

СОДЕРЖАНИЕ

Г. Мендель

ОПЫТЫ НАД РАСТИТЕЛЬНЫМИ ГИБРИДАМИ

| | |
|--|----|
| Вступительные замечания | 7 |
| Выбор подопытных растений | 8 |
| Распределение и порядок опытов | 10 |
| Форма гибридов | 14 |
| Первое поколение гибридов | 16 |
| Второе поколение гибридов | 19 |
| Дальнейшие поколения гибридов | 21 |
| Потомки гибридов, в которых соединено несколько различающихся признаков | 22 |
| Зачатковые клетки гибридов | 29 |
| Опыты над гибридами других видов растений | 38 |
| Заключительные замечания | 44 |
| О некоторых бастардах <i>hieracium</i> , полученных искусственным оплодотворением | 53 |
| Письма К К. Нэгели | 60 |

Ф. Гальтон

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ ТАЛАНТА, ЕЕ ЗАКОНЫ И ПОСЛЕДСТВИЯ

| | |
|---|-----|
| Предисловие | 105 |
| Вступительная глава | 106 |
| Классификация людей по репутации | 111 |
| Классификация людей по их природным дарованиям | 119 |
| Классификация людей по их природным дарованиям (продолжение) | 140 |
| Сравнение предыдущих классификаций | 142 |
| Объяснение знаков | 156 |

| | |
|--|-----|
| Английские судьи 1860–1865 | 158 |
| Государственные лица | 190 |
| Английские пэрства и их влияние на потомство | 195 |
| Полководцы | 206 |
| Прибавление к «Полководцам» | 215 |
| Писатели | 232 |
| Прибавление к «Писателям» | 238 |
| Ученые | 257 |
| Поэты | 290 |
| Прибавление к «Поэтам» | 293 |
| Музыканты | 302 |
| Прибавление к музыкантам | 304 |
| Живописцы | 310 |
| Прибавление к «Живописцам» | 313 |
| Старшие классики Кембриджского университета | 320 |
| Прибавление к «Кембриджским старшим классикам» | 321 |
| Гребцы | 326 |
| Сравнение результатов | 330 |
| Сравнительное достоинство различных рас | 347 |
| Общие замечания | 370 |

Г. Мендель

ОПЫТЫ НАД РАСТИТЕЛЬНЫМИ ГИБРИДАМИ

(Доложено в заседаниях 8 февраля и 8 марта 1865 г.)

Вступительные замечания

Поводом к постановке обсуждаемых здесь опытов послужили искусственные оплодотворения, произведенные у декоративных растений с целью получить новые разновидности по окраске. Поразительная закономерность, с которой всегда повторялись одни и те же гибридные формы при оплодотворении между двумя одинаковыми видами, дала толчок к дальнейшим опытам, задачей которых было проследить развитие гибридов в их потомках.

С неутомимым рвением этой задаче посвятили часть своей жизни такие тщательные наблюдатели, как Кёльрейтер, Гэртнер, Герберт, Лекок, Вихура и др. В особенности Гэртнер в своем сочинении «Получение бастардов в растительном царстве» изложил очень ценные наблюдения. Вихура же недавно опубликовал основательные исследования над бастардами у ив. Если до сих пор не удалось установить всеобщего закона образования и развития гибридов, то это не удивит того, кто знает объем задачи и может оценить трудности, которые приходится преодолевать в такого рода опытах. Окончательное решение этого вопроса может быть достигнуто только тогда, когда будут произведены детальные опыты в различных растительных семействах. Кто пересмотрит работы в этой области, тот убедится, что среди многочисленных опытов ни один не был произведен в том объеме и таким образом, чтобы можно было определить число различных форм, в которых появляются потомки гибридов, с достоверностью распределить эти формы по отдельным поколениям и установить их взаимные численные отношения.

Надо было обладать известным мужеством, чтобы предпринять такую обширную работу; однако это представляется единственным путем для достижения окончательного решения вопроса, имеющего немаловажное значение для истории развития органических форм.

Настоящая статья представляет попытку такого детального опыта. Соответственно этому последний был ограничен маленькой растительной группой и ныне, по истечении восьми лет, в основном закончен. Соответствует ли план, по которому расположены и проведены отдельные опыты, поставленной задаче — пусть решает благосклонная критика.

Выбор подопытных растений

Значение и ценность каждого опыта обуславливается пригодностью вспомогательных средств и целесообразным их применением. Так и в данном случае не безразлично, какие растительные виды выбраны в качестве опытных растений и как были проведены опыты.

Выбор растительной группы, которая будет служить опытам подобного рода, должен быть сделан с наивозможной осторожностью, если мы не хотим подвергнуть риску самый успех опыта.

Эти опытные растения должны непременно:

1. Обладать константно различающимися (*differirende*) признаками.

2. Гибриды их должны быть или сами защищены во время цветения от влияния чужеродной пыльцы, или могут быть легко защищены.

3. Гибриды и их потомки в последовательных поколениях не должны страдать никаким заметным нарушением плодovitости.

Искажения от чужой пыльцы, попавшей во время опыта, оставшиеся незамеченными, должны привести к совершенно ошибочным представлениям. Пониженная плодovitость или полное бесплодие отдельных форм, по-

являющиеся часто у потомков многих гибридов, могут очень затруднить опыты или даже совсем помешать им. Чтобы выяснить отношения, в которых стоят гибридные формы друг к другу и к исходным видам (Stammarten), необходимо, чтобы все члены ряда подверглись наблюдению полностью в каждом отдельном поколении.

Особенное внимание было с самого начала обращено на бобовые вследствие особенного строения их цветка. Опыты, поставленные со многими членами этого семейства, привели к выводу, что род *Pisurn* вполне удовлетворяет выставленным требованиям. Некоторые самостоятельные формы из этого рода обладают константными, легко и определенно различаемыми признаками и дают при взаимном оплодотворении в своих гибридах совершенно плодовых потомков. Чужая пыльца также редко является помехой, так как половые органы плотно закрыты лодочкой, и пыльники лопаются еще в бутоне, благодаря чему рыльце покрывается пылью до расцветания. Это обстоятельство особенно важно. Как дальнейшее преимущество заслуживают упоминания легкость культивирования их как на свободе, так и в горшках, а также их относительно короткий вегетационный период. Искусственное оплодотворение несколько затруднительно, но почти всегда удается. Для этой цели надо раскрыть еще не совсем раскрывшийся бутон, удалить лодочку и осторожно вынуть каждую тычинку при помощи пинцета, после чего можно тотчас же нанести на рыльце чужую пыльцу.

От разных семенных фирм было получено 34 более или менее различных сорта гороха, которые были подвергнуты двухлетнему испытанию. У одного сорта при большем числе одинаковых растений наблюдались также и значительно уклоняющиеся формы. Эти последние в следующем году не варьировали и вполне согласовались с другим видом, полученным от той же семенной фирмы. Без сомнения семена были здесь подмешаны случайно. Все другие сорта давали одинаковое и константное потомство; по крайней мере в двух испытательных годах не наблюдалось никакого существенного изменения. Из них

было выбрано для оплодотворения 22 [сорта], которые высаживались ежегодно, пока продолжался опыт. Все без исключения оказались надежными.

Систематическая группировка их затруднительна и неопределенна. Если применить к ним наиболее строгое определение вида, по которому к нему относятся только те индивиды, которые в совершенно одинаковых условиях имеют совершенно одинаковые признаки, то нельзя было бы насчитать и двух из них, принадлежащих к одному виду. Между тем, по мнению специалистов, большинство этих растений принадлежит к виду *Pisurn sativum*, остальные же рассматривались и описывались то как подвиды *P. sativum*, то как самостоятельные виды *P. quadratum*, *P. saccharatum*, *P. umbellatum*. Впрочем, определение места, которое отводится этим растениям в системе, не имеет значения для опыта, о котором идет речь. Насколько мало удалось провести резкую границу между видами и разновидностями, настолько же мало удалось доселе и установить существенное различие между гибридами видов и разновидностей.

Распределение и порядок опытов

Если подвергнуть скрещиванию два растения, постоянно различных в одном или нескольких признаках, то, как показывают многочисленные опыты, общие признаки переходят неизменными к гибридам и их потомкам; напротив, каждая пара различающихся признаков соединяется в гибриде в новый признак, который у потомков подвергается обыкновенно изменениям. Задачей опыта и было наблюдать эти изменения для каждой пары различающихся признаков и установить закон, по которому они переходят в следующих друг за другом поколениях. Поэтому опыт распадается на ряд отдельных экспериментов по числу наблюдаемых у опытных растений постоянно различающихся признаков.

Различные, выбранные для оплодотворения формы гороха обнаруживали различия в длине и окраске стебля, в величине и форме листьев, в положении, окраске и величине цветов, в длине цветочных побегов, в окраске, форме и величине бобов, в форме и величине семян, в окраске семенной кожуры и белка. Часть приведенных признаков не допускает, однако, точного и резкого разграничения, и различие основывается на трудно подчас определяемом «более или менее». Подобные признаки были неприменимы для отдельных опытов, и последние ограничивались только сопоставлением особенностей, выступавших у растений ясно и определено. Результат должен был показать, в конце концов, наблюдается ли в гибридном соединении согласованность и возможно ли вывести отсюда суждение о тех признаках, которые имеют подчиненное значение.

Взятые для опытов признаки сводятся:

1) к различию формы зрелых семян. Они либо шаровидные или кругловатые, так что углубления, если таковые вообще имеются, поверхностны, либо они неправильно-угловатые и глубокоморщинистые (*P. quadratum*);

2) к различию окраски белка (эндосперма). Белок зрелых семян либо окрашен в бледно-желтый, светло-желтый или оранжевый цвет, либо обладает более или менее интенсивной зеленой окраской. Это различие легко обнаруживается на семенах, так как их кожура прозрачна;

3) к различию окраски семенной кожуры. Эта последняя или окрашена в белый цвет, с чем связана постоянно белая окраска цветов, или же она серая, коричнево-серая, темно-коричневая с лиловыми точечками или без них, и тогда окраска флага лиловая, крыльев — пурпуровая, а стебля у пазух листьев — красноватая. Серая кожура семян становится в кипящей воде черно-коричневой;

4) к различию формы зрелых бобов. Последние или просто выпуклы, нигде не суживаясь, или же они с глубокими перехватами между семенами и более или менее морщинисты (*P. saccharatum*);

5) к различию окраски незрелого боба. Он окрашен или от светло- до темно-зеленого или в ярко-желтый цвет; эта окраска распространяется также на стебель, жилки листьев и чашечку;

6) к различию в расположении ц в е т о в. Они или пазушные, т.е. распределены по всей оси, или являются верхушечными, собраны на конце оси и располагаются в короткий полузонттик; при этом верхняя часть стебля в поперечном сечении более или менее расширена (*P. umbellatum*);

7) к различию длины оси. Длина оси у отдельных форм очень различна, хотя для каждой является константным признаком и у здоровых растений, выросших на одинаковой почве, подвержена лишь незначительным изменениям. В опытах с этим признаком для надежного различения длинные оси в 6–7' всегда соединялись с короткими в 0,75 до 0,5.

Приведенные попарно различающиеся признаки соединялись посредством оплодотворения. Для 1 опыта было произведено 60 оплодотворений у 15 растений

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|----|---|----|---|
| 2 | » | » | » | 58 | » | 10 | » |
| 3 | » | » | » | 35 | » | 10 | » |
| 4 | » | » | » | 40 | » | 10 | » |
| 5 | » | » | » | 23 | » | 5 | » |
| 6 | » | » | » | 34 | » | 10 | » |
| 7 | » | » | » | 37 | » | 10 | » |

Из большого числа растений одного вида выбирались для оплодотворения только самые сильные. Слабые экземпляры дают всегда ненадежные результаты, потому что уже в первом поколении гибридов, и еще больше в последующих, многие потомки или совсем не достигают стадии цветения, или дают лишь небольшое число плохих семян.

Затем во всех опытах производилось взаимное скрещивание таким образом, что те из каждой пары видов, ко-

торые при одних оплодотворениях служили семенными растениями, в других употреблялись как пыльцевые.

Растения выращивались на садовых грядках, причем небольшая часть помещалась в горшках и удерживалась посредством кольев, ветвей деревьев и протянутых шнуров в естественном прямом положении. Для каждого опыта часть растений в горшках переносилась на время цветения в вегетационный домик. Они служили контролем для основного опыта в саду, на случай возможных нарушений (в результате опыления) насекомыми. Из посещающих горох опасным для опыта может быть вид жука *Bruchus pisi*, если он появляется в большом количестве. Самка этого вида, как известно, откладывает свои яйца в цветы и открывает при этом лодочку; на ножках одного экземпляра, который был пойман в цветке, в лупу можно было ясно различить несколько пыльцевых зерен. Здесь следует упомянуть еще одно обстоятельство, которое может вызвать вмешательство чужой пыльцы. В единичных, редких случаях бывает, что определенные части во всем остальном совершенно нормально развивающегося цветка искривляются, чем вызывается частичное обнажение половых органов. Так, наблюдалось недостаточное развитие лодочки, причем столбик и пыльники частью оставались незакрытыми. Также случается иногда, что пыльца не достигает полного развития. В этом случае во время цветения происходит постепенное удлинение столбика, пока рыльце не покажется на конце лодочки. Это замечательное явление наблюдалось также у гибридов *Phaseolus* и *Lalhygus*.

Однако опасность от загрязнения чужой пыльцой у *Pisurn* ничтожна и ни в коем случае не может нарушить общего результата. Среди 10 000 растений, которые были точно исследованы, лишь в единичных случаях подмесь чужой пыльцы была несомненной. Так как в вегетационном домике никогда не наблюдалось таких нарушений, то можно допустить, что причиной их являются *Bruchus pisi* и, может быть, также указанные выше ненормальности в строении цветка.

Форма гибридов

Уже те опыты, которые были предприняты в прежние годы с декоративными растениями, показали, что гибриды, как правило, не представляют собой точной промежуточной формы между исходными видами. Для отдельных, более бросающихся в глаза признаков, например относящихся к форме и величине листьев, к опущению отдельных частей и т.д., у гибридов действительно наблюдаются средние образования; в других случаях, напротив, один из обоих исходных признаков настолько преобладает, что трудно или совсем невозможно обнаружить в гибриде другой.

Так же обстоит с гибридами у *Pisurn*. Каждый из семи перечисленных выше признаков у гибрида либо настолько тождествен с одним из двух признаков исходных форм, что другой ускользает от наблюдения, либо же так сходен с таковым, что нельзя установить достоверного различия между ними. Это обстоятельство очень важно для определения и группировки форм, в которых появляются потомки гибридов. В дальнейшем изложении те признаки, которые переходят в гибридные соединения совершенно неизменными или почти неизменными, и тем самым представляющие признаки гибридов, будут обозначаться как доминирующие, а те, которые становятся при гибридизации латентными, — как рецессивные. Выражение «рецессивный» выбрано потому, что обозначенные таким образом признаки в гибридах или уступают место другим, или совсем исчезают, хотя, как это будет показано позднее, у потомков последних они вновь появляются неизменными.

Далее, было доказано всеми опытами, что совершенно безразлично, принадлежит ли доминирующий признак семенному или пыльцевому растению, — гибридная форма остается в обоих случаях той же самой. Это интересное явление было отмечено также Гэртне-

ром, указавшим на то, что даже самый опытный знаток не в состоянии узнать по гибриду, к какому из двух объединившихся видов относилось семенное растение и к какому — пыльцевое.

Из различающихся признаков, участвовавших в опытах, следующие являются доминирующими:

- 1) круглая или кругловатая форма семян с поверхностными углублениями или без них;
- 2) желтая окраска белка семян;
- 3) серая, серовато-коричневая или темно-коричневая окраска семенной кожуры в соединении с лилово-красными цветами и красноватым пятном в листовых пазухах;
- 4) простая выпуклая форма боба;
- 5) зеленая окраска незрелого боба, в соединении с такой же окраской стебля, жилок листа и чашечки;
- 6) распределение цветов вдоль по стеблю;
- 7) длина большей оси.

Что касается последнего признака, то следует отметить: длина оси у гибрида обычно превосходит таковую даже большей из обеих исходных осей: это, вероятно, должно быть отнесено исключительно за счет большой пышности, которой достигают все части растения, когда соединяются оси весьма различной длины. Так, например, при многократно повторенных опытах оси длиной в 1' и 6' при гибридном соединении всегда давали оси, длина которых колебалась между 6' и 7,5'. Кожура семян гибридов часто сильнее покрыта крапинами, и крапины сливаются подчас в маленькие голубовато-лиловые пятна. Пятнистость появляется часто даже тогда, когда она отсутствует в исходных признаках.

Гибридная форма семян и [окраска] белка развиваются непосредственно после искусственного оплодотворения, под прямым воздействием чужой пыльцы. Их можно наблюдать поэтому уже в первом опытном году, тогда как все другие признаки появляются только в следующем году на тех растениях, которые выращиваются из оплодотворенных семян.

Первое поколение гибридов

В этом поколении наряду с доминирующими признаками вновь появляются также рецессивные со всеми их особенностями и притом в ясно выраженном среднем отношении 3:1, так что из каждых четырех растений этого поколения три получают доминирующий и одно рецессивный признаки. Это касается всех без исключения признаков, введенных в опыты. Угловатая морщинистая форма семян, зеленая окраска белка, белая окраска семенной кожуры и цветка, перехваты на бобах, желтая окраска незрелого боба, стебля, чашечки и жилки листьев, полужонтичная форма цветочного побега и карликовая ось появляются вновь в приведенных численных отношениях без существенного изменения. Переходных форм не наблюдалось ни в одном опыте.

Так как гибриды, которые получаются от двух взаимных скрещиваний, обладают совершенно одинаковой формой и в их дальнейшем развитии не наблюдается никакого заметного отклонения, то для каждого опыта обоюдные результаты можно подвести под один счет. Числовые отношения, которые были получены для каждой пары различающихся признаков, были следующие.

Опыт 1. Форма семян. От 253 гибридов было получено во второй год опытов 7324 семени. Из них круглых или кругловатых было 5474, а морщинистых угловатых — 1850 семян. Отсюда получается отношение 2,96 : 1,231.

Опыт 2. Окраска белка. 258 растений дали 8023 семени: 6022 — желтых и 2001 — зеленое; отсюда первые стоят в отношении к последним, как 3,01 : 1.

В обоих этих опытах обыкновенно получалось из каждого боба оба сорта семян. В хорошо развившихся бобах, в среднем содержащих от 6 до 9 семян, часто случалось, что все семена были круглые (опыт 1) или все желтые (опыт 2); наоборот, никогда не наблюдалось, чтобы в одном бобе было больше 5 угловатых или 5 зеленых. По-видимому, здесь нет никакой разницы, развиваются ли бобы у гибри-

дов раньше или позднее, принадлежат ли они главной оси или боковой. У некоторых растений в бобах, образовавшихся ранее других, развивались только отдельные семена, обладавшие тогда только одним из обоих признаков; в более поздно развивающихся бобах отношение оставалось нормальным. Так же как в отдельных бобах, распределение признаков варьирует и у отдельных растений. Иллюстрацией могут служить первые 10 членов из обоих рядов опытов:

| Растение | Форма круглая | Форма угловатая | Окраска желтая | Окраска зеленая |
|----------|---------------|-----------------|----------------|-----------------|
| 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 |

Как крайности в распределении обоих признаков семян у единичных растений наблюдалось в первом опыте 43 округлых и только 2 угловатых и далее 14 округлых и 15 угловатых семян. Во втором опыте 32 желтых и только одно зеленое семя, однако также 20 желтых и 19 зеленых.

Эти оба опыта важны для установления средних числовых отношений, так как они и при незначительном числе опытных растений делают все же возможными выводы вполне определенной средней величины. Однако при подсчете семян во втором опыте требуется внимание, так как у отдельных семян некоторых растений зеленая окраска белка развивается меньше и вначале легко может быть просмотрена. Причина частичного исчезновения зеленой окраски не стоит ни в какой связи с гибридным характером растения, так как то же наблюдается и у родоначальных растений, притом же эта особенность чисто инди-

видуальная и не передается по наследству. У пышно развивающихся растений такое явление наблюдается чаще. Семена, которые во время своего развития повреждаются насекомыми, часто варьируют в окраске и форме, однако при некотором навыке в сортировке и здесь легко избежать ошибок.

Излишне напоминать, что бобы должны оставаться на растении до тех пор, пока они не вызреют совершенно и не высохнут, так как только тогда полностью развиваются форма и окраска семян.

Опыт 3. Окраска семенной кожуры. Из 929 растений 705 дали лилово-красные цветы и серо-коричневую семенную кожуру; 224 имели белые цветы и белую семенную кожуру. Отсюда следует отношение 3,15 : 1.

Опыт 4. Форма бобов. Из 1181 растения 882 имели простые выпуклые бобы, 299 — с перехватами. Отсюда отношение 2,95 : 1.

Опыт 5. Окраска незрелых бобов. Число опытных растений было 580, из них 428 имели зеленые и 152 желтые бобы. Отсюда отношение первых ко вторым составляет 2,82 : 1.

Опыт 6. Положение цветов. Из 858 случаев в 651 цветы были пазушные и в 207 — верхушечные. Отсюда отношение 3,14 : 1.

Опыт 7. Длина оси. Из 1064 растений 787 имели длинные, 277 — короткие оси. Отсюда отношение друг к другу 2,84 : 1. В этом опыте карликовые растения были осторожно выкопаны и перенесены на особые грядки. Эта предосторожность была необходима потому, что иначе они должны были бы погибнуть между своими высококовьющимися собратьями. Их легко отличить уже в раннем возрасте по задержанному росту и темно-зеленым толстым листьям.

Если резюмировать результаты всех опытов, то среднее отношение между формами с доминирующими и рецессивными признаками окажется равным 2,98 : 1 или 3 : 1.

Доминирующий признак здесь может иметь двойное значение, именно: исходного признака или гибридного признака. В котором из двух значений встречается он в

каждом отдельном случае, может решить только ближайшее поколение. Как родоначальный признак он должен передаваться всем потомкам без изменения, наоборот — как гибридный признак вести себя так же, как в первом поколении.

Второе поколение гибридов

Те формы, которые получают в первом поколении рецессивный признак, во втором поколении уже больше не варьируют в отношении этого признака; они остаются в своих потомках константными.

Иначе обстоит дело с теми формами, которые в первом поколении обладают доминирующим признаком. Из них две доли дают потомков, среди которых доминирующий и рецессивный признаки распределяются в отношении 3 : 1, т.е. они ведут себя совершенно так же, как гибридные формы; только одна доля с доминирующим признаком остается константной.

Отдельные опыты дали следующие результаты:

Опыт 1. Из 565 растений, выращенных из круглых семян первого поколения, только 193 дали круглые семена и остались затем в этом признаке константными; 372 дали круглые и угловатые семена в отношении 3 : 1. Число гибридных относилось к числу константных как 1,93 : 1.

Опыт 2. Из 519 растений, выращенных из семян, белок которых в первом поколении имел желтую окраску, 166 дали исключительно желтые, 353 — желтые и зеленые семена, в отношении 3 : 1. Отсюда следовало деление на гибридные и константные формы в отношении 2,13 : 1.

Для каждого из последующих опытов было выбрано 100 растений, которые в первом поколении имели доминирующий признак, и, чтобы проверить его значение, было высеяно от каждого по 10 семян.

Опыт 3. Потомки 36 растений дали исключительно серо-коричневую кожуру семян; из 64 растений получились частью серо-коричневые, частью белые.