extrémní případy, jak byly uvedeny dříve u pokusů s tvarem a zbarvením děloh semene. Skutečná čísla poměrů mohou být udávána pouze v průměru, který odvodíme od celkového počtu co nejpočetnějších jednotlivých hodnot; čím větší je jejich počet, s tím větší přesností bude vyloučena pouhá nahodilost.

Vývojová řada pro hybridy, u kterých jsou spojovány dvojerozdílné znaky, bude obsahovat mezi 16 jednotlivci 9 rozdílných forem, a to:

$AB + Ab + aB + ab + 2ABb + 2aBb + 2AaB + 2Aab + 4AaBb$ . Mezi různými znaky kmenových rostlin  $A$ ,  $a$  a  $B$ ,  $b$  jsou možné 4 konstantní kombinace, proto hybrid také tvoří odpovídající 4 formy vaječných a pylových buněk:  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$ ,  $ab$ , a každá z nich vstoupí do oplození průměrně 4krát, protože řada obsahuje 16 jedinců. Tak se na oplození podílejí:

pylové buňky:  $AB + AB + AB + AB + Ab + Ab + Ab + Ab + aB + aB + aB + aB + ab + ab + ab + ab$ .

vaječné buňky:  $AB + AB + AB + AB + Ab + Ab + Ab + Ab + aB + aB + aB + aB + ab + ab + ab + ab$ .

V průměrném průběhu oplození se spojuje každá forma pylu stejně často s každou formou vaječné buňky, proto každá ze 4 pylových buněk  $AB$  se spojí jednou s každým druhem vaječné buňky  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$ ,  $ab$ . Přesně tak dochází ke sjednocení zbývajících forem pylových buněk  $Ab$ ,  $aB$ ,  $ab$  se všemi ostatními vaječnými buňkami. Tak dostaneme:

$$\frac{AB}{AB} + \frac{AB}{Ab} + \frac{AB}{aB} + \frac{AB}{ab} + \frac{Ab}{AB} + \frac{Ab}{Ab} + \frac{Ab}{aB} + \frac{Ab}{ab} + \frac{aB}{AB} + \frac{aB}{Ab} + \frac{aB}{aB} + \frac{aB}{ab} + \frac{ab}{AB} + \frac{ab}{Ab} + \frac{ab}{aB} + \frac{ab}{ab}$$

$$= AB + ABb + AaB + AaBb + ABb + Ab + AaBb + Aab + AaB + AaBb + aBb + aBb + AaBb + Aab + aBb + ab = AB + Ab + aB + ab + 2ABb + 2aBb + 2AaB + 2Aab + 4AaBb.$$

Zcela podobným způsobem vysvětlujeme vývojovou řadu hybridů, u kterých jsou spojeny trojerozdílné znaky. Hybrid tvoří 8 rozdílných forem vaječných a pylových buněk:  $ABC$ ,  $ABc$ ,  $AbC$ ,  $Abc$ ,  $aBC$ ,  $aBc$ ,  $abC$ ,  $abc$ , a každá forma pylu se sjednocuje opět v průměru jedenkrát s každou formou vaječné buňky.



Zákon kombinace rozdílných znaků, podle kterého probíhá vývoj hybridů, tak nachází své opodstatnění a vysvětlení v prokázané větě, že hybridy tvoří vaječné a pylové buňky, které odpovídají ve stejném počtu všem konstantním formám, jež vznikají z kombinací znaků sjednocených oplozením.

## Pokusy s hybridy jiných druhů rostlin

Úkolem dalších pokusů bude zjištění, zda vývojový zákon nalezený pro *Pisum* platí také pro hybridy jiných rostlin. Proto bylo zahájeno v poslední době více pokusů. Ukončeny jsou dva menší experimenty s druhy rodu *Phaseolus*, o kterých se zde zmíníme.

Pokus s *Phaseolus vulgaris* a *Phaseolus nanus* L. dal zcela souhlasný výsledek. Vedle zakrslé osy měl *Ph. nanus* zelené jednoduše klenuté lusky, *Ph. vulgaris* naproti tomu 10–12 stop vysokou osu a žlutě zbarvené, v době zralosti zaškrčené lusky. Číselné poměry, ve kterých se vyskytovaly různé formy v jednotlivých generacích, byly stejné jako u *Pisum*. Také vývoj konstantních spojení probíhal podle zákona jednoduchého kombinování znaků, přesně tak, jak je tomu u *Pisum*. Bylo získáno:

konstantní spojení:	osa:	barva nezralého lusu:	tvar zralého lusu:
1	dlouhá	zelená	klenutý
2	"	"	zaškrčený
3	"	žlutá	klenutý
4	"	"	zaškrčený
5	krátká	zelená	klenutý
6	"	"	zaškrčený
7	"	žlutá	klenutý
8	"	"	zaškrčený

Zelená barva lusu, klenutý tvar lusu a vysoká osa byly stejně jako u *Pisum* dominantními znaky.

Jiný pokus se dvěma různými druhy *Phaseolus* se zdařil jen částečně. Jako mateřská rostlina posloužil *Ph. nanus* L., velice konstantní druh s bílými květy v krátkých hroznech a malými bílými semeny v rovných, klenutých a hladkých luscích; oplozující rostlinou byl *Ph. multiflorus* W. s vysokým otáčivým stonkem, purpurově červenými květy ve velice dlouhých

hroznech, s drsnými, srpkovitě zakřivenými lusky a velkými semeny, která jsou na broskvově červeném podkladu černě skvrnitá a žíhaná.

Hybrid byl nejvíce podobný otcovské rostlině, jen květy se zdály méně sytě zbarvené. Měly velice omezenou plodnost, ze 17 rostlin, které nasadily mnoho stovek květů, jsem sklídl celkem jen 49 semen. Semena byla střední velikosti a měla podobnou kresbu jako *Ph. multiflorus*; také základní barva se podstatně nelišila. V příštím roce z nich vyrostlo 44 rostlin, ze kterých vykvetlo jen 31. Znaky *Ph. nanus*, které byly u hybridu vždy latentní, se opět objevily v různých kombinacích, jejich poměr k dominantním musel nutně kolísat pro malý počet pokusných rostlin; u jednotlivých znaků jako např. délky osy nebo tvaru lusu, byl poměr nicméně stejný jako u *Pisum*, téměř přesně 1 : 3.

I když úspěch tohoto pokusu pro stanovení číselných poměrů, ve kterých se vyskytovaly různé tvary, byl nepatrný, na druhé straně nabízí příklad p o z o r u - h o d n é p r o m ě n y b a r e v květů a semen hybridů. U *Pisum*, jak známo, vystupují znaky barvy květů a semen v první a dalších generacích beze změny a potomci hybridů nesou výlučně jeden nebo druhý z obou kmenových znaků. Jinak je tomu v pokusu, který zde předkládám. Bílá barva květů a semen u *Ph. nanus* se sice objevila už v první generaci u jednoho poměrně plodného exempláře, ale ostatních 30 rostlin vytvořilo barvy květů, které představovaly různé odstíny od purpurově červené ke světlefialové. Zbarvení slupky semene nebylo o nic méně pestré než zbarvení květů. Žádná rostlina nemohla být považována za plně plodnou, některé nenasadily vůbec žádné plody, u některých se vyvinuly až z posledních květů a už nedozrály, jen z 15 rostlin jsem sklídl dobře vyvinutá semena. Největší sklon k neplodnosti vykazovaly formy s převážně červeným květem, u nichž 16 rostlin dalo jen 4 zralá semena. Tři z nich měla podobnou kresbu semen jako *Ph. multiflorus*, ale více či méně bledou, světlou základní barvu, čtvrtá rostlina dala jen jedno semeno jednoduchého hnědého zbarvení. Formy s převážně fialovou barvou květu měly tmavohnědá, černohnědá a docela černá semena.

V pokusu se pokračovalo ještě po dvě generace za stejně nepříznivých okolností, neboť dokonce i v potomstvu celkem plodných rostlin byla část opět málo plodná nebo úplně sterilní. Jiné barvy květů a semen než které jsem uvedl, se nevyskytly. Formy, které v první generaci získaly jeden nebo více recesivních znaků, v nich zůstaly bez výjimky konstantní. Také u rostlin, které měly fialové květy a hnědá nebo černá semena, už některé nezměnily v příštích generacích ani barvu květů ani semen, ale většina dávala vedle zcela shodných potomků také

takové, kteří měli bílé květy a stejně zbarvené slupky semen. Červeně kvetoucí rostliny zůstaly tak málo plodné, že se o jejich dalším vývoji nedá s jistotou říci nic určitého.

Bez ohledu na mnoho poruch, se kterými se při pozorování bylo třeba potýkat, vyplývá z pokusu alespoň tolik, že vývoj hybridů v těch znacích, které určují stavbu rostliny, probíhá podle stejného zákona jako u *Pisum*. Avšak u znaků barev se zdá, že bude těžké najít dostatečnou shodu. Nehledě k tomu, že ze spojení bílého a fialově-červeného zbarvení vzejde celá řada barev od purpurové až po světlefialovou a bílou, musí být také nápadná okolnost, že mezi 31 kvetoucími rostlinami získala jen jedna recesivní charakter bílého zbarvení, zatímco u *Pisum* to bylo už u každé čtvrté rostliny.

Ale i tyto záhadné jevy by bylo možné pravděpodobně vysvětlit podle zákona platného pro *Pisum*, kdybychom směli předpokládat, že barva květů a semen u *Ph. multiflorus* se skládá ze dvou nebo více zcela samostatných barev, které se jednotlivě chovají stejně jako každý jiný konstantní znak rostliny. Kdyby se barva květů *A* skládala ze samostatných znaků  $A_1 + A_2 + \dots$ , které vyvolávají celkový dojem purpurově červeného zbarvení, pak by oplozením s rozdílným znákem bílé barvy *a* musela vzniknout hybridní spojení  $A_1a + A_2a + \dots$ , a podobně by se chovalo odpovídající zbarvení slupky semen. Podle shora uvedeného předpokladu by bylo každé z těchto hybridních spojení barev samostatné a vyvíjelo by se zcela nezávisle na ostatních. Potom je snadné uznat, že z kombinace jednotlivých vývojových řad by musela vzejít jedna úplná řada barev. Kdyby bylo např.  $A = A_1 + A_2$ , pak odpovídají hybridům  $A_1a$  a  $A_2a$  vývojové řady

$$A_1 + 2A_1a + a$$

$$A_2 + 2A_2a + a.$$

Členy těchto řad mohou vstoupit do 9 různých spojení a každé z nich představuje označení pro jinou barvu:

1 $A_1 A_2$	2 $A_1 a A_2$	1 $A_2 a$
2 $A_1 A_2 a$	4 $A_1 a A_2 a$	2 $A_2 a a$
1 $A_1 a$	2 $A_1 a a$	1 $a a$

Čísla, která předcházejí jednotlivým spojením, současně udávají, kolik rostlin odpovídajícího zbarvení náleží do řady. Protože jejich celkový počet je 16, jsou všechny barvy rozděleny v průměru mezi každých 16 rostlin, ale jak řada sama ukazuje, v nestejných poměrech.

Pokud by vývoj barev probíhal skutečně tímto způsobem, mohl by být také shora uvedený případ vysvětlen tak, že bílá barva květů a lusků se vyskytla jen

jednou mezi 31 rostlinami první generace. Toto zbarvení je v řadě obsaženo jen jednou, a mohlo by se proto vyvinout průměrně jen jednou mezi každými 16 rostlinami, u tří barevných znaků dokonce jednou mezi 64 rostlinami.

Ale nesmíme zapomínat, že zde uvedený pokus o vysvětlení spočívá na pouhé domněnce, pro kterou nesvědčí nic než velmi neúplný výsledek právě pojednávaného pokusu. Vyplatilo by se však, abychom dále sledovali vývoj barev u hybridů v podobných pokusech, protože je pravděpodobné, že bychom tímto způsobem pochopili mimořádnou rozmanitost ve zbarvení našich okrasných rostlin.<sup>23</sup>

Až doposud není s určitostí známo víc než to, že barva květů je u většiny okrasných rostlin nanejvýš proměnlivým znakem. Často se uvádělo, že pěstování do značné míry otrásá stabilitou druhů nebo ji úplně ruší, a objevuje se snaha chápat vývoj kulturních forem jako nepravidelný a nahodilý; přitom se obvykle poukazuje na zbarvení okrasných rostlin jako na vzor vši nestálosti. Nelze však uznat, proč by pouhé přesazení do zahradní půdy muselo mít za následek tak pronikavou a trvalou revoluci v rostlinném organismu. Nikdo nebude chtít vážně tvrdit, že vývoj rostliny ve volné přírodě se řídí jinými zákony než na zahradním záhonu. Zde i tam se jistě objeví typové změny, když se změní životní podmínky pro nějaký druh a on má schopnost, aby se svému novému prostředí přizpůsobil. S oblibou se připouští, že pěstování podporuje vznik nových variet a že lidská ruka uchová mnohou odchylku, která by ve volné přírodě jistě zanikla, ale nic nás neopravňuje k tvrzení, že sklon k vytváření variet je vystupňován tak mimořádně, že by druhy rychle ztratily všechnu stálost a jejich potomci se rozešli v nekonečnou řadu nanejvýš proměnlivých forem. Kdyby byla změna vegetačních podmínek jediným důvodem variability, dalo by se očekávat, že ty kulturní rostliny, které se po staletí pěstovaly v téměř stejných podmínkách, by zase musely svou stálost upevnit. Jak známo, není tomu tak, neboť právě mezi nimi nacházíme nejen nejrozmanitější, ale i nejproměnlivější formy. Jen luskoviny jako *Pisum*, *Phaseolus* a *Lens*, jejichž pohlavní orgány chrání člunek, mezi nimi tvoří pozoruhodnou výjimku. Také zde vznikly během více než tisíciletého pěstování v nejrozmanitějších podmínkách četné variety, ty však udržují za stálých životních podmínek takovou stálost, jaká se projevuje u planě rostoucích druhů.

Zůstává víc než pravděpodobné, že proměnlivost kulturního rostlinstva způsobuje faktor, kterému byla doposud věnována malá pozornost. Různé zkušenosti nutí k názoru, že naše kulturní rostliny jsou až na několik výjimek

členy různých hybridních řad, jejichž zákonitý další vývoj se mění a pozastavuje v důsledku častého vzájemného křížení. Neměli bychom přehlédnout okolnost, že kulturní rostliny se pěstují většinou ve větším počtu vedle sebe, což nabízí nejprůzračnější možnost pro vzájemné oplození mezi danými varietami i druhy. Pravděpodobnost tohoto názoru se opírá o skutečnost, že mezi velkým množstvím proměnlivých forem se vždy nacházejí některé jednotlivé, které zůstávají v jednom nebo jiném znaku konstantní, pokud se ovšem pečlivě zabráni všem cizím vlivům. Tyto formy se vyvíjejí stejně jako určité členy složených hybridních řad. Také u nejcitlivějšího ze všech znaků, znaku barvy, nemůže uniknout pečlivému pozorování, že jednotlivé formy tíhnou k proměnlivosti ve velmi různém stupni.<sup>24</sup> Mezi rostlinami, které pocházejí z jednoho spontánního oplození, jsou často i takové, jejichž potomci se výrazně rozcházejí skladbou a uspořádáním barev, zatímco potomci jiných dávají méně odlišné formy a u většího počtu osamocených příkladů se můžeme setkat s takovými, které svou barvu květu přenášejí na potomky beze změny.<sup>25</sup> Pěstované druhy *Dianthus* jsou toho poučným příkladem. Bílé kvetoucí exemplář *Dianthus caryophyllus*, který pocházel z bílé kvetoucí variety, byl během kvetení uzavřen ve skleníku; jeho četná semena dala rostliny s naprosto stejnou bílou barvou květu. Podobný výsledek dal jeden červený poddruh, který přecházel trochu do fialové a jeden bílý, červeně pruhovaný. Naproti tomu mnoho dalších odrůd, které byly chráněny stejným způsobem, dalo potomky více či méně rozdílně zbarvené a prokreslené.

Kdo si udělá přehled o zbarveních, která vznikají ze stejného oplození u okrasných rostlin, nebude se moci snadno ubránit přesvědčení, že také zde probíhá vývoj podle určitého zákona, který je snad možné vyjádřit k o m b i n a c í v í c e r ý c h s a m o s t a t n ý c h b a r e v n ý c h z n a k ů .

### Závěrečné poznámky<sup>26</sup>

Snad nebude nezajímavé, když srovnám pozorování u *Pisum* s výsledky, ke kterým dospěly ve svých výzkumech obě autority v tomto oboru K ö l r e u t e r a G ä r t n e r . Podle jejich shodného názoru zaujímají hybridy svým vnějším zjevem buď střední formu mezi kmenovými druhy, nebo se posouvají blíže k jednomu nebo druhému typu, mnohdy jsou od nich stěží odlišitelné. Z jejich semen vzejdou obvykle, pokud došlo k oplození vlastním pylem, rozdílné formy, odchylné od normálního typu. Zpravidla si uchová většina jedinců z jednoho oplození formu hybridu, zatímco několik málo se jich více podobá

mateřské rostlině a ten nebo onen jedinec se blíží více rostlině otcovské. To ovšem neplatí pro všechny hybridy bez výjimky. U některých tíhnou potomci částečně k jedné a částečně ke druhé kmenové rostlině, nebo se všichni přiklánějí více na jednu nebo na druhou stranu; u některých však potomci zůstávají úplně shodní s hybridem a dále se rozmnožují beze změny. Hybridy variet se chovají jako druhové hybridy, ale mají ještě větší proměnlivost tvarů a ještě výrazněji tíhnou k návratu ke kmenovým formám.

Pokud se týká s t a v b y hybridů a jejich zpravidla následného vývoje, nelze jim upřít shodu s tím, co jsem pozoroval u *Pisum*. Jinak je tomu ve zmíněných výjimečných případech. G ä r t n e r sám uznává, že přesné určení, zda se nějaká forma více podobá jednomu nebo druhému z obou kmenových druhů, často působí velké obtíže, protože přitom velmi mnoho záleží na subjektivním pohledu pozorovatele. Ale i jiná okolnost mohla přispět k tomu, že výsledky mohly i přes nejpečlivější pozorování a určování rozdílně kolísat a stát se nejistými. K pokusům sloužily většinou rostliny, které platí jako dobré druhy a liší se větším počtem znaků. Vedle ostře vystupujících znaků sem musíme zahrnout i takové znaky, jestliže se všeobecně jedná o větší či menší podobnost, které se často těžko vystihují slovy, ale přece stačí, jak ví každý rostlinopisec, vtisknout formám cizorodý výraz. Předpokládáme-li, že vývoj hybridů probíhal podle zákona platného pro *Pisum*, pak by musela řada každého jednotlivého pokusu obsahovat velmi mnoho forem, protože počet členů, jak známo, roste s třetí mocninou v počtu rozdílných znaků. U poměrně malého počtu pokusných rostlin by potom mohl být výsledek správný jenom přibližně a v jednotlivých případech by se mohl odchylovat nikoli bezvýznamně. Pokud by např. byly oba kmenové druhy rozdílné v 7 znacích a vypěstovali bychom ze semen jejich hybridů 100 až 200 rostlin, abychom posoudili stupeň příbuznosti potomků, hned bychom pochopíme, jak nejistý by musel být úsudek, protože pro 7 rozdílných znaků čítá vývojová řada 16 384 jedinců mezi 2 187 různými formami. Mohla by se prosadit tu jedna tu druhá příbuznost, podle toho, jak by náhoda přihrávala pozorovateli do rukou tu nebo onu formu.

Pokud se dále mezi rozdílnými znaky současně vyskytují znaky d o m i n a n t n í , které přecházejí na hybridy zcela nebo téměř nezměněny, pak musí u členů vývojové řady vystupovat do popředí vždy ten z obou kmenových druhů, který má větší počet dominantních znaků. V dříve popsáném pokusu s *Pisum* pro tři páry rozdílných znaků náležely všechny dominantní charakteristiky mateřské rostlině. I když se členy řady svou vnitřní uspořádaností přiklánějí stejnoměrně k oběma kmenovým rostlinám, získal při tomto pokusu typ ma-



teřské rostliny přece jen tak výraznou převahu, že mezi 64 rostlinami první generace bylo s ní 54 zcela shodných nebo se lišily jen v jednom znaku. Vidíme, jak může být za jistých okolností na pováženou vyvozovat závěry o vnitřní příbuznosti hybridů z vnější shody.

G ä r t n e r se zmiňuje, že v oněch případech, kde byl vývoj pravidelný, nebyly získány mezi potomky hybridů obě kmenové formy, nýbrž jen jednotliví, jim blízké příbuzní jedinci. U velmi rozsáhlých vývojových řad to nemohlo ani jinak dopadnout. Pro 7 rozdílných znaků vyskytují se např. obě kmenové formy jen jednou mezi více než 16000 potomky hybridu. Podle toho není jednoduše možné, že je získáme už při malém počtu pokusných rostlin; s určitou pravděpodobností však můžeme počítat s výskytem jednotlivých forem, které jsou jim v řadě blízké.

S p o d s t a t n o u r o z d í l n o s t í setkáváme se u hybridů, které zůstávají v potomcích konstantní a rozmnožují se stejně jako čisté druhy. Podle G ä r t n e r a sem patří velmi plodné hybridy: *Aquilegia atropurpurea-canadensis*, *Lavatera pseudolbi-thuringiaca*, *Geum urbano-rivale* a některé hybridy *Dianthus*; podle W i c h u r y druhové hybridy vrb. Pro historii vývoje rostlin je tato okolnost mimořádně důležitá, protože konstantní hybridy nabývají významu nových druhů. Věcnou správnost zaručují vynikající pozorovatelé a nelze o ní pochybovat. G ä r t n e r měl příležitost sledovat *Dianthus Armeria-deltoides* až do 10. generace, protože se mu pravidelně samovolně rozmnožoval v zahradě.

U *Pisum* pokusy prokázaly, že hybridy tvoří r ů z n o r o d é vaječné a pylové buňky a že v tom spočívá důvod proměnlivosti jejich potomků. Také u jiných hybridů, jejichž potomci se chovají podobně, smíme předpokládat stejnou příčinu, naproti tomu pro ty, které zůstávají konstantní, zdá se přístavný předpoklad, že jejich pohlavní buňky jsou stejného druhu a souhlasí se základní buňkou hybridu. Podle názoru významných fyziologů se u vyšších rostlin při rozmnožování sjednocuje vždy jedna vaječná a jedna pylová buňka v buňku jedinou\*), která se dokáže příjmem látek a tvorbou nových buněk dále vyvíjet v samostatný organismus. Tento vývoj probíhá podle konstantního zákona, který spočívá ve skladbě hmoty a uspořádání elementů, které v buňce dosáhly životaschopného sjednocení. Pokud jsou pohlavní buňky stejnorodé a souhlasí se základní buňkou mateřské rostliny, potom bude vývoj nového jedince probíhat podle stejného zákona, jaký platí pro mateřskou rostlinu. Podaří-li se spojení vaječné buňky s n e s t e j n o u buňkou pylovou,

musíme předpokládat, že mezi prvky obou buněk, které podmiňují vzájemné rozdíly, dochází k jakémusi vyrovnání. Z něho vzešla zprostředkující buňka stane se základem hybridního organismu, jehož vývoj probíhá nutně podle jiného zákona, než jaký platí pro oba kmenové druhy. Pokud považujeme vyrovnání za dokonané, zejména v tom smyslu, že hybridní embryo sestává z buněk stejného druhu, ve kterých jsou rozdíly z c e l a a t r v a l e v y v á Ź e n y, pak by v dalším důsledku vyplývalo, že by hybridy zůstaly ve svých potomcích konstantní jako každý jiný samostatný rostlinný druh. Pohlavní buňky, které vzniknou v jejich pestících a tyčinkách, budou stejného druhu a shodné se základní zprostředkující buňkou.

U hybridů, jejichž potomci jsou p r o m ě n l i v í, smíme snad předpokládat, že mezi rozdílnými elementy vaječné a pylové buňky dojde jen k takovému zprostředkování, které ještě umožní vznik buňky jako základu hybridu, ale vyrovnání mezi protichůdnými elementy bude jen přechodné a nepřesáhne život hybridní rostliny. Protože na vzhledu rostliny nejsou během celého vegetačního období postřehnutelné žádné změny, museli bychom dále vyvodit, že se rozdílným elementům podaří vystoupit z vynuceného spojení až při tvorbě pohlavních buněk. Na tvorbě těchto buněk podílejí se všechny přítomné elementy ve zcela volném a rovnoměrném uspořádání, přičemž jen rozdílné se vzájemně vylučují. To by umožnilo vznik tolikera vaječných a pylových buněk, kolik kombinací připouštějí tvůrčí elementy.

Převedení podstatného rozdílu ve vývoji hybridů, o které jsem se zde pokusil, na t r v a l é nebo p ř e c h o d n é s p o j e n í rozdílných elementů buňky může samozřejmě mít jen cenu hypotézy, pro kterou pro nedostatek spolehlivých dat zůstává otevřen ještě široký prostor. Určité oprávnění pro vyznívaný názor spočívá v důkazu provedeném pro *Pisum*, že chování každé dvo-

\*) U *Pisum* je mimo veškerou pochybnost, že pro vznik nového embrya se musí uskutečnit úplné sjednocení prvků obou pohlavních buněk. Jak bychom pak chtěli vysvětlit, že mezi potomky hybridů opět vystupují obě kmenové formy ve stejném počtu a se všemi svými vlastnostmi? Kdyby byl vliv zárodečného vaku na pylovou buňku jen vnější, kdyby mu byla přiměřena pouze role živitele, potom by výsledek každého jednotlivého umělého oplození nemohl spočívat v ničem jiném než v tom, že by se vyvinutý hybrid rovnal výhradně pylové rostlině nebo by k ní měl velmi blízko. Toto dosavadní pokusy žádným způsobem nepotvrzují. Stejný důkaz pro úplné sjednocení obsahu obou buněk spočívá ve všestranně potvrzeném poznatku, že pro stavbu hybridu je lhostejné, která z kmenových forem byla rostlinou mateřskou nebo otcovskou.

jíce rozdílných znaků v hybridním sjednocení nezávisí na žádných dalších rozdílech mezi oběma kmenovými rostlinami, a dále, že hybrid tvoří tolikero vaječných a pylových buněk, kolik je možných konstantních kombinačních forem. Rozlišující znaky dvou rostlin mohou nakonec přece jen spočívat v rozdílech ve skladbě a uskupení elementů, které jsou v jejich základních buňkách v živém vzájemném působení.

Platnost vět stanovených pro *Pisum* však vyžaduje sama ještě ověření, a proto by bylo žádoucí, aby došlo k opakování alespoň důležitějších pokusů, např. těch, které se týkají stavu hybridních pohlavních buněk. Jednotlivému pozorovateli může lehce uniknout rozdílnost, která, i když se zpočátku zdá nevýznamná, může narůst natolik, že se v celkovém výsledku nesmí zanedbat. Zda se proměnlivé hybridy jiných druhů rostlin chovají zcela stejně, musí rozhodnout teprve pokusy; zatím se snad smíme domnívat, že v důležitých bodech nemůže nastat zásadní rozdíl, protože j e d n o t a plánu vývoje organického života stojí mimo diskusi.

Nakonec zasluhují zvláštní zmínku ještě pokusy s p ř e m ě n o u j e d n o h o d r u h u v j i n ý u m ě l ý m o p l o z e n í m , které prováděl K ö l r e u t e r , G ä r t n e r a j . T ě m t o e x p e r i m e n t ů m se přikládala zvláštní důležitost, G ä r t n e r je počítá při tvorbě kříženců za „nejobtížnější ze všech“.<sup>27</sup>

Když se měl druh *A* proměnit v jiný druh *B*, byly oba spojeny oplozením a získané hybridy se ještě jednou oplodnily pylem *B*; potom byla z různých jejich potomků vybrána taková forma, která byla nejbližší druhu *B*, a opakovaně se s ní oplodnila, a tak dále, až byla konečně získána forma, která se rovnala *B* a zůstala ve svých potomcích konstantní. Tak se druh *A* proměnil v jiný druh *B*. G ä r t n e r sám vykonal 30 takových pokusů s rostlinami z rodů: *Aquilegia*, *Dianthus*, *Geum*, *Lavatera*, *Lychnis*, *Malva*, *Nicotiana* a *Oenothera*. Doba přeměny nebyla pro všechny druhy stejná. Zatímco u některých stačilo trojnásobné oplození, u jiných se muselo opakovat 5 až 6krát; i u stejných druhů pozoroval při různých pokusech kolísání. G ä r t n e r připisuje tuto rozdílnost okolností, že „síla typu, již určitý druh při plození působí na změnu a přestavbu mateřského typu, je u různých rostlin velmi rozdílná a proto časové úseky a počet generací, v nichž se určitý druh mění v jiný, musí být také různé, a že se přeměny u některých druhů dosáhne za více, u jiných však za méně generací“. Dále tento pozorovatel podotýká, „že i při uskutečňování přeměny záleží na tom, který typ a kterého jedince pro další přeměny zvolíme“.

Kdybychom směli předpokládat, že v těchto pokusech přeměny měl poměrně podobným způsobem jako u *Pisum*, pak by celý proces přeměny měl poměrně

jednoduché vysvětlení. Hybrid vytváří tolikero pohlavních buněk, kolik konstantních kombinací připouští znaky, které jsou v něm sjednoceny, a jedna z nich je vždy stejná jako oplozující pylové buňky. Podle toho existuje pro všechny pokusy tohoto druhu možnost, že už z druhého oplození získáme konstantní formu, která bude shodná s opylující rostlinou. Zda ji ale získáme s určitostí, závisí v každém jednotlivém případě na počtu pokusných rostlin, stejně tak jako na počtu rozdílných znaků, které se v oplození sjednotily. Můžeme například předpokládat, že by se rostliny určené k pokusu lišily ve 3 znacích a druh *ABC* by se měl přeměnit v jiný *abc* opakovaným oplozováním jeho pylem. Hybrid vzešlý z prvního oplození tvoří 8 různých druhů zárodečných buněk:

*ABC, ABc, AbC, aBC, Abc, aBc, abC, abc.*

Ty ve druhém roce pokusu opětovně spojíme s pylovými buňkami *abc* a udržíme řadu:

*AaBbCc + AaBbc + AabCc + aBbCc + Aabc + aBbc + abCc + abc.*

Protože forma *abc* se vyskytuje v osmičlenné řadě jednou, je málo pravděpodobné, že by mezi pokusnými rostlinami mohla chybět, i když bychom je přestovali jen v menším počtu, a tedy přeměna by byla dokončena už po dvojnásobném oplození. Pokud bychom ji náhodou nezískali, pak by se oplození muselo opakovat u nějakého nejbližšího příbuzného spojení *Aabc, aBbc, abCc*. Je stejné, že experiment tohoto druhu se nutně prodlužuje tím déle, čím menší je počet pokusných rostlin a čím větší je počet rozdílných znaků obou kmenových druhů, že dále u týchž druhů může snadno dojít k prodloužení o jednu, dokonce o dvě generace, jak to pozoroval G ä r t n e r . Přeměna velmi vzdálených druhů může skončit přesto až v 5. nebo 6. pokusném roce, protože počet různých pohlavních buněk, které hybrid tvoří, roste s druhou mocninou počtu rozdílných znaků.

G ä r t n e r opakovanými pokusy zjistil, že délka v z á j e m n é přeměny je pro mnoho druhů různá, takže se častokrát může druh *A* přeměnit v jiný druh *B* o jednu generaci dříve než druh *B* v jiný *A*. Z toho zároveň odvozuje důkaz, že není tak zcela podstatný K ö l r e u t e r ů v názor, podle kterého „obě povahy kříženců mezi sebou zachovávají nejdokonalejší rovnováhu“. Zdá se však, že K ö l r e u t e r tuto výtku nezasluhuje, že spíše G ä r t n e r přitom přehlédl důležitý moment, na který upozorňuje sám na jiném místě, že vlastně „záleží na tom, kterého jedince vybereme pro další přeměnu“. Pokusy provedené v tomto směru se dvěma druhy *Pisum* poukazují na to, že pro



výběr nejzpůsobilejších jedinců pro další oplození může být významný rozdíl, který ze dvou druhů podstoupí přeměnu v jiný. Obě pokusné rostliny se lišily v 5 znacích, přičemž druh *A* měl všechny znaky dominantní, druh *B* všechny recesivní. Pro vzájemnou přeměnu byl *A* oplozen pylem *B* a obráceně *B* pylem *A*, potom se totéž opakovalo u každého z obou hybridů v následujícím roce. U prvního pokusu  $\frac{B}{A}$  bylo ve třetím roce pokusu k dispozici pro výběr jedinců k dalšímu oplození 87 rostlin, a to v 32 možných formách; pro druhý pokus  $\frac{A}{B}$  bylo získáno 73 rostlin, které se svým vnějším vzhledem zcela shodovaly s opylující rostlinou, ale svou vnitřní skladbou musely být tak rozdílné jako formy druhého pokusu. Cílený výběr umožnil pouze první pokus, u druhého muselo být několik rostlin vyřazeno zcela nahodile. U posledně uvedených rostlin oplodnil pyl *A* jen část květů, zbytek byl ponechán pro oplození vlastním pylem. Mezi každými 5 rostlinami použitými k oplození v obou pokusech se shodovaly s opylující rostlinou v následujícím roce:

první pokus	druhý pokus	
2 rostliny	-	ve všech znacích
3 rostliny	-	„ 4 „
-	2 rostliny	„ 3 „
-	2 rostliny	„ 2 „
-	1 rostlina	„ 1 znaku.

Pro první pokus tím přeměna skončila, ve druhém, který dále nepokračoval, by se bylo muselo uskutečnit ještě dvojnásobné oplození.

I když by často nemělo docházet k tomu, že dominantní znaky náležejí výlučně jedné nebo druhé kmenové rostlině, přece vždycky bude rozdíl v tom, která z obou jich má více. Náleží-li většina dominantních znaků otcovské rostlině, pak výběr forem pro další oplození dává menší jistotu než v opačném případě, což musí mít za následek prodloužení délky trvání přeměny, za předpokladu, že považujeme pokus za ukončený teprve tehdy, až dosáhneme formy, která se nejen svou stavbou rovná otcovské rostlině, ale až také jako ona i její potomstvo zůstává konstantní.

Úspěch pokusů s přeměnou přiměl Gärtnera k tomu, aby se obrátil proti mínění těch přírodovědců, kteří popírají stabilitu rostlinných druhů a předpokládají stálé povstávání nových druhů rostlinstva. V dosažené přeměně jednoho druhu v jiný nachází Gärtner nepochybný důkaz toho, že druh má vymezeny pevné hranice, které nemůže přeměnou překonat. I když ani tomuto

názoru nemůže být přiznána bezpodmínečná platnost, nalézá se přece jen v Gärtnerových pokusech pozoruhodné potvrzení domněnky, která byla již dříve vyslovena o proměnlivosti kulturních rostlin.

Mezi pokusnými druhy se vyskytují kulturní rostliny jako *Aquilegia atropurpurea a canadensis*, *Dianthus caryophyllus*, *chinensis* a *japonicus*, *Nicotiana rustica* a *paniculata*, a ani ty neztratily po 4 až 5násobném hybridním spojení nic ze své stálosti.<sup>28</sup>

**O některých křížencích  
Hieracií  
z umělého oplození<sup>29</sup>**

**Gregor Mendel**

(Předneseno na zasedání 9. června 1869.)

I když jsem už provedl mnoho pokusů s oplozením mezi různými druhy rodu *Hieracium*, podařilo se mi dosud získat jen 6 následujících kříženců, a to pouze v jednom až třech exemplářích:

- H. Auricula* + *H. aurantiacum*,
- H. Auricula* + *H. Pilosella*,
- H. Auricula* + *H. pratense*,
- H. echioides* + *H. aurantiacum*,
- H. praealtum* + *H. flagellare* Rchb.,
- H. praealtum* + *H. aurantiacum*.

Potíž při získávání kříženců ve větším počtu spočívá v drobných květech a jejich zvláštní stavbě, kdy se jen zřídka podaří odstranit tyčinky z květu tak, aby se na bliznu nedostal vlastní pyl nebo nedošlo k poranění čnělky a k jejímu odumření. Tyčinky totiž srůstají v trubku, která čnělku těsně obepíná. Když se květ otevře, blizna vystoupí z trubky již pokrytá pylem. Chceme-li zabránit samoopylení, musíme proto odstranit prašnikovou trubku ještě před rozkvetem a poupě musíme otevřít jemnou jehlou. Provádí-li se tato operace v době, kdy je pyl schopný oplození, dva až tři dny před rozkvetem, podaří se jen zřídka zabránit samoopylení, protože při vši opatrnosti je velmi těžké zabránit tomu, aby se při otevření trubky jednotlivá pylová zrna nevysypala a nezasáhla bliznu. Ani odstranění tyčinek v ranějším vývojovém stadiu dosud nezaručilo lepší výsledek. Před dozráváním pylu jsou totiž jemné čnělky a blizny citlivé na tlak a náchylné k poranění, a i když nebyly poškozeny, přesto po krátké době obvykle uvadnou a uschnou, když jsou zbaveny ochranných obalů. Doufám, že této nesnázi se dá odpomoci, když se rostlina po dva až tři dny po zásahu umístí do vlhkého ovzduší skleníku. Takto provedený pokus s *H. auricula* dal nedávno dobrý výsledek.<sup>30</sup>

Abych naznačil účel, za kterým jsem podnikal pokusy s oplozováním, dovolím si předeslat několik poznámek o rodu *Hieracium*. Tento rod je zcela mimořádně, jako žádný jiný, bohatý na četnost samostatných forem. Některé se vyznačují takovými zvláštnostmi, že jsou považovány za hlavní formy nebo samostatné druhy, zatímco všechny ostatní představují střední nebo přechodné formy, jejichž prostřednictvím spolu hlavní formy souvisejí. Potíž s rozčleněním a vymezením těchto forem vždy poutala pozornost mnoha odborníků. O žádném jiném rodu toho nebylo tolik napsáno, nevedlo se tolik houževnatých bojů, aniž se dosud dospělo k nějakému závěru. Musíme předpokládat,

že nedospějeme ke shodě, pokud nepoznáme hodnotu a význam středních a přechodných forem.<sup>31</sup>

V otázce, jaký podíl má vznik kříženců na bohatství forem uvedeného rodu, mají přední odborníci velmi rozdílné a dokonce protichůdné názory.<sup>32</sup> Zatímco jedni připouštějí dalekosáhlý vliv, nechtějí druzí, např. F r i e s<sup>33</sup>, o křížencích Hieracií nic slyšet. Další zaujímají smírlivé postavení a připouštějí, že kříženci mezi planě rostoucími druhy nezřídka vznikají, soudí však, že mají vždycky krátké trvání, a že se jim proto nemůže připisovat nějaký důležitější význam. Příčina prý spočívá v jejich nízké plodnosti nebo úplné sterilitě, a zčásti v experimentálně ověřené zkušenosti, že u kříženců je samooplození vždy vyloučeno, jestliže se na jejich bliznu dostane pyl kmenových rostlin. Je prý proto nemyslitelné, aby se kříženci Hieracií vyvinuli a uplatnili v blízkosti kmenových rodičů jako plně plodné a stálé formy.<sup>34</sup>

Otázka původu početných konstantních středních forem vyvolala v poslední době nemalý zájem poté, co jeden známý znalec Hieracií<sup>35</sup> vyslovil v duchu Darwinova učení<sup>36</sup> názor, že tyto formy se dají odvodit z transmutací zaniklých nebo ještě existujících forem.<sup>37</sup>

Je v povaze věci, o které se zde pojednává, že je nevyhnutelná přesná znalost kříženců se zřetelem na jejich stavbu a plodnost a také na chování jejich potomků po více generací, chceme-li posoudit vliv, který může mít vznik kříženců na rozmanitost přechodných forem Hieracií. Chování kříženců Hieracií v naznačeném rozsahu se musí nutně prověřit pokusy, protože nemáme žádnou úplnou teorii o vzniku kříženců, a kdybychom chtěli využít pravidel odvozených z pozorování některých jiných kříženců a považovat je už za zákony vzniku kříženců a rozšířit je nekriticky na *Hieracium*, mohli bychom dospět k mylnému názoru. Pokud se experimentálně podaří dostatečně nahlédnout do vzniku kříženců Hieracií, potom bude možné v této otázce na základě zkušeností získaných o vegetačních poměrech různých planě rostoucích forem vynést kompetentní soud.<sup>38</sup>

Tím jsem také vyslovil záměr, který mé pokusy sledují. S ohledem na tento účel dovolím si stručně shrnout dosavadní skromné výsledky.

1. U stavby kříženců zaznamenáváme nápadný jev, že ze stejného oplození zatím nedostáváme stejné formy. Kříženci *H. praealtum* + *H. aurantiacum* a *H. Auricula* + *H. aurantiacum* jsou zastoupeni vždy dvěma exempláři, *H. Auricula* + *H. pratense* třemi, zatímco zbývající po jednom. Když porovnáme jednotlivé znaky těchto kříženců s odpovídajícími vlastnostmi obou

kmenových rodičů, vidíme, že zčásti se nacházejí někde mezi nimi, zatímco zčásti se blíží rodičovskému znaku natolik, že druhý úplně ustupuje do pozadí nebo uniká pozornosti. Tak např. vidíme na jedné ze dvou forem *H. Auricula* + *H. aurantiacum* čistě žluté květy terče, jen liguly okrajových kvítků mají na vnější straně sotva znatelný červený nádech; u ostatních však je barva květu skoro jako u *H. aurantiacum*, jenom směrem do středu disku přechází oranžově červená do sytě zlatožluté. Tento rozdíl je pozoruhodný, protože barva květu u *Hieracia* bývá považována za konstantní znak. Jiné podobné případy najdeme u listů, postavení listů atd.<sup>39</sup>

Když porovnáme křížence s kmenovými rodiči v úhrnu všech jejich znaků, potom představují obě formy *H. praealtum* + *H. aurantiacum* téměř střední hodnoty: ty však u některých znaků nesouhlasí. Naproti tomu vidíme u *H. Auricula* + *H. aurantiacum* a *H. Auricula* + *H. pratense* formy, které se velice rozcházejí, takže se jedna podobá této, druhá oné kmenové rostlině, přičemž u posledně uvedeného křížence se vyskytuje ještě třetí, která zaujímá téměř prostřední postavení mezi oběma.

Vnucuje se domněnka, že máme před sebou jen jednotlivé členy ještě neznámých řad, které vznikají z přímého působení pylu jednoho druhu na vajíčka jiného druhu.

2. Uvedení kříženci vytvářejí až na jednu výjimku klíčivá semena. Jako dokonale plodné můžeme označit: *H. echioides* + *H. aurantiacum*, jako plodné *H. praealtum* + *H. flagellare*, jako částečně plodné *H. praealtum* + *aurantiacum* a *H. Auricula* + *H. pratense*, jako málo plodné *H. Auricula* + *H. Pilosella*, jako neplodné *H. Auricula* + *H. aurantiacum*. Z obou forem posledně jmenovaného křížence byla červeně kvetoucí zcela sterilní, ze žlutě kvetoucí se vyvinulo dobře jedno jediné semeno. Dále se je třeba zmínit, že mezi semenáčky částečně plodného křížence *H. praealtum* + *H. aurantiacum* dosáhla jedna rostlina plně plodnosti.<sup>40</sup>

3. Potomci křížence ze samoopylení dosud nevariují, jsou ve všech znacích shodní mezi sebou i s rostlinou křížence, ze které pocházejí. Dosud dospělo do stadia květu *H. praealtum* + *H. flagellare* ve dvou generacích, *H. echioides* + *H. aurantiacum*, *H. praealtum* + *H. aurantiacum*, *H. Auricula* + *H. Pilosella* po jedné generaci ve 14 až 112 exemplářích.

4. Je třeba konstatovat, že u plně plodného křížence *H. echioides* + *H. aurantiacum* nebyl pyl kmenových rodičů schopen zabránit samooplození, i když byl ve velkém množství nanesen na blizny, které vystoupily při kvetení z prašníkových trubek.

Ze dvou takto ošetřených úborů byly získány semenáčky, které se úplně shodovaly s rostlinou křížence. Zcela podobný pokus, který byl již zahájen letos v létě u částečně plodného křížence *H. praealtum* + *H. aurantiacum*, ukázal, že květní úbory, na jejichž blizny byl nanesen pyl kmenových rodičů nebo jiných druhů, vytvořily znatelně vyšší počet dobrých semen než ty květní úbory, které byly ponechány samooplození. Vysvětlení tohoto jevu bychom mohli v případě, že velká část pylových zrn křížence jeví pod mikroskopem nedostatečný vývin, hledat snad pouze v tom, že při přírodním průběhu samooplození část vajíček, schopných oplození, není oplozena pro špatný stav vlastního pylu.

Také u planě rostoucích, zcela plodných druhů se nezdá stává, že u jednotlivých květních úborů tvorba pylu selže a v některých tyčinkách se nevytvoří ani jedno dobré pylové zrno. Když v takových případech přesto vzniknou semena, pak oplození musel zajistit cizí pyl. Přitom mohou snadno vznikat kříženci, protože různý hmyz, zvláště pilní blanokřídlí, který s velkou oblibou navštěvuje květy jestřábníků, se jistě postará o to, aby se pylová zrna sousedících rostlin, která ulpěla na jejich ochlupeném těle, dostala na blizny.<sup>41</sup>

Z mála, co zde mohu sdělit, je vidět, že práce sotva dosáhla prvních počátků. Měl jsem jistou pochybnost na tomto místě mluvit o pokusech, které teprve právě začínají. Jen přesvědčení, že si provedení plánovaných pokusů jistě vyžádá ještě celou řadu let, a nejistota, zda mi bude dopřáno, abych je mohl dokončit, mě mohly přimět k dnešnímu sdělení. Laskavostí pana ředitele dr. N ä g e l i h o v Mnichově, který mi přátelsky poskytl chybějící druhy, obzvláště z Alp, teď mohu do okruhu pokusů zahrnout větší počet forem a smím doufat, že už v příštím roce budu moci rozšířit a potvrdit dnešní údaje.<sup>42</sup>

Konečně když srovnáme uvedené, ač velmi nejisté výsledky s daty z křížení mezi rozdílnými formami *Pisum*, o kterých jsem měl čest zde hovořit v roce 1865, vidíme velmi zásadní rozdíl. U *Pisum* jsou kříženci, kteří vzešli bezprostředně z křížení dvou forem, ve všech případech stejného typu, ale jejich potomci jsou naproti tomu proměnliví a varíují podle určitého zákona.

U *Hieracium* se podle dosavadních pokusů ukazuje pravý opak. Už v pojednání o pokusech s *Pisum* jsem poukázal na to, že jsou také kříženci, jejichž potomci nevaríují, že např. podle W i c h u r y kříženci vrb se rozmnožují beze změny jako čisté druhy. U *Hieracium* bychom tak měli analogický případ. Zda by za této okolnosti bylo možné vyslovit domněnku, že polymorfie druhu *Salix* a *Hieracium* má souvislost s vlastním chováním jejich kříženců, zůstává otázkou, kterou můžeme položit, ale nemůžeme zodpovědět.<sup>43</sup>

## Dopisy Gregora Mendela C. Nägelimu

1866–1873

Dodatek k Mendelovým publikovaným pokusům s křížením.<sup>44</sup>



První dopis

## Velevážený pane!

Uznávané zásluhy, kterých Vaše Blahorodí nabylo v oblasti určování a zařazování planě rostoucích kříženců rostlin, vedou mě k příjemné povinnosti, abych předložil k Vaší laskavé pozornosti popis některých pokusů s umělým oplozením rostlin.

Pokusy jsem prováděl s různými formami *Pisum* a vedly k výsledku, že potomstvo hybridů tvoří zcela zvláštní řady, jejichž členy se přiklánějí rovnoměrně k oběma kmenovým druhům. Zvláštní pozornost zasluhuje výskyt konstantních středních forem, které se potvrdily v každém pokusu. Ve vývojových řadách pro dva nebo tři dvojice rozdílných znaků, které jsem zahrnul do pojednání (pag. 21 a 22), bylo upřednostněno označení pro konstantní formy, protože členy jsou řazeny podle koeficientů; ale správnější postavení získají, když jsou přiřazeny podle své přirozené příbuznosti k oběma kmenovým druhům, přičemž onen člen, který je ve všech znacích hybridní a současně má nejvyšší koeficient, patří svým postavením přesně na střed.

Znám výsledky, ke kterým dospěl ve svých pokusech G ä r t n e r , opakovaně a přesně jsem jeho dílo četl, abych mohl prokázat shodu s vývojovými zákony, které jsem našel pro své pokusné rostliny. I když jsem o to hodně usiloval, nemohl jsem přesto ani v jednom případě získat jasný náhled. Musíme velmi litovat, že tento zasloužilý muž nezveřejnil ani jeden podrobný popis svých jednotlivých pokusů, ani si nedal práci s dostatečnou diagnózou forem kříženců, jmenovitě těch, které pocházejí ze stejného oplození. Údaje jako „někteří jedinci se více blížili mateřskému, jiní otcovskému typu“, nebo „potomci se vraceli víc k typu kmenové matky“ atd. jsou brány příliš obecně, příliš neurčitě, než aby se z nich dal odvodit jistý soud. Nicméně můžeme ve většině případů rozpoznat alespoň tolik, že možnost shody s *Pisum* není vyloučená. Rozhodnutí však můžeme očekávat pouze od pokusů, u kterých bude diagnosticky doložen stupeň příbuznosti mezi hybridními formami a jejich kmenovými druhy a nebude hodnocen jen podle celkového dojmu.

K ověření shody s *Pisum* by mělo ve všech případech stačit prozkoumání forem, které se objevují v první generaci. Pokud by se daly prokázat stejné

číselné poměry a jednoduché vývojové řady pro každé dva rozdílné znaky jako u *Pisum*, potom by věc byla rozhodnuta.<sup>45</sup> Ani uzavření během doby květu nebude ve většině případů činit potíže, protože se jedná jen o jednotlivé rostliny, o ty, jejichž květy budou oplozeny a o několik hybridů, které jsou určeny na semeno. Kříženci získaní z volné přírody, pokud jejich původ není zcela nepochybný, mohou najít uplatnění však až ve druhé linii.

Pro další pokusy jsem zvolil *Hieracium*, *Cirsium* a *Geum*. U prvních dvou je manipulace při umělém oplození velmi obtížná a nejistá, protože květy jsou drobné a mají zvláštní stavbu. V uplynulém létě jsem se pokusil o spojení *H. Pilosella* s *pratense*, *praealtum* a *Auricula*, stejně jako *H. murorum* s *umbellatum* a *pratense*, a získal jsem také klíčivá semena; jen se obávám, že při vši opatrnosti přece jen došlo k samooplození. Ze vzhledu mladých rostlin můžeme sotva usuzovat, že se dosáhlo kýženého úspěchu.<sup>46</sup> Druhy *Hieracium* se dají snadno pěstovat v květináčích a bohatě nasazují semena, i když jsou během kvetení uzavřena v místnosti nebo skleníku.

U *Cirsium* bylo oplodněno dvoudomé *arvense* s *oleraceum* a *canum*. Květy jsem chránil proti návštěvě hmyzu obalem z flóru a zdá se, že pro ochranu rostlin *Cirsium* je to zcela dostačující. Dále jsem se pokusil oplodnit *C. canum* a *C. lanceolatum* pouhým přenesením pylu z *C. oleraceum*, aniž bych odstránil tyčinky z opylovaných květů. Co může udělat hmyz ve volné přírodě, musí být nakonec dosažitelné i lidskou rukou a při velkém počtu semenáčků se přece jen dá získat ten či onen hybrid. Stejně chci postupovat v příštím létě také u *Hieracium*.

Větší pozornost jsem věnoval také kříženci *Geum urbanum* + *rivale*. Podle G ä r t n e r a patří tato rostlina k těm několika málo dosud známým hybridům, které zůstávají ve svém potomstvu beze změny, když se oplodní vlastním pylem. Ostatně se mi nezdá zcela jisté, zda hybrid, který G ä r t n e r získal, byl opravdu *G. intermedium* Ehrh. G ä r t n e r nazývá svou rostlinu středním typem, jako takový se však *G. intermedium* ve všech exemplářích dost dobře označit nedá. Při přeměně *G. urbanum* na *rivale* G ä r t n e r výslovně podotýká, že oplozením hybridu pylem z *rivale* získal úplně stejná individua, která se rozhodně blížila otcovskému typu. Nedovídáme se však, v čem toto přiblížení spočívalo a do jaké míry se podařilo potlačovat charakteristiky *G. urbanum* jednotlivými po sobě následujícími oplozeními, až nakonec vystoupil čistý typ *rivale*. Nemůže se asi zpochybňovat, že postupná přestavba probíhá podle určitého zákona, který, pokud by se ho podařilo nalézt,

by mohl dát také vysvětlení o chování jiných hybridů tohoto druhu. Doufám, že v příštím létě přivedu do květu křížence z umělého oplození.

Možná, že není zcela neopodstatněná domněnka, že mnohé druhy *Hieracium* v hybridním spojení se chovají stejně jako *Geum*. Tak je např. velmi nápadné, že vidličnaté dělení lodyhy, které může být u *Pilosella* považováno jen za střední stavbu, se objevuje také jako zcela konstantní znak, jak jsem mohl pozorovat v posledním létě u semenáčků *H. stoloniflorum* W. K.

Plánovanými pokusy s druhy *Cirsium* a *Hieracium* vstupují do oblasti, ve které má Vaše Blahorodí nejrozsáhlejší znalosti, které je možno osobně získat jen dlouhodobým úsilím, pozorováním a srovnáváním tak rozmanitých forem tohoto rodu na jeho stanovištích. Mně tato zkušenost z velké části chybí; namáhavá služba ve škole mi brání, abych se častěji dostal do přírody a během prázdnin je už pro mnohé příliš pozdě. Mám obavu, že v průběhu pokusů, jmenovitě s *Hieracium*, možná narazím na nějakou obtíž, proto se s důvěrou obracím na Vaše Blahorodí s prosbou, aby mi neodmítlo svou váženou pomoc, pokud budu v nějakém případě potřebovat radu.

S největší úctou k Vašemu Blahorodí  
znamená se

Gregor Mendel  
člen řádové kapituly  
a učitel na vyšší reálné škole

Brno 31. prosince 1866

Druhý dopis

## Velevážený pane!

Srdečný dík za publikace, které jste mi laskavě zaslal! Především jsou to pojednání „vznik kříženců v rostlinné říši“, „o odvozených křížencích rostlin“, „teorie vzniku kříženců“, „přechodné formy druhů rostlin“, „systematické pojednání o středních formách a rozsahu druhu u Hierací“, které si žádají všechnu mou pozornost. Důkladné zpracování nauky o křížencích podle současného stavu vědy bylo mi velmi vítáno. Ještě jednou můj dík!

Pokud se týká tištěného sdělení, který Vaše Blahorodí ráčilo přijmout, považuji za nutné sdělit ještě následující. Pokusy, o kterých v něm pojednávám, jsem prováděl v letech 1856–1863. Nebylo mi neznámo, že získaný výsledek není snadné uvést ve shodu se současným stavem vědy a že za těchto okolností může být zveřejnění tak osamocенého experimentu dvojnásob nebezpečné, pro experimentátora stejně jako i pro věc, kterou zastává. Především jsem zaměřil své úsilí k tomu, abych poznatky, které jsem získal u *Pisum*, ověřil v pokusech s jinými rostlinami. U většího počtu oplození, která byla provedena v letech 1863 a 1864, jsem se přesvědčil, že nebude snadné najít rostliny, které by byly vhodné pro rozsáhlou pokusnou řadu, a že v nepříznivém případě mohou uplynout roky, aniž bych získal kýžené vysvětlení. Snažil jsem se tedy dát podnět ke kontrolním pokusům, a pojednal jsem proto o pokusech s *Pisum* na schůzích zdejšího Přírodovědeckého spolku. Setkal jsem se, jak jsem ani jinak neočekával, s velmi rozdílnými názory, ale pokusy, pokud vím, nikdo nezopakoval. Když jsem byl v uplynulém roce vyzván, abych zveřejnil svou přednášku ve spisech spolku, dal jsem k tomu svolení poté, co jsem ještě jednou prohlédl záznamy z různých pokusných let a neobjevil jsem žádný chybný zdroj. Předané sdělení je nezměněným otiskem konceptu zmíněné přednášky; proto ta vyjadřovací stručnost, která je u spolkových přednášek obecně žádoucí.

Nepřipadalo mi zvláštní, že Vaše Blahorodí o mých pokusech mluví s nedůvěřivou opatrností; já bych se v podobném případě nezachoval jinak. Dvě místa ve Vašem váženém psaní zdají se mi natolik důležitá, že je nemohu

nechat beze zmínky. První obsahuje otázku, zda se již smí usuzovat na ustálenost, jestliže kříženec *Aa* zplodí rostlinu *A* a tato zase dává jen *A*.

K tomu si dovoluji podotknout, že jako empirik nemohl jsem pod ustáleností chápat nic jiného než zachování znaků po dobu pozorování. Mé údaje o tom, že mezi potomky hybridů zůstává jeden díl konstantní, proto mohou zahrnovat jen ty generace, na něž se pozorování vztahují, a žádné jiné. Po dvě generace jsem prováděl pokusy s větším počtem rostlin. Od třetí generace jsem musel počet omezit pro nedostatek prostoru, a sice tak, že v každém ze sedmi pokusů jsem nadále pozoroval jen jednotlivé rostliny z těch, které zůstaly v druhé generaci konstantní, a z těch, které variovaly. Pozorování jsem rozšířil (pag. 17) na 4 až 6 generací. Jednotlivé rostliny z konstantních variet obou pokusů (pag. 19–21) jsem pozoroval až do čtvrté generace. Dále se nemohu nezmínit o případu, že jedna varieta, jejíž kmenoví rodiče se lišili ve 4 znacích, nevariovala po 6 generacích. Jmenovitě jsem získal v roce 1859 velmi plodného potomka z první generace hybridu, který měl velké a velmi chutné plody. Vzhledem k tomu, že si jeho potomci tyto dobré vlastnosti uchovali i v dalším roce a zůstali i jinak stejní, pěstovali jsme tuto varietu v zelinářské zahradě každým rokem v mnoha exemplářích až do roku 1865 včetně. Kmenové rostliny byly *bcDg* a *BCdG*.

<i>B</i> dělohy žluté	<i>b</i> d. zelené
<i>C</i> slupka šedohnědá	<i>c</i> s. bílá
<i>D</i> lusk jednoduše klenutý	<i>d</i> l. zaškrcovaný
<i>G</i> osa dlouhá	<i>g</i> o. krátká
Zmíněný potomek byl: <i>BcDg</i> .	

Zbarvení děloh jsem mohl zkoumat jen u rostlin určených na semeno, protože lusky ostatních byly sklizeny ještě nezralé. U těchto rostlin se nikdy neprojevovalo zelené zbarvení děloh semene, stejně jako jsem sotva kdy pozoroval fialové červenou barvu květu (znamení pro hnědou slupku), zaškrcezení u lusků nebo krátkou osu.

Až sem sahá moje zkušenost. Zda se z toho už dají vyvodit závěry o ustálení, o tom nemohu vynést definitivní soud, připouštím však, že se kloním k tomu, abychom považovali oddělení kmenových znaků u *Pisum*, jak se uskutečňuje mezi potomky hybridů, za úplné a proto také za trvalé. Potomci hybridů nesou výlučně jeden ze dvou kmenových znaků nebo jejich hybridní formu; stupňovité přechody ke kmenovým znakům nebo postupné přibližování ke kmenovým znakům jsem nepozoroval. Postup vývoje spočívá jednoduše v tom,



že v každé generaci, která vzniká bezprostředně z hybridní formy, vystupují oba kmenové znaky odděleně a nezměněně a nic u nich nenasvědčuje tomu, že by jeden od druhého něco zdědil nebo převzal. Abych uvedl jen jeden případ, dovoluji si odkázat na zaslané balíčky s čísly 1035–1088. Všechna semena pocházejí z první generace hybridu, ve které byla spojena hnědá a bílá slupka semene. Ze stejně hnědých semen tohoto hybridu vzešly rostliny, ze kterých jeden díl dal vysloveně bílé zbarvení slupky semene, které nevykazuje žádnou příměs hnědé, a jak doufám, udrží tutéž konstantnost, která náleží stejnému znaku kmenové rostliny.

Druhé místo, ke kterému chci připojit krátkou poznámku, obsahuje slova: „Formule byste měl asi také považovat za empirické, protože jako racionální by byly neprokazatelné.“

Všechny mé pokusy s jednotlivými znaky vedly k výsledku, že ze semen hybridu pocházejí rostliny, ze kterých polovina má opět hybridní znak (*Aa*), druhá ale dostává stejným dílem oba kmenové znaky (*A* a *a*). V průměru mají tedy mezi každými čtyřmi rostlinami dvě hybridní znak *Aa*, jedna kmenový znak *A* a další *a*. Podle toho je  $2Aa + A + a$  nebo  $A + 2Aa + a$  e m p i r i c k o u jednoduchou vývojovou řadou pro jednotlivé dvojice rozdílných znaků. Stejně bylo empiricky prokázáno, že pokud jsou u hybridu sjednoceny dvojice nebo trojice rozdílných znaků, jeví se vývojová řada jako kombinovaná ze dvou nebo tří jednoduchých řad. Věřím, že až dosud mi nikdo nemůže vyčítat, že bych někde opustil půdu experimentu. Kdybych konečně rozšířil kombinaci jednoduchých vývojových řad na libovolný počet diferencí mezi oběma kmenovými rostlinami, nastoupil bych tím ovšem cestu racionální; považuji to však za přípustné, protože v předcházejících experimentech nacházím důkaz, že vývoj jednotlivých dvojic rozdílných znaků se děje nezávisle na ostatních rozdílech. Pokud se týče údajů o rozdílnosti vaječných a pylových buněk, které hybridy vytvářejí, pak i ty se opírají o pokusy. Tyto a podobné pokusy s pohlavními buňkami se mi zdají důležité, protože věřím, že v jejich výsledku naleznu vysvětlení pozorovaného vývoje hybridů *Pisum*. Tyto pokusy by si především zasloužily, aby byly potvrzeny opakováním.<sup>47</sup>

Musím vyjádřit upřímnou lítost, že nejsem s to, abych Vašemu Blahorodí zaslal semena požadovaných variet. Již dříve jsem se zmínil, že jsem prováděl popisované pokusy až do roku 1863 včetně; tímto rokem jsem je uzavřel, abych získal prostor a čas pro pěstování jiných pokusných rostlin. Z těchto pokusů už semena v zásobě nemám. Pokračoval jsem pouze v experimentu

s rozdílem v době kvetení a z něho mám po ruce ještě semena ze sklizně roku 1864. Jsou poslední, která jsem nasbíral, protože zmíněného pokusu jsem se musel vzdát v minulém roce kvůli ničivým škodám způsobeným hrachovým škůdcem *Bruchus pisi*. Tento hmyz, který se na rostlinách objevoval v dřívějších pokusných letech vždy jen ojediněle, natropil už v roce 1864 značné škody a v následném létě objevil se v takovém množství, že zůstala ušetřena sotva čtvrtina nebo pětina semen. V okolí Brna jsme se museli pěstování hrachu v posledních letech úplně vzdát. Semena, která jsou ještě k dispozici, obsahují mnoho užitečného, jmenovitě se mezi nimi nacházejí některé variety, o kterých předpokládám, že nebudou variovat; pocházejí z hybridů, u kterých splynuly 2, 3 a 4 rozdíly. Semena pocházejí všechna z členů první generace, tudíž z rostlin, které vzešly bezprostředně ze semen původních hybridů.

Kdyby návrh Vašeho Blahorodí neodpovídal tak zcela mým přáním, pak bych asi musel váhat, zda pošlu tato semena k pokusům. Obávám se, že částečně ztratila klíčivost, navíc pocházejí z doby, kdy už se rozmohl brouk *Bruchus pisi*, kterého bych nemohl zbavit podezření ze zavlečení cizího pylu; nakonec se musím ještě zmínit o okolnosti, že rostliny byly určeny ke zkoumání rozdílu v době květu. Na ostatní difference jsem při sběru semen jistě také bral ohled, ale snad s menší úzkostlivostí než při jejich použití pro hlavní pokus. Označení, které jsem připojil k číslům balíčků na zvláštním papíře, je opisem poznámky, kterou jsem připisoval tužkou při sběru pro každou jednotlivou rostlinu na papírovou obálku. Dominantní znaky jsou označeny *A, B, C, D, E, F, G* a vzhledem k jejich dvojímu významu si dovoluji odkázat na str. 15 (začátek). Recesivní znaky mají označení *a, b, c, d, e, f, g*; v příštích generacích mají zůstat stálé, tudíž také z oněch semen, které pocházejí z rostlin s výlučně recesivními znaky, očekávám rostliny naprosto stejné (stejně vzhledem k uvažovaným znakům).

K orientaci při možném omylu v označení, prosím přátelsky, abyste laskavě přihlížel k číslům balíčků se semeny, protože ta souhlasí s čísly na mém seznamu. – Každý balíček obsahuje semena jen jedné rostliny.

Některé z existujících variet jsou vhodné k pokusům s pohlavními buňkami, jejichž výsledek by měl být zřejmý už letos v létě. Pro ně bych doporučil jednak kulatá žlutá semena z balíčků 715, 730, 736, 741, 742, 745, 756, 757 a na druhé straně hranatá zelená semena z balení 712, 719, 734, 737, 749, 750. Opakovanými pokusy jsem zjistil, že když se rostliny se zelenými semeny oplodní rostlinami se žlutými semeny, dělohy oplozených semen ztrácejí zelené zbarvení

a převezmou žluté. Podobně to probíhá u tvaru semene. Když oplodníme rostliny hranatých semen rostlinami kulatých nebo zakulacených semen, pak získají semena z oplození vždy kulatý nebo zakulacený tvar. Z proměn, které podstoupí barva a tvar semen po oplození cizím pylem, můžeme podle toho usuzovat na stav oplozujícího pylu.

Ať označuje  $B$  žluté zbarvení  $b$  zelené zbarvení děloh  
 $A$  kulatý tvar  $a$  hranatý tvar semen.

Oplodníme-li květy těch rostlin, jejichž semena jsou při samooplození zelená a hranatá, cizím pylem, a semena zůstanou zelená a hranatá, pak byl pyl rostlinného dárce stejného druhu v obou znacích –  $ab$ .

Když se změní tvar semen, pochází pyl z  $Ab$ .  
 " " " barva " " "  $aB$ .  
 " " " tvar a barva " " "  $AB$ .

Shora uvedené balíčky obsahují semena od hybridu  $ab + AB$  kulatá a žlutá, kulatá a zelená, hranatá a žlutá, hranatá a zelená. Pro pokus by se hodila nejlépe zakulacená a žlutá semena. Mezi nimi (pokus pag. 19) mohou se vyskytovat variety  $AB$ ,  $ABb$ ,  $AaB$ ,  $AaBb$ : proto jsou možné 4 případy, kdy rostliny, které pocházejí z hranatých zelených semen, se oplodní pylem těch, které vzešly z označených zakulacených a žlutých semen, totiž:

- I.  $Ab + AB$
- II.  $ab + ABb$
- III.  $ab + AaB$
- IV.  $ab + AaBb$ .

Pokud je pravdivá věta, že hybridy tvoří tolikero pylových buněk, kolik je možných kombinačních forem, pak tvoří

rostliny	$AB$	skladba	pylu	$AB$
"	$ABb$	"	"	$AB$ a $Ab$
"	$AaB$	"	"	$AB$ a $aB$
"	$AaBb$	"	"	$AB$ , $Ab$ , $aB$ a $ab$ .

Proto budou oplozeny:

- I. vaječné buňky  $ab$  pylem  $AB$
- II. " "  $ab$  "  $AB$  a  $Ab$
- III. " "  $ab$  "  $AB$  a  $aB$
- IV. " "  $ab$  "  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$  a  $ab$ .

Z těchto oplození jsou možné tyto variety:

- I.  $AaBb$
- II.  $AaBb$  a  $Aab$
- III.  $AaBb$  a  $aBb$
- IV.  $AaBb$  a  $Aab$ ,  $aBb$  a  $ab$ .

Tvoří-li se různé druhy pylu ve stejném počtu, pak se musí podle toho jevit

- I. všechna semena jako kulatá a žlutá
- II. z poloviny kulatá a žlutá  
z poloviny kulatá a zelená
- III. z poloviny kulatá a žlutá  
z poloviny hranatá a žlutá
- IV. ze čtvrtiny kulatá a žlutá  
kulatá a zelená  
hranatá a žlutá  
hranatá a zelená.

Protože dále mezi počty  $AB$ ,  $ABb$ ,  $AaB$ ,  $AaBb$  vzniká poměr 1 : 2 : 2 : 4, vyskytuje se mezi každými 9 rostlinami, které pocházejí ze zakulacených žlutých semen,  $AaBb$  průměrně 4krát,  $ABb$  a  $AaB$  2krát a  $AB$  jedenkrát, a tudíž čtvrtý případ bude zastoupen čtyřikrát častěji než první a dvakrát častěji než druhý a třetí.

Pokud by naopak rostliny, které pocházejí z uvedených zakulacených a žlutých semen, oplodnily ty, které pocházejí z hranatých a zelených, pak by musel dosažený výsledek zůstat naprosto stejný za předpokladu, že se vaječné buňky tvoří ve stejné skladbě a ve stejných poměrech, jaké byly uvedeny pro pyl.

Tento pokus jsem sám neprováděl, na základě úspěchu jiných podobných pokusů však věřím, že s naznačeným výsledkem můžeme najisto počítat.

Stejným způsobem by se daly provádět pokusy odděleně pro každý z obou znaků semene, k tomu by se hodila všechna kulatá semena, která se vytvořila na jedné rostlině spolu s hranatými, a všechna žlutá, která vznikla současně se zelenými. Pokud by např. rostliny se zelenými semeny oplodnily rostliny se žlutými semeny, pak by se musela získaná semena jevit buď jako 1) všechna žlutá, nebo 2) z poloviny žlutá a z poloviny zelená, protože rostliny, které vzešly ze žlutých semen, jsou varietami  $B$  a  $Bb$ . Protože se dále počty  $B$  a  $Bb$  vzájemně chovají v poměru 1 : 2, vyskytne se druhý případ dvakrát častěji než první.

Pro zbývající znaky se dají provádět pokusy úplně stejným způsobem, ale výsledek uvidíme až v příštím roce.

Z Hieracií, které mi Vaše Blahorodí doporučuje k pokusům, mám uváděné *Piloselloidy* v plném počtu. Z *Archieracií*: *H. murorum* a *H. vulgatum*; naproti tomu ve zdejších okolí chybí: *H. glaucum*, *H. alpinum*, *H. amplexicaule*, *H. prenanthoides* a *H. tridentatum*. Minulý podzim jsem našel už odkvetlý jestřábník, který měl barvu semene *Prenanthea* (*F r i e s*: *Archaenia typice testacea (pallida)*), nesouhlasila však s žádnou příbuznou herbářovou rostlinou a naši botanici ji nakonec prohlásili za křížence. Oddenek jsem pro další pozorování přesadil do zahrady, semena jsem vysel. Zdejší kraj je na jestřábníky vcelku chudý, ale dosud nebyl dostatečně prozkoumán. Doufám, že během příštího léta si udělám čas, abych mohl projít písčitou hnědohelnou oblast, která se táhne východně od Brna několik mil až k maďarské hranici. Z tohoto kraje je známa nejedna vzácná rostlina. Také českomoravská plošina je prý na jestřábníky dosud téměř terra incognita. Pokud bych v průběhu léta narazil na něco pozoruhodného, tak to Vašemu Blahorodí bez váhání ihned pošlu. Zatím si dovoluji přiložit k balíčkům se semeny dříve zmíněnou rostlinu, ovšem ve velmi špatném stavu, navíc jeden jestřábník, který jsem také v minulém roce našel v Brně na jedné staré zahradní zdi v nejméně 50 exemplářích. Ve zdejších herbářích tato rostlina chybí, svým vzhledem připomíná *H. praealtum* a zároveň *H. echioides*, ale není ani jedním ani druhým. *H. praealtum* se v okolí města vyskytuje, ale *H. echioides* nikoliv.

Hybrid *Geum urbanum* + *G. rivale* (z loňského oplození) přezimoval v chladném skleníku ve více exemplářích; tři z nich kvetou, zbývající je budou následovat. Pyl se vyvinul dosti dobře a rostliny budou asi plodné, jak uvádí také *G ä r t n e r*. Připadá mi pozoruhodné, že dosud kvetoucí rostliny jsou výjimečného typu, který uvádí *G ä r t n e r*. Na str. 302 říká: „*Geum urbanorivale* převážně s velkými žlutými květy, blízcími se *rivale*, a jen několik exemplářů s malými květy, které zůstaly jako *urbanum*.“ Mé rostliny mají květy ve skutečnosti žluté a žlutě oranžové a asi poloviční než u *G. rivale*; ostatní znaky odpovídají, pokud se to dá zatím posoudit, *G. intermedium* Ehrh. Patří snad výjimečnému typu časnější doba květu? Podle pupenů neslibují ani zbývající rostliny žádné větší květy. Nebo že by se zde výjimka stala pravidlem? Myslím, že pro čistotu obou mých kmenových druhů mám důvod. *G. urbanum* pochází z okolí města, kde se nevyskytuje ani *G. rivale* ani žádný jiný druh tohoto rodu. *G. rivale* jsem si přinesl z hor z jedné velmi mokré louky, kde *G. urbanum* určitě neroste. Rostlina má přesně stejné znaky jako *G. rivale*, pěstují ji v zahradě a také mám k dispozici její semenáčky ze samooplození.

Hybridy *Cirsium arvense* + *C. oleraceum* z podzimního výsevu během zimy v zahradě vyhynuly; u *C. arvense* + *C. canum* se udržela jedna rostlina. Snad budou mít jarní semenáčky větší štěstí. Naproti tomu v chladném skleníku přezímovaly velmi dobře dva jiné hybridy *Cirsium*. Minulé léto jsem u jedné kvetoucí rostliny *C. praemorsum* M. (*olerac.* + *rivulare*) v zahradě pozoroval, že na úborech, které se vyvinuly na lodyhách z počátku a ke konci, se nevytvořil pyl, a tím také zůstaly úplně sterilní; na zbývajících, asi polovině, se trochu pylu vytvořilo a daly i dobré semeno. U dvou úborů, které se vyvinuly nejpozději, jsem provedl pokusy s oplozením, na jeden jsem přenesl pyl z *C. palustre*, na druhý z *C. canum*. V obou případech jsem získal klíčivá semena, z nichž rostliny, které během zimy zůstaly v chladném skleníku, jsou už natolik vzrostlé, že je zdařilá hybridizace zřetelná. Několik semenáčků *C. praemorsum*, dále semenáčky jednoho hybridu, který asi patří do řady *C. canum* + *palustre*, a jednoho dalšího, který je pravděpodobně *C. rivulare* + *palustre*, přestály venku zimu dobře. Totéž se dá říci o podzimních semenáčcích hybridů *Aquilegia canadensis* + *vulgaris*, *A. canadensis* + *A. atropurpurea* a *A. canadensis* + *A. Wittmaniana*. Naproti tomu nemalou škodu utrpěly podzimní rostliny mnohých Hieracií, která jsem vysázel k výzkumu konstantnosti. U tohoto rodu by měla být dána přednost výsevu časně zjara; je ovšem otázka, zda potom ještě ve stejném roce vykvetou. O oddělení *Accipitrina* poznamenává *F r i e s*: „*Accipitrina*, *praecocius* sata, vulgo primo anno florent.“

Velmi bujné rostliny, schopné, jak doufám, kvést prvním rokem, jsem získal u *Linaria vulgaris* + *L. purpurea*. Totéž platí o *Calceolaria salicifolia* + *C. rugosa*. Také hybridy *Zea Mays major* (s tmavočervenými semeny) + *Z. Mays minor* (se žlutými semeny), dále *Zea Mays major* (s tmavočervenými semeny) + *Zea Cuzco* (s bílými semeny) dokončí během léta svůj vývoj. Zda je *Zea Cuzco* zvláštní druh, se neodvážím tvrdit. Pod tímto označením jsem ji získal z jednoho semenářství. Každopádně je to velmi odchýlná forma. K prozkoumání vývoje barev na květech hybridů jsem v minulém roce provedl oplození u variet *Ipomoea purpurea*, *Cheiranthus annuus* a *Anthirrhinum majus*. K tomu patří ještě jeden pokus s hybridy *Tropaeolum majus* + *T. minus* (l. generace).

Pro letošní rok mám ve výhledu zkušební pokusy s *Veronica*, *Viola*, *Potentilla* a *Carex*. Bohužel mám od nich jen malý počet druhů.

Pokusy mohou pro nedostatek místa zahájit jen s malým počtem rostlin teprve tehdy, až prokáží plodnost hybridů a zároveň až bude možné zajistit



jejich dostatečnou ochranu během kvetení; postupně budou více rozšířeny. Až dosud se k tomu hodí shora uvedení 3 kříženci *Aquilegia* a *Tropaeolum majus* + *T. minus*, přestože u posledně uvedeného je plodnost jen průměrná. Snad připojím i *Geum urbanum* + *G. rivale*.

Pokusy postupují velmi pomalu, jak tomu ani nemůže být jinak. Zpočátku k tomu patří trochu trpělivosti, ale později už to jde lépe, když běží více pokusů současně. Od jara do podzimu tak denně upínám svou pozornost k novým zjištěním a námaha, kterou musím vkládat do svých chráněnců, tím nachází bohatou odměnu. Pokud by se mi kromě toho nějakým způsobem podařilo, abych svými pokusy přispěl k řešení problému, cítil bych se dvojnásob šťastným.

Přijměte, vážený pane, výraz dokonalé úcty od  
Vám oddaného

G. Mendela  
(Staré Brno, Řád sv. Tomáše)

Brno 18. dubna 1867

Třetí dopis

### Velevážený pane!

Svá předsevzetí, že během letošního léta prostuduji *Hieracia* zdejšího kraje na jejich stanovištích, jsem uskutečnil jen ve velmi omezeném rozsahu. Může za to především nedostatek času, také se už dobře nehodím k botanickým exkurzím, protože mě nebe obdařilo nadváhou, která se při dlouhých pěších partiích, ale zvláště při horském stoupání, v důsledku všeobecné gravitace velmi citelně projevuje. Když jsem proto nemohl poslat, i když bych byl tak rád učinil, soubor planě rostoucích *Hieracií*, dovoluji si předložit k laskavému nahlédnutí alespoň něco ze své plantáže.

Nejprve je to kříženec *Hieracia*: *H. praealtum* + *H. stoloniflorum* W. K. Současně přikládám obě pěstované kmenové rostliny k laskavému posouzení, protože si u tohoto rodu co do správnosti určení nevěřím. Ještě bych k tomu měl poznamenat, že toto *H. praealtum* (snad var. *obscurum* Rchb.) se vyskytuje často kolem Brna na trochu vlhkých místech, loukách atd., a je často ještě bujnějšího vzrůstu než tento pěstovaný exemplář. 28 semenáčků v letošním roce nevariovalo. Výběžky chybějí vždy. *H. stoloniflorum* se rovněž vyskytuje ve zdejší kraji, ale jen místy. Přesně stejnou formu jsem vypěstoval ze semen, která jsem odebral z herbářové rostliny z Vratislavi, u které byla připojena poznámka: „vyskytuje se zde hojně a není kříženec“. Mohu konstatovat jen to, že zdejší rostlina je identická s vratislavskou, že semenáčky z minulého a letošního roku (2. generace) nevykazovaly žádné odchylky a že je dokonale plodné.

Vedle jiných pokusů, které jsem založil v uplynulém roce, abych u *Hieracií* uskutečnil umělé oplození, jsem se také pokusil u zmíněného *H. praealtum* narušit vývoj pylu nebo jej alespoň oddálit od blizny. K tomuto cíli jsem na jednom úboru, který nebyl ještě zcela vyvinutý, seřízl zákrov víc než na polovinu, poté jsem odstranil malá poupata květů až na 10–12, která jsem jemnou jehlou několikrát nařízl, až se blizna úplně obnažila. Přenesení pylu z *H. stoloniflorum* následovalo ihned a později jsem je ještě zopakoval. Přes tento velmi násilný zákrok se mi podařilo získat 4 dobře vyvinutá semena, která jsem zjara vysel a získal tak stejný počet rostlin. Tři z nich se úplně shodovaly s *H. praeal-*

tum, zatímco čtvrtá měla četné odchylky a nesporně byla hybridní formou *H. praealtum* + *stoloniflorum*. Naznačeným postupem jsem se vyvaroval samo-oplození nejméně v jednom ze 4 případů; to snad poslouží účelu, i když je to velmi zdlouhavé, a velmi namáhá oči a unavuje. Protože se stejným způsobem v minulém roce podařilo oplození *Cirsium canum* s *C. oleraceum*, jak je patrné podle tvorby listů mladých rostlin, použil jsem v letošním létě stejný postup při všech oplozeních u Hieracií.

Zmíněný hybrid *Hieracia* je zdravá bujná rostlina. Začátkem července vytvořila více vzpřímených stonků; výběžky se zatím nevytvořily; před rozkvetem prvního úboru jsem vyryl rostlinu s balem, přesadil do květináče a během kvetení izoloval. Teprve po odkvětu všech úborů se objevil krátký silný sterilní výběžek, který brzy zakořenil. Později jsem vrátil rostlinu do půdy, kde koncem září začala kvést podruhé, ale stonky zůstaly mnohem nižší a slabší. Brzy nato se objevil jeden plazivý sterilní a 5 vzpřímených stvolů s úboru.

Hybridy, které získal Fr. S c h u l t z umělým oplozením *H. Pilosella* + *H. Auricula* a *H. Pilosella* + *H. praealtum* byly označeny jako neplodné. Hybrid *H. praealtum* + *H. stoloniflorum* by snad zasloužil pozornost proto, že přinesl množství dobrých malých semen. Ve 14 úborech jsem napočítal celkem 1044 květů; z nich 624 dalo zdnalivě dobré plody, největší část však nebyla klíčivá, protože vzešlo jen 156 rostlin (asi 15%). Ty už teď v půdě pěkně zakořenily a v příštím roce určitě vykvětou. Zda si uchovají znaky hybridní formy, nebo zda budou variovat, ukáže pozorování v příštím roce.

Chei zde připojit ještě několik náznaků o těch znacích hybridu, které se na usušených částech dají hůře určit.

Listy jsou oděny stejně jako u *H. stoloniflorum*, ale štětiny jsou mnohem méně početné, zvláště na spodní ploše, hvězdicovité chmýří je méně husté. Hvězdicovité ochmýřené stonky je opatřeny malým množstvím šedobilých štětín a jednotlivými žláznatými vlásy (u *H. praealtum* jsou štětiny hnědé, žláznaté vlásy chybí). Šupiny stejně jako květní stopky jsou hustě pokryty hvězdicovitými a žláznatými chloupky (šupiny chybí stejně jako u *H. praealtum*). Zákrov odkvetlých úborů je směrem dolů jen málo rozšířeně břichatý, okrajové květy jsou jednobarevné. Počet květů v jednom úboru (po 14 různých sčítáních) je v průměru u *praealtum* 39, u *stoloniflorum* 145 a u hybridu 75. Poslední číslo tedy neudává průměr, který by musel být 92, ale tvoří téměř přesně proporcí střed k oběma ostatním; neboť se blíží  $75^2 = 39 \cdot 145$ .

Rostlinu budu ostatně v příštím roce dále pozorovat. Také doufám, že z letošních oplození mezi *H. Pilosella*, *stoloniflorum*, *Auricula*, *praealtum*

a *aurantiacum* na jedné straně a mezi *H. murorum*, *vulgatum*, *rigidum*, *boreale* a *umbellatum* na druhé straně získám nové křížence pro další výzkum.

Jiné důležité druhy pro pokusy bohužel postrádám. Semena oplozených *Piloselloid* jsem vysel brzy po dozrání a rostliny jsem vysadil v zahradě, kde již dosti zesílily. Podle vzhledu listové růžice mohu už nyní spojení *H. praealtum* (var. *Bauhini*) s *H. aurantiacum* označit jako zdařilé. *Archieracia* vyseji v příštím roce, kvetou již za 5–6 měsíců po výsevu.

Mezi pokusné rostliny jsem také vzal druh se světlehnědými semeny, od kterého jsem na jaře zaslal odkvetlý exemplář. Rostlina roste v údolí Punkvy ve výběžcích Českomoravské vysočiny na vápencovém podkladu a není tam vzácná na pasekách vedle *H. murorum*, *H. vulgatum* a *H. boreale*. V srpnu jsem ji našel při odkvětu. V chudé suché půdě vypadá velmi zakrněle, postranní větvičky se tvoří málo nebo se nevytvářejí vůbec; naproti tomu na místech bohatých na humus je téměř k nepoznání. Příkládám nejbujnější exemplář, jaký jsem našel. Rostliny vypěstované ze semen v zahradě nevariují, ale hodně zesílily a vyrostly, ačkoli rostou tak jak ostatní jestřábníky v písčité nehojené jílovité půdě.

Jeden jestřábník (téměř jistě *H. praealtum*), jehož plody jsou zbarveny světleji, než tomu bývá u mně známých variet *H. praealtum*, jsem také přiložil. Rostlina pochází z okolí Čejčského jezera, kde roste ve velkém množství. – Dále jsem našel vidličnatě větvené formy v blízkosti Brna na slunném svahu mezi nízkými křovinami ve společnosti *H. praealtum* a *H. Pilosella*, které jsou asi hybridního původu. Některé z nich také příkládám. Zdá se, že *H. praealtum* je blízké *H. cymigerum* Rehb. Tučný exemplář jsem sebral na trochu vlhčím místě, druhý na suchém kamenitém podkladu.

U hybridu *Cirsium praemorsum* + *canum* (z loňského oplození) jsem získal jen dvě rostliny, které už v tomto létě vykvěly. Z obou rostlin, které jsem označil I. a II., posílám usušené větvičky s květy a listy. Přízemní hluboce peřenodílné listy II. rostliny zcela zničili plži, přiložené listy této rostliny byly v různé výšce stonkové. Ještě se zmíním, že obě byly velmi bujného vzrůstu; především to platí o rostlině I. (výška 6 stop, obvod stonku při zemi 6,5 palce). Spodní stonkové listy byly jen málo sbíhavé, svrchní vůbec ne. Četné větve se vyvíjejí už téměř od základu stonku. Zpočátku bílé koroly přecházejí brzy do žlutobílého a při odkvětu do slámově žlutého zbarvení, zatímco tyčinky pozvolna červenají a nakonec jsou zbarveny karmínově. U rostliny I. byla dolní část stonku stejně jako žebra přízemních a částečně stonkových listů zbarvena tmavočerveně,

u rostliny II. toto zbarvení chybělo. Rostlina I. kvetla začátkem července, rostlina II. o celý měsíc později. Rostlina I. je středně plodná, rostlina II. je téměř sterilní. Kořeny mohou být bez újmy pro rostlinu prozkoumány teprve příštího jara. Nápadné rozdíly v utváření a postavení listů jsou na sušených částech zřejmé. Od každé z obou rostlin mám k dispozici z letošního jarního výsevu asi 50 potomků. Jejich vývoj v příštím létě ukáže, zda a které varianty z nich mohou vzejít samooplozením a v jakém vztahu k nim jsou rozdíly mezi oběma hybridními rostlinami.

Oplození *C. praemorsum* s *C. canum* jsem opakoval, abych získal více hybridů pro další srovnávání.

*Geum urbanum* + *G. rivale* (z loňského oplození) se shoduje s *G. intermedium* Ehrh. Variety s červenožlutými květy a ty, které mají květy o polovinu menší, se mezi mými hybridy nevyskytly. Všechny nebyly stejně plodné, ale žádná rostlina nebyla úplně sterilní. Pro další pokusy byly oplozeny

<i>G. urbanum</i>	hybridem
<i>G. rivale</i>	hybridem
Hybrid	<i>G. urbanum</i>
Hybrid	<i>G. rivale</i>

Rostliny z těchto oplození, stejně jako rostliny pocházející ze samooplození hybridu, jsem začátkem srpna vysadil v zahradě.

Hybrid *Linaria vulgaris* + *L. striata* vykvetl už v prvním roce. Druhou z uvedených rostlin jsem dostal pod názvem „*Linaria purpurea* (*Antirrhinum striatum*)“; není snad ničím jiným než *Linaria striata* DC. Hybrid stojí vzhledem k postavení listů a květů, velikosti a tvaru květů uprostřed mezi oběma kmenovými druhy; naproti tomu plody přesně souhlasí s plody *L. striata*, nadmutá svrtaštlá tobolkovitá forma *L. vulgaris* u nich není znatelná. Zvláštní je barva květů a tvar semene. Modravě fialové proužkování zvláště na horním pysku náleží *L. striata*, oranžově zbarvená skvrna na patře *L. vulgaris*; základní barvu květů mělo 33 z 55 rostlin bledě žlutou, 21 světle fialovou a jedna měla zbarvení obojí, ale odděleně na různých stoncích. Z této rostliny posílám obojí květy, sušené v písku, stejně jako z *L. striata* + *G. urbanum* + *G. rivale*. Při sušení mezi papíry se mnohé stává neznatelným.

Jak je známo, semena *L. vulgaris* jsou ploše čočkovitá, na povrchu hrubá, opatřená kruhovitým širokým okrajem křídla; semena *L. striata* jsou vejčitá, ostře trojboká, na plochách zakulacená a tečkovaná, bez křídel. Semena hybridů vykazují nevýznamné odchylky. Zatímco jednotlivá semena se zdají být

velmi podobná semenům *L. striata*, jsou jasně trojhranná a nemají žádný náznak křídla, zdá se, že u většiny se střední tvar projevuje tak, že jedna ze tří ploch semene je rozšířená, zatímco protilehlá hrana je otupená nebo jen naznačená, ba u některých semen dokonce úplně chybí. V posledním případě získá semeno ploše konvexní nebo konkávně konvexní tvar a je opatřeno jen jedním docela úzkým okrajem křídélka. Vrásky a tečky jsou přítomny vždy, ale méně hustě než u *L. striata*. – Vzájemná oplození se uskutečnila stejným způsobem jako u hybridu *Geum*.

*Linaria vulgaris* se celkem snadno oplodní pylem jiných druhů *Linaria*, z 5 pokusů se letošního léta zdařily 4. Mezi nimi je také spojení s pěknou *L. genistifolia*, jejíž kříženec se udává jako planě rostoucí v okolí Brna. Pylem z *L. triphylla* se *L. vulgaris* oplodnit nepodařilo.

Na závěr si dovoluji popsat pozorování, které jsem udělal v letošním létě na jednom hybridu *Verbascum*. V roce 1864 jsem provedl oplození mezi více druhy *Verbascum*. Hybridy, které jsem pěstoval v zahradě, byly totálně sterilní, nezískal jsem ani jedno zrníčko. Náhoda tomu chtěla, že jsem v misce na semena zapomněl jednu rostlinu *Verbascum phoenicum* + *V. Blattaria*, která zůstala bez veškeré péče po celé léto v rohu zahrady. Na podzim jsem velmi zakrnlou rostlinu objevil a dal jsem ji do země k jejím bujně vyvinutým sourozencům. I když zde v příštím roce velmi zmohutněla, nevykvetla a přezimovala podruhé, zatímco její sourozenci jako dvouleté rostliny po odkvětu odumřeli. V letošním létě zmeškané opět dohonila, protože od června do září bez přerušení kvetla a dala také více než 100 dobře vyvinutých semen. Mohla by přezimovat dokonce potřetí, protože po odkvětu vytvořila dokonalou listovou růžici.

S netrpělivostí očekávám příští léto, protože mi více plodných hybridů předvede poprvé své potomky v květu. Starám se o to, aby se mohli ukázat v hojném počtu, a přeji si jen, aby se touha, se kterou je očekávám, odměnila v četných projevech jejich životních příběhů.

V hluboké úctě se znamenám, Vaše Blahorodí

Brno 6. listopadu 1867

jako upřímný ctitel  
Gregor Mendel



Čtvrtý dopis

Velevážený pane!

Poté co jsem v uplynulých dvou letech shromáždil nějaké poznatky o umě-  
lém oplození *Hieracií*, mám nyní v úmyslu založit plánovité pokusy s tímto  
rodem, které by se měly omezit výlučně na křížení hlavních forem. Z *Piloselloid*  
mám sice typové druhy s malou výjimkou, naproti tomu mi úplně chybí druhy  
*Archieracií*. Chybějící bych teď rád doplnil nákupem, ale odkud? To je otázka,  
na kterou hledám odpověď. V těchto rozpacích si odvažuji obrátit se na dobro-  
tívnost Vašeho Blahorodí, abych, jak snad smím doufat, získal kýžené řešení.

Druhy, které bych si přál získat:

*H. cymosum (genuinum)*, *H. alpinum*, *H. amplexicaule*, *H. glanduliferum*,  
*H. piliferum*, *H. villosum*, *H. glaucum*, *H. porrifolium*, *H. humile*, *H. tridentatum*,  
*H. praenathoides*, *H. albidum*.  
*H. glaciale*, *H. alpicola* a *H. staticifolium* bych si přál také.

Velmi mi záleží na tom, abych od výjmenovaných druhů obdržel semena nebo  
rostliny nebo obojí. Ze semen by se snad daly očekávat rostliny, které by už  
v příštím létě kvetly.

Opakuji ještě jednou svou prosbu a rád připojuji slib, že v případě zdaru  
pošlu usušené nebo živé exempláře hybridů.

S výrazem nejhlubší úcty k Vašemu Blahorodí  
znamenám se

Gregor Mendel

(Starobrněnský řád sv. Tomáše)

Brno 9. února 1868

Pátý dopis

Velevážený pane!

Přijměte můj nejsrdečnější dík za semena *Hieracií*, která jsem v pořádku  
obdržel. Jsem Vám za tuto přátelskou zásilku velmi zavázán a vysoce si také  
vážím Vaší laskavosti, která mi dává vyhlídku na zásilku živých rostlin!  
Vynaložím všechnu námahu, abych vytvořil všechny možné hybridní formy  
mezi různými druhy, a pokud budou plodné, chtěl bych sledovat i jejich potomky  
po několik generací. Jen Vás snažně prosím, abyste výdaje za nákup a transport,  
stejně jako další náklady připsal na můj účet.

S hlubokou lítostí jsem přijal zprávu o úrazu, který Vás, vysoce vážený pane,  
potkal 1. března a mám upřímnou radost z toho, že neštěstí nemělo nejhorší  
následky.

V mých poměrech nastala v poslední době zcela nečekaně hluboká změna, má  
malíčkovost byla totiž 30. března zvolena za doživotního představeného řádové  
kapituly, jejímž jsem členem. Z dosavadního zcela skromného postavení učí-  
tele experimentální fyziky jsem se naráz přenesl do sféry, kde mi tak mnohé  
připadá cizí, a vyžádá si ještě nějakou dobu a námahu, než v tom zdomácním.  
Snad mě to mezitím neodvede od pokračování pokusů s křížením, které jsem  
si tolik oblíbil, dokonce doufám, že jim budu moci věnovat více času a pozor-  
nosti, jen co se zapracuji do svého nového postavení.

Rostliny na mé pokusné plantáži přezimovaly celkem dobře a poměrně  
značně pokročily ve svém vývoji; většina *Piloselloid* a také část *Archieracií* už  
ukazuje květní poupata. Za zdařilé mohu zatím uzнат křížence: *H. Auricula* +  
+ *H. Pilosella*, *H. praealtum (Bauhini)* + *H. aurantiacum* a snad také  
*H. Pilosella* + *H. Auricula*. Z podzimních semenáčků předloňského křížence  
*H. praealtum* + *H. stoloniflorum* (Autor.) jich přezimovalo asi 100. Zatím se  
rostliny (ovšem velmi malé) teprve tvoří a oděním listů se od sebe neliší a sho-  
dují se s mateřskou rostlinou křížence. S jistým napětím očekávám jejich další  
vývoj.

S ujištěním dokonalé úcty znamenám se

Váš nejoddanější přítel

Gregor Mendel

Brno 4. května 1868

opat a prelát řádu sv. Tomáše

Šestý dopis

## Velectěný příteli!

Odpusťte, že se tak pozdě dostávám k tomu, abych vyjádřil svůj srdečný a upřímný dík za zaslání druhů Hieracií. Bedničku jsem obdržel 12. května, v den, kdy jsem musel nastoupit delší inspekční cestu, a už jsem tak neměl čas potřebný k tomu, abych Vám mohl písemně vyjádřit své poděkování. Zahradníkovi jsem dal pokyn, aby s rostlinami zacházel se vši opatrností a aby vysadil od každého druhu jeden exemplář do květináče a zbylé do země. Když jsem se před několika dny vrátil, shledal jsem ke svému nemalému politování, že polovina rostlin v květináčích odumřela, zřejmě v důsledku nadměrné závlivky. Rostliny vysazené v půdě přežily až na nějakou výjimku dobře, ale musím je teprve roztrždit, protože zahradník se nenamáhal připojit jmenovky. K postiženým rostlinám v květináči patří *Piloselloidy* s výjimkou *H. flagellare*, *H. auriculaeforme* a *aurantiacum*, dále ještě *H. pulmonariodes* a *H. albidum*. Přesto doufám, že žádný druh nebyl ztracen docela.

Ze semen, která jste mi laskavě poslal, vzklíčila semena *H. amplexicaule*, *H. elongatum*, *H. alpinum*, *H. gothicum*, *H. tridentatum*, *H. praenanthoides*. Nevzklíčila semena *H. villosum*, *H. albidum* a *H. glaucum*.

Od křížence *H. praealtum* + *H. flagellare*, vypěstovaného loni, dospěla nyní do květu první generace o 112 rostlinách. Pokud jsem byl schopen posoudit, shodují se všechny rostliny v základních znacích a také od kvetoucí mateřské rostliny křížence liší se jen do té míry, že jsou jejich stonky poněkud slabší, nižší a poněkud méně rozvětvené, což při srovnání se starší a zdatnější mateřskou rostlinou nemůžeme přehlédnout. Plodné jsou, jak jsem mohl dosud vysledovat, všechny dokonale. Méně příznivý výsledek, který dala v tomto směru v předcházejícím roce mateřská rostlina křížence, byla snad způsobena tím, že byla v průběhu kvetení vyjmuta z půdy a přesazena do květináče, což jistě vedlo k poranění kořenů a oslabení rostliny.

Z loňského oplození vzniklo 5 dalších kříženců *Piloselloid*:

1. *H. praealtum* (*Bauhini*) + *H. aurantiacum*. Tento kříženec stojí téměř přesně

uprostřed mezi oběma kmenovými druhy. Paprskovité květy jsou na svrchní straně zbarveny do oranžova, na spodní jsou purpurově červeně proužkované, ostatní květy jsou zlatožluté až světležluté; tyčinky jsou žluté, blizny rezavě hnědé. Před rozkvetem byl přesazen a snad proto je málo plodný. Z téhož oplození jsem získal ještě jinou odlišnou formu, ze které se otevřely teprve pouze dva úbory. Tvorbou listů a výběžků se daleko více podobá *H. praealtum*, i blizny jsou žluté; naproti tomu stonek je štětinatý a květy mají rozhodně barvu křížence!

2. Další kříženec: *H. praealtum* + *H. aurantiacum* právě vykvetl. Zdá se, že jedna kmenová rostlina je střední formou mezi *H. praealtum* a *H. echinoides*. Kříženec je stavbou střední, barva květu je stejná jako u předcházejících, blizny jsou rezavě hnědé.
3. Rovněž kvete *H. Auricula* + *H. Pilosella* s charakteristickým vidličnatým dělením stonku. Úbory jsou nápadně velké, daleko nad střední velikostí, což je snad důsledek velmi bujného vývoje rostliny.
- 4., 5. *H. praealtum* (*Bauhini*) + *H. Pilosella*, stejně tak jako *H. Auricula* + *H. aurantiacum* budou teprve kvést.

Rostliny z jarního výsevu se dosud nevyvinuly tak, aby se dalo něco říci o zdařilosti oplození; přece se však něco i u nich podařilo. Jsou to většinou *Archieracia*.

Příštího jara se s největším úsilím postarám o to, abych zaslal všechny křížence s příslušnými kmenovými druhy v živých exemplářích.

Vaše nanejvýš přátelská nabídka, že chcete podporovat a rozmnožovat i v budoucnu mou pokusnou flóru, mě zavazuje k hluboké vděčnosti a současně mě nabádá, abych poskytnuté prostředky využil co nejlépe.

S ujištěním mé dokonalé úcty se znamenám

Váš nejoddanější přítel  
Gregor Mendel

Brno 12. června 1868



Sedmý dopis

### Velevážený pane a příteli!

Jak jsem slíbil, posílám vám několik hybridů *Hieracium*, *Cirsium*, *Geum* a *Linaria*, které jsem získal umělým oplozením. Jejich seznam je přiložen; čísla v něm obsažená se shodují s těmi, která jsou napsaná na tabulkách, přivázaných k rostlinám.

#### A. *Hieracia*

- Č. 1 byl dosti plodný; rostliny, které ze semen vzešly, nejsou dosud ve svém vzhledu rozdílné. Tyto hybridy stejně jako č. 2, 5, 8, 9 pocházejí z minulého roku a byly pěstovány v květináčích. (*H. calomastix* N., *H. magyaricum* + *H. aurantiacum* C.)
- Č. 2 jsem s č. 1 získal ze stejného oplození, ale liší se nikoli nevýznamně a byl zcela neplodný.
- Č. 3 a 4 jsou oba kmenové druhy (*H. Bauhini* [později *H. magyaricum*] *H. Aurantiacum* N.)
- Č. 5 velice bohatě kvetl, dal však jen 4 klíčivá semena. (*H. Mendelii* N., *H. Auricula* + *H. Pilosella bruennense* C.)
- Č. 6 a 7 jsou oba kmenové druhy předcházejícího hybridu (*H. Auricula*, *H. bruennense* N., *H. Pilosella bruennense* C.)
- Č. 8 byl úplně sterilní. Oba kmenové druhy jsou č. 4 a 6. (*H. Auricula* + *H. aurantiacum* C.)
- Č. 9 byl dokonale plodný. Potomci, kteří jsou ještě mladí, neodlišují se v tvorbě listů. (*H. monasteriale* N., *H. setigenum* + *H. aurantiacum* C.)
- Č. 10 je kmenová forma předcházejícího hybridu. Roste na obvodové zdi naší klášterní zahrady; další naleziště mi dosud není známo. (*H. setigerum* N.) (Druhý kmenový druh je č. 4.)
- Č. 11. Částečně pěstován v květináči, v půdě však dokonale plodný. (*H. inops* N., *H. florentinum subcymigerum* + *H. flagellare* C.)
- Č. 12 a 13 jsou oba kmenové druhy. (*H. praealtum*, *H. flagellare* N.)
- Č. 14. Všechny semenáčky minulého roku (bylo jich 112) souhlasí s hybridní mateřskou rostlinou č. 11. Byly všechny plodné. (*H. inops* N., *H. flagellare* + (*florentium*) *subcymigerum* C.)

#### B. *Cirsia*

- Č. 15 Je to silná pěkná rostlina průměrné plodnosti. Vedle tohoto hybridu jsem získal ze stejného oplození ještě jinou odchýlnou formu, která byla neplodná a v minulém roce zašla.
- Č. 16 a 17 jsou oba kmenové druhy.
- Č. 18 O velmi zajímavých potomcích hybridu č. 15 jsem podal zprávu ve svém posledním dopisu. S politováním musím dnes oznámit, že nejsem s to poslat více než 4 kusy, protože zbývající, i když po celé léto vypadaly velmi silně a bohatě kvetly, v zimě proti všemu očekávání odumřely. Lituji toho o to více, že jsem počítal s jejich delší životností a neusušil jsem si z nich větvičky do herbáře. Škoda se dá, jak doufám, nahradit, protože mateřská rostlina je zdravá a silná. U velké životní houževnatosti víceletých rostlin *Cirsium* je nápadné, že více než 2/3 silných a bujných rostlin zanikly po prvním kvetení. Byla jim snad na základě jejich organizace vyměřena jen dvouletá životní lhůta? Nebo by zůstaly při životě ještě déle, kdyby měly jiné, příznivější podmínky?
- Č. 19 Je to velmi pěkná rostlina průměrné plodnosti. Od semenáčků, které jsou dosud mladé, se dá podle tvorby listů očekávat nemenší rozmanitost forem jako u č. 18. Hybridy rostlin *Hieracium* a *Cirsium* projevují v tvorbě svého potomstva kupodivu velmi nestejně chování. *Cirsium* by bylo velmi dobrou pokusnou rostlinou ke studiu proměnlivých kříženců, kdyby nepotřebovaly tolik místa.
- Č. 17 a 20 jsou oba kmenové druhy předcházejícího hybridu.

#### C. *Geum urbanum* + *rivale*

- Č. 21 Více hybridů z téhož oplození se poněkud lišilo ve velikosti květů a byly nestejně plodné.
- Č. 22 a 23 jsou obě kmenové formy.
- Č. 24, 25, 26 letos zjara poprvé pokvetou, č. 27 a 28 měly několik nedokonalých květů už v minulém roce. Podle G ä r t n e r a potomci tohoto hybridu *Geum* nevariují.

#### D. *Linaria*

- Č. 29 Ze stejného oplození jsem podle barvy získal dvojí hybridy. 33 hybridy měly více žlutavé, 21 více fialové zbarvení a jedna rostlina zbarvení obojí. Plodnost je nepatrná, potomci variují.

Č. 31 Pěkný a silný hybrid stejně nepatrné plodnosti.

Od zajímavého křížence *Mirabilis Jalappa* + *M. longiflora* mám jen jeden exemplář. Z několika málo semen, které dal v minulém létě, se zachovaly některé rostliny, které však jsou ještě příliš křehké, než aby snesly transport. Totéž platí o hybridech, které vzešly z loňského oplození (a jsou jako takové už rozeznatelné):

*H. cymosum* + *H. Pilosella*

*H. Auricula* + *H. pratense*

(*H. praealtum* + *H. aurantiacum*) + *H. aurantiacum*

(*H. praealtum* + *H. aurantiacum*) + *H. praealtum*

(*H. Auricula* + *H. Pilosella*) + *H. Auricula*

*Antirrhinum vulgare* + *A. rupestre*

*Lychnis diurna* + *L. vespertina*.<sup>48</sup>

Ještě se mi nepoštěstilo, abych získal křížence *Archieracií*, přesto doufám, že letošní výsev přinese odpovídající výsledek. Z druhů, které jste mi velmi laskavě poslal, jsem mohl v loňském roce využít pouze: *H. humile*, *H. Sendtneri*, *H. picroides*, *H. prenanthoides*, *H. hispidum* a *H. canescens*. Protože tyto i ostatní druhy dobře přezimovaly, umožní mi to, abych pokusy podstatně rozšířil podle plánu, který jste mi, vážený příteli, laskavě zaslal.

Už týdny se zde těšíme z příjemného jarního počasí. Vegetace je ve srovnání s víceletým průměrem o 13 dnů napřed, olistění je už téměř všeobecné.

Zatím rád využívám příležitosti, velevážený příteli, abych Vám vyslovil svou hlubokou úctu, poroučím se Vaší další laskavosti a znamenám se

Váš

stále oddaný  
Gregor Mendel

Brno 15. dubna 1869

Osmý dopis

## Velevážený příteli!

Nehněvejte se, že vyslovuji tak pozdě svůj dík za zaslání živé rostliny *Hieracií*, které došly všechny zdravé a výtečně prospívají. Stavební práce ve venkovských nájemních dvorech a jiné ekonomické záležitosti vyžadovaly po celé týdny všechn můj čas, a když jsem se o svatodušních svátcích vrátil do Brna, našly se i zde neodkladné a časově náročné práce. Teprve v posledních dnech jsem pánem svého času a mohu opět pokračovat ve svém oblíbeném zaměstnání, které jsem musel v důsledku očního onemocnění koncem června minulého roku přerušit.

Byl jsem ve vážném nebezpečí, že se budu muset zcela vzdát pokusů s křížením, a to kvůli své vlastní neopatrnosti. Protože mi totiž pro práci na drobných květech *Hieracií* zcela nestačilo rozptýlené denní světlo, vzal jsem si na pomoc osvětlovací aparát (zrcadlo se sběrnou čočkou), aniž bych tušil, jaké neštěstí bych si tím mohl přivolat. Poté co jsem se v květnu a červnu hodně zabýval *H. Auricula* a *praealtum*, dostavila se do očí zvláštní únava a ochablost, která dosáhla povážlivého stupně, přestože jsem se hned začal všemožně šetřit, a zne-možnila mi až do zimy jakoukoli námahu. Od té doby jsem se naštěstí neduhu téměř úplně zbavil, takže opět trvale čtu a také mohu provádět pokusy s oplozením *Hieracií*, pokud je to ovšem možné bez umělého osvětlení.

S dnešním dopisem posílám současně několik živých kříženců *Hieracií*, ke kterým jsou přiloženy kmenové formy tam, kde je to nutné.

Dosavadní výsledek pokusů je stále ještě nepatrný, než abych ho uváděl, a příliš nedostatečný, aby se z něho už daly vyvodit konečné závěry. Nějaké zkušenosti jsem mezitím už přece jen získal a dovoluji si krátce uvést ty, které se mi zdají něčím důležité.

Ze všeho nejdříve bych chtěl zmínit, že se mi u některých forem *Piloselloid* přes mnohonásobné pokusy dosud nepodařilo získat ani jednoho jediného křížence z oplození cizím pylem. To platí např. o *H. aurantiacum*. U tohoto druhu jsem dosud nebyl schopen zabránit působení vlastního pylu. Také *H. Pilosella* a *H. cymosum* činí potíže. U jiných, např. u variet *H. praealtum*,

se při úplně stejném postupu daří oplození cizím pylem lépe a *H. Auricula* je, jak jsem se nyní vícekrát přesvědčil, při troše opatrnosti dokonale spolehlivá pokusná rostlina. V loňském roce bylo oplodněno více než 100 úborů tohoto druhu pylem *H. Pilosella*, *cymosum* a *aurantiacum*; asi polovina z nich sice zaschla pro utrpěná poranění a ze zbývajících jsem získal jen po 2–6 semenech a ty, které vzešly z rostlin vypěstovaných z těchto semen, jsou bez výjimky kříženci. Ještě úplně malé rostlinky *H. Auricula* + *H. Pilosella* a *H. Auricula* + *H. cymosum* mi ve skleníku bohužel až na několik málo exemplářů spásli hlemýždi, avšak rostlinky *H. Auricula* + *H. aurantiacum* přežily a 98 z nich je vysazeno v zahradě. Snad vykvetou příští měsíc.

Velmi vhodnou pro pokusy se zdá být také jiná forma, kterou mezitím připojuji k zásilce s označením č. „XII“, protože ji neumím ani zařadit, ani pojmenovat. Našel jsem ji ve velkém množství na mýtinách. Jediný pokus s oplozením, který na ní byl v minulém roce proveden s pylem *H. Pilosella*, se zdařil dokonale, protože 29 rostlin, které jsem získal, jsou všechno kříženci.

Zde si dovoluji poznamenat, že jsem dosud k oplození použil jen jedinou formu *H. Pilosella*. Protože si ale nejsem zcela jist, zda při loňské zásilce nedošlo k záměně, neboť později v době kvetení jsem poznal, že do oblasti mé pokusné rostliny pronikla jiná sousední forma *Pilosella*, příkládám ji ještě jednou, a to s označením *H. Pilosella* (Brno). Zda je tato forma v nějakém vztahu k *H. echioides*, o tom se neodvážuji vynášet mínění, chci jen zmínit, že se zde vyskytuje často a nejbližší známé stanoviště *H. echioides* je vzdálené asi 5 mil. Tam jsem narazil v loňském roce také na rostlinu, kterou jsem zaslal pod označením *H. praealtum*, jak rostla současně s *H. echioides* a *H. praealtum*, a tím jsem snad vyloučil pochyby o tom, zda domněnka, že asi patří do řady *H. echioides-praealtum*, byla správná. Srovnání s kmenovými druhy dokonce ukazuje, že se víc podobá *H. echioides*.

Byl bych velmi vděčný, kdybyste mi laskavě, vážený příteli, jednou příležitostně sdělil svůj názor na *Hieracium* č. „XII“, protože tato rostlina patří vedle *H. Auricula* k nejlepším pokusným rostlinám, neboť se z ní dají poměrně snadno získat kříženci ve větším počtu. Tato okolnost je důležitá proto, že pouze větší počet křížených individuí, pocházejících ze stejného oplození umožní zhodnotit odchylky, které se u nich vyskytují.<sup>49</sup>

Ve skutečnosti se dosud ve všech případech objevovaly varianty, kde jsem ze stejného oplození získal křížence ve více exemplářích. Zjištění,

že působením pylu jednoho druhu na vajíčko druhého mohou vznikat odlišné, ba podstatně rozdílné formy, bylo pro mě, musím přiznat, velkým překvapením, o to větší, že jsem se svými pěstitelskými pokusy přesvědčil, že kmenoví rodiče v případě samooplození dávají z hlediska formy jen potomky stálé. U hrachu a jiných rodů rostlin jsem viděl vždy jen uniformní křížence a podle toho jsem mohl totéž očekávat u *Hieracia*. Vám to mohu, vážený příteli, prozradit, jak velké zklamání jsem si tím přivodil. Již před dvěma roky mi vykvetl ve dvou exemplářích kříženec *H. Auricula* + *H. aurantiacum*. U jednoho z nich je patrné otcovství *H. aurantiacum* na první pohled; u druhého tomu tak není. Ten jsem spíše považoval za náhodně zavlečený a dal ho stranou, protože měl jiné listy a naprosto odlišnou, zcela žlutou barvu květů, a podle mého tehdejšího mínění by mohla z křížení mezi oběma kmenovými druhy existovat jen jedna forma. Proto jsem do své předloňské zásilky také přiložil jen ten exemplář, který se barvou květu velmi podobá *H. aurantiacum*. Teprve když později tentýž kříženec z oplození v roce 1868 a kříženec *H. Auricula* + *H. pratense* vykvetly oba ve dvou exemplářích a ve stejném počtu variant, musel už být správný stav věci rozpoznán.

Protože, jak vidím z Vašeho ctěného dopisu, zasláný exemplář *H. Auricula* + *H. aurantiacum* a stejně tak kmenový druh *H. Auricula* odumřely, doplňuji je a příkládám navíc také dlouho nerozpoznaného hybridního bratra-dvojče s označením *H. Auric. + H. aurant.* 1868 b. Tři exempláře z loňského roku jsou označeny 1869 c, d, e. Varianta c je dokonale plodná.

Přes zimu zašla varianta křížence *H. Auricula* + *H. pratense*, stejně jako kmenový druh *H. pratense*. Posledně uvedený nebyl přesně typem *H. pratense*, protože měl na listech několik hvězdicovitých chlupů. Dva exempláře, které mi došly díky Vaší laskavosti, zanikly v zahradě hned v prvním roce; jeden zahynul, aniž kvetl, druhý během květu. Čistý druh jsem v okolí dosud neobjevil.

Kříženec *H. č. „XII“ (cymigerum N.) + H. Pilosella* (Brno) právě odkvetl. Mezi 29 exempláři, které mám k dispozici, vyskytují se velmi nápadné odchylky. Všechny sice představují přechodné formy od jedné kmenové formy ke druhé, nikdo by je však nepovažoval za sourozence, kdyby na ně narazil jako na planě rostoucí. Pošlu celou kolekci, jakmile jen výhonky dostatečně zakoření, což by mělo být za několik týdnů. Také doufám, že v té době budu moci referovat o letošním hlavním pokusu s *H. Auricula* + *H. aurantiacum*, od kterého očekávám nějaký závěr díky většímu počtu existujících exemplářů.



*Hieracium* č. „XII“ (*cymigerum* N.) byl letos oplodněn pylem *H. pilosella vulgare* (Mnichov) a srovnání obou kříženců *H. č. „XII“ + H. Pilosella* (Brno) a *H. č. „XII“ + H. Pilosella vulgare* (Mnichov) v příštím roce snad nebude bez zajímavosti. Také *H. Auricula* jsem už spojil s *H. pilosella vulgare* (M.) a *H. Pilosella* (Br.), a *H. Pilosella niveum* (M.) má následovat. Od *H. Pilosella incanum* jsem viděl teprve jeden květ, další snad budou následovat.

Od křížence *H. praealtum + H. aurantiacum*, od kterého jsem v minulém roce poslal dva exempláře, pokvete 25 rostlin. Také u nich, pokud je to zatím zřejmé, jsou rozdíly. Ze dvou exemplářů, které rostly v květináčích a dávno odkvetly, je jeden dokonale plodný, druhý téměř sterilní. Stejně tak v řadě kříženců *H. Auricula + H. aurantiacum* se vyskytuje úplná sterilita vedle dokonalé plodnosti.

Od kříženců *H. praealtum (setigerum* N.) + *H. aurantiacum* a *H. praealtum + H. aurantiacum* dospěla druhá generace do květu a stejně tak u *H. praealtum + H. flagellare* třetí. Také v těchto generacích potomci nevariovali. Při této příležitosti nemohu potlačit poznámku, jak velice je nápadné, že kříženci *Hieracium* ve srovnání s hybridy *Pisum* se chovají zcela opačně. Máme zde zřejmě co činit jen s jednotlivými projevy, které vyplývají z vyššího obecného zákona.

Chceme-li sledovat vývoj potomků oněch kříženců, kteří jsou jen částečně plodní, musíme květy velmi pečlivě chránit před působením cizího pylu, protože pylem jiných rostlin se mohou snadno oplodnit jednotlivá vajíčka, která by jinak kvůli převážně špatnému stavu vlastního pylu zůstala neoplozená. Současně posílám několik dvojíých kříženců, které pocházejí z *H. praealtum + H. aurantiacum*, a tuto rostlinu jsem nechal odkvést uprostřed mezi *H. Pilosella* (Brno), avšak daleko od ostatních jestřábníků. Podle toho by tyto kříženci měli být označeni jako (*H. praealtum + H. aurantiacum*) + *H. Pilosella* (Brno). V mnohém ohledu jsou to velmi zajímavé formy.<sup>50</sup>

Když se pokryjí blizny u květů částečně plodných kříženců pylem jiných druhů, které nejsou příliš vzdálené, vytvoří se vždy více semen, než kdybychom je izolovali a odkázali k samooplození; co z toho teď vyplývá pro spolupůsobení cizího pylu, můžeme se lehce přesvědčit vysetím semen. Naproti tomu u dokonale plodných kříženců není úzkostlivé izolace třeba. Pokusy s *H. praealtum + H. aurantiacum* ukázaly, že můžeme na blizny nanést množství cizího pylu, i pylu obou kmenových druhů, aniž bychom tím zabránili samooplození. Semena dala vesměs původní formu křížence.

K zásilce přikládám ještě křížence *H. cymosum* (Mnichov) + *H. Pilosella* (Brno). Je to jediný kříženec, který jsem od *H. cymosum* dosud získal, ač jsem se mnohokrát pokoušel tento druh oplodnit.

U Archieracií je velmi nesnadné zabránit samooplození. Až dosud jsem získal jen dva křížence.<sup>51</sup> Mateřská rostlina jednoho je onen druh se světle hnědými semeny, kterou jsem už jednou usušenou poslal; pyl jsem vzal z úzkolistého *H. umbellatum*. Křížence a mateřské rostliny přikládám. Dále jako zdařilý výsledek mezi letošními semenáčky poznávám formu *H. vulgatum* rovněž z oplození se zmíněným *H. umbellatum*. Marne hledám *Archieracium*, které by mohlo tak dobře posloužit jako *H. Auricula* a *Hieracium* č. „XII“ mezi *Piloselloidy*.

S Archieracií, za které vděčím Vaší laskavostí, až na *H. glaucum*, jsem provedl pokusy. Jsou to: *H. amplexicaule*, *pulmonarioides*, *humile*, *villosum*, *elongatum*, *canescens*, *hispidum*, *Sendtneri*, *picroides*, *albidum*, *preanthoides*, *tridentatum* a *gothicum*. U *H. amplexicaule* a *H. albidum* uměle oplozené úbory pokaždé zaschly. *H. alpinum* nemám. Ze semen, která jste mi laskavě dodal a která nesla označení Vratislav a Mnichov, jsem obdržel ještě *H. nigrescens* a jeden další druh, který však není *H. alpinum*.

Při této příležitosti chci podotknout, že Archieraciím se u mě vesměs daří dobře. *H. albidum* je sice v květináči trochu citlivé, zvláště v zimě, ale v půdě se drží dobře. Totéž platí pro *Piloselloidy*, avšak s výjimkou *H. pratense* a *H. Hoppeanum*, z nichž posledně uvedený exemplář odumřel hned první zimu v květináči i v půdě.

Další pokusy s křížením jsem nemohl v loňském roce zahájit kvůli oční chorobě. Jen jeden pokus se mi zdál tak důležitý, že jsem ho nemohl odložit na pozdější dobu. Týká se N a u d i n o v a a D a r w i n o v a mínění, že k dostatečnému oplození jednoho vajíčka nestačí jediné pylové zrno. Jako pokusnou rostlinu jsem použil, stejně jako N a u d i n, *Mirabilis Jalappa*; výsledek mého pokusu je však zcela jiný. Z oplozování jediným pylovým zrnem jsem získal 18 dobře vyvinutých semen a z nich stejně tolik rostlin, ze kterých už 10 kvete. Většina těchto rostlin je stejně bujných jako ty, které vznikají volným samoopylením. Několik málo exemplářů ovšem stále ještě ve vzrůstu trochu zaostává, nicméně podle úspěchu, který vykazují všechny zbývající, můžeme příčinu hledat v tom, že ne všechna pylová zrna mají stejnou oplozovací schopnost a dále že v pokusech, o kterých je řeč, byla vyloučena spoluúčast jiných

pylových zrn v soutěži. Tam, kde je početná konkurence, se dá očekávat, že se oplození podaří uskutečnit vždy jen těm nejsilnějším.

Ostatně chci tyto pokusy zopakovat; také by se mělo experimentálně přímo dokázat, zda se u *Mirabilis* mohou na oplození jednoho vajíčka podílet dvě nebo více pylových zrn. Podle *N a u d i n a* jsou prý nutná nejméně tři!

Z pokusů z dřívějších let jsem v minulém roce uzavřel pokusy s *Matthiola annua* a *glabra*, *Zea* a *Mirabilis*. Jejich kříženci se chovali přesně jako *Pisum*. To, co *D a r w i n* převzal z cizích sdělení o hybriděch jmenovaných rodů v knize *Variování zvířat a rostlin při domestikaci*, je třeba v mnohém směru poopravit.

Dva pokusy ještě pokračují. Od *Lychnis diurna* a *L. vespertina* mám křížence k dispozici asi ve 200 uniformních exemplářích. První generace snad vykvete v srpnu.

Pokus s barvou u *Matthiola* trvá teď už 6. rok a zřejmě se protáhne ještě na několik let. Doufám, že na základě již získaných dat přijdu věci konečně přece jen na kloub. Nedostávalo se mi spolehlivé stupnice barev, což pokusy velmi ztěžovalo. Nechal jsem si sice z Erfurtu dodat sortiment *Matthiola annua* v 36 pojmenovaných barvách, ale ukázala se pro můj účel jako nedostatečná. Tomuto pokusu jsem se věnoval se zcela zvláštní náklonností a dovolím si také o něm něco sdělit, hned jakmile proběhne vyhodnocení mých 1500 chovanců z letošní sezóny. Možná se tak stane v zásilce řady kříženců *H. č. „XII“ + H. Pilosella*.

Děkuji Vám, vážený příteli, ještě jednou za laskavou zásilku a současně se znamenán s výrazem dokonalé úcty jako

Vám zcela oddaný  
Gr. Mendel

Brno 3. července 1870

Devátý dopis

## Velectěný pane a příteli!

Současně s tímto dopisem posílám slíbených 29 kříženců od *H. č. „XII“ (H. cymigerum) + H. Pilosella* (var. z Brna). *Hieracium* označené č. „XII“ (které jsem už poslal) pro mě ještě stále zůstává záhadnou formou; že by to snad přece jen bylo *H. poliotrichum* Wim.?

Od křížence *H. Auricula + H. aurantiacum* kvetlo 84 exemplářů, několik odumřelo, jiné ještě nedospěly do květu. Odchylky mezi nimi jsou velmi značné. Každý znak hybridu se vyskytuje v určitém počtu variant, které představují přechody od jednoho kmenového znaku ke druhému. Zdá se, že varianty různých znaků mohou spolu vystupovat ve všech možných spojeních. Posledně uvedené je pravděpodobné proto, že na křížencích rostlin, které jsou k dispozici, je uspořádání variant znaků obzvlášť rozmanité a sotva ve dvou případech úplně stejné. Při velkém množství diferencí, které existují mezi *H. Auricula* a *H. aurantiacum*, muselo by pro křížence, pokud by domněnka byla správná, vzniknout mnoho set možných forem. Pro tak značně vzdálené kmenové druhy je počet pozorovaných forem kříženců příliš malý na to, abychom objevili skutečné jádro věci. Lépe by se to snad podařilo s křížencem *H. Auricula + H. Pilosella vulgare*, od kterého v příštím roce očekávám okolo 200 rostlin. Také *H. Auricula + H. Pilosella niveum* a *H. Auricula + H. Pilosella* var. z Brna budou dobře zastoupeny. *H. Pilosella incanum* je úplně sterilní, ani *H. Auricula* nemohla být oplodněna jeho pylem.

Chci ještě zmínit, že u forem kříženců *H. Auricula + H. aurantiacum* můžeme asi čtvrtinový podíl označit jako dokonale plodný, poloviční za částečně plodný a čtvrtinový jako zcela neplodný. Zdá se, že stupeň plodnosti nezávisí na formě křížence.

Pokud by to, vážený příteli, odpovídalo Vašemu přání, poslal bych Vám příští jaro celou sbírku.

Z letošních semenáčků *Archieracií* při trvale studeném a deštivém počasí vykvetla jen velmi malá část; od *H. humile*, které jsem s úspěchem používal jako pokusnou rostlinu, dosud nevykvetl ani jeden jediný exemplář. Ani semenáčky



již zaslaného křížence *H.*? – *H. umbellatum* ještě nekvetou, asi by vykvetly, kdyby byl podzim příznivý. Dosud mezi nimi není patrný žádný rozdíl. Sporný kmenový druh bych nejráději umístil k *H. racemosum*, jen kdybych měl k dispozici semena světlehnědé barvy, která se až dosud projevovala jako stálá.

Pokus, který má vyřešit otázku, zda k oplození stačí jediné pylové zrno, jsem opakoval s *Mirabilis Jalappa* se stejným úspěchem jako v uplynulém roce. Rostliny, které pocházejí z loňského oplození jedním pylovým zrnem, nejsou ničím k rozeznání od rostlin vzniklých samooplozením. Zpočátku se zdálo, jakoby se jednotlivé rostliny chtěly opožďovat ve svém vývoji, zdržení však později úplně dohonily.

Abych se dověděl, zda se také dvě pylová zrna mohou podílet na oplození společně, probíhá jiný pokus s *Mirabilis J.* Jak vím ze zkušenosti, variety s karmínově červenou, žlutou a bílou barvou květu ze semen jsou stále a přímé hybridy z křížení karmínový + žlutý a karmínový + bílý nevariují ve svém vlastním zbarvení. Obě oplození daří se stejně snadno a zdá se, že rozdíl v sexuální příbuznosti neexistuje. U karmínově červené variety proběhl větší počet oplození tím způsobem, že jsem pokryl bliznu současně dvěma pylovými zrny, a sice jedním ze žluté a jedním z bílé variety. Protože známe barvy květu karmínová + žlutá a karmínová + bílá, musí se v příštím roce ukázat, zda se vedle obou hybridních barev objeví ještě třetí zbarvení, které by bylo možné vysvětlit jako výsledek spolupůsobení dvou pylových zrn.

V posledně uvedeném případě by se také vývoj potomstva lišil od obou jednoduchých barevných kříženců, které se chovají jako *Pisum* a jejichž první generace dá z poloviny opět barvu křížence, zatímco druhá polovina získá stejným dílem obě kmenové barvy a v dalších generacích nevariuje. Potomci hybridu karmínová + žlutá, kteří v první generaci získali kmenové barvy, prokázali také ve druhé generaci ze semen, že jsou v barvách zcela stálí. Obě barvy se jeví tak čisté, jako kdyby nikdy nebyly spojeny křížením. *D a r w i n a V i r c h o w* poukázali na vysoký stupeň individuální stability, kterou se vyznačují jednotlivé znaky a skupiny znaků u zvířat a rostlin. Důležitý doklad pro správnost tohoto pohledu nesporně poskytuje chování kříženců rostlin.

Pokusy s barvou u *Matthiola annua* i v letošním roce pokročily jen málo, přestože jsem měl velký počet pokusných rostlin. Podle dosavadních poznatků je shoda s *Pisum* pravděpodobná. Problémy působí určité jevy, které se vztahují k intenzitě zbarvení. Často se objeví místo očekávaného barevného stupně vyšší nebo nižší barevná oktáva, mohu-li to tak vyjádřit, nebo obě sou-

časně, a ovšem ne u jednoho nebo dvou, ale u celé řady exemplářů. To velmi znejistuje třídění, protože se snadno stane, že oddělíme to, co patří k sobě, nebo se dopustíme opačné chyby. Pro různé barevné varianty pak obdržíme čísla, která jsou pro odvození vývojové formule nepoužitelná. Letos jsem zařadil nové pokusné rostliny, snad se u nich podaří získat jednodušší řady.

Nakonec si dovoluji sdělit ještě jednu kuriozitu, která se týká číselného poměru, ve kterém se vyskytují samčí a samičí rostliny hybridu *Lychnis diurna* + *L. vespertina*. Oplodnil jsem tři květy *L. diurna* a pěstoval semena z každé tobolky zvlášť.

Semena dala:

Tobolka I.	74	rostlin,	54	samičích,	20	samčích
II.	58	„	43	„	15	„
III.	71	„	54	„	17	„
	<u>203</u>	„	<u>151</u>	„	<u>52</u>	„

Jde o pouhou náhodu, že se zde samčí rostliny vyskytují v poměru 52 : 203 nebo 1 : 4, nebo má tento poměr stejný význam jako u první generace křížence s proměnlivým potomstvem? O tom druhém bych pochyboval, už vzhledem k zvláštním důsledkům, které by z toho plynuly. Na druhé straně se ale otázka nedá tak lehce přejít, uvážíme-li, že vloha pro funkčně schopný vývoj buď samotného pestíku, nebo jen tyčinek musí být vyjádřena už v organizaci základních buněk, ze kterých rostliny vzešly, a že tento rozdíl v základních buňkách by se dal odvodit z toho, že vajíčka stejně jako pylové buňky byly rozdílné z hlediska vlohy pro pohlaví. Z toho důvodu ještě nechci tuto věc úplně vzdát.

Vážený pane a příteli, poručím se Vám, Vaše ctěné Blahorodí, a znamenám se s výrazem nejdokonalejší úcty jako Vám

zcela oddaný  
Gr. Mendel

Brno 27. září 1870

Desátý dopis

Brno 18/11 1873

## Velevážený pane a příteli!

Přes nejlepší vůli jsem nebyl s to, abych dodržel svůj jarní příslib. Hieracia i letos opět odkvetla, aniž jsem jim mohl věnovat víc než jednu nebo dvě letmé návštěvy. Cítím se opravdu nešťastný, že musím své rostliny a včely tak úplně zanedbávat. Protože teď získávám nějaký čas a nemohu vědět, zda příštího jara na tom budu stejně, posílám Vám dnes něco ze svých posledních pokusů z let 1870 a 1871. Kdyby se kvůli pozdnímu ročnímu období rostliny už nedaly umístit do volné půdy, mohly by, zahrabány v mírně vlhké půdě nebo písku, snadno přezimovat na světlém místě skleníku.

Posílám Vám:

- |  |
|--|
| 1. <i>H. praealtum</i> (Mnichov) + <i>H. Pilosella incanum</i> (Mnichov) |
| ( <i>obscurum</i> N.) (velutinum N.)                                     |
| 2. <i>H. Auricula</i> + <i>H. Pilosella vulgare</i> (Mnichov)            |
| 3. <i>H. Auricula</i> + <i>H. Pilosella vulgare</i> (Brno)               |
| ( <i>brunense</i> N.)  |
| 4. <i>H. Auricula</i> + <i>H. Pilosella niveum</i> (Mnichov)             |
| ( <i>tardiusculum</i> N.)  |
| 5. <i>H. Auricula</i> + <i>H. aurantiacum</i> (Brno).                    |

U následujících poznámek jsem se musel spolehnout na zápisky z roku 1871.

- 1 kříženec, úplně neplodný;
- 84 kříženců, všichni neplodní, skoro žádný rozdíl;
- 25 kříženců, všichni plodní, všichni stejní;
- 35 kříženců, všichni neplodní, všichni stejní;
- asi 90 kříženců, zčásti plodní, velmi rozdílní.<sup>52</sup>

U 1–4 je květenství velmi často jednoduché, jako u kmenového druhu *H. Pilosella*.

Označení za kopulačním znaménkem + se vztahuje ve všech případech k druhu, ze kterého byl vzat pyl. Znaménko + má proto význam oplozeno pylem ...

Kříženci náležející ke každému číslu byli vyseti na oddělené záhony, aby se nemohli vzájemně rušit bujením oddenků, zato však ti, kteří stáli na záhonu bez dohledu a péče, prorostli časem natolik, že jejich třídění bylo těžké, zčásti nemožné. Do zásilky jsem vybral jen takové exempláře, o kterých jsem mohl s jistotou určitostí uznat, že každý pochází ze semenáčku jiného křížence. Jen u č. 5 (*H. Auricula* + *H. aurantiacum*) nebylo už oddělení možné, protože tento hybrid má obzvláště bujné jedince, kteří pokryjí záhon jako koberec. Od tohoto křížence posílám rostliny tří dokonale plodných variant, které jsem dal vyjmout hned v prvním létě, když jejich semena uzrála, a přesadit na oddělený záhon k dalšímu pokusu. Dvě z nich, které se blíží *H. aurantiacum*, prorostly vzájemně i na novém stanovišti a nemohl jsem je s jistotou rozlišit. Jak doufám, rostliny obou jsou v obalu označeném *a* pod č. 5. Obal *b* obsahuje rostliny třetí varianty, která se blíží kmenové rostlině *H. Auricula*.

Protože se tyto tři varianty hybridu ukázaly jako dokonale plodné, měly sloužit k pokusům s dalšími generacemi, které se však už neuskutečnily. Je snad dosti jistá domněnka, že potomstvo, které vzejde z těchto variant samooplozením, nebude asi stejně proměnlivé jako původní kříženci. Alespoň rostliny, které na zkoušku vyrostly ze semen vypěstovaných v roce 1870 z těchto variant ve volné půdě bez jakékoli ochrany a uprostřed mezi dalšími kříženci, nevariovaly, shodovaly se bez výjimky s mateřskými rostlinami. Také *H. Auricula* a *H. aurantiacum* kvetly v blízkosti a ve stejnou dobu jako uvedené varianty křížence, aniž by bylo zřejmé působení jejich pylu.

G ä r t n e r prokázal převahu pylu kmenových rodičů nad pylem kříženců u různých rostlin. U Hieracia jsem provedl jeden jediný pokus, jehož výsledek, i když je osamocený, přece jen zaslouží, jak se zdá, krátkou zprávou. Jako pokusná rostlina posloužil kříženec *H. praealtum* + *H. aurantiacum*, který je plodný jen částečně, takže v každém úboru vytvořila dobrá semena jen třetina nebo čtvrtina květů.<sup>53</sup>

Pokusná rostlina rostla v květináči u okna. Když odkvetlo několik úborů, odstranil jsem všechny kvetoucí a z úborů s květy ještě zavřenými jsem pro pokus vybral jen dva. Jakmile se u nich otevřely první květy, pokryl jsem ihned blizny vystupující z trubky tyčinek vydatně pylem z *H. aurantiacum* a tak jsem postupoval po tři nebo čtyři dny, až se otevřely všechny kvítky a všechny blizny byly pokryty pylem. V době zralosti se ukázalo, že každý z obou uměle oplozených úborů vytvořil značně více semen než ostatní, které jsem ponechal samooplození. Semena obou jsem sečetl a stanovil průměr na jeden úbor.

V příštím roce dala semena z obou uměle oplozených úborů dvojí rostliny, totiž ty, které zcela souhlasily s hybridní mateřskou rostlinou, a jiné, které byly mnohem bližší *H. aurantiacum*. Číselné srovnání dále ukázalo, že počet semenáčků, které se nevzdálily mateřskému kříženci, a tedy vzešly ze samooplození, byl téměř přesně tak velký, jak by měl být podle zjištěného průměru, když by bývaly byly ponechány oba úbory jen samoopylení.

Pyl *H. aurantiacum* tedy působil pouze v takových květech, které by bez něho zůstaly sterilní, ale pyl křížence potlačit nedokázal.

Zde chei výslovně poznamenat, že jsem tomuto pokusu, který se dá ostatně snadno uskutečnit, věnoval všemožnou pozornost, abych nikdy nezmeškal čas mezi 7.–9. hodinou ranní, kdy se denně otevírala nová zóna květů od okraje směrem do středu, a přenášel jsem na bliznu úplně čerstvý pyl *H. aurantiacum*, jakmile se jen objevil.

Mám daleko k tomu, abych výsledek tohoto pokusu vykládal tak, že by G ä r t n e r neměl pravdu, když tvrdí, že pyl křížence při konkurenci s pylem kmenových rodičů zůstává bez účinku. Z tohoto pokusu se nedá vyvodit žádný důkaz pro opak; zcela přirozené vysvětlení výjimky, kterou v tomto směru *Hieracium* asi tvoří, se musí hledat spíše ve zvláštní stavbě kvítků a v chování pohlavních orgánů.

Domnívám se, že v tomto rodu je každá volná konkurence vyloučena, pokud je pyl dobře vyvinutý a schopný plození, protože v tomto případě může cizí pyl vstoupit do soutěže vždycky pozdě a už jen proto neúspěšně. Jak jsem měl příležitost často se přesvědčit, u Hieracií se otevírají prašníky už v poupěti a předávají pyl na bliznu, kterou těsně obepínají, takže vystupuje z trubky pokrytá pylem už při rozkvětu. Mnohokrát jsem u *H. aurantiacum*, *H. murorum* aj. celý den před rozkvětem opatrně oddálil trubku od tyčinek a přes čnělku odtáhl, aniž bych ji bočně nařízl, používaje přitom vši možné opatrnosti, potom jsem opakovaně sprášil bliznu cizím pylem, který jsem zvolil pro oplození, a přesto jsem nikdy ze získaných semen nevypěstoval nic jiného než *H. aurantiacum*, *H. murorum*.

Vzhledem k těmto zkušenostem, považuji za velmi pravděpodobné, že oplození cizím pylem může nastat až tehdy, když vlastní pyl selže a u vajíčka trvá schopnost oplození; a zdá se, že to u tohoto rodu není vzácné.<sup>54</sup>

Je známo, že nepříznivé změny v životních poměrech lidí a zvířat mohou mít za následek snížené rozmnožování, tím pohlavní oslabení, dokonce celkovou sterilitu; přičemž újmou trpí vždy jako první mužský podíl (jako u zví-

řat v zajetí). U rostlin by tomu nemělo být jinak. *H. Pilosella incanum* se nedokázalo dobře přizpůsobit zdejšímu klimatu. Zdá se, že vzduch je pro tuto rostlinu v létě příliš suchý a snad také příliš teplý. V roce 1870 byly květnové a červenové květy úplně sterilní, v dalším roce částečně plodné, ale úbory, které se objevily s podzimem, byly dokonale plodné. Příčinou sterility letních květů byl pravděpodobně špatný stav vlastního pylu, protože ani mně se nepodařilo, abych jím oplodnil *H. Auricula*, i když jsem v téže době neměl žádné potíže při oplozování pylem ostatních variet *Pilosella*. Avšak koncem srpna se jedno oplození pylem *H. Pilosella incanum* podařilo. I G ä r t n e r nabyl ze svých pokusů přesvědčení, že mužský princip (jak se vyjadřuje) je postižen vždy nejdříve.

Kdyby se věc měla vsutku tak, potom by spontánní vznik kříženců u Hieracií mohl být přičítán na vrub dočasným rušivým vlivům, které by při častém opakování nebo nepřetržitém trvání musely nakonec přivodit zánik postiženého druhu, zatímco jednomu nebo druhému šťastněji organizovanému potomku křížence, kterému právě trvajícím telurickým a kosmickým poměrům vyhovují, by se mohlo podařit, aby zahájil boj o existenci a pokračoval v něm po dlouhá údobí, až by i jeho nakonec stihl stejný osud.<sup>55</sup>

Rád bych označil druhy, které vykazují četné křížence, za přestárlé nebo bych alespoň předpokládal, že jsou daleko za vrcholem svého života (*H. Auricula*, *H. praealtum*).<sup>56</sup>

O úspěšnosti sbírky moravských kříženců jestřábníků, kterou započal prof. N i e s s l, ještě nemohu podat zprávu. Zásilky přespolních členů spolku očekáváme teprve během zimy.

S výrazem dokonalé úcty znamenám se

Vám zcela oddaný  
Gr. Mendel



Fragmenty dopisů  
C. Nägeliho  
Gregoru Mendelovi<sup>57</sup>

1867-1870

## První fragment

## Odpověď na Mendelův první dopis

„ ... velmi bych doporučoval, abyste zvážil ověření dalšími pokusy. Vůbec se mi zdá, jakoby pokusy s *Pisum* nebyly uzavřeny, jakoby teprve teď měly opravdu začít. Chybou všech novějších experimentátorů je, že vytrvalostí zůstávají daleko za *Kölreutere* m a *Gärtner* e m . S potěšením vidím, že se této chyby nedopouštíte a jdete ve šlépějích obou Vašich věhlasných předchůdců. Měl byste je však překonat a podle mého mínění je toho možné dosáhnout, a vůbec v nauce o křížencích bude dosaženo pokroku jen tehdy, až budou vyčerpány pokusy s jedním objektem ve všech směrech. Takovou úplnou pokusnou řadu, která poskytne nezvratné důkazy pro nejdůležitější závěry zatím zcela postrádáme. – Máte-li v zásobě semena z Vašeho křížení, které sám nevyužijete k výsevům, tak o ně rád požádám pro pěstění v naší zahradě, abych viděl, jak se konstantnost osvědčí v jiných podmínkách. Přál bych si proto především *A. a* (potomky *Aa*), *AB*, *ab*, *Ab*, *aB* (potomky *AaBb*). Budete-li s tím souhlasit, pak bych Vás chtěl poprosit, abyste mi poslal tato semena co nejdříve s přesným uvedením jejich původu. Výběr ponechávám samozřejmě na Vás a poznamenávám pouze, že nemám k dispozici ani mnoho času ani mnoho místa. Upouštím od toho, abych se věnoval jiným bodům sdělení, protože bez podrobné znalosti pokusů, na nichž se zakládají, bych mohl vyslovovat jen domněnky. – Vaše předsevzetí, že zahrnete do okruhu svých pokusů další rostliny je vynikající a jsem přesvědčen, že u mnoha rozdílných forem získáte podstatně jiné výsledky (co se týče zděděných znaků). Zvláště by bylo žádoucí, kdyby se Vám podařilo dosáhnout kříženců u *Hieracia*, protože to asi bude v krátké době onen rod, který bude nejlépe prozkoumán z hlediska středních forem. K pokusům bych doporučoval zvláště *H. Pilosella*, *H. Auricula*, *H. praecatum*, *H. pratense*, *H. Aurantiacum*, *H. cymosum*, na druhé straně *H. murorum*, *H. vulgatum*, *H. glaucum*, *H. alpinum*, *H. amplexicaule*, *H. prenanthoides*, *H. tridentatum*. Je zbytečná námaha, chtít spojit nějakou rostlinu z první řady s rostlinou z druhé řady. Manipulace umělého oplození je bohužel téměř neproveditelná. Nejlépe by bylo, kdybychom měli rostliny, u nichž dochází k aborci pylu (což se někdy stává), nebo kdyby bylo možno navodit tento nedostatek uměle. Podobně je tomu u *Cirsia*. – Velmi rád bych Vás požádal o *Hieracia* z Vaší oblasti; když ale podnikáte, jak říkáte, málo exkursí, nemohu Vás tím obtěžovat.

S výrazem dokonalé úcty Váš oddaný C. Nägeli. Mnichov 25. února 1867.“

Druhý fragment dopisu,  
kterému předcházela zásilka semen jestřábníků pro Mendela.

„... mít mateřské rostliny v suchých exemplářích. Při velké rozmanitosti Hieracií je naprosto nutné mít vedle hybridní rostliny také kmenové formy. Dokonce i nejnámější a nejobecnější druhy z různých stanovišť nebo různých zahrad, mohou být podstatně odchylné formy. (Jako *H. Pilosella*, *H. murorum*, *H. glaucum*, etc. etc...)“

S výrazem nejdokonalejší úcty Vaš C. Nägeli. Mnichov 11. května 1868.“

Třetí fragment

Nägeli zasílá živé rostliny jestřábníků z okolí Isary

„... odlišuje se však v projevu podstatně od *H. Pilosella vulgare*, zvláště také v tom, že daleko později kvete. – Pak jsem Vám poslal *H. praealtum* a *H. glaucum*, oba z isarských štětkopísků u Mnichova. První proto, že se mi Vaše „*H. praealtum* (?)“ zdá podezřelé a Vaše „*H. praealtum (Bauhini)*“ lze také chápat jako prvního člena přechodné řady. Přiložil jsem *H. glaucum*, protože jsem Vám tento druh mohl dříve poslat jen v semeni, o němž nevím, jestli dalo správnou rostlinu.

Protože z *H. Pilosella* vycházejí přechodné řady ke všem ostatním hlavním druhům, bylo by především žádoucí, vytvořit jejich křížence (*H. Pilosella* s *H. Auricula*, *H. praealtum*, *H. pratense*, *H. cymosum*, *H. aurantiacum*); a bylo by velmi zajímavé, kdyby v jednom nebo druhém případě bylo možné srovnání obou forem kříženců *AB* a *BA*. V první řadě bych k pokusům doporučoval *H. Pilosella vulgare*; ve druhé řadě, pokud by byly možné ještě další pokusy, zbývající formy *H. Pilosella*. Bylo by například velmi zajímavé, protože *H. Auricula* se vyskytuje v nížině i v Alpách, křížit jej s *H. Pilosella vulgare*, *H. Pilosella incanum*, *H. Pilosella niveum* a *H. Hoppeanum*.

Při této příležitosti bych se rád dověděl, jestli se u Vás *H. Hoppeanum* (které jste obdržel 1868 z Brenneru) daří; v naší zahradě už vyhnulo více jeho souborů a právě teď jich mám poskrovnu, jinak bych je byl přidal k ostatním. Mohl bych Vám je během léta poslat živé nebo v semeni. Prosil bych také o zprávu o *H. albidum* z Brenneru, kterému se jednou dříve velmi dobře dařilo, ale od té doby vždy po jednom roce v zahradě uhynulo. Docela rád bych podle Vašeho přání rozmnožil formy Hieracií, kterých se Vám nedostává. Nebo když mi jen laskavě řeknete, co pěstujete, budu na to pamatovat a rozmnožím Vaši sbírku o zajímavé formy. Do pokusů s křížením by se sice měly zahrnout především hlavní druhy, jak jsem už poznamenal, a z Archieracií především *H. murorum* (typová forma), pouze se žláznatými vlásky na involukru, které souvisejí přechodnými formami téměř se všemi zbývajícími hlavními druhy.

Ještě stále jsem natolik zaměstnán kvašením a plísněmi, že mohu věnovat Hieraciím jen málo času. Přesto jsem si přinesl v minulém roce opět velmi mnoho pěkných řad z Bündnerských Alp. Kdybych měl jen trochu víc pohody, zaměřil bych se také na křížení Hieracií. Pokládám se přitom za šťastného, že jsem ve Vás našel tak zručného a úspěšného spolupracovníka.

S výrazem dokonalé úcty přátelsky nejoddanější C. Nägeli. Mnichov 27. dubna 1870.“



## Místo pro doslov

Po roce 1900, kdy Hugo de Vries, Carl Correns a Erich Tschermak připomněli práci Gregora Johanna Mendela o hybridech rostlin, hlavně hrachu (1865), zopakovali některé pokusy a potvrdili jejich výsledky, bylo toto dílo spolu s kratší prací o křížencích jestřábů (1869) postupně přeloženo do všech světových a mnoha dalších jazyků.

První český překlad z roku 1926 je dílem Artura Brožka, tehdejšího docenta a později prvního profesora genetiky na Karlově universitě a na našich vysokých školách vůbec. „Česká literatura vědecká potřebuje těchto prací, a proto k výzvě svého váženého učitele, univ. profesora B. Němce rád jsem se podjal úkolu obě práce přeložit a opatřit poznámkami a výklady tak, aby z nich byl patrný poměr mezi prací Mendelovou a nynějším rozvojem a stavem mendelistické nauky.“

Práce na tomto úkolu pokračovala však až po velmi dlouhé době. V složitém období vývoje věd po 2. světové válce byly v tehdejší Sovětském svazu a v zemích, které ovládal, ideologicky i mocensky, prosazovány různé nepodložené teorie. Genetika byla vracena zpět o mnoho desetiletí a byl odmítán její úspěšný vývoj od Mendela po jeho pokračování v celé první polovině 20. století.

Naši genetici, především Jaroslav Kříženecký, Bohumil Sekla a Karel Hrubý, snažili se v oné době i za cenu osobních postihů udržet kontinuitu ve vývoji genetiky u nás. Také díky jejich úsilí už v druhé polovině 50. let začínala postupná obnova.

V roce Mendelova mezinárodního pamětního symposia, které se konalo ke stému výročí zveřejnění Mendelovy práce v roce 1965 v Brně, připravil Vítězslav Orel vydání důkladně přepracovaného Brožkova překladu. Ten byl už tehdy obtížně dostupný a potřeboval věcnou i jazykovou inovaci.

Konečně v prvních letech třetího tisíciletí vytvořila tento nový překlad obou Mendelových prací Anna Matalová. Připojila k němu první český překlad souboru deseti Mendelových dopisů Carlu Nägelimu z let 1866 až 1873, který v roce 1905 vydal Carl Correns. Doplnila jej třemi dnes dostupnými zlomky Nägelioho dopisů Mendelovi a dalšími dodatky. Proto zde může být poprvé publikováno Mendelovo úplné genetické dílo.

Jsou zde tak ovšem spojeny dvě části rozdílné určením a způsobem podání: na jedné straně obsahově i formálně vybroušené vědecké práce uspořádané podle tehdy vznikající osnovy závazné pro experimentální obory včetně biologie (úvod a problematika, materiál a metoda, výsledky, diskuse), na druhé straně stylisticky volnější a daleko osobnější průběžné zprávy o postupu pokusů s pestrým souborem druhů a variet z 15 rostlinných rodů, kterými Mendel navazoval na rozsáhlý a uzavřený celek pokusů s hrachem s cílem testovat obecnou platnost jejich výsledků. Proto zejména první polovina dopisů vyžaduje,

aby čtenáři v jednotlivých kombinacích křížení pozorně sledovali a srovnávali Mendelovy údaje o rodičovských partnerech, jejich hybridech a skupinách potomků hybridů v řadách po sobě následujících dopisů.

Tím bylo vyhověno přání dalšího žáka Bohumila Němce, Karla Hrubého. Hrubý jako první mezi soudobými genetiky považoval za potřebné shromáždit údaje o všem, na čem Mendel pracoval v posledních letech své vědecké činnosti. Hrubého myšlenku později v souvislosti s plány na nový překlad Mendelových prací podporoval i jeho žák a nástupce Jan Nečásek.

Anna Matalová uplatnila při překladu práce z r. 1865 textově kritický přístup k předloze. Originální text otisknutý v časopise brněnského přírodovědného spolku (Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn) srovnávala s faksimile rukopisu i s kopiemi separátů s Mendelovými vlastnoručními opravami. U více než desítky menších či větších rozdílů, z nichž ne jeden mění smysl zásadním způsobem, hledalo se optimální řešení. Přihlíželo se i k novějším německým vydáním Ericha Tschermaka, Jaroslava Kříženeckého a Franze Weilinga, z nichž dvě poslední jejich editoři důkladně revidovali. V překladu dopisů Nägelimu Anna Matalová vynechala různé přídávky, které připojil vydavatel Carl Correns. Text všech tří částí je napsán živou soudobou češtinou.

Edice je opatřena poznámkami a komentáři. Ty se snaží ukázat čtenáři souvislosti mezi mendelovskými počátky genetiky a jejím dalším vývojem, mimo jiné v oblasti obecných a speciálních pojmů, definic, terminologie, symboliky apod.

Protože jsou zde spolu s oběma pracemi publikovány Mendelovy dopisy Nägelimu, může překlad odpovědět na rozmanité otázky, které si pozorný čtenář položí, aby se dostal vlastním úsilím k pochopení klíčových bodů v celém průběhu vzniku genetiky v letech 1856 až 1873.

První z nich leží v polovině padesátých let 19. století, kdy třicátník Gregor Johann Mendel, dobře vybavený matematickými, fyzikálními, chemickými a biologickými znalostmi své doby, začal experimentovat s hybridy rostlin. Podněcovala jej k tomu vědecká literatura, především dílo jeho významného předchůdce C. F. Gärtnera o křížencích rostlin z roku 1849. Přispělo k tomu posléze i studium na vídeňské univerzitě. Ale už dříve, brzy po vstupu do brněnského augustiniánského řádu v r. 1843, jej k tomu povzbuzovala zahrádka, kterou založil Aurelius Thaler a po něm vedl Matouš Klácel, i skleníky v zahradách kláštera. Mendel také navázal kontakty s brněnskými zahradníky-šlechtiteli okrasných a hospodářských rostlin. Stále významnější úlohu ve vývoji Mendelovy osobnosti mělo institucionálně zakotvené zázemí výzkumu a vědy v brněnské Hospodářské společnosti (Ackerbaugesellschaft), na jejíž přírodovědnou sekci (naturwissenschaftliche Sektion) navazoval Přírodovědný spolek (Naturforschender Verein). Teprve dopisy Nägelimu plně dokumentují Mendelovy přátelské a pracovní vztahy k brněnským botanikům sdruženým ve spolku, zejména ke Gustavu Niesslovi.

V období, které předcházelo Mendelovým publikovaným přednáškám, jsme ovšem odkázáni na životopisné údaje. Obsáhlou a významnou Mendelovu biografii vydal brzy po první světové válce Hugo Iltis. Až do dneška se mendelovská biografie dále rozvíjí. Nalézají se nové údaje a dokumenty. Ty ovšem často přesahují Mendelovo objevitelské dílo v genetice a v duchu Iltisově týkají se i jiných oblastí Mendelovy činnosti, hlavně meteorologie a včelařství. Čtenáři jistě v Mendelově textu najdou místa, která by mohla být označena jako klíčová.

V Úvodních poznámkách své hlavní práce z r. 1865 Mendel zřetelně formuluje svůj experimentální úkol: „... určit počet různých forem, které se vyskytují v potomstvu hybridů, abychom mohli tyto formy v jednotlivých generacích s jistotou uspořádat a stanovit jejich vzájemné číselné poměry“. Mendel tento záměr uskutečňuje nejen v práci z r. 1865, jejímž hlavním objektem byl hrách, ale i ve všech svých dalších pokusech, které měly ověřit výsledky u rostlin 15 rodů, mezi nimiž jeho největší pozornost patřila jestřábníkům.

Této spíše operační formě vymezení experimentálního úkolu byl již na samém začátku nadřazen cíl „stanovit všobecně platný zákon vzniku a vývoje hybridů“, což se dosud nepodařilo. Rozhodnutí mohou přinést p o d r o b n é p o k u s y s nejrozličnějšími skupinami rostlin. Od r. 1900 do dneška se setkáváme se snahou shrnout Mendelovy objevy do několika dílčích zákonů (o čistotě gamet, uniformitě hybridů, dominanci atd.). Většinou mají omezený rozsah platnosti. Pro vážné studium, které směřuje k hlubšímu poznání základů genetiky a jejich rozvíjení, mají tyto dílčí zákony spíše formální význam.

V obou dalších oddílech Výběr pokusných rostlin a Členění a uspořádání pokusů Mendel popisuje a odůvodňuje svůj experimentální postup, který byl v oné době zcela originální. Od svých pokusných rostlin požaduje, aby byly konstantní v rozdílných znacích, byly chráněny před působením cizího pylu a aby hybridy a jejich potomci netrpěli poruchami plodnosti. Proto Mendel volí hrách (*Pisum sativum*), jehož rozdílné variety či odrůdy mají stálé, rozdílné a snadno rozlišitelné znaky, rozmnožují se samoopylením a umělé křížení je poměrně snadné.

Tím překonává své předchůdce. V prvním dopisu Nägelimu z prosince 1866 píše, že Gärtner si nedal práci s dostatečnou diagnózou forem kříženců. Za neurčité považuje údaje, že „někteří jedinci se více blížili mateřskému, jiní otcovskému typu“ nebo že „potomci se vraceli víc k typu kmenové matky“ atd. Popisy nemohou být založeny na „celkovém dojmu“, musí být vyjádřeny diagnosticky.

Pro potřeby hybridizačních pokusů Mendel každého jedince považuje za soubor oddělených, diskretních znaků. Výraz „rozdílné znaky“ má zde dvojí význam. Např. v první části pokusů s hrachem Mendel pracuje se sedmi rozdílnými znaky, přičemž tyto rozdíly se týkají určitých částí nebo orgánů rostliny (semene, lusku, květů, stonku). V Mendelových pokusech je každý z těchto znaků zastoupen d v ě m a r o z d í l n ý m i f o r m a m i (semeno kulaté nebo hranaté, dělohy žluté nebo zelené, slupka bílá nebo zbarvená, lusk

klenutý nebo zaškrcovaný, nezralý lusk zelený nebo žlutý, květy úžlabní nebo vrcholové, stoněk dlouhý nebo krátký).

Struktura prvních sedmi Mendelových pokusů vyžadovala, aby byly mezi sebou kříženy variety nesoucí jednu a druhou formu každého z dvojice sedmi znaků. Hybridy v každém pokusu nesly jednu, dominantní formu znaku (semeno kulaté ... stoněk dlouhý). Druhá, recesivní forma znaku dočasně ustoupila (semeno hranaté ... stoněk krátký). V další generaci mezi potomky hybridů, podle Mendela v první generaci hybridů, byla dominantní forma znaku třikrát častější než forma recesivní (mezi 7324 semeny bylo 6022 kulatých a 1850 hranatých, tedy v poměru 2,96 : 1 ... mezi 1064 rostlinami mělo 788 dlouhý stoněk a 277 krátký stoněk, tedy v poměru 2,84 : 1). U všech sedmi pokusů činil průměrný poměr 2,99 : 1.

V druhé generaci hybridů formy, které nesly v předchozí generaci recesivní znak, už nevariovaly, jejich potomci zůstávali konstantní. Formy, které měly v první generaci dominantní znak, daly ve druhé generaci dva díly potomků s dominantním a recesivním znakem v poměru 3 : 1, jeden díl potomků s dominantním znakem zůstával konstantní. Průměrný poměr činil 2 : 1.

Dominantní znak může tedy vystupovat jako *k m e n o v ý* nebo *h y b r i d n í*. V prvním případě jsou jeho potomci konstantní, ve druhém případě budou variovat v poměru 3 dominantní : 1 recesivnímu.

Mendel zavádí pro jednotlivé formy písmenkové symboly. Velká písmena znamenají dominantní, malá písmena recesivní znaky (*A, a* ... *G, g*) a zároveň i kmenové formy. Hybridní formy dostávají pak dvoupísmenkový symbol (*Aa* ... *Gg*). Hybrid *Aa* tvoří v ý v o j o u ř a d u potomků s jedním párem rozdílných znaků  $A + 2Aa + a$ . Mendel formuluje větu, že hybridy *j e d n o t l i v ý c h* dvojic rozdílných znaků tvoří semena a rostliny, mezi nimiž jedna polovina představuje opět hybridní formu, druhá pak dvě rodičovské formy, stejným dílem dominantní a recesivní, jak to odpovídá řadě  $A + 2Aa + a$ .

Laskavý čtenář si jistě snadno ověří způsob, kterým Mendel odvodil, že po *n* generacích, vyjeme-li od hybridu *Aa*, bude poměr  $A : Aa : a$  roven  $(2^n - 1) : 2 : (2^n - 1)$ . S rostoucím počtem generací bude vzrůstat zastoupení rodičovských forem na úkor hybridních.

V dalších dvou pokusech Mendel sledoval křížení, při němž byly rodičovské formy rozdílné ve 2 a 3 znacích. Jakkoli byly tyto pokusy náročné na místo, čas a práci, Mendel je reprodukoval rychle a elegantně pomocí svých vývojových řad.

Vývojová řada hybridu *AaBb* je řada kombinační. Spojují se v ní řady  $A + 2Aa + a$  a  $B + 2Bb + b$  o 9 různých členech mezi celkem 16 jedinci. Podobně vývojová řada hybridu *AaBbCc* je kombinační řada vzniklá sjednocením řad  $A + 2Aa + a$ ,  $B + 2Bb + b$  a  $C + 2Cc + c$  s 27 různými členy mezi celkem 64 jedinci.

Zobecnující věta v tomto případě říká, že potomci hybridů lišících se ve dvou a více znacích představují členy kombinační řady, ve které jsou spojeny vývojové řady pro každou dvojici rozdílných znaků. Projev každé dvojice znaků v hybridním spojení je nezávislý na ostatních rozdílech obou kmenových rostlin. Vznikají při tom všechna spojení, která jsou možná podle pravidel kombinace.

Ke konci oddílu o hybridech vznikajících kombinací forem rozdílných ve dvou a více znacích zobecňuje Mendel tyto poznatky pro jakýkoli počet rozdílů ve znacích rodičovských forem, *n*. Potom  $3^n$  je počet různých členů kombinační řady,  $4^n$  celkový počet jedinců v řadě a  $2^n$  počet konstantních spojení.

Náš čtenář se jistě pokusí použít těchto obecných vztahů, aby našel řešení pro oba Mendelovy pokusy ( $n = 2$ ,  $n = 3$ ), případně pro celý Mendelův soubor, který by zahrnul všechny dvojice znaků ( $n = 7$ ).

Ze dvou způsobů, kterými Mendel vyjadřuje v této části výsledky pokusů, tj. jednak ve formě číselných poměrů dominantních a recesivních jedinců mezi potomky hybridů, jednak ve formě vývojových řad hybridů, dává zřejmě přednost druhému způsobu. Tento postup je dnes téměř zapomenut, přestože jeho platnost je obecnější (např. platí při úplné dominanci i při jakékoli odchylce od úplné dominance). Pozorný čtenář jistě najde v tomto překladu ne jeden příklad, kdy se Mendel v souvislosti s problémem proměnlivosti odvolává na to, že skupiny rostlin v kultuře i v přírodě obsahují členy různých vývojových řad hybridů.

V oddílu Pohlavní buňky hybridů Mendel popisuje jiný způsob křížení než v předchozích pokusech. Dosud křížil mezi sebou dvě konstantní kmenové formy a sledoval jejich hybridy a další generace. Nyní byl jedním partnerem křížení hybrid a druhým některá z kmenových forem. Mendel zkoumal, zda se potvrdí očekávání, že z tohoto křížení vzejdou různé formy ve stejném počtu, tedy 1 : 1 při jednom rozdílu, 1 : 1 : 1 : 1 při dvou rozdílech atd. Tento postup dovolil bezprostředně analyzovat stav pohlavních buněk hybridů. Pro *n* rozdílů tvoří každý hybrid tolik druhů pohlavních buněk, kolik je možných konstantních spojení, tedy  $2^n$ . Když  $n = 1$ , obě formy znaku se pouze *r o z e h á z e j í* do různých pohlavních buněk. Po oplození vznikají mezi potomky hybridu vedle hybridního spojení obě původní konstantní spojení. Naproti tomu při  $n > 1$  se různé formy znaků *r o z e h á z e j í* a zároveň *p ř e s k u p u j í*. Po oplození vznikají mezi potomky i nová, kombinovaná spojení hybridní i konstantní. Tomu odpovídají pozdější pojmy *s e g r e g a c e* a *k o m b i n a c e*.

Na tomto místě můžeme ukázat, jak na Mendelovy pojmy navazuje pozdější terminologie. Konstantní kmenové formy jsou označovány jako *h o m o z y g o t n í*, hybridní formy jako *h e t e r o z y g o t n í*. Generaci hybridů označujeme  $F_1$ , jejich potomků  $F_2$  atd. Křížení hybridů s kmenovými formami nazýváme *z p ě t n ě k ř í ž e n í*.

Dále je třeba připomenout, že když Mendel hovoří o znacích, slovně neodlišuje (vnější) znaky a to, co znaky (vnitřně) podmiňuje či určuje. V této fázi Mendelova výzkumu to bylo možné, protože všude se setkával s jednoduchým a přímým vztahem mezi znakem a tím, co za něj odpovídá: jakmile Mendel napíše *A, B* ... nebo *a, b, ...*, popisuje tím nejen znak, nýbrž především to, co jej podmiňuje nebo určuje. V onom období nebyl zatím rozdíl



mezi těmito dvěma stránkami důležitý. Už v těchto souvislostech je však zřejmé, že Mendel chápal vnitřní založení znaku a jeho vnější projev jako zcela odlišné skutečnosti. Ale teprve v diskusní části své hlavní práce (Závěrečné poznámky) dospěl k jasné formulaci tohoto problému tím, že usiluje i o odpovídající terminologické odlišení.

To, co určuje Mendelovy znaky, nazýváme dnes *g e n y*, jednotlivé formy genů jsou *a l e l y*. Stále častěji nacházíme v jednom genu i dlouhé série většího počtu alel.

Když Mendel pracoval s hybridy pro dva a více párů rozdílných znaků, vždy nacházel úplnou *n e z á v i s l o s t* v chování mezi členy různých párů. Při malém počtu znaků a pokusů bylo málo pravděpodobné, že se projeví opak. Již na počátku 20. století zasloužili se o objev *v a z b y* genů W. Bateson a zejména T. H. Morgan. Jeho úsilím byl vytvořen první produkt genetického mapování, *v a z b o v á m a p a*. Je založena na tom, že počet skupin navzájem vázaných genů odpovídá vždy počtu párů chromozómů daného taxonu. Uvnitř každé z těchto skupin jsou kombinované druhy gamet méně časté než rodičovské druhy gamet. Stupeň tohoto omezení je prostředkem k určení relativní vzdálenosti mezi mnoha jednotlivými dvojicemi genů vázaných ve skupině. Vazbová mapa tedy znázorňuje pro všechny geny určitého taxonu jednak jejich rozdělení mezi chromozómy, jednak jejich lokalizaci v určitých dobře definovatelných místech jednotlivých chromozómů, lokusech.

Právě popsaný soubor Mendelových experimentálních postupů je dodnes základem každého počátečního výzkumu dědičnosti, pokud objekt zkoumání tvoří samičí a samčí pohlavní buňky, jejichž splnutím vzniká oplozená vaječná buňka, zygota. Postup praktikovaný u hrachu se jen málo změnil, když místo oboupohlavních objektů budeme pracovat s druhy s odděleným pohlavím (dvoudomé rostliny, živočichové). Rozdíl bude pouze v organizaci křížení a v zabezpečení, aby se členové  $F_1$  oplozovali jen mezi sebou.

Aplikace těchto postupů v praktické činnosti, hlavně ve šlechtění rostlin a živočichů, je zřejmá. Tyto postupy nás např. orientují, chceme-li získávat z neznámých skupin rostlin nebo živočichů konstantní jedince nebo prakticky výhodné produkty kombinace.

V genetice člověka a v lékařské genetice uplatnily se Mendelovy objevy při rozboření rodokmenů, které znázorňují výskyt jednotlivých druhů dominantních i recesivních odchylek v rodinách a celých rodech. Dominantní odchylky se projevují u dominantních homozygotů i heterozygotů. Naproti tomu recesivní odchylky přenašejí heterozygoti skrytí. Při tom dva normální heterozygotní partneři (přenašeči) mohou zplodit potomka vykazujícího recesivní odchylku.

V prvních dvou odstavcích diskusního oddílu Závěrečné poznámky je objasněn Mendelův vztah k *s t a t i s t i c k ý m p r o b l é m ů m*. Tehdejší statistika byla v počátcích a omezovala se na získávání a pořádání údajů o hromadných jevech. Mendel píše: „U poměrně malého počtu pokusných rostlin by tak mohl být výsledek správný jenom

přibližně a v jednotlivých případech by se mohl odchylovat nikoli bezvýznamně.“ Kdyby byly rodičovské formy rozdílné v 7 znacích a mezi potomky hybridů bychom sledovali 100 až 200 rostlin, byl by výsledek velmi pochybný, protože vývojová řada obsahuje 2187 různých forem při celkovém počtu 16384 členů, z nichž jen dva by byli konstantní pro znaky původních rodičů. Mendelovi pomáhají statistické přístupy k tomu, aby posoudil potřebný počet jedinců v pokusu a uvědomil si meze svého výzkumu. Již asi osmdesát let, od doby R. A. Fishera, pracuje se v genetice na pokročilých statistických analýzách, založených na stanovení chyb, pravděpodobností, shodě mezi pozorováním a očekáváním atd.

V tomto oddílu nás jistě nejvíce zaujme úvaha, v níž Mendel srovnává závěry pro své „proměnlivé“ hybridy *Pisum* a pro Gärtnerovy „konstantní“ hybridy, o jejichž existenci Mendela přesvědčovala velká Gärtnerova autorita. Zatímco u hybridů hrachu vznikají různé druhy samičích a samčích pohlavních buněk, u „konstantních“ hybridů zdá se Mendelovi přípustný předpoklad, že „jejich pohlavní buňky jsou stejného druhu a souhlasí se základní buňkou hybrida“. Při vzniku hybridů Mendel uvažuje v obou případech o jakémsi vyrovnání, jenže v prvním případě je vyrovnání dočasné, kdežto ve druhém případě je trvalé, a to může vést až ke vzniku samostatného druhu. Třídění hybridů podle toho, zda je vyrovnání přechodné nebo trvalé, má ovšem podle Mendela jen cenu hypotézy. Mendel nás nenechává na pochybách, že „materiální skladba a uspořádanost elementů“ se v obou případech neliší. „Elementy“ existují i tehdy, když se u hybridů nerozcházejí a nepřeskupují.

Právě časté používání pojmu „element“ v těchto odstavcích bývá považováno za důkaz, že Mendel měl tím na mysli jazykový ekvivalent pozdějšího pojmu gen zavedený na počátku 20. století (W. L. Johannsen, 1909).

Ve významu element = prvek, základní složka, jednotka systému, v našem případě nejjednodušší část genetické informace jedinců a jejich skupin, je přiléhavý, jenže nepronikl zřejmě pro malou znalost některých částí Mendelovy hlavní práce.

Pojmu „element“ úspěšně konkuroval pojem „vloha“ (konec devátého dopisu Nägelimu ze září 1870) ekvivalentní originálnímu německému „Anlage“ a anglickému „endowment“. Tyto pojmy byly v tomto smyslu hojně používány nejen před r. 1909, ale i po něm, zvláště v němčině a češtině. Kontext devátého dopisu naznačuje, že „vloha“ je časově prvním, výchozím článkem procesu, který vede až ke znaku. To může být chápáno jako nejstarší náznak, od něhož se později odvíjela nová disciplína, *v ý v o j o v á g e n e t i k a*.

Na různých místech svých prací a dopisů Mendel vyslovuje své představy o tom, jak by se mělo navazovat na jeho hlavní práci. Už při jejím dokončování si přál, aby jeho pokusy s hrachem byly nezávisle opakovány a rozšířeny na jiné skupiny rostlin. Mezi brněnskými botaniky nenašel však nikoho, kdo by se toho ujal. Nakonec byl nucen omezit se na druhou část úkolu a tuto práci vykonat sám, i když v mnohem menším rozsahu, než si představoval. Několik prvních dopisů Nägelimu dokládá, že se na své kolegy mohl spolehnout při hledání a volbě rostlinného materiálu a opírat se o jejich zájem.

K těmto pokusům mohou být přiřazeny dva, které byly popsány v práci z r. 1865 v oddílu Pokusy s hybridy jiných druhů rostlin. První pokus s fazolemi „probíhal podle zákona jednoduchého kombinování znaků přesně tak, jak je tomu u *Pisum*“. Ve druhém pokusu s fazolemi byly kříženy systematicky vzdálené druhy a hybridy byly velmi málo plodné. U barvy květů byl poměr 30 barevných : 1 bílé a Mendelovi to bylo podnětem k úvaze, že jde o složený znak, který může být tvořen dvěma nebo i třemi jednoduchými znaky.

Poslední odstavce oddílu o hybridech jiných druhů jsou věnovány otázce stability variet různých druhů kulturních rostlin. Mendel se domnívá, že variety jsou souborem členů různých vývojových řad hybridů. Tím se dostává velmi blízko k disciplíně vznikající v prvních letech 20. století, označované jako *genetika populací*.

V dopisech Nägelimu popisuje Mendel postup ověřovacích pokusů s dalšími rostlinami z 15 různých rodů. Čtenáře zřejmě překvapí, že asi sedmdesát procenty byly zastoupeny mezi druhové kombinace. V Mendelově době byla systematická botanika schopna vymezovat rostlinné druhy, ale o potížích při mezidruhových kříženích se příliš neuvažovalo. Také Gärtnerova křížení jsou často mezidruhová. Nebo to byla součást Mendelova úsilí o to, aby se setkal s „konstantními“ hybridy?

Nieméně výsledky svědčily o „shodě s *Pisum*“. Je ovšem pravda, že ve velké části dopisů jsou výsledky podány často i v podobě seznamů Mendelových záselek Nägelimu. To platí např. pro křížence dvou druhů kuklíku, který je podle Gärtnera typickým představitelem „konstantních“ hybridů. Velkého rozsahu dosáhly pokusy s varietami levkojí, které se lišily barvou květů. Shoda s *Pisum* byla pravděpodobná (devátý dopis Nägelimu ze září 1870). Číselné poměry v zastoupení různých odstínů byly však velmi komplikované, zřejmě proto, že se zde objevovaly nejen složené znaky jako u fazolí, nýbrž i další vztahy mezi znaky a odchylky od úplné dominance. Mendel si představoval, že začne novou sérií pokusů, které by vedly k jednodušším vývojovým řadám, ale k tomu se už nedostal.

Rostlinný rod, kterému Mendel v sérii pokusů k ověření shody s *Pisum* věnoval největší a nejtrvalejší pozornost, byl jestřábník (*Hieracium*). Z práce z r. 1869 a z dopisů Nägelimu, zvláště osmého z července 1870, se dovídáme, že při křížení mezi různými druhy v r. 1866 byl úspěšný až šestý pokus. Proti očekávání objevily se rozdíly při kombinaci těchto druhů již mezi kříženci. Naproti tomu potomci těchto kříženců byli vždy shodní se svou mateřskou rostlinou i mezi sebou a ani v dalších generacích nevariovali, a to se opakovalo i v dalších pokusech. To bylo diametrálně odlišné od chování kříženců a jejich potomků u hrachu a ostatních rodů a druhů, i když počet hybridů byl zatím velmi malý.

Mendel spojoval neuniformitu hybridů jestřábníků s jistými rozdíly uvnitř rodičovských druhů: rodičovští partneři mohou být členy nějakých dosud neznámých vývojových řad (práce z r. 1869). Druhý podstatný rozdíl, uniformita potomků hybridů, byla pro Mendela nevysvětlitelná.

V osmém dopisu o tom Mendel píše jako o velkém překvapení a zklamání. Až do druhé poloviny 20. století byl tento výsledek posuzován autory, kteří psali o Mendelově životě

a díle, jako Mendelův nezdar, který nakonec vedl až k předčasnému ukončení jeho vědecké práce v hybridizaci rostlin. Vina byla připisována jakýmsi zásahům Nägelioho. Tento překlad úplného Mendelova díla o hybridizaci rostlin dovoluje sledovat krok za krokem, jak se vztah mezi Mendelem a Nägelim ve skutečnosti vyvíjel.

Začátkem byl první Mendelův dopis z 31. prosince 1866. Zde se Mendel odvolává na Nägelioho zásluhy o „určování a zařazování planě rostoucích kříženců rostlin“. Tento Mendelův krok nepochybně souvisel s činností brněnských botaniků, kteří v té době sbírali a ve spolkovém časopise popisovali četné (skutečné i domnělé) přírodní křížence jestřábníků z Moravy. Rod *Hieracium* byl považován za systematicky krajně obtížný („*crux botanicorum*“) a snad už tím byl přitažlivý.

Nägeli více než dvacet let zkoumal *Hieracia* hlavně v celém alpském oblouku od Přímořských Alp po Karavanky. Zároveň vysazoval vzorky rostlin v botanické zahradě k dalšímu studiu. Mendel pochopil, že Nægeli patří mezi botaniky, kteří mu mohou pomoci svými spisy i při získávání semen a rostlin. Hned v tomto svém prvním dopise jej žádá o separáty prací z okruhu problému tzv. *hlavních druhů a středních či přechodných forem*, kterými jsou hlavní druhy navzájem spojeny.

Mendelova práce z r. 1869 a téměř všechny dopisy Nägelimu svědčí o tom, že Mendel úspěšně překonával při křížení jestřábníků velké technické potíže. Muselo se zabránit samoopylení, které se odehrává ještě v uzavřeném kvítku květenství (úboru). Stupeň nesnázi závisel i na jistých biologických zvláštěnostech různých druhů. Mendel našel širokou škálu druhů od těch, které jako mateřští partneři dávali při křížení poměrně příznivé výsledky („dobré“ matky), až po druhy pro křížení zcela nepoužitelné („špatné“ matky). Uznává se, že Mendelovi kříženci byli skutečně první úspěšní umělí kříženci v tomto rodu. Nakonec Mendel získával v jednotlivých kombinacích i mnoho desítek hybridních semen a rostlin.

Teprve ve svém čtvrtém dopisu z února 1868 odvážil se Mendel požádat Nägelioho o zaslání semen nebo rostlin z obou sekcí rodu *Hieracium*, které dnes označujeme jako *Pilosella* a *Euhieracium* (u Mendela *Piloselloidae* a *Archieracium*). Nægeli mu rychle vyhověl a zároveň projevil zájem o zaslání Mendelových kříženců spolu s jejich rodičovskými druhy. Tím začala stále rozsáhlejší výměna, která pokračovala až do konce Mendelových pokusů s jestřábníky. V univerzitní botanické zahradě v Mnichově bylo po léta pěstováno spolu s rodiči několik Mendelových kříženců.

Publicity se dočkali Mendelovi kříženci jestřábníků také tím, že 23 kříženců z 9 různých kombinací křížení a 5 jejich rodičovských druhů zařadil Nægeliho spolupracovník A. Peter do herbářové sbírky „*Hieracia Naegeliana*“ (1884–1885), která se stala součástí všech velkých herbářů evropských botanických ústavů. Mendelovy křížence jestřábníků také zahrnuli do své velké monografie o jestřábnících střední Evropy Nægeli a Peter (1885).

V posledních dopisech čteme o Mendelově snaze shromáždit na přání Nægeliho vzorky semen a rostlin moravských jestřábníků. Pod vedením G. von Niessla se sice tento plán začal uskutečňovat, ale o výsledku není nic známo.

Mezi skutečnosti svědčící o vývoji stále těsnějšího vztahu mezi Mendelem a Nägelim můžeme počítat i několik vět z třetího fragmentu Nägelioho dopisu z dubna 1870. Čtenáři jistě neunikne místo, kde Nägeli označuje Mendela za svého „zručného a úspěšného spolupracovníka“. Překvapí nás jistě i Nägelioho věta o tom, že kdyby sám měl více klidu, věnoval by se křížení ješťrábníku také.

Nieméně Mendel a Nägeli měli i některé rozdílné představy. V práci o kříženích ješťrábníků (1869) Mendel usuzoval, že v přírodě vznikají přechodné formy vzácným spontánním křížením mezi hlavními druhy. Nägeli je vysvětloval „transmutací“, zřejmě také vzácnou. Později Nägeli s Peterem našli shodu některých Mendelových kříženců s dříve známými přechodnými formami.

Mnozí čtenáři mohou být překvapeni, když se v Mendelově práci z r. 1869 náhle objeví jméno Charlese Darwina. Uprostřed 19. století Darwin zdůvodnil potřebu chápat vše, co se děje v živé přírodě, pod zorným úhlem dlouho trvajících změn, *e v o l u c e*. Nägeli je zde uváděn jako známý znalec *Hieracií*, který se o nich vyslovuje v duchu Darwinovy teorie. V brněnském Přírodozkumném spolku byly Darwinovy představy o evoluci známy zřejmě již dosti brzy po r. 1859, kdy vyšlo jeho nejdůležitější dílo *O původu druhů*. S určitostí to platí o období po 11. lednu 1865. Tehdy na pravidelné měsíční schůzi spolku přednášel významný brněnský přírodovědec, botanik a geolog Alexander Makowsky (1833–1908) „O Darwinově teorii organického tvoření“. Připomeňme, že na nejbližší další spolkové schůzi 8. února 1865 přednesl Gregor Mendel první část své přednášky o pokusech s hybridy rostlin.

Již sama koexistence hlavních druhů a přechodných forem ješťrábníků nutila, aby se od „zařazování“, tedy systematiky, přecházelo k řešení, která by vycházela z pochopení evolučních souvislostí. Dva závěrečné odstavce posledního desátého dopisu Nägelimu z listopadu 1873 přinášejí myšlenky, které svědčí o Mendelově snaze vyjádřit se k evolučním problémům na základě vlastních zkušeností, výsledků a úvah.

První myšlenka se týká sekulárního střídání druhů ješťrábníku, jejich vzniku, rozkvětu a zániku působením přírodní selekce, hlavního procesu darwinovské evoluce, v závislosti na měnících se „telurických a kosmických poměrech“. Vzácnému jedinci, kterému by tyto podmínky vyhovovaly, „by se mohlo podařit, aby zahájil boj o život a pokračoval v něm po dlouhá údobí“.

Druhá myšlenka je úvaha o budoucnosti druhů, u kterých jsou kříženci poměrně častí (Mendelovy „dobré“ matky). Mendel je považuje za „přestárlé“, „daleko za vrcholem svého života“.

Tato slova píše Mendel v r. 1873, tedy už po skončení svých experimentů. Svědčí to o jeho hlubokém a trvalém zájmu o problémy evoluce. A tak okamžik, ve kterém se tady poprvé setkávají evoluce a genetika, je významným bodem dějin *s y n t e t i c k é e v o l u c e*.

Už na začátku posledního desátého dopisu Nägelimu z listopadu 1873 čteme Mendelovo trpké konstatování, že ješťrábníky i v tomto roce odkvetly, aniž se jim mohl věnovat. Mendel s tímto dopisem posílá obsáhlou zásilku kříženců z let 1870 a 1871, i když mnozí z nich

„bez dohledu a péče prorostli časem natolik, že jejich třídění bylo těžké, zčásti nemožné“. To byl truchlivý konec Mendelových experimentů s ješťrábníky.

V dopisu není žádná zmínka o příčinách. Když Mendel v pátém dopisu z května 1868 sděluje Nägelimu, že byl zvolen doživotním představeným řádové kapituly, dokonce ještě doufá, že „po zapracování“ získá více času pro své oblíbené pokusy s křížením. Museli bychom sáhnout k informacím mimo tento překlad, abychom posoudili, do jaké míry byl tento smutný konec způsoben přemírou nových povinností nebo Mendelovým vytrvalým, ale marným bojem proti zvýšení příspěvků svého kláštera do náboženského fondu, či jeho vysokými funkcemi v bankovníctví, které v oné době přijal.

Avšak s koncem experimentální práce neskončilo Mendelovo zaujetí pro problémy dědičnosti a evoluce. Na dvou poznámkových listech z doby těsně po r. 1875 mohou být podle některých historiků genetiky i poznámky, které se týkají kříženců ješťrábníků.

Konec experimentů ještě před r. 1873 nenahraditelně zasáhl Mendelovy rozpracované pokusy právě ve velmi citlivém stadiu, kdy mohli být prozkoumání velmi početní potomci kříženců, kteří byli získáni v kombinacích s mnoha desítkami jedinců. Daly se zde očekávat vedle konstantních rodin hybridů i rodiny variující.

Brzy po r. 1900 C. H. Ostenfeld a C. Raunkiär objevili u ješťrábníků apogamní (apomiktické) rozmnožování. Tím se vysvětlily mnohé zvláštnosti, kterými se Mendelovy výsledky zásadně odlišovaly od výsledků u hrachu a dalších rodů a druhů. Při apogamii či apomixi se v samičích reprodukčních orgánech zárodky netvoří po splynutí samičích a samčích pohlavních buněk jako u obvyklé pohlavní reprodukce (amfimixe). Zárodek je zde přímým pokračováním tělních buněk mateřské rostliny a pyl se na vzniku zárodku nepodílí, i když je často funkční. Proto apomiktičtí samičí partneři tvoří i při umělém oplozování zárodky a rostliny úplně shodné s mateřskou formou. Pouze amfimiktičtí samičí partneři mohou být při umělém křížení úspěšní.

Od 40. let minulého století je známo, že apogamii u ješťrábníků geneticky podmiňují dominantní alely tří různých genů. Tyto alely potlačují vznik redukovaných samičích buněk i opylení a stimulují vývoj zárodku. Proto jen rostliny homozygotní pro všechny tři recesivní alely chovají se jako amfimikti. Pravděpodobnost takových případů bude ovšem velmi nízká a možnost vzniku hybridů vzácná. Apogamie tak určuje nejen úspěšnost či neúspěšnost křížení, nýbrž i to, že jednotlivé rodiny potomků úspěšných hybridů prakticky nebudou variovat a budou se zdánlivě chovat jako „konstantní hybridy“, jak je kdysi popisoval Gärtner. To však neznamená, že takové hybridy neexistují. Už v prvních desetiletích 20. století rozvíjela se cytogenetika jako relativně samostatný obor genetiky. Cytogenetika dokázala u různých druhů rozlišovat jednotlivé páry chromozómů i jejich sady. Např. se podařilo experimentálně vytvořit, byly-li zdvojeny sady chromozómů rodičovských druhů, nové amfiploidní druhy, jejichž hybridní potomci byli trvale konstantní. Zároveň se zjistilo, že takto mohlo vznikat i přirozenou cestou velké bohatství nových druhů v rámci rodů i skupin blízkých rodů. Nejznámějším příkladem je původ velké druhové rozmanitosti v rodu *Triticum* (pšenice).



Zájem genetiků o Mendelovy pokusy s ječměnkou nikdy úplně nevyhasl. Ale teprve na začátku 70. let 20. století dal svými pracemi Franz Weiling velmi silný podnět k návratu do těchto zapomínaných oblastí.

Dlouho trvající malý zájem o Mendelův výzkumný program s ječměnkou mohl souviset s tím, že mladá věda o dědičnosti se soustřeďovala na Mendelovu hlavní práci z r. 1865. Její problematika, materiál a metoda, výsledky a jejich diskuse mají v Mendelově objevitelské a zakladatelské práci ve vědě o dědičnosti rozhodující místo. Genetika prošla i krušnými obdobími, kdy se musela soustřeďovat na obhajobu svých základních principů.

Nakonec však bylo uznáno, že Mendelovy pokusy s ječměnkou vedou od genetiky k evoluci, a nenastalo zúžení Mendelova pojetí dědičnosti a rozsahu i dosahu jeho tvůrčího úsilí. Připomeňme si, že Mendel byl schopen poznat a uznat platnost svých principů i při jejich rozšíření např. na odchylky od dominance nebo na účast většího počtu genů při utváření znaku. Současně usuzoval, že existenci genů nelze popřít ani u Gärtnerových „konstantních“ hybridů, i když se alely jejich genů nemohou rozeházet ani přeskupovat. Tím se podobaly křížencům ječměnky, jejichž rodiny se chovaly analogicky, a už tím je tak zaujaly. Navíc bylo zřejmé, že mají status nových druhů. Teprve téměř za sto let po Mendelovi se poznalo, že např. utváření nových druhů z poddruhů existujících druhů je možné jen tehdy, když postupně evolují i mechanismy tzv. reprodukční izolace. Víme ovšem i to, že někdy např. u amfiploidních druhů, vznikají reprodukčně izolované druhy rychle. Syntéza se tak stává prostředkem k tomu, aby vývoj věd stále lépe odpovídal všeobecné souvislosti mezi všemi věcmi a jevy, které musely být nejdříve zkoumány odděleně.

Velká rozmanitost myšlenek, problémů, objevů, projektů a vizí dnešní genetiky je někdy přirovnávána ke košaticímu se stromu. Strom je tvořen přímým hlavním kmenem, z něhož vyrůstají v různých výškách, v různých směrech a do různé délky jednotlivé větve. Hlavním kmenem proudí všechna témata, která se vztahují k nejobecnějšímu pojmu genetiky, ke genu, základní jednotce genetické informace. Větve, které z kmene vybíhají, představují pak relativně samostatné, spíše speciální směry genetického myšlení (např. buněčná genetika, vývojová genetika, genetika populací, ekologická genetika), nebo obory vztahující se k různým systematickým skupinám mikroorganismů, rostlin a živočichů a konečně prakticky zaměřené obory aplikované genetiky.

Nejmladší partie hlavního kmene začaly se tvořit před padesáti lety, skoro přesně za sto let od začátku Mendelových genetických pokusů. Představují sled událostí, které vyšly z objevu Jamese Watsona a Francise Cricka (1953), že molekuly kyseliny deoxyribonukleové (DNA) mají v krystalickém stavu dvoušroubovicovou strukturu. Souvislost DNA s procesy dědičnosti byla tehdy známa již delší dobu.

U eukaryotických rostlin a živočichů vyplývají ze struktury DNA předpoklady pro zdvojování (replikaci) DNA i pro přenos genetické informace. Ta je v DNA zapsána v podobě sledu nukleotidů. Nukleotidy DNA obsahují vedle cukru deoxyribózy a kyseliny fosforečné dvojice dusíkatých bází, vždy jednu purinovou (adenin nebo guanin) a jednu

pyrimidinovou (tymin nebo cytosin). Sled nukleotidů je postupně přepisován (transkripce) do molekul kyseliny ribonukleové (RNA), nejdříve do mediátorové RNA (mRNA) a odtud překládán (translace) do transferové RNA (tRNA). Nakonec se v ribozómech podle sledů nukleotidů v DNA tvoří sledy aminokyselin v bílkovinách. Vztah mezi nukleotidy DNA a aminokyselinami je určován genetickým kódem. Různých aminokyselin je 20, a proto kodón, skupina odpovídající za začlenění určité aminokyseliny do molekuly bílkoviny, musí obsahovat tři nukleotidy, kdy je možných 64 různých kombinací dusíkatých bází. Geny, oddělené a specifické sledy kodónů tvořených tripletu nukleotidů, určují specifické sledy aminokyselin v jednotlivých specifických bílkovinách. Některé bílkoviny jsou bezprostřední součástí živých těl. Jiné mají funkci enzymů, katalyzují specifické chemické reakce a tím zabezpečují životní struktury a funkce.

Velká část prostoru pro přechod od elementu (vlohy, genu) ke znaku, o němž jako první pojednal Gregor Mendel, je tedy vyplněn přeměnami a spolupůsobením biologických makromolekul, nukleových kyselin a bílkovin.

Molekulární genetika přitom vypovídá, jak se vytvářejí rozdílné znaky nejen patrné na první pohled, jak tomu bylo v Mendelových pokusech, ale i takové, které jsou navenek skryté a dají se zjistit teprve pomocí rozdílů v přítomnosti aminokyselin v bílkovinách nebo i rozdílů v samotných nukleových kyselinách. Novodobé metody a techniky dovolují dokonce identifikovat i geny, u kterých nedovedeme rozlišit žádné rozdílné alely. Označujeme je jako geny monomorfní, na rozdíl od polymorfních genů, jako byly např. geny *A ... G*, které Mendel studoval v první části své práce z r. 1865, kde každý ze 7 genů nesl dvě různé alely.

Sestoupíme-li po hlavním kmeni našeho pomyslného stromu směrem k jeho nejnižší, nejstarší části, dospějeme až k místu, kde leží výchozí bod genetiky. Náš čtenář už jistě poznal, jak důležité bylo zde právě Mendelovo rozlišení mezi vlohou a znakem. Historie genetiky je povolána posoudit, jaký podíl měl Mendel na poznání polohy tohoto bodu ve srovnání se svými předchůdci a současníky. Historické studium bude se ovšem snažit překonat někdy i dnes vyslovované mínění, že Mendel jen popsal pravidla, jimiž se řídí při křížení rostlin přenos vloh z rodičů na potomstvo, a přijmout skutečnost, že celým Mendelovým genetickým dílem se vine (od Závěrečných poznámek jeho práce z r. 1865 po dopisy Nägelimu) myšlenka, že znaky jsou vnějším projevem vnitřních struktur, které označoval podle jejich konečného produktu jako vlohy či podle rozdělení jejich souboru jako elementy.

Náš model genetického myšlení jako stromu dovoluje vyhledat na hlavním kmeni ještě jeden důležitý bod. Ten vyznačuje místo, v němž se od hlavního kmene jako první začala oddělovat nejstarší větev, která dnes představuje evoluční genetiku. Tento bod odpovídá okamžiku, kdy se Mendel rozhodl pro studium původu přechodných forem ječměnky, a dokázal, i s pomocí pozdějšího výkladu Nägelioho, že mohou vznikat křížením mezi odpovídajícími hlavními druhy. Větev, o které zde mluvíme, se nakonec vyvinula v jedno z několika nejmohutnějších odvětví soudobé genetiky.



Každý nový výhonek, každá nová větev stromu nápadně bujně rostou a tím zakrývají starší části. Ve vývoji genetiky bylo několik období, kdy vyvíjející se směry potlačovaly vědomí souvislosti mezi nynějším a dřívějším stavem. Před půlstoletím vznikající a rychle sílící molekulární genetiky na krátký čas jakoby zastíňovala mnohé z toho, čeho věda o dědičnosti dosáhla v prvním století své existence. Avšak v posledních deseti letech stále více připomíná a uznává kontinuitu ve vývoji genetiky v časovém rozpětí od Mendela po dnešek nejen historie genetiky, ale i sami genetici, kdykoli se zamýšlejí nad bližšími i vzdálenějšími východisky i cíli své práce.

Model stromu však vystihuje jen jednu z vývojových tendencí dnešní genetiky, tendenci k rozdělování a rozrůžňování, diferenciaci a diverzifikaci jejích myšlenek, problémů, objevů, projektů a vizí. V dějinách genetiky a celé biologie však existují i příklady v podstatě protikladné tendence ke spojování a slučování toho, co bylo dosud rozděleno a rozlišeno. V tomto smyslu se často používá ne zcela vyhovujícího termínu syntéza. Příkladem může být hledání a nalézání syntézy v celé široké oblasti evoluce. Syntetická evoluce již přes padesát let zkoumá možnosti syntézy vědeckých poznatků různých disciplin, jako je systematika, biogeografie a paleontologie, které jsou od darwinovských počátků principem vědeckého zkoumání evolučního procesu.

Pojmu syntéza je blízký pojem synkreze, který však bývá často chápán jako pejorativní, pokud je založen na náhodné volbě a spojování různorodých názorů, směrů a teorií.

K zobrazení syntézy mezi různými oblastmi genetiky už podobenství se stromem nevhovuje. Jednotlivé větve sotva mohou dodatečně srůst a představa syntézy či synkreze vyžaduje spojování a sjednocování nejen mezi větvemi virtuálního stromu, ale i různých stromů, pokud máme na mysli souvislosti v celé biologii a nakonec i v oblastech genetiky blízkých i vzdálenějších.

V každém případě v osobnosti Gregora Mendela ctíme také tvůrce vědy už od začátku otevřené novým a novým myšlenkám, problémům, objevům, projektům a vizím, které rozšiřují genetiky mnoha rozmanitými směry a zároveň tím připravují jejich syntézu.

I tento nový úplný překlad Mendelova genetického díla vznikl v instituci, která již mnoho let stojí na předním místě v badatelském výzkumu Mendelova života a díla ve světovém měřítku – v Mendelianu Moravského zemského muzea v Brně. Mendelianum bylo založeno na podnět Československé akademie věd v roce 1962. Jednou z významných oblastí vědeckého programu muzea je historie vědy. V tomto kontextu je zkoumání místa Johanna Gregora Mendela v dějinách vědy velmi důležitým úkolem Moravského muzea. Význam tohoto úkolu je zvláště velký i proto, že v naší době po roce 2000 připadá genetiky vedoucí postavení mezi biologickými disciplinami s přesahem do jiných bližších i vzdálenějších oblastí vědy.

## Poznámky a komentáře

### Pokusy s hybridy rostlin

<sup>1</sup> Mendel G.: Versuche über Pflanzen-Hybriden. Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn 4, 1865, Abhandlungen 3–47, 1866.

Pokusy k této své hlavní práci Mendel konal od r. 1856 nejpozději do r. 1864. Tomu předcházely dva roky (1854 a 1855) věnované přípravě pokusu, zkoušení a volbě vhodných odrůd hrachu.

Během 2. světové války byl originál rukopisu Mendelovy objevitelské práce uložen v seřfu Přírodokumného spolku v Brně.

Od konce 2. světové války byl rukopis nezvěstný. V roce 1992 vyšlo v Darmstadtu faksimile originálu Mendelovy rukopisné přednášky O pokusech s hybridy rostlin zásluhou profesora Walthera Manna, Mendelova příbuzného v linii Mendelovy mladší sestry Terezie. Vedle rodinných vzpomínek na G. J. Mendela byla zveřejněna také informace o držiteli originálu Mendelova rukopisu P. Clemensi Richterovi, který je prapotkem Mendelovy starší sestry Veroniky.

Poprvé vyšla Mendelova přednáška „Versuche über Pflanzen-Hybriden“ z roku 1865 tiskem v Brně v roce 1866 v periodiku brněnského Přírodokumného spolku Verhandlungen des naturforschenden Vereines za rok 1865 v části Abhandlungen. Svazek s Mendelovou prací mělo k dispozici kromě členů Přírodokumného spolku přes 130 institucí v Evropě i v zámoří, se kterými Přírodokumný spolek vyměňoval literaturu. Navíc si Mendel objednal 40 separátů, z nichž některé s vlastnoručními korekturami rozeslal významným odborníkům v oboru hybridizace, mezi něž patřil také C. Nägeli z Mnichova. Mendel ve svých separátech opravil pečlivě např. tiskovou záměnu znaménka „=“ za symbol „+“ ve složené vývojové řadě hybridů, u kterých se spojují dvojí odlišné znaky (str. 27). Některé závažné chyby, které způsobila tiskárna, se z prvotisku přenesly i do některých pozdějších vydání.

<sup>2</sup> Mendel proslavil svou přednášku na pokračování ve dvou částech na měsíčních schůzích Přírodokumného spolku dne 8. února a 8. března 1865 v Brně. Únorovou přednášku ukončil kapitolou o potomcích hybridů spojujících více rozdílných znaků a březnovou začal pojednáním o pohlavních buňkách hybridů.

<sup>3</sup> V tomto překladu termín hybrid odpovídá německému die Hybride, termín kříženec německému der Bastard.

<sup>4</sup> Joseph Gottlieb Kölreuter (1733–1806) studoval medicínu a botaniku na univerzitách v Tübingenu a Strassburgu. Pokusům s umělým oplozením se věnoval od r. 1759. Působil jako ředitel botanických zahrad a profesor přírodovědy v Karlsruhe, kde prováděl hyb-

ridizační pokusy. Prokazoval pohlavnost rostlin a studoval roli hmyzu při oplozování. Mendel zřejmě znal jeho zprávu o pokusech s pohlavností u rostlin (Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen, nebst Fortsetzungen 1, 2 und 3, Leipzig 1761–1766).

Carl Friedrich Gärtner (1772–1850) získal doktorát lékařství v r. 1796 na univerzitě v Tübingen, od r. 1799–1827 působil jako praktický lékař v Calw. Poté se věnoval výzkumu hybridizace, kterým přispěl k řešení otázky pohlavnosti u okrasných rostlin. Byl členem vědecké společnosti přírodovědců a lékařů Leopoldina, bavorské botanické společnosti a řady dalších přírodovědných spolků. Jeho objemná monografie o výzkumu vzniku kříženců v rostlinné říši (Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich) z r. 1849 představovala pro Mendela nejdůležitější pramen poznání. Gärtner byl v oboru hybridizace v té době významnou autoritou.

William Herbert (1778–1847), ornitolog a botanik, byl členem Zahradnické společnosti v Londýně a shromažďoval poznatky o kulturních rostlinách s ohledem na možnost vzniku nových druhů hybridizací. Herbertova práce o druzích a míšencích rostlin (On species and intermixtures of vegetables. Amarillidaceae) vyšla v r. 1837 v Londýně. O hybridizaci rostlin (On hybridisation amongst vegetables) psal v časopisu Zahradnické společnosti v r. 1847.

H. Lecoq se zabýval přírodním a umělým oplozením rostlin a hybridizací v zahradnictví, zemědělství a vinařství (De la fécondation naturelle et artificielle des végétaux et de l'hybridation, considérée dans ses rapports avec l'horticulture, l'agriculture et la sylviculture, Paris 1845). Mendel Lecoqovu práci znal zřejmě z Biedenfeldova překladu Von der natürlichen und künstlichen Befruchtung der Pflanzen und von der Hybridisation, který vyšel ve Wismaru v r. 1846 a ve druhém vydání v r. 1856.

Max Ernst Wichura (1817–1866), právník, který se od mládí věnoval systematické, morfologii a hybridizaci rostlin. Ve Vratislavi prováděl v letech 1852–9 pokusy s hybridizací vrb, které zveřejnil (Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich, erläutert an den Bastarden der Weiden) v r. 1856 ve Vratislavi. Wichurova kniha byla součástí knihovny Františkova (nyní Moravského) muzea, které bylo vědeckým výzkumným a dokumentačním centrem Moravskoslezské hospodářské společnosti.

- 5 Osmi letům předcházely dva roky ověřování stálosti znaků výchozích experimentálních rostlin pomocí samoopylování. Přesné stanovení výchozích podmínek pokusu bylo zřejmě ovlivněno Mendelovým fyzikálním vzděláním.
- 6 České názvy rostlin, které Mendel uvádí ve své práci o *Pisum*, *Hieracium* a v dopisech Nägelimu jsou uvedeny v přehledu v poznámce na str. 117.
- 7 Zde se Mendel poprvé vyjadřuje k problému, jaký je rozdíl mezi druhem, poddruhem a varietou. Uznává, že všechny rozdílné formy hrachu, které zvolil k pokusům, patří k druhu *Pisum sativum* (hrách setý). Formu s barevnými květy a osemněním řadíme dnes k poddruhu *arvense* (rolní). Teprve později ve druhém pokusu s fazolemi při mezidruhovém křížení *Phaseolus nanus* x *Ph. multiflorus* se Mendel setkal s obtížemi, které vznikají při křížení rozdílných druhů.

- 8 V odstavci 2. Mendel uvádí mezi znaky, které zahrnul do první série pokusů s hrachem, „rozdíl ve zbarvení albumenu semen (endospermu)“. Výraz „albumen“ se v práci z r. 1865 opakovaně vyskytuje na mnoha dalších místech. V tomto překladu užíváme všude v souladu se skutečností místo termínu albumen = endosperm termín dělohy. Dělohy hrachu a jiných rostlin jsou první, nejspodnější listy a jsou tedy součástí zárodku (embrya), který se vyvíjí z oplozené vaječné buňky. Naproti tomu endosperm vzniká po splynutí centrálního jádra zárodečného vaku s druhým jádrem samčí pohlavní buňky. U hrachu endosperm mizí, kdežto např. u obilovin tvoří většinu objemu zralé obilky. Zásobními orgány semen jsou u hrachu dělohy, u obilovin endosperm; dělohy a endosperm jsou shodné funkcí, ale zcela rozdílné původem. – Z Mendelovy pozůstalosti se zachoval záznam výpočtů na volném listu papíru, který se vztahuje k trifaktoriálnímu pokusu s křížením hrachu. Různá intenzita zbarvení osemnění je řešena jako složený znak. Číselné údaje porovnávají skutečné počty s očekávanými.
- 9 V seznamu studovaných znaků v odstavci 3 se Mendel zmiňuje o tom, že zbarvení slupky semene odpovídá zbarvení květů: bílá (bezbarvá) slupka je spojena s bílým květem, zbarvená slupka s květem barevným. Toto trvalé spojení znaků v různých částech těla rostliny bylo později označeno jako *pleiotropie*, pokud se dá dokázat, že tyto znaky jsou řízeny jedním a týmž genem.
- 10 Mendelův výraz „dominující“ je všude překládán jako dominantní. To odpovídá nejen pozdější i dnešní zvyklosti, výrazy dominantní, recesivní mají i srovnatelnou gramatickou podobu.
- 11 Zde vyslovený princip byl později označen jako princip *identity reciproky křížení*: výsledek křížení nezávisí na směru křížení. Spojíme-li pohlavní buňky téže dvojice rodičů (1, 2), budou hybridy  $\sigma 1 \times \sigma 2$  totožné s hybridy  $\sigma 2 \times \sigma 1$ , a totéž platí i o jejich potomcích. Mendel se nikde nesetkal s opakem. Případy neidentity reciprokových křížení byly později východiskem k novým významným objevům.
- 12 V 7. pokusu první série Mendel zjistil, že při křížení rodičů s dlouhým stonkem (6 stop) a krátkým stonkem (1 stopa) byly u hybridů stonky dlouhé 6 až 7,5 stopy. Tento výsledek je jedním z prvních kvantitativně vyjádřených projevů tzv. luxuriace či hybridní síly, později nazvané *heteroze*. Snadno si spočítáme, že v tomto případě je délka stonků hybridů ve srovnání s rodičem, který měl dlouhý stoněk, zvýšena o jednu osminu. Mendel mohl znát odpovídající Kölreuterovy poznatky o tom, že u hybridů ve srovnání s rodiči se projevuje větší statnost, rychlejší růst apod. Kölreuter si uvědomoval praktický dosah heteroze a předpověděl její velké perspektivy. Tato předpověď se splnila, když v průběhu 20. století vytlačily v zemědělské praxi některé hybridní odrůdy rostlin a plemena živočichů dosavadní odrůdy a plemena, např. u kukuřice a u prasat.
- 13 Skutečnost, že u semen se projevuje hybridizace bezprostředně po umělém oplození, bývá někdy vysvětlována tzv. *xenizemí*. Víme, že dělohy semen hybridů u hrachu

jsou součástí hybridního zárodku. Skutečné xenie vznikají pouze tam, kde součástí semen je endosperm. Teprve bezprostřední účinek otcovského pylu na endosperm je xenie. Analogicky metaxenie vznikají působením otcovského pylu na vnější části semen.

- <sup>14</sup> Mendel označuje jako první generaci hybridů skupinu potomků hybridů. Podle pozdějšího způsobu, který je používán dodnes, označujeme konstantní rodičovské formy  $P_1$  a  $P_2$ , jejich bezprostřední hybridy  $F_1$  a Mendelovu první generaci hybridů  $F_2$ , Mendelova druhá a další generace dostávají pak symboly  $F_3$  ad.
- <sup>15</sup> Na tomto místě Mendel poprvé výslovně konstatuje, že mezi potomky hybridů (v  $F_2$ ) objevuje se u všech 7 dvojic znaků poměr 3 dominantní : 1 recesivnímu, aniž byly pozorovány jakékoli přechodné formy. V souhlasu s pozdější terminologií to potvrzovalo, že ve všech případech byla **d o m i n a n c e ú p l n á**.
- <sup>16</sup> Mendel zde pro demonstraci uvádí výsledky získané u 10 prvních (zřejmě náhodně zvolených) rostlin hybridů v pokusu s tvarem semen (1. pokus) a se zbarvením děloh (2. pokus). Už na první pohled jsou číselné poměry u jednotlivých rostlin velmi vzdálené poměru 3 dominantní : 1 recesivnímu a v dalším odstavci Mendel ještě vyjmenovává případy s maximálními odchylkami. To se někdy přijímá jako důkaz Mendelovy svědomitosti a nezaujatosti. Prostým výpočtem průměrných poměrů pro 10 rostlin a oba znaky dostáváme se už dosti blízko hodnotě 3:1.
- <sup>17</sup> Někdy se výraz **v ý v o j o v á ř a d a h y b r i d ů** pro dvojici rozdílných forem téhož znaku v odborné literatuře překládá pod vlivem matematické terminologie jako rozvojová řada. Ale pojem řady zde použitý neodpovídá pojmu řady v matematice. V tomto překladu je všude použit český ekvivalent původního Mendelova výrazu. Pojem vývojová řada hybridů v celém Mendelově díle charakterizuje právě skutečnost, že členové skupin hybridního původu **v a r i u j í**. Normy českého jazyka toto zatím méně obvyklé sloveso variovat z Mendelova původního variieren (dnešního variieren) umožňují. V různých oblastech vědy je tento výraz dosti častý, ale v překladu Mendelovy práce je pravděpodobně použit poprvé.
- <sup>18</sup> V pokusech se 2, 3 a obecně  $n$  dvojicemi rozdílných znaků vzniká vývojová řada v podobě **ř a d y k o m b i n a č n í**, ve které jsou sjednoceny vývojové řady pro jednotlivé dvojice znaků. Kombinační řada se odvodí násobením odpovídajících 2, 3 a obecně  $n$  trojčlenů.
- <sup>19</sup> Mendel již nestačil dokončit pokus s 8. dvojicí rozdílných znaků, v níž křížil formy raně a pozděně kvetoucí. Důležité je konstatování, že se zde neprojevila úplná dominance; hybridy kvetly v době blízké průměru obou rodičů. Z druhého Mendelova dopisu Nägelimu z dubna 1867 vyplývá, že právě z tohoto pokusu pocházela semena, která Mendel poslal Nägelimu na jeho žádost, protože to byl poměrně čerstvý materiál z Mendelova posledního pokusu, který se zřejmě protahoval. Tímto pokusem Mendel otevřel problém znaků určujících rozdíly v době kvetení od velmi raného po velmi

pozdní. Zjistil také, že pro pokusy by bylo žádoucí, aby se rodiče lišili v době kvetení nejméně o 20 dní.

- <sup>20</sup> Ohlas na tuto část přednášky v brněnských novinách Neuigkeiten z 9. února 1865 byl pozitivní. Byl zveřejněn pod značkou Z, zřejmě prof. Zawadski. „Včerejší, velmi početně navštívené měsíční schůzi předsedal nově zvolený viceprezident p. Theimer. – Po oznámení zásilek proslovil prof. G. Mendel delší, zvláště pro botaniky zajímavou přednášku o hybridech rostlin, které se získávají umělým oplozením příbuzných druhů přenesením samčího pylu na mateřskou rostlinu. – Přitom vyzvedl, že plodnost rostlinných hybridů nebo kříženců je sice prokázána, ale není ustálená, a stále se snaží o návrat ke kmenovým druhům, který může být urychlen právě také opakovaným umělým oplozením květním pylem kmenových rostlin. – Přednášející poté zdůraznil své dlouholeté zdařilé pokusy, které prováděl s mnohými druhy hrachu (*Pisum sativum*, *P. sacharatum*, a *P. quadratum*) a předvedl vzorky z uváděných generací, podle kterých došlo k přenosu společných znaků, rozdílné znaky ale daly zcela nové vlastnosti. Rozdílné znaky hybridů hrachu se ukázaly ve tvaru, dále zbarvení zralého semene a lisku, v barvě květů, ve formě zralých a barvě nezralých lusků, v postavení květů a rozdílech délky stonku. Pozoruhodná byla číselná vyhodnocení zaměřená na výskyt rozdílných znaků hybridů a jejich vztahu ke kmenovým druhům. – Živá účast auditoria potvrdila šťastnou volbu přednášky a její velmi uspokojivé provedení.“
- <sup>21</sup> Pokusy v oddílu o pohlavních buňkách hybridů byly vykonány trochu překvapivě hned se dvěma dvojicemi rozdílných znaků a ne nejdříve s jednou dvojicí. Východiskem bylo logické konstatování, že v semenících a prašnicích hybridů tvoří se tolik druhů vaječných a pylových buněk, kolik je možných druhů konstantních kombinačních forem. Výsledkem pak bylo vysvětlení vývoje hybridů v jednotlivých generacích předcházejících pokusů. Prostředkem k tomu bylo křížení hybridů postupně se všemi 4 konstantními formami v obou směrech. Takové křížení bylo brzy po r. 1900 označeno jako **k ř í ž e n í z p ě t n é**. Jedno ze čtyř zpětných křížení (hybrid x konstantní forma s oběma recesivními znaky a naopak) se od té doby nazývá **z p ě t n é k ř í ž e n í a n a l y t i c k é**. Při něm vznikají všechna čtyři možná a viditelně odlišná spojení, která odpovídají čtyřem druhům pohlavních buněk hybridu.
- <sup>22</sup> Teprve na tomto místě se Mendel vrací k základní situaci s jednou dvojicí rozdílných znaků. V této souvislosti připomeňme, že Mendel zapisoval konstantní formy pouze jedním symbolem ( $A, B, C, \dots, a, b, c, \dots$ ). V dalším vývoji genetiky se přešlo k jejich zápisu dvoupísmenkovým symbolem ( $AA, BB, CC, \dots, aa, bb, cc, \dots$ ). V souladu s tím je místo Mendelova  $A + 2Aa + a$  zápis vývojové řady  $AA + 2Aa + aa$ .
- <sup>23</sup> Výsledky druhého Mendelova pokusu s fazolemi vedly na jedné straně k představě **o s l o ž e n ý c h z n a c í c h** a na druhé straně v pomendelovském období znamenaly začátek zkoumání společné účasti dvou nebo více genů na utváření jediného znaku (**g e n o v é i n t e r a k c e**). Ve vývoji genetiky v první polovině 20. století vedla představa o složených znacích i k výzkumu **d ě d i č n o s t i k v a n t i t a t i v n í c h z n a k ů**.



- <sup>24</sup> Na těchto místech na rozdíl od předešlých oddílů začíná dlouhá pasáž diskusního charakteru. Mendel se zde vrací k samému začátku Úvodních poznámek, kde se odvolával na zkušenosti s umělým křížením okrasných rostlin s cílem získat nové barevné varianty: Barva květů je uznávána za krajně proměnlivý znak, ale přechod k pěstování nesnižuje ani neruší stabilitu druhů; vývoj kulturních druhů není nepravidelný ani nahodilý. Vývoj rostliny ve volné přírodě a na záhonu se řídí stejnými zákony. V přírodě i v kultuře vznikají změny, mění-li se životní podmínky a druh se přizpůsobuje novým poměrům. Mendel však odmítá uznat, že by změna vegetačních podmínek byla jedinou příčinou p r o m ě n l i v o s t i . Podle Mendela byla dosud věnována malá pozornost tomu, že druhy kulturních rostlin jsou členy r ů z n ý c h v ý v o j o v ý c h ř a d h y b r i d ů , které vznikají křížením mezi geneticky rozdílnými jedinci. Darwin naopak připisoval proměnlivost změnám vnějších životních podmínek buď nepřímo prostřednictvím jejich působení na rozmnožovací orgány, nebo přímo, případně lamarckovským užíváním a neuvžíváním orgánů, zatímco podíl hybridizace považoval za méně významný, „velmi přeháněný“.
- <sup>25</sup> Pokusy s hvozdíkem karafiátem *Dianthus caryophyllus* demonstrují způsob, jak odlišit rostliny, které přenášejí beze změny barvu květů (nebo jakékoli jiné znaky) na potomky, od rostlin, jejichž potomci varíují. Podmínkou rozlišení je, aby rostliny byly v době kvetení chráněny, izolovány před cizím pylem. Pak lze odlišit tyto dva případy, vyjádřeno Mendelovými slovy, zda jde o znaky kmenové nebo hybridní, tedy o znaky a geny ve stavu homozygotním nebo heterozygotním.
- <sup>26</sup> V oddílu Závěrečné poznámky řešil Mendel dva významné problémy: 1. Význam statistické stránky pokusů, 2. Rozdíl mezi dvěma skupinami hybridů, na jedné straně těch, jejichž potomci varíují jako u *Pisum*, na druhé straně tzv. „konstantních“ hybridů, které nevaríují, jak je popisoval Mendelův předchůdce, vzor a autorita C. F. Gärtner (srv. pozn. 3).
- <sup>27</sup> V samém závěru své práce Mendel reaguje na tehdy proslulé pokusy Kölreutera a Gärtnera o přeměnu jednoho rostlinného druhu v jiný opakovaným umělým oplozením. Opírá se při tom o poznatky získané při práci s *Pisum* i o výsledky vlastních pokusů s přeměnou. Přeměna je u *Pisum* dosti rychlá; rychlost závisí na počtu pokusných rostlin a na počtu rozdílných znaků: čím je rostlin méně a čím více je rozdílných znaků, tím přeměna trvá déle.
- <sup>28</sup> Ohlas na druhou část Mendelovy přednášky přinesl brněnský deník Neuigkeiten dne 10. března 1865, opět označený iniciálou Z. „Poté co p. Karl Theimer zahájil zasedání a proběhlo oznámení o darech a zásilkách, které došly v období od poslední schůze, proslovil p. profesor G. Mendel svou druhou přednášku o hybridech rostlin. Navázal na své sdělení, které učinil dne 8. minulého měsíce na poslední spolkové schůzi a mluvil obecně o tvorbě buněk, oplození a tvorbě semen a zvláště o hybridech s odkazem na své pokusy s *Pisum* (hrachem), které konal s velkým rozhledem i úspěchem a ve kterých chce, jak oznámil, pokračovat také v příštím létě. – Nakonec sdělil, že v posledních letech prováděl pokusy s umělým oplozením také s mnoha dalšími, jmenovitě

uvedenými kmenově příbuznými rostlinami, aby získal křížence, a příznivé výsledky ho podnítily k tomu, aby se nejen dále pokoušel o křížení, ale aby také o nich podal podrobné zprávy. – K této přednášce, která byla oceněna několikerým uznáním, dodal p. prof. C. Niessl, že také on prováděl mikroskopická pozorování hybridizace u hub, mechů a řas, a že taková pozorování nejen potvrzují současnou hypotézu, ale přinášejí i další zajímavé poznatky.<sup>29</sup>

### O některých křížencích Hieracií z umělého oplození

- <sup>29</sup> Mendel G.: Ueber einige aus künstlicher Befruchtung gewonnenen *Hieracium*-Bastarde. – Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn 8, 1869, Abhandlungen 26–31, 1870.
- Tato Mendelova práce popisuje a diskutuje výsledky Mendelových prvních pokusů s křížením jestřábníků. Začátek pokusů připadá na rok 1866. Tím se práce časově i obsahově částečně překrývá s třetí částí tohoto překladu, s Mendelovými dopisy C. Nägelimu z let 1866–1873. Mendelova přednáška o křížencích jestřábníků se konala na schůzi brněnského Přírodovědeckého spolku dne 9. června 1869.
- <sup>30</sup> Podobně jako v práci s hrachem z r. 1865 Mendel zde podrobně popisuje postup křížení u jestřábníků, kde ovšem křížení bylo mnohem obtížnější především pro nesnáze vyplývající z rozměrů a anatomické stavby květů a květenství (úborů).
- <sup>31</sup> Systematické členění rodu *Hieracium* s mnoha samostatnými formami je komplikované tím, že h l a v n í d r u h y jsou mezi sebou spojeny s t ř e d n í m i č i p ř e c h o d n ý m i f o r m a m i . Mezi dvojicemi hlavních druhů existuje zpravidla několik různých mezistupňů od sebe oddělených přechodných forem. Na cestě od jednoho hlavního druhu ke druhému ubývá znaků prvního a přibývá znaků druhého hlavního druhu. Mimo to nezávisle na třídění rodu *Hieracium* podle hlavních druhů a jejich přechodných forem se v systému rodu rozlišují i poddruhy a odrůdy.
- <sup>32</sup> Mendel zde vymezuje úkol svých pokusů s křížením jestřábníků. Považuje za možné, že přechodné formy vznikají křížením mezi hlavními druhy. Zmiňuje se o autorech, kteří se vyslovovali k otázce kříženců v tomto rodu. Z nich jmenuje nejdříve E. Friese.
- <sup>33</sup> Fries, Elias M. (1794–1878) studoval botaniku na univerzitě v Lundu, 1835 profesorem botaniky na univerzitě v Uppsale. Publikoval práce z mykologie a lichenologie. Vydal spisy o jestřábnících: 1847 *Symbolae ad historiam Hieraciorum*, 1862 *Epicrisis generis Hieraciorum*.
- <sup>34</sup> Mezi dvěma krajními skupinami botaniků, z nichž jedna uznává, že přírodní kříženci v rodu *Hieracium* přispívají k bohatství jeho forem, a druhá, jako E. Fries, to popírá, stojí skupina těch, kteří „zaujímají smířlivé postavení“. Podle mínění autorů, kteří psali o Mendelovi, má zde Mendel na mysli i C. Nägeliho.
- <sup>35</sup> „... známý znalec jestřábníků“ je C. Nägeli, od vydání Darwinovy knihy *O původu druhů* přírodním výběrem (1859) Darwinův stoupence a účastník diskusí o evoluci.



Nägeli, Carl W. von (1817–1891), studoval medicínu a biologii na univerzitě v Curychu, 1839 na univerzitě v Ženevě, 1840 doktorát filozofie na univerzitě v Curychu, 1848 mimořádným profesorem na univerzitě v Curychu, 1852 řádným profesorem na univerzitě ve Freiburgu, 1855 řádným profesorem obecné botaniky na polytechnice a současně na univerzitě v Curychu, 1857–89 řádným profesorem botaniky a ředitelem univerzitní botanické zahrady v Mnichově. Věnoval se mikroskopicko-analytickým pozorováním rostlinných buněčných stěn, systematické *Hieracií* a problematice hybridizace rostlin. Pokoušel se o vědecký důkaz Darwinovy teorie, studoval mikroorganismy a proces kvašení, vystupoval proti Kochově názoru o stálosti druhů v mikrobiologii. Publikoval spisy o podmínkách výskytu druhů a variet v rámci oblastí jejich výskytu (Über die Bedingungen des Vorkommens von Arten und Varietäten innerhalb ihres Verbreitungsbezirkes, 1865), o vzniku kříženců rostlin (Die Bastardbildung im Pflanzenreiche, 1865), dva svazky o využití mikroskopu (Das Mikroskop, Theorie und Anwendung desselben, 1865, 1867), kde poprvé použil termín micela. Dále zveřejnil studii o odvozených křížencích rostlin (Über die abgeleiteten Pflanzenbastarde, 1866), svou teorii o vzniku kříženců (Die Theorie der Bastardbildung, 1866) a o středních formách druhů rostlin (Über die Zwischenform zwischen den Pflanzenarten, 1866). Spolu s A. Peterem vydal obsáhlou monografii *Die Hieracien Mittel-Europas*. Monographische Bearbeitung der *Piloseloiden* (1885), kde jsou uvedeni i Mendelovi kříženci a jejich rodičovské formy.

- <sup>36</sup> Charles Robert Darwin (1809–1882) studoval od 1825 medicínu na universitě v Edinburgu a od 1828 teologii v Cambridgi. Na obou universitách se zajímal více než o medicínu či teologii o přírodní vědy geologické i biologické, zvláště o systematiku. Od prosince 1831 do října 1836 účastnil se jako přírodovědec cesty kolem světa na lodi *Beagle*. Cílem expedice bylo mapování východního a západního pobřeží Jižní Ameriky. Trasa vedla dále přes Galapágy, tichomořská souostroví, Nový Zéland, Austrálii, souostroví v Indickém oceánu zpět do Brazílie a přes Kapverdské ostrovy a Azory do Anglie (kniha „*Journal of Researches by Charles Darwin*“, 1845). Hlavní dílo *O původu druhů přírodním výběrem* („*On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favourite Races in the Struggle for Life*“, 1859), vychází z Darwinových zkušeností s potížemi při systematickém zařazování druhů a ze znalostí o jejich biogeografických vztazích i paleontologických rozdílech. Darwin nachází analogii mezi výběrem umělým a přírodním, z nichž druhý představuje, ne nepodobně jako geologické změny, proces sekulární, trvající velmi dlouhá časová údobí. Umělou selekci řídí člověk-slechtitel, který dává některým jedincům přednost a jiné vylučuje podle toho, jak odpovídají jeho cílům. Přírodní selekci řídí samy přírodní podmínky. Tím jsou zvýhodňováni jedinci schopní v těchto podmínkách přežít a rozmnožovat se úspěšněji než jiní. Základem jsou drobné individuální odchylky, které se mohou stupňovat od méně a více vyhraněných variet k poddruhům až k druhům a vyšším skupinám. Následovalo dvousvazkové dílo o variování při domestikaci („*The Variation of*

*Animals and Plants under Domestication*“, 1868) a kniha o původu člověka („*Descent of Man and Selection in Relation to Sex*“, 1871). Experimentální charakter mají spisy o oplození rostlin, např. orchidejí („*Fertilisation of Orchids*“, 1862), o účincích křížení a samooplození („*The Effects of Cross- and Self-Fertilisation in the Vegetable Kingdom*“, 1876) a o rozdílných formách květů, jejichž stavba zabraňuje samooplození („*Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*“, 1877).

- <sup>37</sup> Z kontextu je zřejmé, že při úvahách o původu přechodných forem ješťábníků Mendel stavěl křížení mezi hlavními druhy proti Nægeliho poněkud neurčité transmutaci.
- <sup>38</sup> Mendel trvá na *e x p e r i m e n t á l n í m* řešení problému přechodných forem ješťábníků. V tom je zřejmé první mezi svými předchůdci a současníky.
- <sup>39</sup> Podobně jako u hybridů hrachu hodnotí i zde nejdříve *v z h l e d k ř í ž e n c ů*. Jistě si všimneme, že u jednotlivých znaků kříženců ve srovnání s rodičovskými druhy byly velmi časté odchylky od dominance. Je zřejmé, že Mendel rozeznával úspěšné křížence z umělého oplození podle toho, že aspoň v náznavu nesli některý z otcovských znaků. Naproti tomu jedince, kteří se zcela shodovali s mateřskou rostlinou, považoval za neúspěch umělého oplození a aspoň zpočátku za důsledek obtíží při včasném odstranění prašníků.
- <sup>40</sup> Na rozdíl od pokusů s hrachem, jehož hybridy byly dokonale plodné, Mendel musel při křížení různých druhů ješťábníků počítat se *s n í ž e n o u* plodností, se kterou se již setkal ve svém druhém pokusu se dvěma druhy fazolí (str. 28 ad.), nebo dokonce s jejich neplodností. Obecně se soudí, že plodnost Mendelových kříženců ješťábníků v těchto prvních pokusech byla celkově až překvapivě dobrá. Svědčí o tom už rozřídění jeho šesti kříženců na dokonale plodné, plodné, částečně plodné, málo plodné a neplodné; do poslední skupiny patřila jediná ze šesti kombinací.
- <sup>41</sup> V předchozích odstavcích Mendel popisuje své další pokusy, jimiž reagoval na jedno tvrzení svých předchůdců, kteří zaujímali „smířlivé postavení“ mezi těmi, kdo uznávali nebo naopak popírali význam kříženců pro rozmanitost forem rodu *Hieracium*. Podle tohoto tvrzení pyl rodičovských forem ruší samooplození kříženců. Mendel dokázal, že u plně plodných kříženců pyl nanesený na blizny, které při rozkvétání vystupovaly z trubky prašníků, byl neúčinný; všichni potomci se shodovali s hybridní mateřskou rostlinou. Naproti tomu u částečně plodného křížence se při stejném zákroku vytvořilo více „dobrých“ semen než při kontrolním samooplození, zřejmě proto, že velká část pylových zrn byla nedostatečně vyvinutá, jak prokázalo i mikroskopické pozorování. V přírodních podmínkách může mít stejný účinek i přenesení pylu hmyzem. Mendel pokusy tohoto druhu dál rozvíjel a zpřesňoval a snažil se výsledky experimentů posuzovat i podle toho, jaký mohou mít význam v přírodních podmínkách (srv. dopisy Nægeliu).
- <sup>42</sup> Mendel v souladu se svými životními postoji vysvětluje, že jeho křížení ješťábníků „sotva dosáhlo prvních počátků“. Nenechává nás na pochybách, že hodlá v práci pokračovat i s dosud chybějícími druhy, které mu poskytl C. Nægeli.

<sup>43</sup> V závěrečném odstavci své stručné, ale obsažné práce Mendel zdůrazňuje z á s a d n í r o z d í l i mezi hybridy hrachu a kříženci ješťrábníků: zatímco u hrachu jsou kříženci stejného typu a jejich potomci varíují, u ješťrábníků je tomu přesně naopak. U ješťrábníků potomci kříženců nevaríují podobně, jako je tomu u Wichurových kříženců vrb. O Gärtnerových „konstantních“ hybridech se tu tentokrát nemluví. Důležité je, že kříženci vrb a snad i ješťrábníků, kteří nevaríují, by se podle Mendela mohli rozmnožovat jako „čisté druhy“.

Polymorfie = mnohotvárnost; tento výraz byl v Mendelově době používán nejčastěji v krystalografii, k níž měl Mendel jako fyzik blízko. Pozdější i současná biologie mluví nejčastěji o polymorfismu.

### Mendelovy dopisy Nägelimu

<sup>44</sup> Correns C. (ed.): Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli, 1866–1873. Ein Nachtrag zu den veröffentlichten Bastardierungsversuchen Mendels. Abhandlungen math.-phys. Kl. Sächs. Ges. Wiss. 29(3), 189–265, 1905. Obsahují vedle poznámek k pokusům s hrachem, navazujících na Mendelovu hlavní práci (1865) ve druhém dopisu z dubna 1867, dva tématické celky:

1. Pokusy s druhy a varietami ze 14 rostlinných rodů z let 1864 až 1870 s vrcholem v r. 1867.
2. Pokusy s ješťrábníky z let 1866 až 1871 s vrcholem v letech 1869 a 1870. Zde Mendel navazuje na svou práci o křížencích ješťrábníků (1869). Proto se dopisy Nägelimu s touto prací částečně překrývají časově i obsahově.

V překladu dopisů je jako prostředek k bezpečnému dorozumění a identifikaci druhů a variet používána původní Mendelova botanická terminologie. U pokusů s ješťrábníky se občas vyskytují značky N. (Nägeli) nebo C. (Correns). Připojil je vydavatel Mendelových dopisů C. Correns; znamenají změny původně navržené C. Nägelim, jehož poznámky k Mendelovým dopisům C. Correns znal, případně vyjadřují Corrensův vlastní názor.

V několika prvních dopisech převažují zprávy o postupu Mendelových pokusů, později k tomu přistupují soupisy semen a rostlin, které Mendel posílal Nägelimu. Zatímco o pokusech s ješťrábníky Mendel referuje postupně a souvisle ve všech deseti dopisech, zprávy o pokusech s druhy a varietami ze 14 rodů jsou v textu dopisů rozptýlené a vyžadují jiný, složitější postup i při prezentaci poznámek.

Volba rodů a jejich druhů a variet, použitých v těchto pokusech (soupis rodů i s českými názvy je na str. 117), odpovídala dvěma různým podnětům. Na jedné straně byly mnohé rody, druhy a jejich kombinace převzaty od Gärtnera (rody *Tropaeolum*, *Geum*, *Linaria*, *Aquilegia*, *Matthiola*, *Antirrhinum*, *Calceolaria*, *Zea*, *Mirabilis* a *Melandrium*). Na druhé straně byl Mendel ve své volbě ovlivněn zájmy aktivních členů Přírodokumného spolku. Mezi celkem 46 přírodními kříženci prezentovanými ve

spolkovém časopise z doby, kdy Mendel připravoval pokusy v této první části práce, patřilo do rodů *Verbascum* 9, *Cirsium* 14 a *Hieracium* 9. Podle Gärtnera se daly očekávat „konstantní“ hybridy v rodech *Geum* a *Aquilegia*. Zřejmě proto Mendel připisoval tak velký význam křížení kuklíku městského s potočným, *Geum urbanum* s *G. rivale*.

Názvy rostlinných rodů, které Mendel uvádí ve svých pracích a v dopisech Nägelimu. V pravém sloupci jsou uvedeny pozdější změny v označení rodů.

<i>Antirrhinum</i> . . . . .	hledík	
<i>Aquilegia</i> . . . . .	orlíček	
<i>Calceolaria</i> . . . . .	pantoflíček	
<i>Carex</i> . . . . .	ostřice	
<i>Cirsium</i> . . . . .	pcháč	
<i>Dianthus</i> . . . . .	hvozdík	
<i>Geum</i> . . . . .	kuklík	
<i>Hieracium</i> . . . . .	ješťrábník	
<i>Cheiranthus</i> . . . . .	chejř	= <i>Matthiola</i> . . . . . fiala
<i>Ipomoea</i> . . . . .	povíjnice	= <i>Pharbitis</i> . . . . . povíjník
<i>Lathyrus</i> . . . . .	hrachor	
<i>Lavatera</i> . . . . .	slézovec	
<i>Lens</i> . . . . .	čočka	
<i>Linaria</i> . . . . .	lnice	
<i>Lychnis</i> . . . . .	kohoutek	= <i>Melandrium</i> . . . . . knotovka
<i>Malva</i> . . . . .	sléz	
<i>Matthiola</i> . . . . .	fiala	
<i>Mirabilis</i> . . . . .	nocenka	
<i>Nicotiana</i> . . . . .	tabák	
<i>Oenothera</i> . . . . .	pupalka	
<i>Phaseolus</i> . . . . .	fazol	
<i>Pisum</i> . . . . .	hrách	
<i>Potentilla</i> . . . . .	mochna	
<i>Salix</i> . . . . .	vrba	
<i>Tropaeolum</i> . . . . .	ličořeřišnice	
<i>Verbascum</i> . . . . .	divizna	
<i>Veronica</i> . . . . .	rozrazil	
<i>Viola</i> . . . . .	violka	
<i>Zea</i> . . . . .	kukuřice	

Připojíme-li tři pokusy z r. 1864, o nichž Mendel referoval na schůzi Přírodokumného spolku v r. 1865, je v této části pokusů celkem 30 kombinací. Jen 11 z nich bylo však dovedeno až k hodnocení potomků hybridů ( $F_2$ ), a tím i k rozhodování, zda tito potomci varíují a chovají se „jako *Pisum*“. Využitelnost všech započatých pokusů byla

tedy jen necelých 40 procent. Právě velký počet nedokončených pokusů ukazuje, že Mendel podával Nägelimu velmi podrobné zprávy a zároveň mu tím naznačoval, jak nesnadné je najít pro pokusy vhodné druhy a variety těchto rodů.

Z 30 započatých pokusů bylo 21 křížení mezi druhy, zbývajících 9 křížení mezi varietami druhů. Mezi druhové kombinace tedy výrazně převažovaly (70 procent). Mezi 11 úspěšnými kombinacemi, v nichž byli získáni potomci hybridů ( $F_2$ ), byla převaha mezi druhových kombinací jen o málo nižší, 7 proti 4 (asi 64 procent).

Ve všech 11 kříženích mezi druhy i mezi varietami potomci kříženců variovali a chovali se tedy „jako *Pisum*“. Způsob prezentace těchto výsledků je dosti nečekaný a neobvyklý: najdeme je poněkud skrytě v soupisu Mendelových zápisů Nägelimu v sedmém dopisu, kde rod *Cirsium* je označen jako vhodný ke studiu proměnlivých kříženců (str. 71), a u rodu *Linaria* „potomci variiují“ (str. 71). Zvlášť zastřeně je podán výsledek u *Geum* (str. 71), zřejmě s ohledem na Mendelovu úctu ke Gärtnerovi, podle něhož „potomci tohoto hybridu *Geum* nevariiují“. Z Mendelových nepublikovaných poznámek víme, že křížení kuklíků pravděpodobně variovali ve dvou ze šesti sledovaných znaků.

U blízkých druhů a variet *Matthiola*, *Zea* a *Mirabilis* chovali se kříženci „přesně jako *Pisum*“ (str. 78). Totéž nepochybně platí o křížencích červeně a bíle kvetoucích dvou domých druhů *Melandrium*.

I když nakonec počet dokončených pokusů nebyl velký, přece jen závěr byl jednoznačný: Gärtnerovy „konstantní“ hybridy se nenašly. Proto bylo jednou z pohnutek, které kolem r. 1868 vedly Mendela k rozšíření pokusů s jestřábníky, že potomci jejich kříženců nevariovali, a tím se chovali podobně jako Gärtnerovy „konstantní“ hybridy.

Některé pokusy této série přinášely vedle odpovědi na otázku, chovají-li se jednotlivé druhy a variety při křížení „jako *Pisum*“, výsledky zajímavé i v jiných ohledech.

„Barevný“ pokus s varietami fialy šedivé *Matthiola incana* znamenal návrat k východnímu bodu celé Mendelovy pozdější činnosti. Na samém začátku Pokusů s hybridy rostlin (1865) označil za podnět k práci umělá oplození okrasných rostlin s cílem získat nové varianty (str. 5). Zde již ovšem nešlo o „nové barevné varianty“, ale primárně o poznání vývojových řad hybridů a číselných poměrů mezi potomky hybridů. Tento pokus trval velmi dlouho. V r. 1870, kdy vstoupil už do šestého roku (str. 78, 81), mohl mít Mendel k dispozici „třetí generaci“ hybridů. První křížení tedy nebyla uskutečněna později než v r. 1866, opakovaná nebo další křížení mezi varietami následovala i po r. 1866. Mendel odhadoval, že se pokusy protáhnou ještě na několik let. Potíže jistě působila veliká rozmanitost v barvě květů, takže při třídění nepomohl ani srovnávací sortiment odrůd *M. incana* „v 36 pojmenovaných barvách“ (str. 78). Tomu odpovídá i velký počet hodnocených rostlin (1500 v sezóně 1870).

O necelé tři měsíce později (str. 80) Mendel naznačuje další problém: nesnáze snad nepůsobí ani tak rozmanitost barev, jako spíše „určité jevy, které se vztahují k intenzitě

zbarvení“. V průběhu pokusu se náhle a neočekávaně objevoval sytější nebo světlejší odstín nebo oba zároveň. Mendel to vyjadřuje metaforou ze světa hudby. Nedlouho po r. 1900 byly takové případy označovány jako „hybridní mutace“. Brzy však bylo vysvětleno, že když v oblasti jednoho znaku operují alely dvou nebo více různých genů, často vstupují do definovatelných vztahů, *g e n o v ý c h i n t e r a k c í*. V „barevných“ pokusech, jako byl Mendelův, rozhodují procesy, které vedou k syntéze květních barviv (pigmentů). Různé geny mohou např. zajišťovat syntézu pigmentů do různých stupňů sytosti, přerušovat ji na určitých mezistupních nebo ji zcela zastavovat, z nebarevných výchozích látek (prekurzorů) vytvářet jejich spojením barevný produkt. V těchto a podobných případech objevují se nové barevné odstíny náhle a překvapivě někdy už u hybridů a nejpozději u jejich potomků. Při interakci dvou genů, z nichž každý má dvě alely, objevují se mimo to místo čtyř variant v poměru 9 : 3 : 3 : 1 jen tři nebo dokonce dvě varianty. Není divu, že se pak nedařilo nalézt obvyklé vývojové řady hybridů a číselné poměry. Z druhého Mendelova pokusu s fazolemi víme, že se snažil vysvětlit jinou, snad jednodušší formu genové interakce, při které má každý ze spolu pracujících genů stejný díle účinek na syntézu pigmentů („složený znak“). Mendel se svou trpělivostí a vytrvalostí se nevzdával a hodlal v práci pokračovat s rodičovskými formami, které by mu dovolily „získat jednodušší řady“. Žel jako v několika jiných pokusech této série z doby kolem r. 1870 už tento úmysl nebyl uskutečněn. Při četbě bychom neměli opomenout větu: „Tomuto pokusu jsem se věnoval se zcela zvláštní náklonností“ (str. 78). Mendelovo přiznání, že byl tímto pokusem mimořádně osobně zaujat, možná ukazuje zpět až k samému začátku jeho práce v hybridizaci rostlin.

Pokusy s nocenkou *Mirabilis jalapa* jako dalším členem série určené k testování „shody s *Pisum*“ (str. 78), potvrdily kladnou odpověď. Protože nocenka má velká pylová zrna, s nimiž se dá při opylení dobře manipulovat, byla oblíbeným objektem Mendelových předchůdců, kteří si kladli otázku, kolik pylových zrn je potřeba k úspěšnému oplození. Zatímco Darwin a Naudin došli k závěru, že k oplození jednoho vajíčka jedno pylové zrno nestačí, Mendel prokázal opak (str. 77 a 80). Rostliny ze semen vzniklých opylením jediným pylovým zrnem se nakonec nijak nelišily od rostlin ze spontánního samoopylení. V r. 1870 Mendel započal pokus s opylením dvěma pylovými zrny, z nichž každé pocházelo z jinak zbarvené variety. Mendel navrhl dvě alternativní řešení, ale ani v tomto případě už pokus nepokračoval. – Pokusy s nocenkou jsou významné tím, že Mendel se zde setkává s chybějící dominancí, nejextrémnější odchylkou od úplné dominance, kterou prokázal u hrachu. Vidíme, že absence dominance nepřekáží tomu, aby byla *Mirabilis* zařazena mezi druhy, jejichž hybridy se chovají „jako hybridy *Pisum*“.

Konečně křížení dvoudomých druhů *Lycnis diurna* s *L. vespertina* (dnešní označení knotovka červená *Melandrium rubrum* a k. bílá *M. album*) je historicky první pokus, ve kterém bylo s projevem samičího a samčího pohlaví zacházeno jako s každým jiným dědičným znakem. Můžeme spekulovat, proč místo dnes očekávaného poměru 1:1 byl nalezen poměr 3:1. Po r. 1900 se dostala otázka genetického určení pohlaví dosti brzy na program dne.



- <sup>45</sup> Na rozdíl od pokusů s hrachem Mendel zde již neuvažuje o podrobných pokusech s delšími sériemi rozdílných znaků; k prokázání „shody s *Pisum*“ postačí zjistit u potomků hybridů číselné poměry a najít jednoduché vývojové řady (srov. str. 49–50).
- <sup>46</sup> Mendel jmenuje rodičovské druhy, které mezi sebou křížil v pěti kombinacích ve svých vůbec prvních pokusech s ještěrníky. Křížení nebyla úspěšná; očekávané hybridy nevznikly, protože se nepodařilo vyhnout samooplození a rostliny se shodovaly s rostlinami mateřských druhů. Byly zde druhy z obou oddělení (sekcí) rodu *Hieracium*: 4 ze sekce *Pilosella* a 2 ze sekce *Euhieracium*. V Mendelově době se používalo označení *Piloselloidae* a *Archieracium*. Nägeli ve fragmentu prvního dopisu Mendelovi z 25. února 1867 reaguje se skepsí na to, že se Mendel pokoušel v jedné z kombinací křížit mezi sebou zástupce obou sekcí (ještěrník luční *Hieracium pratense* ze sekce *Pilosella* s j. zedním *H. murorum* ze sekce *Euhieracium*).
- <sup>47</sup> Mendel zde reaguje na Nägeliho poznámku, která se týká empirického a racionálního charakteru „formulí“. Vysvětluje, že za empirické považuje jednoduché vývojové řady a řady kombinační složené ze 2 a 3 jednoduchých řad, poněvadž tyto případy studoval ve svých pokusech. Teprve zobecnění pro  $n$  řad je krok racionální.
- <sup>48</sup> Mezi kříženci ještěrníků z pokusů zahájených v r. 1868 jsou na řádcích 3, 4 a 5 jmenovány tři kombinace zpětného křížení. O jejich dalším osudu se Mendel později už nezmiňuje, podobně jako o svých dřívějších zpětných kříženích kuklíků (*Geum*) a lnice (*Linaria*). V každém případě to svědčí o zvláštním významu, který Mendel připisoval zpětnému křížení při zkoumání „shody s *Pisum*“.
- <sup>49</sup> Mendel poznal, že úspěch při křížení ještěrníků závisí nejen na zvládnutí technických problémů, nýbrž i na biologických vlastnostech jednotlivých rodičovských druhů. Nezáleží při tom na obou rodičích, rozhoduje výhradně mateřský druh. Existují „dobré“ a „špatné“ mateřské druhy. Toto vyjádření je spíše metaforické, ale výstižné. Na tomto místě Mendel uvedl s t u p n i e i d r u h ů od „dokonale spolehlivých“ („dobrých“ matek), jako jsou ještěrník myší ouško *Hieracium Auricula*, j. vrcholičnatý *H. cymigerum*, dnes zařazený jako jeden z poddruhů *H. florentinum*, j. florentský vrcholičnatý = Mendelovo „*H XII*“, dále osvědčený j. vysoký *H. praealtum* až po „špatnou“ matku j. oranžový *H. aurantiacum*, u něhož byla všechna křížení neúspěšná. Druhy j. chlupáček *H. Pilosella* a j. vrcholičnatý *H. cymosum* zaujímaly v této řadě střední postavení. Proto Mendel od r. 1869 používal jako mateřské partnery křížení výhradně *H. Auricula*, „*H XII*“ a *H. praealtum*. Cíl byl zřejmý: získat co největší počet rostlin v jednotlivých kombinacích jak mezi kříženci, tak i mezi jejich potomky.
- <sup>50</sup> V tomto pokusu je popsán vznik trojnásobného křížence ještěrníků. Rostliny křížence jedné formy ještěrníku vysokého *Hieracium praealtum* s j. oranžovým *H. aurantiacum* byly na záhoně umístěny mezi rostlinami j. chlupáčku *H. Pilosella*. V tomto pokusu tedy Mendel kombinoval umělé křížení a křížení přírodní. To bylo důležité v jeho úvahách o tom, zda a jak se dají poznatky z experimentů promítat do reálných

situací v přírodních podmínkách. Všimněme si, že na druhé straně Mendel připomíná a vyžaduje, aby v pokusech s částečně plodnými kříženci byly úbory chráněny před působením cizího pylu.

- <sup>51</sup> Dvě zdařilá křížení mezi druhy ještěrníků ze sekce *Euhieracium* bývají považována za Mendelův mimořádný úspěch, protože z důvodů, které budou objasněny později (pozn. 56), je umělé křížení v této sekci daleko obtížnější než v sekci *Pilosella*. Zároveň víme, že Mendel opakovaně žádal Nägeliho o pomoc při doplňování své kolekce druhů ze sekce *Euhieracium* a že Nägeli mu pokaždé rychle vyhověl. To naznačuje, že se Mendel velmi vážně připravoval na rozšíření pokusů s druhy této sekce. S tím souhlasí i Mendelovo sdělení, že zatím marně pátrá i mezi *Euhieracii* po stejně „dobrých“ matkách, jaké již našel v sekci *Pilosella* (*H. Auricula*, „*H XII*“). Ale tento záměr nebyl uskutečněn pro náhlé ukončení Mendelových pokusů s ještěrníky brzy po roce 1870, ve kterém byl napsán tento (osmý) dopis Nägelimu.
- <sup>52</sup> V pokusech, o kterých Mendel referoval v práci z r. 1869, se projeví u kříženců ještěrníků ve srovnání s hybridy hrachu dva podstatné rozdíly: 1. Kříženci z téže kombinace rodičovských druhů n e b y l i s h o d n í, 2. Potomci jednotlivých kříženců n e v a r i o v a l i a shodovali se mezi sebou i s hybridní mateřskou rostlinou. První z těchto rozdílů Mendel vysvětloval tím, že jednotlivé rodičovské druhy mohly být členy dosud neznámých vývojových řad. Jinde však uváděl, že potomci původních rodičovských druhů ze samooplození nevariovali. Když zvolil „spolehlivý“ mateřský druh ještěrník myší ouško *H. Auricula*, získal na rozdíl od pokusů, o nichž referoval v práci z r. 1869, v e l k é p o č e t y k ř í ž e n c ů; v úspěšných kombinacích 2. až 5. od 25 do 90, jak je uvedeno na začátku desátého dopisu pod čísly 1. až 5. Byly však velké rozdíly v jednotnosti vzhledu rostlin uvnitř těchto skupin. Ve dvou kombinacích byli kříženci „všichni stejní“ (3. a 4.) a v jedné nejevili „skoro žádný rozdíl“. Jen v jednom případě byli kříženci „velmi rozdílní“ (5.). Protože mateřský druh byl stále týž, byly zřejmě zdrojem těchto rozdílů otcovské druhy. Naopak mateřský druh *H. Auricula* jistě nenesl žádné „členy dosud neznámých vývojových řad“, když v kombinacích 3. a 4. byli kříženci „všichni stejní“. – Na rozdíl od odrůd hrachu, které Mendel použil ke křížení až po pečlivém dvouletém studiu, o vzorcích ještěrníků z Moravy i od Nägeliho z Alp nic podobného nevíme. V každém případě výsledky, kterých se týká tato poznámka, velmi zmírňují rozdíl v chování kříženců hrachu a ještěrníků, který byl pro Mendela překvapením a zklamáním: aspoň v některých kombinacích rodičovských druhů kříženci, podobně jako u hrachu, nevariovali. – To neplatí o druhém podstatném rozdílu mezi *Pisum* a *Hieracium*, že totiž potomci jednotlivých kříženců ještěrníků byli shodní. Podobné zmírnění v tomto případě přinesly až mnohem pozdější objevy (srov. pozn. 56).
- <sup>53</sup> Zde je popsáno, jak byl dokončen pokus uvedený v práci z roku 1869: u částečně plodného křížence *H. Auricula* + *H. aurantiacum* byla část jeho potomků blízká mateřskému druhu a část měla vzhled křížence v poměru, který odpovídal 1/4 až 1/3 plodnosti křížence.



<sup>54</sup> Spontánní křížení jestřábníků jako přírodní protějšek umělého je možné, když selhává pyl mateřské rostliny. Jeho sterilita je vyvolávána nepříznivými okolnostmi různého trvání. Obecně je při tom snížena reprodukční schopnost, a to může vést nakonec až k zániku druhu. Nejdříve bývá postiženo samčí pohlaví. Právě sterilita pylu, úplná či částečná, trvalá či dočasná, je rozhodující podmínkou vzniku kříženců jestřábníku v přírodě. O osudu kříženců rozhodují „telurické a kosmické poměry“, které poskytují výhodu nemnoha šťastněji organizovaným potomkům kříženců. (Mohou to být i stabilní formy odpovídající Gärtnerovým „konstantním“ hybridům.) Druhy, které se vyznačují četnými kříženci („dobré“ matky), jsou už přestárlé, za vrcholem své existence. Mendel se zde vyjadřuje tak, že to odpovídá Darwinovu pojetí evoluce založené na působení přírodní selekce, jejímiž součástmi jsou proměnlivost, dědičnost a boj o život, tedy evoluce označovaná později jako evoluce adaptivní.

<sup>55</sup> Existují i další problémy, poznatky a myšlenky více či méně společné Darwinovi a Mendelovi. Oba přispěli k poznání procesu oplození rostlin a byli si vědomi rozdílu mezi samooplozením a křížením. Darwin ve spisech z r. 1876 a 1877 (srov. pozn. 36) pokročil až k důkazům biologické prospěšnosti křížení ve srovnání se samooplozením. Ale i Mendel už ve své hlavní práci (1865) jako jeden z prvních to dokázal měřením (srov. pozn. 12). Darwin i Mendel shodně považovali za zdroj evolučních změn dědičné individuální odchylky. Mendel v tomto kontextu snad ještě důrazněji než Darwin uznával, že tyto odchylky jsou nejen vzácné, ale i „šťastné“, tedy náhodné. Mendel znal Darwinovu knihu o domestikaci z r. 1868 (srov. pozn. 36). Darwin zde představil svou „provizorní teorii pangeneze“, v níž, i když podmíněně, připouštěl lamarckovskou dědičnost získaných vlastností. To ovšem Mendelova představa „šťastných“, nahodilých a neusměrněných dědičných odchylek poprvé a velmi důrazně odmítla. I když dlouho, až do vydání Mendelových dopisů Nägelimu (1905) a vlastně po několik dalších desetiletí, Mendelovy představy v této věci nebyly známy, potvrzoval jejich oprávněnost mezi jiným i rozvoj studia (spontánních a později i indukovaných) mutací, začínající brzy po r. 1900.

Vrátíme-li se k Mendelově práci o křížencích jestřábníků (1869), připomeneme si rozdíl mezi Nägelioho a Mendelovou představou o tom, jak vznikají přechodné formy jestřábníků. Nägeli se přiklání k tomu, že se dají odvodit „transmutací zaniklých nebo ještě existujících forem“ (výraz „transmutace“ je skutečně převzat od Darwina). Mendel naopak ukazuje, že přechodné formy mohou vznikat křížením mezi hlavními druhy (srov. pozn. 37). To zcela odpovídá pozdější představě, že dědičné odchylky jako materiální základ evoluce mohou vznikat mutací i kombinací.

<sup>56</sup> V r. 1902 C. H. Ostenfeld a C. Raunkiär popsali u jestřábníků a p o g a m n í ( a p o - m i k t i c k é ) r o z m n o ž o v á n í . Jejich objev dodatečně vysvětlil některé zvláštnosti, které Mendel rozpoznal u svých kříženců jestřábníků. Na rozdíl od a m f i - m i x e , při níž vznikají zárodky a nakonec semena po splynutí samičích a samčích pohlavních buněk, při a p o g a m i i jsou zárodky bezprostředním pokračováním

tělních buněk mateřské rostliny. Vytvoří se z nich rostliny, které se s ní úplně shodují. Pyl se na vzniku zárodku nepodílí, i když bývá zcela funkční. Apogamie je tedy zvláštní vlastnost samičích rozmnožovacích orgánů. Již Correns upozornil, že Mendelova řada druhů (pozn. 49), která představuje přechod od spolehlivých, „dobrých“ matek (jestřábník myši ouško *H. Auricula*, Mendelovo „H XII“ a j. vysoký *H. praealtum*) až po „vždy odolávající“, „špatnou“ matku j. oranžový *H. aurantiacum*, je zároveň i přechod od amfimixe k apomixi. Podle Corrense se projevuje apomixie více v sekci *Euhieracium* než v sekci *Pilosella*.

Druhý rozdíl mezi kříženci hrachu a jestřábníku, že totiž potomci kříženců jestřábníků ( $F_2$ ) nevariovali a shodovali se mezi sebou i s hybridní mateřskou rostlinou ( $F_1$ ) rovněž souvisel s apogamií. Za dalších 40 let po Ostenfeldovi a Raunkiärovi vysvětlil Christoff, že apogamie je geneticky podmíněna dominantními alelami tří genů, z nichž první (*A*) potlačuje redukční dělení (meiózu), při které by u amfimiktů nakonec vznikala vaječná buňka, další (*B*) zabraňuje opylení a poslední (*C*) stimuluje vývoj zárodku a nakonec semene. Představme si, že amfimiktická „dobrá“ matka jako j. myši ouško *H. Auricula*, homozygotní pro všechny tři recesivní alely (*aabbcc*), byla opylena pylem apomiktické „špatné“ matky j. oranžového *H. aurantiacum* (*AABBCC*). Tak tomu mohlo být u 90 „části plodných a velmi rozdílných“ kříženců z posledního Mendelova pokusu. Při třech genech ( $n=3$ ) byla by mezi potomky kříženců (v  $F_2$ ) jen 1/64 amfimiktických rostlin. Všechny ostatní rostliny by byly apomiktické a shodné s původní rostlinou  $F_1$  i v dalších generacích. To vše by platilo pouze v případě, že dominance je úplná a geny nejsou spolu vázány. V každém případě velká převaha apomiktů v postupných generacích kříženců by zajišťovala veliké množství stálých forem, které připomínaly Gärtnerovy „konstantní“ hybridy. Představovaly přechodné formy mezi dvojicemi hlavních druhů. Nägeli a Peter přesně popsali, pojmenovali a zařadili mnohé z nich do své monografie (1885). Abychom při podobných kříženích zastihli vzácné amfimikty, museli bychom mít velké počty rostlin  $F_2$  a dalších generací. V práci z r. 1869 píše Mendel, že sledoval 14 až 112 potomků na generaci (str. 45). Ale teprve v pokusech z let 1870 až 1871 (str. 82), v nichž získal velké počty kříženců, byla naděje na dostatečně velký počet potomků kříženců v dalších generacích ( $F_2$ ,  $F_3$ , ...). S lítostí si musíme uvědomit, že léta 1870 a 1871 byla už na samém konci Mendelovy experimentální činnosti v hybridizaci rostlin.

Při apogamii skupina potomků z (apomiktických) semen každé jednotlivé rostliny tvoří klon, který zachovává beze změny původní (homozygotní nebo heterozygotní) stav výchozí rostliny. V tom se apomiktické rozmnožování úplně shoduje s rozmnožováním vegetativním (např. zakořeňováním výběžků, dělením trsů apod.). Když spolupracovník C. Nägelioho A. Peter připravoval materiál pro svůj herbářový soubor *Hieracia Naegelianae*, považoval zřejmě za technicky jednodušší množit Mendelovy křížence (apomiktickými) semeny i po několika generacích, které uplynuly od křížení. To, že si při tom uchovali své typické znaky beze změny, bylo na druhé straně důkazem, že hybridní mateřské rostliny byly opravdu apomiktické.

<sup>57</sup> Originály těchto fragmentů jsou uloženy v archivu Mendeliana Moravského zemského muzea pod č. 37–39.

## OBSAH

Pokusy s hybridy rostlin . . . . .	3
O některých křížencích Hierací z umělého oplození . . . . .	41
Dopisy Gregora Mendela C. Nägelimu . . . . .	47
Fragmenty dopisů C. Nägeliho Gregoru Mendelovi . . . . .	87
Místo pro doslov . . . . .	93
Poznámky a komentáře . . . . .	107



Gregor Mendel

## Pokusy s hybridy rostlin

Z německých originálů

Gregor Mendel: Versuche über Pflanzen-Hybriden, rukopis 1865, tisk 1866

Gregor Mendel: Ueber einige aus künstlicher Befruchtung gewonnenen  
Hieracien-Bastarde, tisk 1870

Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli 1866–1873, ed. C. Correns, 1905  
a z fragmentů dopisů C. Nägeliho Gregoru Mendelovi z archivu Mendeliana  
Moravského zemského muzea

Přeložila PhDr. Anna Matalová

Jazyková spolupráce prof. PhDr. Dušan Šlosar, CSc.

Odborný editor prof. RNDr. Ivo Cetyl, CSc.

Grafická úprava a sazba © Lenka Krejčová, 2008.

Vydal © Jiří Krejčí, nakladatelství K-public, v Brně v roce 2008.

Náklad 500 výtisků

Tisk: EXPODATA-DIDOT, spol. s r.o.

ISBN 978-80-87028-02-5



MENDELIANUM MUSEI-MORAVIAE

B 79 420