

К Л А С С И К И
Е С Т Е Ш Е С Т В О З Н А Н И Я

Книга Десятая



Г Мендель

О П Ы Т Ы Н А Д Р А С Т И Т Е Л Ь Н Ы М И
Г И Б Р И Д А М И

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО

КЛАССИКИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ

Под общей редакцией: А. Д. Архангельского, Н. К. Кольцова,
В. А. Костицына, П. П. Лазарева, Л. А. Тарасевича.

==== Книга 10 =====

ГРЕГОР МЕНДЕЛЬ

ОПЫТЫ НАД РАСТИТЕЛЬНЫМИ ГИБРИДАМИ

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО

ГРЕГОР МЕНДЕЛЬ

ОПЫТЫ НАД РАСТИТЕЛЬНЫМИ
ГИБРИДАМИ

ПЕРЕВОД Л. И. БРЕСЛАВЕЦ
ПОД РЕДАКЦИЕЙ Н. К. КОЛЬЦОВА

С ПРИЛОЖЕНИЕМ ЮБИЛЕЙНОЙ
КРИТИЧЕСКОЙ СТАТЬИ К. КОРРЕНС
И С ПРИМЕЧАНИЯМИ Е. ЧЕРМАК

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКВА 1923 ПЕТРОГРАД

Гиз. № 4642.

Главлит. № 10223. Москва.

Напеч. 5.000 экз.

„Мосполиграф“. 1-я Образцовая типография, Пятницкая, 71.



Грегор Мендель.

ОПЫТЫ НАД РАСТИТЕЛЬНЫМИ ГИБРИДАМИ.

Грегора Менделя.

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

Напечатано в Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brün. IV Band. Abhandlungen [3] *) 1865. Brünn, 1866. Издательство Общества. Стр. 3—47.

Предварительные замечания.

Побуждением к постановке описываемых здесь опытов послужили искусственные опыления, произведенные у декоративных растений с целью получить новые разновидности по окраске. Удивительная 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 неутомим рвением этой задаче посвятили часть своей жизни такие тонкие наблюдатели, как Кёльрейтер, Гэртнер, Герберт, Леккок, Вихура и др. В особенности Гэртнер в своем сочинении „Получение гибридов в растительном царстве“ изложил очень ценные наблюдения, Вихура же недавно опубликовал основательные исследования над гибридами у ив. Если до сих пор не удалось установить общего закона образования и развития гибридов¹⁾, то это не удивляет того, кто знает объем задачи и может оценить трудности, с которыми приходится считаться в таких опытах. Окончательное решение этого вопроса может быть дано только тогда, когда будут произведены детальные опыты в различных растительных семействах [4]. Кто пересмотрит работы в этой области, тот убедится что среди многочисленных опытов ни один не был произведен в том объеме и таким методом, чтобы можно было определить число различных форм, в которых появляются потомки гибридов, расположить эти формы по отдельным поколениям и установить между ними численные отношения. Надо было обладать известным мужеством, чтобы

*) Помеченные в прямых скобках [] цифры указывают страницы оригинала; цифры, поставленные в скобку) указывают на примечания в конце текста.

предпринять такую обширную работу, но это был единственный путь для того, чтобы достигнуть решения вопроса, который имеет важное значение для истории развития органических форм.

Настоящая статья представляет попытку такого детального опыта. По самому существу дела, последний был ограничен маленькой растительной группой и закончен в главной своей части в течение восьми лет. Соответствует ли план, по которому располагаются и проводятся отдельные опыты, поставленной задаче, представляется на решение благосклонного читателя.

[5]. Выбор растений для опытов.

Значение и ценность каждого опыта вообще обуславливается пригодностью подсобных средств и планомерным их употреблением. 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 данного рода, должен быть сделан со всевозможной осторожностью если мы не хотим подвергнуть риску самый успех опыта.

Эти опытные растения должны непременно:

1. Обладать константно различными признаками.
2. Гибриды их должны быть или сами защищены во время цветения от влияния чужой пыльцы, или так устроены, что их легко можно защитить.

3. В гибридах и их потомках в последующих поколениях не должно происходить заметного нарушения в плодовитости.

Если во время опыта попадет незаметно для экспериментатора чужая пыльца, то полученные результаты поведут к неверным заключениям. Уменьшенная плодовитость или полное бесплодие отдельных форм, появляющиеся часто у потомков многих гибридов, могут очень осложнить опыты или даже совсем помешать им. Чтобы выяснить отношения, в которых стоят гибридные формы друг к другу и к основным видам, необходимо, чтобы все члены ряда подверглись наблюдению в полном объеме в каждом отдельном поколении.

Особенное внимание было с самого начала обращено на семейство бобовых, вследствие особенного строения их цветка. Опыты, поставленные со многими членами этого семейства, привели к выводу, что особенно удовлетворяет выставленным требованиям род *Pisum*.

Некоторые самостоятельные формы [6] из этого рода обладают константными, легко и определенно различаемыми признаками и дают при взаимном оплодотворении в своих гибридах совершенно плодовитых потомков. Чужая пыльца редко является помехой, так как половые органы плотно закрыты лодочкой, и пыльники лопаются еще в бутоне, благодаря чему рыльце покрывается пылью до расцветания. Как дальнейшее преимущество следует упомянуть легкую культуру 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 пыльцу²⁾.

От разных семенных фирм было получено 34 более или менее различных сортов гороха, которые были подвергнуты двухлетнему испытанию. У одного сорта при большем числе одинаковых растений наблюдалась также и значительно уклоняющиеся формы. Эти последние в следующем году не вариировали 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 пробных годах не наблюдалось никакого существенного изменения. Из них было выбрано для оплодотворения 22 растения, которые высаживались ежегодно, пока продолжался опыт. Все без исключения удержались до конца опыта.

Систематическая группировка их была затруднительна и неопределенна. Если применить к ним точное определение вида, относя сюда только те индивиды, которые в совершенно одинаковых условиях имеют совершенно одинаковые признаки, то нельзя было бы насчитать и одной пары из этих растений, принадлежащих к одному виду. Между тем, по мнению специалистов, большинство этих растений принадлежат к виду *Pisum sativum*, остальные же рассматривались и описывались частью как подвиды *P. sativum*, частью как самостоятельные виды, *P. quadratum*, *P. saccharatum*, *P. umbellatum*. Впрочем определение места, [7] 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 основное различие между гибридами видов и разновидностей³⁾.

Распределение и порядок опытов.

Если подвергнуть скрещиванию два растения, константно различных в одном или нескольких признаках, то как показывают многочисленные опыты, общие признаки переходят неизменными на гибридов и их потомков⁴⁾; напротив, каждая пара различных признаков соединяется в гибриде в новый признак, который у потомков подвергается обыкновенно тем или иным изменениям. Задачей опыта и было наблюдать последние для каждой пары различных признаков и установить закон, по которому наступают эти изменения в следующих друг за другом поколениях. Поэтому опыт распадается на ряд отдельных экспериментов по числу наблюдаемых у опытных растений константно изменчивых 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 стручков, в форме и величине семян, в окраске семенной кожуры и белка⁵⁾. Часть приведенных признаков не допускает однако определенного и резкого разграничения, и различие основывается на трудно подчас определяемом „более или менее“. Таким признакам не посвящалось отдельных опытов; 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.

[8] Взятые для опытов признаки сводятся:

1. К различию формы зрелых семян. Различаются с одной стороны семена шаровидные или закругленные, при чем углубления, если таковые вообще имеются, поверхностны; с другой стороны, семена угловатые и глубоко морщинистые (*P. quadratum*);

2. К различию окраски белка (эндосперма). Белок зрелых семян или окрашен в бледно-желтый, светло-желтый или оранжевый цвет, или же обладает более или менее интенсивной зеленой окраской. Это различие легко обнаруживается на семенах, так как их кожура прозрачна⁶⁾;

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-красная

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 стручков. Последние или просто выпуклы, нигде не суживаясь, или же они глубоко перешнурованы между семенами и более или менее мощринисты (*P. saccharatum*);

5. К различию окраски незрелого стручка. 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 цветов. Они или распределены по всей оси, или являются конечными, собраны на конце оси и располагаются в короткий полужонтик; 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 [9] различения длинные оси в 6 — 7' всегда соединялись с короткими в $3/4'$ до $1 1/2'$.

Приведенные различные признаки соединялись посредством оплодотворения попарно:

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 неверные результаты, потому что уже в первом поколении гибридов, и еще больше в последующих, многие потомки или совсем не достигают до стадии цветения, или дают лишь небольшое число плохих семян.

*) Один вид имеет красивую коричневокрасную окраску стручков, которая со временем переходит в лиловую и синюю. Опыт с этим признаком был начат только в истекшем году.

Затем во всех опытах производилось обратное скрещивание таким образом, что те из каждой пары видов, которые при одних оплодотворениях служили семенными растениями, в других употреблялись как пыльцевые.

Растения выращивались на садовых грядках, при чем 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 главного опыта в саду, на случай возможных нарушений в опылении насекомыми, которые посещают горох. Опасным для опыта может быть вид жука *Bruchus pisi*, если он появляется в большом количестве ⁷⁾. Самка этого вида, как известно, откладывает свои яйца в цветы и открывает лодочку; на ножках одного экземпляра, который был пойман в цветке, в лупу можно было ясно различить несколько пыльцевых зерен гороха. 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 [10]. Так наблюдалось недостаточное развитие лодочки, при чем 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 *Lathyrus*.

Однако, опасность от загрязнения чужой пыльцей у *Pisum* ничтожна и ни в коем случае не может нарушить общего результата. Между 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. ⁸⁾

Уже те опыты, которые были предприняты в прежние годы с декоративными растениями, показали, что гибриды, как правило, не представляют собою точной промежуточной формы между основными

видами. Для отдельных более бросающихся в глаза признаков, например, относящихся к форме и величине листьев, к опушению отдельных частей и т. д., у гибридов действительно наблюдаются средние образования⁹⁾; в других случаях, наоборот, один из обоих основных признаков настолько преобладает, что трудно или совсем невозможно обнаружить в гибриде другой.

Точно так же ведут себя гибриды у *Pisum*. Каждый из семи перечисленных выше признаков у гибрида или вполне тождествен с одним из двух отличительных признаков основных форм, так что другой ускользает от наблюдения, или же так похож на первый, что нельзя установить точного различия между ними. Это обстоятельство очень важно для определения и классификации форм, в которых появляются потомки гибридов [11]. В дальнейшем изложении те признаки, которые переходят в гибридные соединения совершенно неизменными или почти неизменными, следовательно, являются сами характерными для 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.

Дальше было доказано всеми опытами, что, совершенно независимо от того, принадлежит ли доминирующий признак семенному или пыльцевому растению, гибридная форма остается в обоих случаях той же самой¹⁰⁾. Это интересное явление было отмечено также Гэртнером, с заключением, что даже самый опытный знаток не в состоянии узнать на гибриде, к какому из двух соединенных видов относилось семенное растение, и к какому — пыльцевое.

Из различных признаков, подвергнутых экспериментальному обследованию следующие оказались доминирующими:

- 1) круглая или кругловатая форма семян с поверхностными углублениями или без них;
- 2) желтая окраска белка семян;
- 3) серая, серовато-коричневая или красноватая окраска семенной кожуры, в соединении с лилово-красными цветами и красноватым пятном на загибе листьев;
- 4) прослая выпуклая форма стручка;
- 5) зеленая окраска незрелого стручка, 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 бóльшей из обеих основных осей; это, вероятно, должно быть отнесено исключительно за счет большой пышности, которой достигают все части растения, когда соединяются оси весьма различной длины. Так, напр., при многократно повторенных опытах оси длиной в 1' и 6' при гибридном соединении давали оси, длина которых колебалась между 6—7¹/₂'¹¹⁾.

Кожура семян гибридов часто сильнее покрыта точками; эти точки часто сливаются вместе в маленькие голубовато-лиловые пятна [12]. Пятнистость появляется часто даже тогда, когда она отсутствует в основных признаках¹²⁾.

Форма семени и окраска белка у гибридов 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.¹³⁾

В этом поколении наряду с доминирующими признаками вновь появляются также рецессивные в их полном развитии, 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, взятых в опыты. Угловатая морщинистая форма семян, зеленая окраска белка, белая окраска семенной кожуры и цветка, перешнурования в стручках, желтая окраска незрелого стручка, стебля, чашечки и жилок 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 взаимно перекрестных скрещиваний, обладают совершенно одинаковой формой и в их дальнейшем развитии не наблюдается никакого заметного отклонения, то для каждого опыта результаты того и другого рода

можно подвести под один счет. Отношения, которые были получены для каждой пары различных признаков, были следующие:

1. Опыт. Форма семян. Из 253 гибридов было получено во второй опытный год 7.324 семени. Из них круглых или кругловатых было 5.474, а морщинистых угловатых — 1.850 семян. Отсюда выводится отношение 2,96 : 1.

2. Опыт. Окраска белка. 258 растений дали 8.023 семени: 6.022 желтых и 2.001 зеленое; отсюда первые стоят в отношении к последним, как 3,01 : 1.

[13]. В обоих этих опытах обыкновенно получалось из каждого стручка оба сорта семян. В хорошо развившихся стручках, которые в среднем содержат 6—9 семян, часто случалось, что все семена были круглые (1-й опыт) или все желтые (2-й опыт)¹⁴; наоборот, никогда не наблюдалось, чтобы в одном стручке было больше 5 угловатых или зеленых. Повидимому, здесь нет никакой разницы, развиваются ли стручки у гибридов раньше или позднее, принадлежат ли они главной оси или боковой. У некоторых растений в образовавшихся ранее других стручках доходили до развития только отдельные семена, обладавшие только одним из обоих признаков; в более поздно развивающихся стручках отношение оставалось нормальным. Так же, как в отдельных стручках, распределение признаков варьирует и у отдельных растений. Иллюстрацией могут служить первые 10 членов из обоих рядов опытов:

Растение	1-й опыт. Форма семян		2-й опыт. Окраска белка	
	круглая	угловатая	желтая	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 одного растения наблюдалось в первом опыте с одной стороны 43 круглых и только 2 угловатых, с другой — 14 круглых и 15 угловатых семян. Во втором опыте 32 желтых и только 1 зеленое семя, с другой стороны 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 средней величины из очень больших чисел. Однако, при подсчете семян во втором опыте [14] требуется внимание, так как у отдельных семян некоторых растений зеленая окраска белка развивается меньше и вначале легко может быть просмотрена ¹⁵⁾. Причина частичного исчезновения зеленой окраски не стоит ни в какой связи с гибридным характером растения, так как тоже наблюдается и у родоначальных растений; при этом же эта особенность чисто индивидуальная 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 стручки должны оставаться на растении до тех пор, пока они не вызреют совершенно и не высохнут, так как только тогда полностью развивается форма и окраска семян.

3. Опыт. 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.

4. Опыт. Форма стручков. Из 1.181 растения 882 имели простые выпуклые стручки, 299 — перешнурованные. Отсюда отношение 2,95:1.

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

6. Опыт. Положение цветов. Из 858 случаев в 651 цветы располагались по оси и в 207 на конце оси. Отсюда отношение 3,14:1.

7. Опыт. Длина оси. Из 1.064 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 высоковыющимися собратями. Их легко отличить в раннем возрасте по задержанному росту и темно-зеленым толстым листьям.

[15]. 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: основного признака или гибридного признака. В котором из двух значений встречается он в каждом отдельном случае, может решить только ближайшее поколение. Как основной 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 трети 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 треть с доминирующим признаком остается константной.

Отдельные опыты дали следующие результаты:

1. Опыт. 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.

2. Опыт. 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.

[16]. 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.

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

4. Опыт. Потомки 29 растений имели только просто выпуклые стручки, потомки 71—частью выпуклые, частью перешнурованные.

5. Опыт. Потомки 40 растений имели только зеленые стручки, из 60 растений—частью зеленые, частью желтые.

6. Опыт. Потомки 33 растений имели цветы, расположенные исключительно по оси; у потомков 63 растений, наоборот, они то располагались по оси; то на конце оси.

7. Опыт. Потомки 28 растений получили длинную ось, потомки 72 растений—частью длинную, частью короткую.

В каждом из этих опытов определенное число растений с доминирующим признаком было константно. Для суждения об отношении, в каком происходит выделение форм с константно остающимся признаком, оба первые опыты особенно важны, так как у них можно сравнивать большое число растений. Отношения 1,93:1 и 2,13:1 дают вместе почти точно среднее отношение 2:1. Шестой опыт дал совершенно согласный результат; в других же это отношение более или менее колеблется, как и следовало ожидать при незначительном числе (100) опытных растений. Пятый опыт, который дал наибольшее отклонение, был повторен, и тогда, вместо отношения 60:40, было получено отношение 65:35. Среднее отношение 2:1 можно считать таким образом доказанным. Отсюда ясно, что из тех форм, которые в первом поколении имеют доминирующий признак, у двух третей он носит гибридный характер, но одна треть с доминирующим признаком остается константной.

Отношение 3:1, которому следует распределение доминирующего и рецессивного признаков в первом поколении, разлагается [17] поэтому для всех опытов в отношении 2:1:1, если различать доминирующий признак в его значениях как гибридного и как основного. Так как члены первого поколения получают непосредственно из семян гибридов, то отсюда ясно, что гибриды форм, обладающих парой отличных признаков, образуют семена, из которых половина дает вновь гибридные формы, тогда как другая дает растения, которые остаются константными и удерживают в равных количествах или доминирующий, или рецессивный признаки.

Дальнейшие поколения гибридов.

Отношения, в которых развиваются и делятся потомки гибридов в первом и во втором поколении, имеют, повидимому, место и во всех дальнейших поколениях. Первый и второй опыты были проведены уже через 6 поколений, третий и седьмой через 5, четвер-

тый, пятый, шестой через 4 поколения, и хотя, начиная с третьего поколения, бралось небольшое число растений, каких-либо отклонений не наблюдалось. Потомки гибридов делились в каждом поколении в отношениях 2:1:1 на гибридные и константные формы.

Если обозначить через A один из пары константных признаков, напр., доминирующий, через a — рецессивный и Aa — гибридную форму, в которой оба признака соединяются, то получается выражение:

$$A + 2 Aa + a,$$

обозначающее распределение ряда потомков гибридов для каждой пары различных признаков.

Сделанное Гэртнером, Кёльрейтором и другими открытие, что гибриды обладают склонностью возвращаться к основным формам, подтверждается вышеупомянутыми опытами. Можно показать, что число гибридов, явившихся в результате одного оплодотворения, начинает от поколения к поколению значительно отставать от числа сделавшихся константными форм и их потомков, но совсем исчезнуть гибриды не могут. Если мы допустим в среднем для всех растений во всех поколениях одинаковую плодовитость, и примем дальше [18], что каждый гибрид образует семена, из которых наполовину опять выходят гибриды, наполовину же константные формы с поделившимися поровну обоими признаками, то численные отношения для потомков в каждом поколении вытекают из нижеследующей сводки, где A и a опять обозначают оба основных признака и Aa — гибридную форму. Для краткости можно предположить, что каждое растение образует в каждом поколении только 4 семени.

сокращенные отношения.

Поколение	A	Aa	a	$A : Aa : a$
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
n				$2^n - 1 : 2 : 2^n - 1$

В десятом поколении, напр., $2^n - 1 = 1.023$. Следовательно, на каждые 2.048 растений, которые выходят из этого поколения, приходится 1.023 с константно доминирующим признаком, 1.023 — с константно-рецессивным и только два гибрида.

Потомки гибридов, в которых соединены несколько различных признаков.

Для вышеописанных опытов употреблялись растения, которые отличались только одним существенным ¹⁶⁾ признаком. Ближайшая задача состояла в том, чтобы исследовать, действителен ли найденный закон развития каждой пары различных признаков также и в том случае, когда несколько различных признаков соединяются в гибридах посредством оплодотворения.

Что касается общего вида гибридов в этом случае, то опыты согласно показывают, что они ближе к тому из двух основных растений, которое имеет большее число доминирующих признаков. Если, напр., семенное растение имеет короткую ось, конечные белые цветы и простые выпуклые стручки, пыльцевое растение, наоборот, длинную ось, расположенные по оси лилово-красные цветы и перешнурованные плоды, то гибрид только своим перешнурованным стручком напоминает семенное растение, в остальных же признаках он согласуется с пыльцевым растением [19]. Если один из двух основных видов имеет только доминирующие признаки, то гибрид или совершенно не отличим от него или почти не отличим.

С большим числом растений были проведены два опыта. В первом опыте основные растения отличались формой семян и окраской белка; во втором—формой семян, окраской белка и цветом семенной кожуры. Опыты с признаками семян ведут к цели проще и вернее.

С целью более легкого рассмотрения, различные признаки семенного растения будут обозначены в этих опытах через *A*, *B*, *C*, у пыльцевого растения *a*, *b*, *c*, и гибридные формы этих признаков *Aa*, *Bb*, *Cc*.

Первый опыт: *AB* семенное растение, *ab* пыльцевое растение,
A форма круглая, *a* форма угловатая,
B белок желтый, *b* белок зеленый.

Оплодотворенные семена были круглые и желтые, подобные таковым у семенного растения. Выращенные из них растения дали семена четырех сортов, которые часто располагались совместно в одном стручке. В общем от 15 растений получилось 556 семян, из которых было:

315 круглых и желтых,
101 угловатое и желтое,
108 круглых и зеленых,
32 угловатых и зеленых.

Все они были выращены в следующем году. Из круглых желтых семян 11 не взошло и 3 растения не дошли до образования плодов. Из остальных растений этой группы имели:

38—круглые желтые семена AB
65—круглые желтые и зеленые семена ABb
60—круглые желтые и угловатые желтые семена . AaB
138—круглые желтые и зеленые, угловатые желтые и
зеленые семена $AaBb$

Из угловатых желтых семян 96 растений дошли до образования плодов, из них имели:

28 — только угловатые желтые семена aB
68 — угловатые желтые и зеленые семена . . . aBb

Из 108 круглых зеленых семян 102 растения принесли плоды, из которых имели:

35 — только круглые зеленые семена Ab
67 — круглые и угловатые зеленые семена . . . Aab

[20] Угловатые зеленые семена дали 30 растений с совершенно одинаковыми семенами; они остались константными ab .

Таким образом потомки гибридов появились в 9 различных формах и частью в очень неодинаковом числе. Если сопоставить и распределить их, то получается:

38	растений	с	обозначением	AB
35	"	"	"	Ab
28	"	"	"	aB
30	"	"	"	ab
65	"	"	"	ABb
68	"	"	"	aBb
60	"	"	"	AaB
67	"	"	"	Aab
138	"	"	"	$AaBb$

Все формы можно расположить в три совершенно различных группы. Первая обнимает формы с обозначением AB , Ab , aB , ab ; они имеют только константные признаки и не меняются в ближайших поколениях. Каждая из этих форм встречается в среднем 33 раза. Вторая группа содержит формы ABb , aBb , AaB , Aab ; в одном признаке они константны, в другом гибридные, и в ближайшем поколении варьируют только относительно гибридного признака. Каждая из них появляется в среднем 65 раз. Форма $AaBb$ встречается 138 раз, гибридна в обоих признаках, и ведет себя совершенно так же, как гибрид, из которого она произошла.

Если сопоставить числа, в которых появляются формы этих групп, то нельзя не признать средних отношений 1:2:4. Числа 33, 65, 138 дают вполне удовлетворительное приближение к отношениям: 33, 66, 132.

Ряд состоит, следовательно, из 9 членов, из которых 4 представлены в нем по одному разу каждый и константны в обоих признаках; формы AB , ab схожи с основными видами, обе другие представляют единственные кроме них возможные константные комбинации между соединившимися признаками A , a , B , b . Четыре члена встречаются по два раза каждый и в одном признаке константны, в другом — гибридные. Один член встречается 4 раза и является гибридным в обоих признаках. Таким образом потомки гибридов, в которых связаны по два (21) различных признака, получаются по формуле: [21]

$AB + Ab + aB + ab + 2 ABb + 2 aBb + 2 AaB + 2 Aab + 4 AaBb$
Этот ряд представляет собою бесспорно сумму комбинаций, в которых связаны почленно оба ряда развития для признаков A и a , B и b . Полное число членов ряда получается комбинированием формул:

$$\begin{array}{l} A + 2 Aa + a \\ B + 2 Bb + b \end{array}$$

Второй опыт: ABC семенное растение, abc пыльцевое растение,

A форма круглая,	a форма угловатая,
B белок желтый,	b белок зеленый,
C кож. серо-коричневая,	c кожура белая.

Этот опыт был проведен совершенно таким же образом, как и предшествующий. Из всех опытов он потребовал наибольшего количества времени и труда. Из 24 гибридов было получено в общем 687 семян, все они были с точечками, серо-коричневые или серо-

зеленые, круглые или угловатые. Из них в следующем году дошли до образования плодов 639 растений, и, как показали дальнейшие исследования, между этими растениями было:

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

Ряд охватывает 27 членов, из них 8 константы во всех признаках, и каждый встречается в среднем 10 раз; 12 константы в двух признаках, в третьем гибриды, каждый встречается в среднем 19 раз; 6 константы в одном признаке, в двух других гибриды, каждый из них встречается в среднем 43 раза [22], одна форма встречается 78 раз и гибридна во всех признаках. Отношения 10:19:43:78 так близко подходят к отношениям 10:20:40:80 или 1:2:4:8, что последние представляют, несомненно, истинные значения.

Развитие гибридов, если их основаны виды различны в трех признаках, следует поэтому формуле:

$$\begin{aligned}
 &ABC + ABc + AbC + Abc + aBC + aBc + abC + abc + 2 ABCc + \\
 &+ 2 AbCc + 2 aBCc + 2 abCc + 2 ABbC + 2 ABbc + 2 aBbC + \\
 &+ 2 aBbc + 2 AaBC + 2 AaBc + 2 AabC + 2 Aabc + 4 ABbCc + \\
 &+ 4 aBbCc + 4 AaBCc + 4 AabCc + 4 AaBbC + 4 AaBbc \\
 &+ 8 AaBbCc
 \end{aligned}$$

Здесь также мы имеем ряд комбинаций, в которых соединяются между собою ряды развития для признаков A и a , B и b , C и c , Формулы:

$$\begin{aligned}
 &A + 2 Aa + a \\
 &B + 2 Bb + b \\
 &C + 2 Cc + c
 \end{aligned}$$

дают все члены ряда. Константные соединения, которые встречаются в этих последних, соответствуют всем возможным комбинациям между признаками A, B, C, a, b, c ; два из них, ABC и abc подобны обоим родителям.

Кроме того, было проведено много опытов с небольшим числом растений, у которых другие признаки связаны гибридно по два и по три; все дают приблизительно одинаковые результаты. Поэтому не подлежит никакому сомнению, что для всех, подвергнутых опытам признаков, имеет одинаковую силу следующее положение: потомки гибридов, соединяющих в себе несколько существенно различных признаков, представляют из себя членов ряда комбинаций, в котором связаны ряды развития каждой пары различных признаков. Этим в то же время доказывается, что поведение каждой пары различных признаков в гибридном соединении независимо от других различий у обоих основных растений. Если означает n число характерных различий у обоих основных растений, то 3^n есть число членов комбинационного ряда [23], 4^n — число индивидов, принадлежащих ряду, и 2^n — число соединений, которые остаются константными. Так, напр., когда основные виды различны в 4 признаках, ряд содержит $3^4=81$ членов, $4^4=256$ индивидов и $2^4=16$ константных форм; или, что то же, между 256 потомками гибридов существует 81 различных соединений, из которых 16 константны.

Все константные соединения, которые возможны у *Pisum* при комбинации 7 характерных признаков, были действительно получены путем повторного скрещивания. Их число выражалось $2^7=128$. Этим дается фактическое доказательство тому, что константные признаки, которые встречаются у различных форм растительной группы, могут вступить путем повторного искусственного оплодотворения во все соединения, которые возможны по правилам комбинации.

Относительно времени цветения гибридов опыты еще не закончены. Насколько позволяют судить полученные доселе данные, оно стоит почти точно посередине ¹⁷⁾ между временем цветения семенного и пыльцевого растения, и развитие гибридов относительно этого признака происходит таким же образом, как это имеет место для других признаков. Формы, которые будут выбраны для опытов этого рода, должны различаться во времени цветения по меньшей мере на 20 дней; затем необходимо, чтобы семена при посеве были

посажены на одинаковую глубину в землю, чтобы достигнуть одновременного проростания, чтобы затем во время полного цветения принимались в расчет колебания в температуре и вызванные этим частичные ускорения или замедления в расцветании. Ясно, что в этом опыте надо преодолеть различные затруднения, и он требует большого внимания.

Если мы попробуем кратко резюмировать полученные нами результаты, то мы найдем, что те различные признаки, которые легко и определенно устанавливаются в опытных растениях, в гибридном соединении ведут себя совершенно одинаково. Потомки гибридов каждой двух различных признаков становятся наполовину также гибридами, тогда как другая половина становится константной в равных частях с признаками семенного и пыльцевого растения. Если многие различные признаки соединяются путем оплодотворения в один гибрид, то потомки последнего образуют члены одного комбинационного ряда, в котором соединяются ряды развития для каждой пары различных признаков.

Полная согласованность, которую обнаруживают подвергнутые опытам признаки, допускает вполне и с полным правом предположение, что такое же поведение присуще другим признакам, которые выступают у растений менее определенно и поэтому не могут быть взяты в отдельные опыты. Опыт с цветочными осями различной длины дал в общем вполне удовлетворительный результат, хотя установление и расположение форм не может быть проведено с той определенностью, которая необходима для правильных опытов.

Зародышевые клетки гибридов.

Результаты, к которым привели вышеописанные опыты, побудили к дальнейшим исследованиям, которые в случае успеха должны дать объяснение свойств зародышевых и пыльцевых клеток гибридов¹⁸⁾. Важным пунктом у *Pisum* является то обстоятельство, что между потомками гибридов появляются константные формы во всех комбинациях связанных признаков. Насколько охватывает опыт, везде подтверждается, что константные потомки получаются только тогда, когда зародышевые клетки и оплодотворяющая пыльца одинаковы, при чем те и другие снабжены зачатками, способными давать одинаковые индивиды, как это происходит и при нормальном оплодотворении чистых видов. Поэтому мы должны по необходимости при-

нять, что при появлении константных форм у гибридного растения соединяются совершенно одинаковые факторы. Так как различные константные формы производятся одним и тем же растением, и даже одним и тем же цветком этого последнего, то будет последовательно признать, что в завязях гибридов образуется столько различных зародышевых клеток (зародышевых пузырьков) и в пыльниках столько различных пыльцевых клеток, сколько возможно константных комбинаций, и что эти зародышевые и пыльцевые клетки соответствуют по своим внутренним свойствам отдельным формам.

Действительно, теоретическим путем можно показать, что этого предположения совершенно достаточно, чтобы объяснить развитие [25] гибридов в отдельных поколениях, если в то же время допустить, что различные виды зародышевых и пыльцевых клеток у гибридов образуются в среднем в одинаковом числе.

С целью подвергнуть эти предположения экспериментальной проверке были намечены следующие опыты: две формы, константно различные по форме семян и окраске белка, были соединены путем оплодотворения между собою.

Если обозначить различные признаки опять через A , B , a , b , то были взяты:

AB семенное растение,	ab пыльцевое растение,
A круглая форма,	a угловатая форма,
B желтый белок,	b зеленый белок.

Искусственно оплодотворенные семена были высеяны вместе с семенами основных растений, и самые сильные экземпляры были выбраны для взаимного скрещивания.

1. Гибрид был оплодотворен пыльцей от	AB
2. Гибрид " " " "	ab
3. AB " " " "	гибрида
4. ab " " " "	гибрида

В каждом из этих 4 опытов на 3 растениях были оплодотворены все цветы. Если вышеизложенное предположение было правильно, то на гибридах должны были развиваться зародышевые и пыльцевые клетки форм AB , Ab , aB , ab и тогда соединялись:

1. Зародышевые клетки AB , Ab , aB , ab с пыльцевыми клетками AB .

2. Зародышевые клетки AB , Ab , aB , ab с пыльцевыми клетками ab .

3. Зародышевые клетки AB с пыльцевыми клетками AB , Ab , aB , ab .

4. Зародышевые клетки ab с пыльцевыми клетками AB , Ab , aB , ab .

Тогда в каждом таком опыте должны были получаться только следующие формы ¹⁹⁾:

1. AB , ABb , AaB , $AaBb$

2. $AaBb$, Aab , aBb , ab

3. AB , ABb , AaB , $AaBb$

4. $AaBb$, Aab , aBb , ab

[26] Если, далее, отдельные формы зародышевых и пыльцевых клеток у гибрида образуются в среднем в одинаковом числе, то в каждом опыте приведенные четыре соединения должны появляться одинаковое число раз. Однако полного совпадения числовых отношений ожидать нельзя, так как при каждом оплодотворении, даже нормальном, некоторые клетки остаются неразвитыми или повреждаются позднее, и даже многие из хорошо развившихся семян не прорастают после посева. Другим ограничением сделанного предположения является то обстоятельство, что при образовании различных зародышевых и пыльцевых зерен имеет место лишь приближение к равенству чисел, но математической точности в пределах каждого отдельного гибрида здесь ожидать не приходится.

Первый и второй опыты были предприняты с целью испытать свойства гибридных зародышевых клеток, тогда как третий и четвертый опыты должны были решить тот же вопрос для пыльцевых клеток. Как видно из вышеприведенного сопоставления, первый и третий опыты, так же как второй и четвертый, должны дать совершенно одинаковые результаты, и этот результат должен быть частично виден уже на втором году в форме и окраске искусственно оплодотворенных семян. В первом и третьем опытах доминирующие признаки формы и окраски A и B появляются в каждом соединении, и притом частью константно, частью в гибридном сочетании с рецессивными признаками a и b ; вследствие этого они должны накладывать свой отпечаток на все семена. Поэтому, если наше предположение правильно, все семена должны были бы быть круглыми и желтыми. Во втором и третьем опыте, наоборот, одно соединение было гибридным по форме и окраске, поэтому семена должны быть круглыми и желтыми; другое—гибридно по форме и константно в рецессивном признаке окраски, поэтому семена круглые и зеленые;

третье—константно в рецессивном признаке формы и гибридно в окраске, поэтому семена угловатые и желтые; четвертое—константно в обоих рецессивных признаках, поэтому семена угловатые и зеленые. Следовательно, в обоих указанных опытах можно было ожидать четыре рода семян, а именно, круглые желтые, круглые зеленые, угловатые желтые, угловатые зеленые.

Результаты сбора полностью соответствовали поставленным требованиям.

Было получено:

[27]	В 1 опыте	98	исключительно	круглых	желтых	семян.	
	„ 3	„ 94	„	„	„	„	
	„ 2	„ 31	круглое	желтое,	26	круглых	зеленых,
		„ 27	угловатых	желтых,	26	угловатых	зеленых
							семян.
	„ 4	„ 24	круглых	желтых,	25	круглых	зеленых,
			22	угловатых	желтых,	27	угловатых
							зеленых
							семян.

При столь благоприятном результате нельзя было сомневаться, что ближайшее поколение принесет окончательное разрешение. Из высеянных семян в следующем году дошли до плодоношения в первом опыте 90, в третьем 87 растений; из них дали при опытах

1-м	3-м		
20 раст.	25 раст.	круглые желтые семена	<i>AB</i>
23 „	19 „	круглые желтые и зеленые семена	<i>ABb</i>
25 „	22 „	круглые и угловатые желтые семена	<i>AaB</i>
22 „	21 „	круглые и угловатые, желтые и зеленые семена	<i>AaBb</i>

Во втором и четвертом опыте круглые и желтые семена дали растения с круглыми и угловатыми, желтыми и зелеными семенами. *AaBb*

От круглых зеленых семян были получены растения с круглыми и угловатыми зелеными семенами. *Aab*

Угловатые желтые семена дали растения с угловатыми и зелеными семенами. *aBb*

Из угловатых зеленых семян были выращены растения, которые дали опять только угловатые зеленые семена. *ab*

То обстоятельство, что в этих двух опытах также не проросли некоторые семена, не могло изменить чисел, добытых в предшество-

вавшем году, ибо каждый сорт семян дал растения, сходные между собою в отношении семян и отличные от других. Так:

	во 2 опыте		в 4 опыте	
получились	от 31 раст.		от 24 раст.	семена формы $AaBb$
"	" 26 "	"	" 25 "	" " " Aab
"	" 27 "	"	" 22 "	" " " aBb
"	" 26 "	"	" 27 "	" " " ab

Таким образом, во всех опытах появились все требуемые при сделанном допущении формы, и приблизительно в равном числе.

[28] Для дальнейшего испытания были взяты признаки окраски цветка и длины оси, при этом выбор был сделан так, что в третьем опытном году каждый признак должен был выступить у половины всех растений, если вышеупомянутое предположение правильно. A , B , a , b служат опять для обозначения различных признаков.

A —цветы лилово-красные,
 B —оси длинные,

a —цветы белые
 b —оси короткие.

Форма Ab была оплодотворена ab , при чем получился гибрид Aab . Затем aB было оплодотворено также ab , отсюда гибрид aBb . Во втором году для дальнейшего оплодотворения гибрид Aab был взят, как семенное растение, другой гибрид aBb , как пыльцевое растение.

Семенное растение Aab ,
 возможные зародышевые
 клетки Ab , ab .

пыльцевое растение aBb
 пыльцевые клетки aB , ab ,

Из оплодотворения между возможными зародышевыми и пыльцевыми клетками должны получиться четыре соединения, именно:

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

Отсюда видно, что по вышеизложенному предположению в третьем опытном году из всех растений:

половина должна была иметь лилово-красные цветы (Aa)	Члены: 1,3
половина—белые цветы (a)	" : 2,4
" —длинную ось (Bb).	" : 1,2
" —короткую ось (b)	" : 3,4

Из 45 оплодотворений второго года получилось 187 семян, из которых в третьем году достигли цветения 166 растений. Отдельные члены отсюда появились в следующем числе:

Член:	окраска цветка:	ось:	
1	лилово-красная	длинная . . .	47 раз
2	белая	длинная . . .	40 „
3	лилово-красная	короткая. . .	33 „
4	белая	короткая. . .	41 „

следовательно,

лилово-красная окраска цветов (Aa)	появилась у	85 растений
белая „ (a)	„ „	81 „
длинная ось „ „ (Bb)	„ „	87 „
короткая „ „ (b)	„ „	79 „

[29] Итак, сделанное предположение достаточно подтверждается и в этом опыте.

Для признаков формы стручков, окраски стручков и положения цветов были также поставлены небольшие опыты, которые дали совершенно согласные результаты. Все комбинации, которые были возможны при соединении различных признаков появились в точности и приблизительно в равном числе.

В результате экспериментальным путем подтвердилось предположение, что гибриды гороха образуют зародышевые и пыльцевые клетки, которые по своим свойствам соответствуют в равных количествах всем константным формам, получающимся из комбинаций соединенных при оплодотворении признаков.

Различие форм среди потомков гибридов, а также и численные отношения, в которых эти последние наблюдаются, находят себе достаточное объяснение в только что изложенном положении. Самым простым случаем является ряд двух различных признаков. Этот ряд обозначается, как известно, выражением $A + 2Aa + a$, при чем A и a означают формы с константно различными признаками, и Aa —гибридную форму, обоих. Он содержит под тремя различными членами четыре индивида. При образовании этих последних пыльцевые и зародышевые клетки формы A и a вступают в соединение приблизительно в равных долях, поэтому каждая форма

образуется дважды из четырех индивидов. Следовательно, в оплодотворении участвуют:

$$\begin{array}{l} \text{пыльцевые клетки} \quad A + A + a + a \\ \text{зародышевые клетки} \quad A + A + a + a \end{array}$$

Случай решает, какой из двух видов пыльцы соединится с каждой отдельной зародышевой клеткой. По теории вероятности, в среднем каждая форма пыльцы A и a соединяется одинаковое число раз с каждой формой зародышевой клетки A и a ; поэтому одна из двух пыльцевых клеток A встречается при оплодотворении с зародышевой клеткой A , другая—с зародышевой клеткой a ; таким же образом одна пыльцевая клетка a соединяется с зародышевой клеткой A , другая с a .

$$\begin{array}{l} [30] \text{ Пыльцевые клетки} \quad A \quad A \quad a \quad a \\ \quad \quad \quad \quad \quad \downarrow \quad \quad \times \quad \quad \downarrow \\ \text{Зародышевые клетки} \quad A \quad A \quad a \quad a \end{array}$$

Результаты этих оплодотворений можно сделать показательными, обозначая связанные зародышевые и пыльцевые клетки в форме дроби, при чем пыльцевые клетки помещаются над чертой, а зародышевые клетки под ней. В данном случае получается:

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

У первого и четвертого члена зародышевые и пыльцевые клетки одинаковы, поэтому продукты их соединения константны, а именно A и a ; у второго и третьего, наоборот, происходит вновь соединение обоих различных основных признаков, поэтому выходящие из этого оплодотворения формы совершенно тождественны с гибридом, от которого они произошли. Следовательно происходит повторная гибридизация. Этим объясняется то замечательное явление, что гибриды могут производить наряду с обоими основными формами также потомков, подобных себе; $\frac{A}{a}$ и $\frac{a}{A}$ дают оба одинаковое соединение Aa , потому что для успеха оплодотворения, как было показано раньше, нет никакой разницы, какой из двух признаков принадлежит пыльцевой и какой—зародышевой клетке ²⁰). Поэтому

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

Такой характер принимает в среднем ход распределения форм при самооплодотворении гибридов, если в них соединяются два различных признака.

Но в отдельных цветах и у отдельных растений могут происходить значительные отклонения в относительном количестве производимых ими отдельных форм ряда. Несмотря на то, что количества, в которых встречаются оба рода зародышевых клеток в завязи, являются равными только в среднем, вполне предоставляется случаю, какой из двух видов пыльцы произведет опыление каждой отдельной зародышевой клетки [31]. Поэтому отдельные цифры непременно подвергаются колебаниям, и возможны даже крайние случаи, которые приводились раньше в опытах над формой семян и окраской белка. Настоящие числовые отношения могут быть даны только средними величинами, полученными из суммы возможно большего числа отдельных случаев; чем больше их число, тем вернее устраняются случайности.

Ряды гибридов, в которых соединяются два различных признака, содержат 9 различных форм между 16 индивидами, именно:

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

Между признаками основных растений A, a и B, b возможны 4 комбинации; поэтому и гибрид дает четыре соответствующие формы зародышевых и пыльцевых клеток: AB, Ab, aB, ab , и каждая из них вступает в среднем 4 раза в оплодотворение, если в ряду содержится 16 индивидов. Поэтому в оплодотворении принимают участие:

Пыльцевые клетки:

$$AB + AB + AB + AB + Ab + Ab + Ab + Ab + aB + aB + aB + aB + ab + ab + ab + ab$$

Зародышевые клетки:

$$AB + AB + AB + AB + Ab + Ab + Ab + Ab + aB + aB + aB + aB + ab + ab + ab + ab$$

При среднем течении оплодотворения каждая форма пыльцы соединяется одинаково часто с каждой формой зародышевой клетки, поэтому каждая из 4 пыльцевых клеток AB соединяется по одному разу с каждым из видов зародышевых клеток AB, Ab, aB, ab .

Совершенно так же происходит соединение остальных пыльцевых клеток форм Ab , aA , ab со всеми другими зародышевыми клетками. Отсюда получается:

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

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

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

[32] Совершенно таким же образом объясняется ряд размножения гибридов, когда в них соединяются три рода различных признаков. Гибрид образует 8 различных форм зародышевых и пыльцевых клеток: ABC , ABc , AbC , Abc , aBC , aBc , abC , abc и каждая пыльцевая форма соединяется опять в среднем один раз с каждой формой зародышевой клетки.

Закон комбинации различных признаков, по которому происходит развитие гибридов, находит себе основание и объяснение в доказанном положении, что гибриды дают зародышевые и пыльцевые клетки, соответствующие поровну всем константным формам, которые получаются из комбинирования признаков, соединенных путем оплодотворения.

Опыты над гибридами других видов растений.

Задачей дальнейших опытов было определить, приложим ли и к другим растениям закон, найденный для гороха. С этой целью в последнее время были поставлены многочисленные опыты. Закончены два небольших опыта с видами *Phaseolus*, которые заслуживают здесь упоминания.

Опыты с *Phaseolus vulgaris* и *Phaseolus nanus* L. дали вполне согласные результаты. *Ph. nanus* имеет, наряду с карликовыми осями, зеленые просто выпуклые стручки; *Ph. vulgaris*, наоборот,— оси длиной 10—12' и желтые стручки, перешнурованные ко времени созревания. Числовые отношения, в которых появлялись различные формы в отдельных поколениях, были такими же, как и у *Pisum*. Точно так же развитие константных соединений следовало

закону простого комбинирования признаков, как это происходит у *Pisum*. В самом деле, было получено следующее:

Константное соединение	Ось	Окраска незрелого стручка	Форма зрелого стручка
1	длинная	зеленая	выпуклая
2	”	”	перешнурованная
3	”	желтая	выпуклая
4	”	”	перешнурованная
5	короткая	зеленая	выпуклая
6	”	”	перешнурованная
7	”	желтая	выпуклая
8	”	”	перешнурованная

[33] Зеленая окраска стручка, выпуклая форма стручка и длинная ось были, как и у *Pisum*, доминирующими признаками ²¹⁾.

Другой опыт с двумя очень различными видами *Phaseolus* имел только частичный успех. Семенным растением служил *Phaseolus nanus* L., константный вид с белыми цветами в коротких кистях и маленькими белыми семенами в прямых, выпуклых и гладких стручках; пыльцевым растением был *Ph. multiflorus* W. с высоковьющимся стеблем, пурпурно-красными цветами в очень длинных кистях, с опущенными серповидно искривленными стручками и большими семенами с черными пятнами на кроваво-красном поле.

Гибрид очень походил на пыльцевое растение, только цветы были менее интенсивно окрашены ²²⁾. Плодовитость их была очень ограничена: от 17 растений, которые дали вместе многие сотни цветов, было снято в общем только 49 семян. Они были средней величины и имели рисунок, одинаковый с *Ph. multiflorus*; основная окраска также не отличалась ничем существенным.

В следующем году от них было получено 44 растения, из которых только 31 достигли цветения. Признаки от *Ph. nanus*, которые в гибриде были все латентны, появились опять в различных комбинациях; отношение их к доминирующим вследствие незначительного числа опытных растений было колеблющимся; для некоторых признаков, как для оси и для формы стручка, отношение было почти такое, как у *Pisum*, 1:3.

Как ни мал успех этого опыта для установления числовых отношений, в которых появляются различные формы, но, с другой стороны, этот опыт представляет собою случай замечательного изменения окраски цветов и семян у гибридов. У *Pisum*, как известно, признаки окраски цветов и семян появляются неизмен-

ными в первом и втором поколении, и потомки гибридов несут исключительно или тот или другой из двух основных признаков. Совсем по другому обстоит дело в настоящем опыте. Белая окраска цветов и семян *Pn. napus* появилась уже в первом поколении, правда, лишь на одном плодовитом экземпляре, у остальных же 30 растений окраска цветов представляла различные [34] переходы от пурпурно-красного до бледно-фиолетового ²³).

Окраска семенной кожуры была не менее разнообразна, чем у цветов. Ни одно растение нельзя было считать вполне плодовитым: некоторые растения совсем не завязывают плодов, у других плоды развиваются только из последних цветов и не достигают созревания, только с 15 растений были собраны хорошо развившиеся семена. Наибольшую склонность к бесплодию обнаруживали формы с преобладающими красными цветами, из них 16 растений дали только 4 зрелых семени. У трех из них был одинаковый с *Pn. multiflorus* рисунок семян, однако с более или менее бледным основным фоном, четвертое растение дало только одно семя с однообразно коричневой окраской. Формы с преобладающей лиловой окраской цветов имели темно-коричневые, черно-коричневые и совсем черные семена.

Опыт был проведен еще через два поколения при таких же неблагоприятных обстоятельствах, так как даже потомки плодови-тых растений были частью менее плодови-ты, частью совсем бесплодны. Других окрасок семян и цветов, кроме вышеописанных, больше не появлялось. Формы, которые в первом поколении получали один или несколько рецессивных признаков, оставались по отношению к этим признакам константными. Некоторые из тех растений, которые имели лиловые цветы и коричневые или черные семена, в следующих поколениях тоже не изменили больше окраски цветов и семян, однако большинство из них дало на-ряду с совершенно одинаковыми потомками такие, которые получили белые цветы и так же окрашенную кожуру семян. Растения с красными цветами оставались мало плодови-тыми, так что о их дальнейшем развитии нельзя сказать ничего определенного.

Несмотря на многочисленные помехи, с которыми приходилось бороться при наблюдении, все-же из этого опыта ясно, что развитие гибридов по отношению к тем признакам, которые касаются формы растения, следует тем же законам, как и у *Pisum*. Относительно признаков окраски затруднительно найти достаточную согласованность. Кроме того, что из соединения белой и пурпурно-

красной окраски получается целый ряд оттенков, от пурпурного до бледно-лилового и белого, бросается в глаза еще то обстоятельство, что между 31 цветущими растениями [35] только одно получило рецессивный признак белой окраски, тогда как у *Pisum* он появляется в среднем у каждого четвертого растения.

Но также и эти загадочные явления можно было бы правдоподобно объяснить законами, установленными на *Pisum*, если предположить, что окраска цветов и семян *Ph. multiflorus* состоит из двух или нескольких совершенно самостоятельных признаков, которые отдельно ведут себя совершенно так же, как любой другой константный признак у растения. Если окраска цветов A составлена из самостоятельных признаков $A_1 + A_2 + \dots$, которые вызывают общее впечатление пурпурно-красной окраски, то при оплодотворении формы с другим признаком белой окраски a должны образовываться гибридные соединения $A_1a + A_2a + \dots$; то же самое происходит с соответствующей окраской семенной кожуры. При вышеупомянутом предположении каждое из этих гибридных соединений окраски самостоятельно и развивается поэтому совершенно независимо от остальных. Отсюда легко видеть, что из комбинации отдельных рядов может получиться полный ряд окрасок. Если напр. $A = A_1 + A_2$, то гибриды A_1a и A_2a соответствуют рядам

$$\begin{array}{l} A_1 + 2 A_1a + a \\ A_2 + 2 A_2a + a \end{array}$$

Члены этих рядов могут войти в 9 различных соединений, и каждое из них представляет обозначение собой окраски:

1 A_1A_2	2 A_1aA_2	2 A_2a
2 A_1A_2a	4 A_1aA_2a	2 A_2aa
1 A_1a	2 A_1aa	1 aa

Числа отдельных соединений показывают, сколько растений с соответственной окраской принадлежит данному ряду. Так как сумма этого последнего равняется 16, то все окраски в среднем распределяются между всеми 16 растениями, однако, как показывает сам ряд, в неодинаковых отношениях.

Если развитие окраски происходит действительно таким образом, то может найти себе объяснение и тот вышеприведенный случай, когда белая окраска цветов и стручков встретилась среди 31 [36] растений первого поколения только один раз. Эта окраска содержится в ряду только однажды, и поэтому может развиваться в

среднем по одному разу на каждые 16, а при трех признаках окраски даже на каждые 64 растения ²⁴).

Однако, не следует забывать, что приведенное здесь объяснение основывается на одном лишь предположении, которое ничего не имеет больше за собой, как очень недостаточный результат вышеизложенного опыта. Но если бы проследить развитие окраски гибридов в таких опытах дальше, то эта была бы многообещающая работа, так как, вероятно, мы могли бы научиться понимать таким путем необычайное разнообразие окраски наших декоративных цветов.

До сих пор едва ли достоверно известно больше того, что окраска цветов у большинства декоративных растений необычайно изменчивый признак. Часто высказывалось мнение, что устойчивость видов сильно потрясается или совсем разрушается культурой, и все очень склонны представлять развитие культурных форм неправильным и случайным; при этом обычно указывается на окраску декоративных растений, как на пример непостоянства. Однако, никогда не углублялись в вопрос, почему одно перемещение в садовую землю производит такую сильную и продолжительную революцию в растительном организме. Никто не станет утверждать, что развитие на воле управляется другими законами, чем на садовой грядке. Как здесь, так и там могут появиться характерные изменения, если для данного вида изменяются жизненные условия, и этот вид обладает способностью приспособляться к новым обстоятельствам. Охотно признавая, что культура благоприятствует возникновению новых разновидностей, и человек вызывает такие изменения, которые не проявились бы на свободе, мы тем не менее не можем считать, что склонность к образованию разновидностей так увеличивается, что виды теряют всякую самостоятельность, а их потомки расходятся в бесконечные ряды высокоизменчивых форм. Если бы изменение в условиях произрастания было единственной причиной изменчивости, то можно было бы ожидать, что те культурные растения, которые в течение столетий возделываются при одинаковых условиях, стали бы константными. Но известно, что этого не происходит, так как именно между ними мы находим не только самые разнообразные, но также и самые изменчивые формы [37]. Только бобовые, как *Pisum* и *Phaseolus*, половые органы которых закрыты лодочкой, представляют замечательное исключение. В течение больше чем тысячелетней культуры при разнообразных условиях возникли многочисленные разновидности и среди них, но в одинаковых условиях

существования они удерживают такую же самостоятельность, которая проявляется у дико растущих видов. Более чем вероятно, что в изменчивости культурных растений действует какой-то фактор, которому до сих пор придавали мало значения. Исследования показывают, что наши культурные растения за немногими исключениями являются членами различных гибридных рядов, планомерное развитие которых изменяется и замедляется частыми взаимными скрещиваниями. Нельзя не обратить внимания на то, что культурные растения большей частью выращиваются рядом, и этим предоставляется благоприятная возможность для взаимного оплодотворения между разновидностями и даже видами. Вероятность такого взгляда поддерживается тем фактом, что среди множества изменчивых форм всегда находятся некоторые остающиеся в том или ином признаке константными, если только тщательно охранять их от всякого чужого влияния. Эти формы размножаются точно так же, как определенные члены сложных гибридных рядов. Даже по отношению к самому чувствительному из всех признаков, к окраске, при внимательном наблюдении не ускользнет, что у отдельных форм склонность к изменчивости проявляется в очень различной степени. Между растениями, которые происходят в результате одного и того же произвольного оплодотворения, часто встречаются такие, потомки которых далеко отстоят друг от друга по качеству и распределению окраски, тогда как другие дают мало уклоняющиеся формы, и среди множества растений встречаются такие, которые переносят свою окраску цветов неизменной на потомков. Культурные виды *Dianthus* дают поучительное доказательство. Цветущий белыми цветами экземпляр *Dianthus Caryophyllus*, который сам произошел от разновидности с белыми цветами, был перенесен во время цветения в оранжерею; полученные от него многочисленные семена дали совершенно одинаковую белую окраску цветов [38]. Такой же результат был получен от красного, немного отливающего лиловым, подвида и от белого с красными полосами. Наоборот, многие другие подвиды, также охраняемые от перекрестного оплодотворения, дали более или менее различно окрашенных и разрисованных потомков.

Кто просматривает окраски, которые появляются у декоративных растений из одного и того же оплодотворения, не без труда приходит к убеждению, что и здесь развитие подчиняется также определенному закону, выражающемуся, повидимому, в комбинировании многих самостоятельных признаков окраски.

Заключительные замечания.

Небезинтересно сравнить наблюдения, сделанные у *Pisum*, с результатами, к которым пришли в своих исследованиях два авторитета в этой области, Кёльрейтер и Гэртнер. По их согласному представлению, гибриды по своим внешним проявлениям или держатся средней формы между обоими основными видами, или же они подходят ближе к типу того (или другого из них, иногда едва отличаясь от него. Из их семян, если происходит опыление собственной пылью, обыкновенно выходят различные формы, отклоняющиеся от нормального типа. Как правило, большинство индивидов из такого оплодотворения удерживают форму гибрида, тогда как другие немногие растения больше похожи на семенное растение, и один-два индивида близко подходят к пыльцевому растению. Однако, это не относится ко всем гибридам без исключения. В некоторых случаях потомки стоят ближе то к одному, то к другому основному растению, или все они склоняются больше в одну какую-нибудь сторону; но у некоторых растений они остаются совершенно подобными гибридам и размножаются дальше, не изменяясь. Гибриды разновидностей ведут себя как гибриды видов, только обладают еще большей изменчивостью формы и еще большей склонностью возвращаться к основным формам ²⁵).

Что касается формы гибридов и их обычного развития, то нельзя [39] не заметить согласованности с наблюдениями, сделанными над *Pisum*. Иначе обстоит дело с упомянутыми исключительными случаями. Гэртнер признает сам, что точное определение, на какой из двух основных видов больше похожа данная форма, встречает большие затруднения, так как здесь надо отнести многое на счет субъективного впечатления наблюдателя. Затем здесь следует принять во внимание еще одно обстоятельство, а именно, что несмотря на тщательное наблюдение и различение, результаты были колеблющиеся и неточные. Большею частью для опытов служили растения, которые считались настоящими видами и отличались многими признаками. Наряду с резко выступающими признаками там, где приходилось считаться с большим или меньшим общим сходством, нужно было обращать внимание и на такие признаки, которые трудно определить словами, но которых тем не менее достаточно, чтобы придать другой вид растению, как это известно каждому

знаток растений. Если признать, что развитие гибридов следует закону, установленному для *Pisum*, то ряд в каждом отдельном опыте должен охватить очень много форм, так как число членов, как известно, увеличивается в третьей степени по отношению к числу различных признаков. При относительно незначительном числе опытных растений, результат должен быть только приблизительно правильным и в отдельных случаях может значительно отклоняться. Если, напр., два основных вида различаются 7-ью признаками и из семян их гибридов выращено от 100 до 200 растений для установления степени родства потомства, то нам ясно, как шатко будет суждение на основании такого материала, так как для 7 различных признаков ряд в 16.384 индивида содержит 2.187 различных форм. Может выступить на первый план то то, то другое средство в зависимости от того, какая форма попадет случайно в руки наблюдателя в большем количестве.

Далее, если между отличительными признаками встречаются доминирующие, которые переходят к гибриду совершенно или почти совершенно неизменными, то среди членов ряда будет выступать на первый план тот из обоих основных видов, который имеет большее число доминирующих признаков. В опыте с *Pisum*, приведенном раньше для трех различных признаков, доминирующие признаки принадлежали все семенному растению, и хотя по своему внутреннему составу члены ряда склонялись равномерно к обоим основным растениям [40], все же тип семенного растения получил в этом опыте такой значительный перевес, что между каждыми 64 растениями первого поколения 54 были совершенно одинаковы с семенным растением, или отличались от него только одним признаком. Отсюда видно, как рискованно при некоторых обстоятельствах по внешнему виду гибридов судить о их внутреннем родстве.

Гэртнер упоминает, что в тех случаях, когда развитие идет правильно, среди потомков гибридов получаются не сами основные виды, но только немногие особи, близко стоящие к ним. При недостаточно обширном потомстве ничего другого нельзя было и ожидать. Напр., для семи различных признаков среди 16.000 потомков гибридов обе родительские формы встречаются только по одному разу. Поэтому их и трудно встретить между небольшим числом опытных растений; однако, с некоторой вероятностью можно рассчитывать на появление таких отдельных форм, которые стоят близко к основным видам в ряду развития.

Существенное отличие мы встречаем у тех гибридов которые остаются константными в потомстве и размножаются, как чистые виды. По Гэртнеру, сюда принадлежат чрезвычайно плодовые гибриды: *Aquilegia atropurpurea-canadensis*, *Lavatera pseudolbia - thuringiaca*, *Ficum urbano-rivale* и некоторые гибриды *Dianthus*; по Вихура — гибриды разных видов ив. Для истории развития растений это обстоятельство имеет особое значение, так как константные гибриды получают значение новых видов²⁶). За правильность этого обстоятельства ручается имя превосходного наблюдателя и оно не может подвергаться сомнению. Гэртнер имел случай проследить *Dianthus Armeria-deltoides* до 10 поколения, так как это растение размножалось в саду само совершенно правильно.

У *Pisum* опытами было доказано, что гибриды образуют различного рода зародышевые и пыльцевые клетки, и что в этом лежит причина изменчивости потомков. И для других гибридов, потомки которых ведут себя так же, мы должны [предположить такую же причину; для тех же, которые остаются константными, можем сделать предположение, что их половые клетки однообразны и сходны с основной клеткой гибрида. Согласно [41] воззрению известных физиологов, у явнотрачных зародышевая и пыльцевая клетки соединяются при размножении в одну клетку*), которая развивается в самостоятельный организм путем восприятия веществ и образования новых клеток. Это развитие следует постоянному закону, который основывается на материальном составе и расположении элементов, достигших в клетке жизнеспособного соединения. Если половые клетки одинаковы и подобны основной клетке материнского растения, тогда развитие нового индивида определяется теми же законами, которым подчиняется материнское растение. Если удастся

*) У *Pisum* вне всякого сомнения установлено, что при образовании нового зародыша должно произойти полное соединение элементов обеих половых клеток. Как же можно было бы иначе объяснить, что среди потомков гибридов снова встречаются обе основные формы в одинаковом числе и притом со всеми их особенностями? Если бы влияние зародышевого мешка на пыльцевую клетку было только внешним, если бы ему принадлежала только роль кормилицы, тогда результатом каждого искусственного оплодотворения было бы то, что развившийся гибрид был бы похож исключительно на пыльцевое растение, или стоял бы близко к нему. Но это никоим образом не подтверждается опытами, произведенными до сих пор. Основательным доказательством в пользу полного соединения содержимого обеих клеток является подтвержденный со всех сторон опыт, что для гибридного вида безразлично, какая из основных форм была семенным и какая пыльцевым растением.

соединить зародышевую клетку с неодинаковой пыльцевой клеткой, то мы должны признать, что между теми элементами обеих клеток, которые обслуживают взаимные различия, происходит некоторое выравнивание. Образующаяся из них некоторая средняя клетка является основой для гибридного организма, развитие которого следует другому закону, чем у каждого из обоих основных видов. Если признать выравнивание полным в том смысле, что гибридный зародыш образуется из одинаковых клеток, в которых различия совершенно и прочно сглаживаются, то надо признать дальнейшее следствие, что гибрид должен остаться в своих потомках константным, как каждый другой самостоятельный вид растения. Половые клетки, которые образуются в завязях и пыльниках гибрида, одинаковы и вполне сходны с основной клеткой—посредницей.

[42] Относительно тех гибридов, потомки которых изменчивы, можно, повидимому, признать, что между различными элементами зародышевой и пыльцевой клеток происходит соединение лишь в той мере, в какой это необходимо для образования одной клетки, как основания для гибрида; но выравнивание противоположных элементов здесь только преходящее и не распространяется за пределы жизни гибридного растения. Так как во время всего периода вегетации нельзя уловить во внешнем виде никаких изменений, то мы должны заключить, что различным между собою элементам удается выйти из вынужденного соединения только при развитии половых клеток. При образовании этих клеток все наличные элементы распределяются в совершенно свободных и равномерных группировках, и лишь отличительные видовые элементы при этом взаимно исключают друг друга. Таким путем возможно возникновение столько зародышевых и пыльцевых клеток, сколько различных комбинаций дают образовательные элементы ²⁷).

Сделанная здесь попытка свести существенное различие в развитии гибридов на постоянное или преходящее соединение различных клеточных элементов, имеет значение только гипотезы, в которой еще многое остается открытым из-за недостатка достоверных данных. Некоторую достоверность высказанному предположению придает доказательство, приведенное для *Pisum*, что отношение каждых двух различных признаков в гибридном соединении независимо от других различий между двумя основными растениями, и затем, что гибриды производят столько зародышевых и пыльцевых клеток, сколько возможно константных комбинацион-

ных форм. Различные признаки двух растений могут зависеть в конце концов лишь от различий в свойствах и группировке элементов, которые находятся в жизненном взаимодействии в основных клетках этих растений.

Правильность положений установленных для *Pisum*, сама еще нуждается, однако, в подтверждении, и поэтому желательно повторение, по крайней мере, наиболее важных опытов, напр., относительно свойства гибридных половых клеток. От одного наблюдателя легко может ускользнуть какая-нибудь особенность, которая покажется сначала незначительной, а потом может так возрасти, что ею нельзя будет пренебрегать при установлении общего результата. [43] Точно также только опыт может решить, одинаково ли ведут себя изменяющиеся гибриды других видов растений; мы имеем, однако, право предположить, что в главных пунктах нет принципиального различия, так как единство плана развития органической жизни стоит вне сомнения.

В заключении следует особо отметить опыты, произведенные Кёльрейтером, Гэртнером и др. над превращением одного вида в другой путем искусственного оплодотворения. Этим опытам приписывалось особенное значение, и Гэртнер относит их к „самым трудным в получении гибридов“.

Если вид *A* должен быть превращен в другой вид *B*, то оба соединяются путем оплодотворения, и полученные гибриды еще раз оплодотворяются пылью *B*, затем из разнообразных потомков выбирается та форма, которая стоит ближе к *B*, и вновь оплодотворяется этой последней и так далее, пока не получится форма, одинаковая с *B*, которая и остается в своем потомстве константной. Таким образом вид *A* превращается в другой вид *B*. Гэртнер один произвел 30 таких опытов с растениями из родов: *Aquilegia*, *Dianthus*, *Feum*, *Lavatera*, *Lychnis*, *Malva*, *Nicotiana* и *Oenothera*. Продолжительность превращения неодинакова для разных видов. Тогда как для некоторых достаточно трехкратного оплодотворения, у других оно должно быть повторено 5—6 раз; но и у одних и тех же видов наблюдались колебания в различных опытах. Гэртнер приписывает это различие тому обстоятельству, „что сила, с которой определенный вид при воспроизведении влияет на изменение и превращение материнского типа у различных растений, крайне различна, и, следовательно, должны быть очень различны как периоды, в которые один вид превращается в другой, так и число поколений, нужных для этого, и превращение у одних видов происходит через

многие, у других через небольшое число поколений“. Дальше тот же наблюдатель замечает, „что и у продуктов превращения все зависит от того, какой тип и какой индивидуум будет выбран для дальнейшего превращения“.

[44] Если бы можно было предположить, что в этих опытах развитие форм происходит таким же образом, как у *Pisum*, тогда для всего процесса превращения можно найти довольно простое объяснение. Гибрид образует столько зародышевых клеток, сколько комбинаций допускают соединяющиеся в нем признаки, и одна из них всегда одинакова с оплодотворяющими пыльцевыми клетками. Поэтому во всех таких опытах всегда возможно, что уже из второго оплодотворения получается константная форма, которая подобна пыльцевому растению. Но получится ли действительно эта последняя, зависит в каждом отдельном случае от числа опытных растений, а также от числа различных признаков, которые соединяются путем оплодотворения. Предположим, напр., что растения, предназначенные для опыта, были различны в трех признаках, и вид *ABC* должен превратиться в другой *abc* повторным оплодотворением пылью этого последнего типа. Гибрид, полученный из первого опыления, образует 8 различных видов зародышевых клеток, а именно:

$$ABC, ABc, AbC, aBC, Abc, aBc, abC, abc$$

Они соединяются во второй опытный год еще раз с пыльцевой *abc*, и получается ряд:

$$AaBbCc + AaBbc + AabCc + aBbCc + Aabc + aBbc + \\ + abCc + abc$$

Так как форма *abc* в 8-членном ряду встречается один раз, то мало вероятно, что она могла бы отсутствовать даже в том случае, если растения выращивались в незначительном числе; превращение заканчивалось бы при этом уже после двукратного опыления.

Если бы превращение случайно не получалось, то надо было бы повторить скрещивание с одним из родственных соединений *Aabc*, *aBbc*, *abCc*. Ясно, что такой опыт должен длиться тем дольше, чем меньше число опытных растений и чем больше число различных признаков в обоих основных видах; таким образом у этих видов легко может произойти запаздывание на одно и даже два поколения. Превращение далеко отстоящих видов может закончиться только на 5 или 6 году, так как число различных зародышевых клеток, которые образуются у гибрида, увеличивается

с каждым лишним отличительным признаком пропорционально второй степени.

[45] Гэртнер путем повторных опытов нашел, что продолжительность взаимного превращения различных для некоторых видов различна, т.-е., что часто вид *A* превращается в другой *B* на одно поколение раньше, чем вид *B* в вид *A*. Отсюда он выводит заключение, что воззрение Кёльрейтера, по которому „оба естества у гибридов удерживают полнейшее равновесие“ не совсем основательно. Однако возможно, что Кёльрейтер не заслуживает этого упрека; что скорее Гэртнер проглядел один важный момент, на который он сам обращает внимание в другом месте, а именно, что „это зависит от того, какой индивидуум был выбран для дальнейшего превращения“. Опыты, которые были поставлены в этом направлении с видами *Pisum*, доказывают, что при выборе индивидов, пригодных для целей дальнейшего оплодотворения, может составить большую разницу, какой именно из двух видов превращается в другой. Оба опытных растения отличались 5 признаками, при чем вид *A* имел все доминирующие, вид *B*—все рецессивные признаки. Для взаимного превращения *A* оплодотворялось пыльцой *B*, и обратно *B* пыльцой *A*, затем то же повторялось для обоих гибридов в следующем году. В третьем году при первом опыте $\frac{B}{A}$ имелось на-лицо 87 растений в 32 возможных теоретически формах для выбора индивидов к дальнейшему оплодотворению; при втором опыте $\frac{B}{A}$ было получено 73 растения, которые по своему внешнему виду вполне согласовались с пыльцевым растением. Однако их внутренние свойства были так же разнообразны, как формы в первом опыте. Рассчитанный выбор мог быть сделан только в первом опыте, во втором же те или иные растения могли быть выделены чисто случайно. Из последних только часть цветов была оплодотворена пыльцею *A*, другие предоставлены самооплодотворению. Из каждых пяти растений, выделенных в обоих опытах для оплодотворения, оказались сходными с пыльцевым растением, как показал сбор ближайшего года:

[46] В первом опыте:	Во втором опыте:	во всех признаках	
2 растения	—		
3 „	—	„ 4	„
—	2 растения	„ 3	„
—	2 „	„ 2	„
—	1 „	„ 1	„

Для первого опыта таким образом превращение было закончено, для второго, который дальше не продолжался, необходимо было бы сделать вторичное оплодотворение.

Если и не часто бывает такой случай, когда все доминирующие признаки принадлежат исключительно тому или другому основному растению, то все-таки всегда остается различие в том, которое из двух растений имеет их большее число. Если большинство доминирующих признаков принадлежит пыльцевому растению, тогда выбор форм для дальнейшего оплодотворения менее надежен, чем в обратном случае; а это ведет к замедлению во времени превращения, так как опыт можно будет считать законченным только тогда, когда получится форма, не только похожая на пыльцевое растение, но также остающаяся константной в потомстве, как и это последнее.

Успех опытов с превращениями заставил Гэртнера высказаться против мнения тех естествоиспытателей, которые оспаривают постоянство видов растений и признают постоянное новообразование растительных форм. Он видит в окончательном превращении одного вида в другой неоспоримое доказательство, что виду положены твердые границы, через которые он не может перейти. Если за этим взглядом нельзя признать безусловного значения, то, с другой стороны, в опытах, поставленных Гэртнером, находится достойное внимания подтверждение высказанного выше предположения об изменчивости культурных растений.

[47] Между опытными видами были культурные растения, как *Aquilegia atropurpurea* и *canadensis*, *Dianthus caryophyllus*, *chinesis* и *japonicus*, *Nicotiana rustica* и *paniculata*, и они также не потеряли ничего в своей самостоятельности после 4-х и 5-тикратного гибридного оплодотворения.

О НЕКОТОРЫХ ГИБРИДАХ *NIERACIUM*, ПОЛУЧЕННЫХ ИСКУССТВЕННЫМ ОПЛОДОТВОРЕНИЕМ [26].

Грегора Менделя.

(Сообщено в заседании 9 июня 1869 г.)

Напечатано в *Verhandlungen der naturforschenden Vereines in Brünn, VIII Bd. Abhandlungen. 1869. Brünn, 1870. Издательство Общества, стр. 26—31.*

Несмотря на то, что я произвел многочисленные опыты с оплодотворением между различными видами из рода *Nieracium*, до сих пор мне удалось получить только следующие 6 гибридов и то только в небольшом количестве экземпляров: от 1 до 3.

<i>N. Auricula</i>	+ <i>N. aurantiacum</i> , *)
<i>N. Auricula</i>	+ <i>N. Pilosella</i> ,
<i>N. Auricula</i>	+ <i>N. pratense</i>
<i>N. echioides</i> **)	+ <i>N. aurantiacum</i> ,
<i>N. praealtum</i>	+ <i>N. flagellare</i> Rchb.,
<i>N. praealtum</i>	+ <i>N. aurantiacum</i>

Трудность получения гибридов в большом числе лежит в том обстоятельстве, что вследствие мелкости цветов и их своеобразного строения, редко удается удалить пыльники у оплодотворяемого цветка, не попав его собственной пыльцой на рыльце, или не повредив столбика [27]. Как известно, пыльники срастаются в трубочку, которая тесно окружает столбик. Как только цветок открывается, рыльце выходит из трубочки уже покрытое пыльцой. Чтобы избежать самооплодотворения, нужно удалить пыльниковую трубочку перед распусканием, и для этой цели прорвать бутон тонкой иглой. Если эту операцию произвести в то время, когда пыльца уже достигает оплодотворяющей способности, что происходит за 2—3 дня

*) Этим сочетанием обозначается, что гибрид получен из оплодотворения *N. Auricula* пыльцой *N. aurantiacum*.

**) Это опытное растение не есть в точности типичное *N. echioides*. Оно принадлежит, вероятно, переходному к *N. praealtum* ряду, однако, стоит ближе к *N. echioides*, почему оно и поставлено в ряд форм этого последнего.

до распускания, то редко удается помешать самооплодотворению, так как при всей внимательности трудно избежать, чтобы при прорывании трубочки отдельные зерна пыльцы не высыпались и не попали на рыльце. Не лучший результат давало до сих пор и удаление пыльников на ранней стадии развития. Перед наступлением созревания пыльцы очень нежные столбик и рыльце крайне чувствительны к давлению и повреждениям, и даже если они не повреждены, они завядают и засыхают обыкновенно через короткое время, как только с них был удален их предохраняющий покров. Я надеюсь помочь последнему недостатку, помещая растение после операции во влажную атмосферу оранжереи на 2—3 дня. Опыт, который был поставлен недавно таким образом с *H. Auricula*, дал хороший результат.

Чтобы дать понятие о цели, с которой были предприняты опыты оплодотворения, я позволю себе предпослать некоторые замечания о роде *Hieracium*. Этот род обладает таким необыкновенным богатством самостоятельных форм, как никакой другой род растений. Некоторые из них отличаются значительными особенностями и рассматриваются, как главные формы или виды, а остальные представляют собою промежуточные или переходные формы, которые связывают между собою главные. Трудность в разграничении и расчленении этих форм всегда привлекала внимание специалистов ученых. Ни о каком другом виде не было написано так много и не велось таких многочисленных и жарких споров, оставшихся до сих пор безрезультатными. Можно заранее предвидеть, что до тех пор не будет достигнуто полного понимания, пока не будет выяснено значение промежуточных и переходных форм.

Относительно вопроса, принимает ли образование гибридов в каком-либо объеме участие в богатстве форм названного рода, мы встречаем среди лучших знатоков растений крайне различные и [28] даже совершенно противоречивые взгляды. В то время как одни приписывают им большое влияние, другие, напр., Фриз, ничего не хотят знать о гибридах у *Hieracium*. Наконец, третьи занимают промежуточное положение и признают, что гибриды нередко образуются среди дикорастущих видов, но утверждают, что им нельзя приписывать важное значение, так как они обречены на кратковременное существование. Причиной этому является отчасти незначительная плодовитость или полное бесплодие гибридов, а частью доказанное опытом положение, что у гибридов не происходит самооплодотворения в том случае, если пыльца основного вида попадет

на рыльце гибрида. Поэтому немислимо, чтобы гибриды *Nieracium* могли образоваться и утвердиться вблизи своих родителей, как совершенно константные и плодовые формы.

Вопрос о происхождении многочисленных константных промежуточных форм приобрел немалый интерес в новейшее время, с тех пор как один известный знаток *Nieracium* высказал взгляд в духе учения Дарвина, что эти формы произошли путем изменения вымерших или еще существующих видов.

В самом существе дела, о котором здесь идет речь, лежит то, что для исследования имеет крайне существенное значение точное знание гибридов в отношении их формы и плодовитости, а также поведения их потомков в течение многих поколений, если поставим себе задачей изучение влияния гибридизации на многообразие промежуточных форм у *Nieracium*. Поведение гибридов *Nieracium* в указанном объеме должно быть прослежено опытами, так как у нас нет законченной теории образования гибридов; можно притти к ошибочным представлениям, если рассматривать правила, выведенные из наблюдений над некоторыми другими гибридами, как законы образования гибридов вообще, и прилагать их без критики к *Nieracium*. Если удастся путем эксперимента добиться достаточного понимания образования гибридов у *Nieracium*, то с помощью сведений, собранных об отношениях в произрастании различных дикорастущих форм, станет возможным компетентное суждение в этом вопросе.

Этим самым одновременно высказана цель, которая побуждает к опытам, о которых идет речь. Теперь я позволю себе кратко резюмировать немногие полученные до сих пор данные²⁸).

1. Относительно общего вида гибридов мы должны отметить замечательное явление, что формы, полученные до сих пор из одинакового оплодотворения, не тождественны. Гибриды *N. praealtum* + *N. aurantiacum* и *N. Auricula* + *N. aurantiacum* появились каждый в числе двух, *N. Auricula* + *N. pratense*—в числе трех экземпляров, тогда как от остальных было получено по одному от каждого. Если мы сравним отдельные признаки этих гибридов с соответствующими признаками обоих родителей, то мы найдем, что гибридные признаки частью представляют промежуточные образования, но частью настолько близко стоят к одному из двух основных признаков, что другой отстает далеко или даже совсем ускользает от наблюдателя. Так, напр., мы встречаем у одной из форм *N. Auricula* + *N. aurantiacum* чисто желтые цветы, и только язычки краевых

цветочков на внешней стороне едва заметно красные; у других, наоборот, окраска цветов близка к *H. aurantiacum*, и только к середине цветка оранжево-красная окраска переходит в насыщенную золотисто-желтую. Это различие достойно внимания, так как окраска цветов у *Hieracium* имеет значение константного признака. Другие подобные случаи встречаются у листьев, цветочных осей и т. д.

Если сравнить гибриды с родительскими формами по совокупности их признаков, то обе формы *H. praealtum* + *H. aurantiacum* представляют почти промежуточные формы, которые несходны только в отдельных признаках. Напротив гибриды *H. Auricula* + *H. aurantiacum* и *H. Auricula* + *H. praealtum* оказываются далеко отстоящими формами, при чем, одна форма стоит близко к одному, другая к другому основному растению, тогда как у гибрида, названного последним, имеется еще третья, которая занимает почти середину между обоими.

Само собой появляется предположение, что перед нами отдельные члены еще неизвестных рядов, которые образуются непосредственным воздействием пыльцы одного вида на зародышевую клетку другого.

2. Названные гибриды образуют, за исключением одного, всхожие семена. Как совершенно плодовитый можно назвать: *H. echioides* + *H. aurantiacum*, как плодовитый *H. praealtum* + *H. flagellare*, как частично плодовитый *H. praealtum* + *H. aurantiacum* и *H. auricula* + + *H. pratense*, как мало плодовитый *H. Auricula* + *H. Pilosella*, как неплодовитый *H. Auricula* + *H. aurantiacum*. Из двух форм гибрида, приведенного последним, та, которая цветет красными цветами, совсем бесплодна, от желтой было получено одно хорошо развитое семя. Затем нельзя не упомянуть, что между сеянцами частично плодовитого гибрида *H. praealtum* + *H. aurantiacum* одно растение было совершенно плодовито ²⁹).

3. Потомки гибридов, полученных при самооплодотворении, до сих пор не вариировали; они были сходны своими признаками между собою и с гибридным растением, из которого они произошли. От *H. praealtum* + *H. flagellare* в двух поколениях, от *H. echioides* + + *H. aurantiacum*, *H. praealtum* + *H. aurantiacum*, *H. Auricula* + + *H. Pilosella* в одном поколении от 14 до 112 экземпляров достигло цветения.

4. Следует констатировать факт, что у совершенно плодовитого гибрида *H. echioides* + *H. aurantiacum* пыльца родителей не в состоянии помешать самооплодотворению, хотя она была нанесена в большом количестве на рыльца, во время выхода их из пыльниковой трубочки при расцветании.

Из двух цветочных головок, обработанных таким образом, были получены сеянцы, сходные с гибридным растением. Совершенно подобный опыт, предпринятый уже нынешним летом у частично-плодовитого гибрида *H. praecaltum* + *H. aurantiacum*, привел к убеждению, что те цветочные головки, на рыльце которых была нанесена пыльца родителей или других видов, развили значительно большее количество хороших семян, чем те, которые были предоставлены самоопылению. Объяснения этому явлению в связи с тем обстоятельством, что большая часть пыльцевых зерен гибрида обнаруживает под микроскопом недостаточное развитие, нужно искать только в том, что при естественном течении самооплодотворения часть способных к зарождению яичек вследствие дурного качества собственной пыльцы остается неоплодотворенной.

И среди дико растущих совершенно плодовитых видов нередко встречается, что в отдельных цветочных головках образование пыльцы не удается, и в некоторых пыльниках не развивается ни одного хорошего зернышка. Если в таких случаях все же образуются семена, то оплодотворение должна произвести чужая пыльца. При этом легко могут возникнуть гибриды, так как различные насекомые, особенно трудолюбивые *Hymenoptera*, с большой охотой посещают цветы *Hieracium* и способствуют тому чтобы пыльца, легко пристающая к их мохнатому телу, достигала рылец соседних растений.

Из того немногого, что я здесь сообщил, видно, что работа еще только начата. Я даже много раздумывал, прежде чем доложить здесь только что начатые опыты. И только убеждение, что проведение проектируемых опытов займет целый ряд лет, и неизвестность, удастся ли мне провести их до конца, побудило меня к сегодняшнему сообщению. Благодаря любезности д-ра Нэгели из Мюнхена, приславшего недостававшие мне альпийские виды, я получил теперь возможность ввести в круг опытов большее количество форм и питаю надежду добыть уже в наступающем году кое-какие дополнения и подтверждения нынешним данным³⁰⁾.

Если мы сопоставим в заключение приведенные здесь, пока еще очень ненадежные результаты с теми, которые были получены при скрещиваниях различных форм гороха, и о которых я имел честь докладывать здесь в 1865 году*), то мы натолкнемся на весьма

*) *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn. IV Bd. Abhandlungen p. 3.*—Первая из напечатанных в этом сборнике работ.

существенное отличие. Бастарды *Pisum*, получаемые непосредственно при скрещивании двух форм, всегда сходны между собой по типу; наоборот, потомки их изменчивы и варьируют по определенному закону. У *Hieracium*, насколько позволяют судить уже произведенные опыты, дело, повидимому, обстоит прямо противоположным образом. Уже при описании опытов с *Pisum* было указано на существование некоторых бастардов, потомки которых не варьируют; сюда относятся, напр., бастарды *Salix*, которые, по Вихура, размножаются как чистые виды не подвергаясь изменениям. У *Hieracium* мы, повидимому, имеем аналогичный случай. Вопрос о том, возможно ли привести в связь многообразие форм видов *Salix* и *Hieracium* с особенностями в поведении их бастардов, принадлежит к числу таких, которые можно в настоящее время лишь поставить, но не разрешить.

О Т Р Е Д А К Т О Р А .

20-го (или 22-го) июля 1922 года исполнилось 100 лет со дня рождения Г р е г о р а М е н д е л я, имя которого сохранилось за широким научным направлением, играющим огромную роль в современной биологии. Редакция «Классиков естествознания» отмечает этот юбилей, выпуская настоящее «полное собрание биологических работ» Г. М е н д е л я. Объем этого издания очень мал в сравнении с сотнями тысяч страниц, опубликованных менделистами всех стран за последние двадцать лет.

Замечательна судьба классического труда М е н д е л я. Несмотря на полную ясность изложения и несмотря на то, что затрагиваемые в нем вопросы не могли, казалось, не заинтересовать биологов в период развития эволюционной теории, все же работа М е н д е л я оставалась незамеченной в течение почти сорока лет, и только в начале XX столетия она была вновь открыта почти одновременно тремя учеными: К о р р е н с о м, Ч е р м а к о м и д е-Ф р и з о м. После этого открытия менделизм сразу широко распространился во всех странах.

На русском языке, однако, литература по менделизму еще очень невелика. На первом месте среди оригинальных сводных работ можно указать на большую книгу проф. Е. А. Б о г д а н о в а «Менделизм», выпущенную недавно в сокращенном издании, а также на три небольших переводных книги: П е н н е т а, К о р р е н с а и Д о н к а с т е р а, выпущенных восемь лет тому назад издательством «Наука».

Чтобы сохранить классический характер настоящей книги, мы помещаем далее статью о Менделе К. Корренса и примечания, написанные для немецкого издания Ostwald's Klassiker E. Чермаком. Таким образом, в нашем издании наряду с именем классического автора объединяются имена двух биологов, воскресивших его труд для науки. Лишь немногие примечания, помещенные между двумя звездочками, принадлежат редактору настоящего русского издания.

Ник. Кольцов.

О ЖИЗНИ И РАБОТЕ ГРЕГОРА МЕНДЕЛЯ.

К. Корренс (Берлин-Далем *).

1. Три периода исследования гибридов. В истории научного изучения гибридов в области ботаники, которое до самого последнего времени шло впереди изучения гибридов в области зоологии, можно различить три главных периода. Для каждого характерна та задача, которая стояла на переднем плане или давала толчок к исследованиям в первую очередь. Первый период начинается с 1760 г. с изучения гибридов табака Кёльрейтером. Перед ним стояла прежде всего задача доказать, что гермафродитные растения размножаются половым путем, что видно уже из заглавия его первой работы в 1761 г.: «Предварительное сообщение о некоторых опытах и наблюдениях, касающихся пола растений.» Тем, что гибрид соединял в себе признаки обоих родителей, доказывалось, что ни растение, которое давало завязи с семяпочками (яйцеклетка была открыта позднее, только в 1780 г.), ни то, которое несет пыльцу, не в состоянии одно образовать зародыш, но что в этом должны участвовать оба растения. Затем Кёльрейтер получил и описал много других гибридов, помимо табака. Замечательно, что это доказательство не было признано удовлетворительным; во втором и третьем десятилетии XIX века вопрос считался еще открытым. И тогда начал свои работы другой знаменитый немецкий исследователь, Гертнер, для разрешения задачи на соискание премии, выставленной голландской Академией. Из его опытов выросла за 25 лет объемистая и основательная книга, к сожалению трудно читаемая: «О получении гибридов».

Во время появления этой книги в 1845 г. уже начался второй период, когда стали говорить о значении гибридов для проблемы видов. Еще Найт считал, что гибриды между различными «видами» всегда бесплодны, а между «разновидностями» плодовиты, при чем его взгляды стояли отчасти в противоречии с Гербертом, который много работал над этим вопросом. Кажалось, что Найтом был найден критерий, который позволял различать между собою виды и разновидности. Над этим вопросом тогда работали многие замечательные исследователи, особенно французские (Жордан, Годрон, Нодэн), а также Э. Регель, пока все они не пришли к выводу, что и таким образом нельзя установить между видами и разновидностями границу, не существующую и в природе.

Третий период, в котором мы еще находимся, определяется тем, что на первом плане стоит теперь выяснение способа перенесения свойств

*) Из Naturwissenschaften., 1922.

от поколения к поколению. Экспериментальная работа на теоретических основаниях начинает вновь оживать только в девяностых годах прошлого столетия, по мере того как яснее вырисовывалась потребность подвергнуть новым испытаниям данные теоретических построений Дарвина, Нэгели, Вейсмана, О. Гертвига и деФриза. К концу прошлого столетия выяснилось, что уже 35 лет тому назад была напечатана работа, которая направила на новый путь учение о наследственности. Она исходила от человека, имя которого хотя и не было совсем забыто, но значение которого не было признано даже лучшими его современниками—Грегора Менделя. Напечатанная им работа была предана забвению и осталась непонятой. Он указывает сам, как на исходную точку своих опытов, на замечательную правильность, с которой повторялись те же гибридные формы, если оплодотворение производилось между одними и теми же видами, т.-е. на проблему перенесения родительских признаков на потомство.

II. Жизнь Грегора Менделя. Мы надеемся, что к столетию со дня рождения Менделя появится биография, написанная проф. Пльтисом в Брюнне, плод многолетних изучений на месте работ Менделя. За этим должны последовать некоторые данные о жизни Менделя, взятые из речи его племянника Шиндлера, посвященной памяти знаменитого ученого и еще не опубликованной. О юношеском периоде его жизни Шиндлер знает из воспоминаний своей матери, одной из двух сестер Менделя.

Иоганн Мендель,—имя Грегора он получил при своем вступлении в монастырь,—родился 22 июля 1822 г. *), и был сын крестьянина в Хейнцендорфе, в Куланде, немецкой части австрийской Силезии, в области Одрау. Фамилию Мендель можно проследить там в течение 200 лет за 8 поколений, и Грегора Мендель был в родстве почти со всей общиной. До 1692 г. в церковных книгах фамилия писалась Мандель. Отец был тихий, трудолюбивый человек, который интересовался плодоводством и рано начал брать в сад своего сына, чтобы научить его помогать делать окулировки и прививки; склонность к учению происходила от матери; ее брат был старший учитель (не чиновник) в Хейнцендорфе и увеличивал свои познания путем самообразования.

С большими финансовыми затруднениями Иоганн Мендель, одаренность которого была рано признана, окончил гимназию в Троппау и «философские» классы в Ольмюце, чтобы посвятить себя духовному званию, следуя желанию своей матери и своей собственной склонности. В 1843 году он вступил послушником в Августинский монастырь им. Фомы в Брюнне. Этот «королевский монастырь», как его обыкновенно называют, представляет собою сильно разветвленное одноэтажное здание, которое лежит посреди старого Брюнна, окруженное большими садами с оранжереями и питомниками плодовых деревьев и даже с неболь-

*) В церковной книге Петерсдорфа, являющегося приходом Хейнцендорфа, стоит 20 июля, но сам Мендель считал всегда 22 июля (день св. Магдалины) за день своего рождения.

шим лесом. Закрытое высокими монастырскими стенами с его мирной тишиной, это было идеальное место для научных занятий. Здесь *Иоганн*, переименованный в *Грегора*, учился и был посвящен в сан священника в 1847 г. Монастырь тогда был обязан поставлять известное число преподавателей в среднюю школу, и, таким образом, исполнилось заветное желание Менделя стать учителем: с 1851 до 1853 г. он был послан монастырем в Вену изучать естественные науки.

Возвратившись оттуда, он получил место помощника преподавателя в Иглау и в 1854 г. место учителя физики в немецкой государственной высшей реальной школе в Брюнне, при чем он жил в монастыре. Четырнадцать лет он успешно занимал это место учителя. Его замечательный метод преподавания, его добросовестность и справедливость, соединенные с добротой и мягкостью, привлекали к нему его учеников. «Ему почти никого не приходилось проваливать», рассказывает *Шиндлер*. В эти 14 лет Мендель поставил опыты, благодаря которым он открыл законы, названные его именем.

Этой тихой и созерцательной учебной и исследовательской деятельности 30 марта 1868 г. настал конец. В этот день он был поставлен во главе своего монастыря в качестве настоятеля—в качестве «пожизненного игумена», как пишет он сам *Негели*. И он в этом письме высказывает надежду, что ему удастся посвятить больше времени и внимания своим любимым опытам по гибридизации, как только он войдет в курс новой работы. Но все пошло по другому. Мы знаем из следующих писем, что еще в 1871 г. он продолжал производить опыты с растениями; но уже осенью 1873 г. он жалуется, что ему совсем пришлось забросить свои цветы и своих пчел. Он недостаточно учел тяжесть своей должности, затем подоспели и другие заботы. Ландтаг поставил его во главе моравского ипотечного банка. Но труднее всего ему досталась разгоревшаяся борьба за просвещение. Не то чтобы он сам лично участвовал в ней, но последствия ее все же все больше и больше отравляли ему жизнь.

Грегор Мендель примкнул к немецкой либеральной партии и голосовал с ней, как представитель монастыря. Но как раз эта партия провела в 1872 г. в австрийском рейхстаге закон, который имел следствием чувствительный религиозный налог, составлявший для королевского монастыря 5000 флоринов. Мендель считал этот закон несправедливым, сопротивлялся ему и не платил налога. Вначале его поддерживали многие другие монастыри, но затем один за другим отпадали, и, наконец, Мендель остался совсем один и продолжал обременять правительство протестами. Он оставался непоколебимым перед всеми обещаниями и угрозами, а силу правительство не хотело употреблять против такого уважаемого человека; наконец, оно прибегло к секвестру принадлежащего монастырю имущества. Так провел Мендель последние 12 лет жизни, он умер 6 января 1884 г., 62 лет от роду, от Брайтовой болезни,—во все увеличивающемся уединении и огорчениях, которые совершенно изменили отношение к внешнему миру этого прежде такого спокойного и мягкого человека. Сейчас же после его смерти монастырь уплатил налог, но несколько лет спустя религиозный закон был отменен.

III. Работы Грегора Менделя. Из всех многочисленных исследований, произведенных Менделем, было опубликовано только немногое, притом в трудно доступном месте—«в Записках общества естествоиспытателей в Брюнне». Там напечатаны два сообщения его о гибридах. Классические «Опыты над растительными гибридами» 1866 года и «О некоторых гибридах *Nieracium*, полученных искусственным оплодотворением» 1870 г. Наконец, в 1871 г. написан «Смерч 13 октября 1870 года». Многочисленные другие заметки об опытах гибридизации пропали.

Только из опубликованных мною писем Менделя к Нэгели обрисовался весь объем этого материала, а также сделались известными некоторые факты и мысли, как выдвинутый опытами с *Melandrium* вопрос о том, есть ли отношение $1 \text{ ♂} : 3 \text{ ♀}$ чистая случайность или имеет то же значение, как «в первом гибридном поколении с изменчивыми признаками». Сами письма своим точным стилем и своим чистым и равномерно красивым почерком являются отражением характера их автора. Особенно приходится пожалеть о потере заметок об опытах гибридизации у пчел, технические трудности которых Мендель старался преодолеть с таким большим трудом. Не было ли ему тогда уже ясно высокое теоретическое значение трутней, как «персонифицированных гаплонтов», благодаря тому что зародышевые клетки здесь размножаются дальше без оплодотворения?

Успехом своей работы Мендель обязан, наряду со своим дарованием, необычайно счастливому выбору первого объекта для своих обширных опытов, т.-е. гороха. Этот выбор не был случайностью, а был тщательно обдуман. Вследствие самоопыления, различные расы гороха очень константны; они легко выращиваются даже в горшках, цветы относительно большие, хорошо переносят кастрирование, их легко защищать от чужой пыльцы, и гибриды между различными садовыми расами совершенно плодовиты.

Отмечу вкратце главные результаты, полученные Менделем. Самое важное есть, без сомнения, то, что отдельные признаки, которыми отличаются оба родителя какого-нибудь гибрида, совершенно независимы друг от друга. (Полное или частичное сцепление признаков не встречалось—к счастью, надо сказать—у изучаемых Менделем признаков гороха.) Они соединяются в гибриде, но не сливаются, а потому при образовании зародышевых клеток они оказываются в состоянии опять разъединиться друг от друга и соединяются вновь любым способом, определяемым случайностями нового оплодотворения. Признаки родителей перемешиваются, как осколки стекла в калейдоскопе, при чем наряду с новыми изображениями могут появляться опять изображения родителей. Это противоречило в корне имевшимся тогда представлениям, по которым изображение расы представляет собою нечто единообразное.

Различные зародышевые клетки образуются в одинаковом числе. В самом простом случае, когда родители различны только в одном пункте, один родитель вносит в гибрид признак *A*, другой—признак *a*, таким образом половина мужских и женских зародышевых клеток пере-

носит признак *A*, половина—признак *a*. Когда случай приводит в соприкосновение зародышевые клетки, то отсюда следует все остальное.

Что касается внешнего вида гибридов, то Мендель утверждает, что в каждом из семи изученных различных случаев гибрид получает только один из двух родительских признаков, который он и назвал доминирующим, тогда как другой, рецессивный, признак совершенно исчезает. Отсюда вывели правило доминирования или преобладания, и позднее—закон единообразия. В настоящее время пытаются отделить этот закон от Менделевских законов, так как он опирается на проблему механики развития, но я не вижу большого основания к этому, так как механика развития есть часть учения о наследственности. А что он не лишней, знает каждый, кто знаком с представлениями широкой публики об отношении родительских признаков. Очень распространено, напр., неправильное представление, что гибрид между растениями с белыми и красными цветами должен иметь цветы с красными и белыми полосками.

Второе, очень краткое, сообщение касается гибридов между видами из рода *Nigella* (ястребинка), у которых Мендель пашел, в полном противоречии с гибридами между расами гороха, что в первом поколении они полиморфны, в следующих поколениях константны.

Что касается метеорологического сообщения относительно смерча 13 октября 1870 г., то я не могу судить, есть ли здесь что-нибудь более значительное, чем тщательное описание основательных наблюдений.

IV. Предшественники Менделя. Интересно проследить, насколько данные Менделя были новы и имел ли он предшественников.

До Менделя различные исследователи, Найт, Госс и Гертнер, производили скрещивания у гороха, и естественно, что они наблюдали часть тех фактов, которые мы находим у Менделя. Так, Госс находил при скрещивании гороха с желтыми семенами («white») с горохом, имеющим зеленые семена («blue»), доминирование желтого, появление в одном и том же стручке желтых и зеленых семян и константность растений, полученных из зеленых семян, тогда как полученные из желтых семян частью были константными, частью давали вновь желтые и зеленые семена.

Но существенны в Менделевском открытии не отдельные факты, а их взаимное соотношение и их теоретическая оценка. В этом смысле настоящим предшественником следует считать Шарля Нодэна с его «Новыми исследованиями над гибридизацией», которые он написал в декабре 1861 г. в ответ на вопрос парижской Академии, поставленный ею в 1860 г. на соискание премии. Они появились только в 1863 г., т.-е. в то время, когда Мендель работал уже много лет и имел готовыми свои заключения. Во время опубликования своих работ Мендель ничего не знал о Нодэне, позднее он узнал о «новых исследованиях», как это видно из писем Негели. Он хотел даже исследовать *Linaria purpurea vulgaris*, один из главных примеров Нодэна для гибрида с многообразным потомством, но вместо *L. purpurea* получил *L. striata*. Перед Нодэном на переднем плане стоял вопрос: различаются ли своим поведением видовые помеси («гибриды»)

от помесей разновидностей (метисы), для установления критерия в вопросе о видах. Его работа на соискание премии—одна из важнейших работ второго периода в исследовании гибридов. Но Н о д э н рассуждает также о возврате гибридов к своим родителям, который он наблюдал и тщательно исследовал у гибридов дурмана и петунии и у видового гибрида между фиолетовой *Linaria purpurea* и желтой *Linaria vulgaris*. Факты этого рода были известны предшествующим исследователям, как, напр., Г э р т н е р у; новой была только их теоретическая оценка. Н о д э н пытался объяснить поведение гибридов разделением специфических веществ родителей в зернах пыльцы и в семяпочках гибрида. В гибриде соединяются два различных вещества, которые борются между собою и стремятся разделиться. В зародыше и на первых стадиях развития они содержатся в самых маленьких частицах гибрида. Во взрослом состоянии гибрид представляет собою мозаику частиц, из которых каждая однородна и принадлежит тому или другому виду родителей—«униспецифична», и оба сорта частиц встречаются одинаково часто. Затем неразлично для глаза они группируются по своим сродствам, при чем подобное группируется с подобным в большие массы, которые становятся доступными глазу, так что может возникнуть довольно грубая мозаика. В качестве примера можно привести *Cytisus Adami* и биззарии апельсинов и лимонов, настоящая природа которых остается неизвестной до настоящего времени. Другой пример, перешедший в литературу, основывается на ошибке: это *Mirabilis Jalapa* с цветами красного и белого цвета, которую Н о д э н считал за гибрид между *M. longiflora* с белыми цветами и *M. Jalapa* с красными, на самом деле есть чистая *M. Jalapa alborubrostriata*.

Стремление к расщеплению увеличивается, по Н о д э н у, с возрастом, чтобы достигнуть наивысшей степени у пыльцевых зерен и семяпочек. Часть пыльцевых зерен гибрида совершенно соответствует отцовскому растению, часть—материнскому, у остальных разделение вообще не произошло или произошло неполно. В семяпочках дело обстоит точно так же. Отсюда понятно, каким образом при встрече однозначных пыльцевых зерен и семяпочек происходит «законное» оплодотворение и может возникнуть растение, которое совершенно возвращается к тому или другому родителю. Точно так же легко понять, что может наступить настоящее «перекрестное оплодотворение». Таким образом может возникнуть опять промежуточный гибрид, и могут образоваться дальнейшие промежуточные ступени, напр., «гибрид квартерон» при соединении «не разделившейся» семяпочки с «разделившимся» пыльцевым зерном. Коротко говоря, «один только случай определяет количество форм, которые возникают, начиная со второго поколения гибрида, у гибридных *Linaria* и петуний».

Я изложил так подробно взгляды Н о д э н а для того, чтобы лучше судить о его отношении к М е н д е л ю. Мы видим, что подэновская «мозаичная наследственность» относится к тем же фактам, которые так полно осветил М е н д е л ь несколько лет спустя. «Вегетативное расщепление» гибридов дало Н о д э н у возможность составить теорию генеративного расщепления при образовании заре-

дышевых клеток, хотя последнее, конечно, вполне независимо. Он был на хорошем пути, чтобы достигнуть той же цели, как Мендель. В том, что он ее не достиг, виновато представление об однородном «специфическом веществе», которое представляет, как мы теперь можем выразиться, общую совокупность всех признаков гено-типа родителя. Возможность обойтись без этой однородности показали исследования Сажерэ, соотечественника Нодэна. Он нашел, что у дыни сходство гибрида с одним из его родителей основывается не на тесном сливании различных свойств, но скорее на разделении признаков, которые у разных индивидов, имеющих тех же родителей, могут развиваться очень неодинаково. Один гибрид в первом признаке может выглядеть, как родитель *A*, во втором признаке, — как родитель *B*, тогда как другой экземпляр того же гибрида, наоборот, по признаку первому выглядит, как родитель *B*, а по второму, — как родитель *A*. Сажерэ имел дело с родителями, которые сами были не константными гибридами, т.-е. с гетерозиготами, и пришел поэтому к представлению о различной комбинации признаков и к их различной способности к комбинированию. Поэтому мы можем рассматривать Сажерэ, как предшественника Менделя.

Такие новые комбинации, как, напр., константную расу *AA BB*, возникшую из родителей *AAbb* и *aaBB*, Нодэн не мог объяснить при помощи своей теории. Затем у Нодэна отсутствовало чистое расщепление, которое Мендель вывел из числовых отношений. Соответственно вопросу, предложенному на соискание премии, Нодэн занимался, главным образом, «хорошими» видами и недостаточно подробно исследовал простые разновидности. Сюда принадлежат, напр., гибриды между двумя дурманами, *Datura Tatula* и *D. stramonium*, которые различаются друг от друга только присутствием (у *Tatula*) или отсутствием (у *stramonium*) лилового пигмента (антоциана) в цветах и стеблях, но которые считались за разные «виды», потому что таковыми их считал Линней. Нодэн, который правильно оценил их взаимоотношения, видел, что *Tatula* доминирует в гибриде, и что во втором поколении вновь выступают родители, при чем *Tatula* в значительно большем числе, чем *stramonium*; но он не сделал отсюда никаких выводов.

V. Судьба главной работы Менделя. Всегда встает вопрос, почему главная работа Менделя при своем появлении не обратила на себя внимания и оставалась незамеченной и дальнейшие 35 лет.

Конечно, виновато место появления этой работы. Если даже, как указывает Ильтис, «Записки общества естествоиспытателей в Брюнне» состояли в обмене с библиотеками 120 других обществ с одинаковыми задачами, — работа, которая не обратила на себя достаточного внимания, и содержание которой не попало одновременно в литературу, погребается в таком опубликовании гораздо больше, чем если бы она появилась в специальном журнале или в виде отдельной монографии.

С другой стороны, причина лежит и в форме этой печатной работы, Конечно, она образцовая по своей ясности и точности. Но Нэгели был до известной степени прав, когда писал Менделю, что присланная ему работа должна быть только предварительной, что должно по-

явиться более подробное описание всех деталей опытов, так как не надо забывать, каким новым было воззрение Менделя о составе индивида из совершенно самостоятельных наследственных единиц. В таком случае, когда данные стоят в противоречии с представлениями данного времени, более подробное изложение было бы далеко не лишним, особенно, если Мендель мог собрать подтверждающий материал среди других растений. А он был в состоянии сделать это. Хотя мы из писем к Нэгелю знаем, что многочисленные видовые гибриды (между видами *Aquilegia*, *Cirsium*, *Geum*, *Linaria* и др.) не были в общем благоприятны для подтверждения данных, полученных для гороха, зато вполне пригодными для этой цели была часть опытов с левкоями, кукурузой и *Mirabilis*. Сам Мендель писал в 1870 г., что эти гибриды ведут себя совершенно так же, как гибриды некоторых рас гороха. Определенно мы знаем это только относительно одного места его главной работы, в котором он считает окраску красных бобов составленной из двух или даже многих совершенно самостоятельных окрасок, которые порознь ведут себя совершенно так же, как каждый другой константный признак у растения.

Почему Мендель ничего больше не опубликовал? Вероятно, данные, полученные при опытах скрещивания с видами *Nigella*, которые оказались диаметрально противоположными результатам с горохом,—многообразие в первом и константность в последующих поколениях—удержали самого Менделя приписать общее значение данным у гороха, которое мы теперь признаем за ними. С данными, полученными при скрещиваниях *Nigella*, согласовались к тому же литературные данные, напр., у Вихурасивами. Кроме того, для него представляли затруднения сложные явления расщепления. Ему, очевидно, не удалось получить в чистоте окраску левкоев; предполагавшаяся письменная сводка данных для Нэгеля осталась невыполненной.

В исследованиях гибридов Мендель имел ту же судьбу, как почти за сто лет до него Кёльрейтер, который после первых опытов с теоретическими обоснованиями становился все скупее на обобщения, пока не ограничился только одним описанием полученных гибридов, без всякой теоретической обработки. Вместе с тем Мендель не был доволен собою; ему хотелось иметь данные, напр., с левкоями, так же ясно и резко формулируемыми, как ему удалось получить у гибридов гороха. Такой трудной цели,—которая спустя 40 лет при далеко ушедших вперед достижениях физиологии стоила больших усилий,—он не мог достигнуть в удовлетворяющей его степени, и оттого остановились дальнейшие опубликования его опытов.

Мы знаем, что Мендель до самой смерти интенсивно занимался метеорологическими наблюдениями, начало которых относится к успешным годам его скрещиваний. Последние собственноручные заметки в его журнале доходят до 31 декабря 1883 г., т.-е. за 6 дней до его смерти. Подстрекаемый исследованиями Петтенкофера, он измерял 16 лет стояние грунтовой воды в монастырском колодце. Его занимали также астрономические наблюдения с собственным телескопом. То, что он употреблял свое свободное время на такие вещи и области, где он мог работать только как дилетант, показывает, что он не только из-за педо-

статка времени не опубликовывал своих опытов по наследственности. В этом уклонении от работ было виновато не отсутствие признания их, а скорее усталость от все усложняющихся проблем. Этому содействовало также напряжение от борьбы с правительством, которая оставляла все меньше времени для сосредоточивания.

Теперь от вопроса, почему Мендель ничего больше не печатал, возвратимся к другому: почему опубликованное им не произвело впечатления?

Многие ученые знали об этом основательном трактате, напр., Керпери и Нэгли, но не использовали его и не признали его значения. Кернеру, направившему свое внимание на вопрос видообразования из гибридов, эти данные не казались заслуживающими внимания, очевидно, потому, что они были получены от садовых рас. Казалось бы, что ни один современник Менделя не мог так оценить новые факты и строить на них дальше, как Нэгли. Незадолго до появления первой работы Менделя, Нэгли взял на себя труд сделать общие заключения из имеющихся наблюдений над гибридами, главным образом, Кельрейтера и Гертнера, и представил об этом три записки мюнхенской академии (15 декабря 1865: «Образование гибридов в растительном царстве», 13 января 1866: «Об искусственно полученных растительных гибридах» и в тот же день: «Теория образования гибридов»; напечатаны вместе во втором томе «Ботанических Известий»). До «Растительных помесей» Фокэ эти работы были единственным источником для описания растительных гибридов в учебниках. Таким образом, у Нэгли был теоретический интерес к гибридам, а направление его ума так же, как у Менделя, старалось подвести найденные данные к математическим формулам. Нэгли поощрял также присылкой материала и советами Менделевские опыты с *Hieracium*, как мы знаем из его писем. (В 1867 г. он высеял некоторые расы гороха, присланные ему Менделем.) Почему же он после оставил свое поощрение, с которым он встретил главную работу Менделя?

Очевидно, отчасти потому, что гибриды *Hieracium* вели себя совершенно по другому, чем гибриды гороха, а интересы Нэгли были направлены, в первую очередь, на вопросы видообразования. В этом отношении ему казался особенно важным род *Hieracium*, этот систематически самый трудный род цветковых растений. Он занимался им со времен студенчества—уже в 1846 г. появилось исследование о подроде *Pilosella*—и с 1865 г. его интерес к этому роду вновь усилился. Нет ничего удивительного поэтому, что его гораздо более привлекали Менделевские гибриды *Hieracium*, чем гибриды гороха.

Это было особенное несчастье, что Мендель (и Нэгли) так интенсивно занимался этим родом. И насколько удачен был первый выбор Менделя с горохом, настолько несчастен был второй.

Зародыши возникают здесь бесполом путем из яйцеклеток, которые не проделывают редукционного деления, а ведут себя поэтому, как отводки, совершенно точно копирующие материнское растение. При этом пыльца бывает совершенно годной. Некоторые виды вообще апогамны; и все усилия Менделя оплодотворить их пыльцой чужих видов были, по-

нятно, напрасны. Другие виды, наряду с апогамными яйцеклетками, имеют также яйцеклетки, способные к оплодотворению. Здесь Мендель мог получить гибриды с таким необыкновенным трудом, что он почти испортил себе глаза. Наконец, третьи совершенно нормальны, как, напр., *Nieracium Auricula*, его «лучшее» опытное растение. Так как оно, насколько я знаю, бесплодно при самоопылении, то Менделя вовсе не надо было его кастрировать; кастрацией он понизил только число удавшихся скрещиваний. У гибридов, полученных с таким трудом. Мендель ожидал самоопыления и расщепления, но происходило апогамное образование зародыша и поэтому—константное потомство.

Что Мендель (и Нэгели) не думали о бесполом возникновении зародышей, не должно нас удивлять. Тогда апогамия, обозначаемая, как «партеногенезис» была известна для цветковых растений только в отдельных случаях, и правильность этих случаев оспаривалась частью с большим правом, но, кроме того, при мелкости цветочков, которые в головке ястребинки являются скрученными, нельзя никак считать, как это делал Мендель, что всегда удаются все кастрации. Ронкье и Остенфельд совершенно отказались от кастрации обычным путем и просто срезали головки перед расцветанием бритвой так, чтобы удалялись верхние части столбиков с рыльцами и пыльниками сразу во всех цветах. Обработанные таким образом головки, несмотря на грубое вмешательство со стороны человека, великолепно принимаются. Если бы Мендель имел дело с более крупным и более легко поддающимся объектом, он не приписывал бы неудачу опытов ошибкам при кастрации.

Но главная причина отношения к работам Менделя со стороны Нэгели и других исследователей, которые одновременно с ним интересовались этими вопросами, находилась в совершенно новых представлениях, что наследуется не общий *habitus* индивида, а отдельные его черты. Это ясно видно из заметок, которые сделал Нэгели относительно своего первого ответа Менделю. И когда он сам через 20 лет в «механико-физиологической теории учения о происхождении», до пангенезиса де-Фриза, защищал тот взгляд, что наследственность в идиоплазме обуславливается не представителями отдельных клеток, какими были у Дарвина пангены, но представителями отдельных свойств, то, очевидно, содержание Менделевской работы с горохами совершенно исчезло из его памяти. Иначе он не пропустил бы этот замечательный материал для доказательства своей идеи.

Наряду с этим возможно, что ученые видели в Менделе отчасти дилетанта и поэтому недостаточно серьезно отнеслись к нему. Со своей точки зрения они не были совсем неправы. Нельзя умолчать, что в классическом первом сочинении находится морфологическая ошибка, которая имеет последствия в физиологии развития и поэтому не должна бы быть там *); нам же она не мешает оценить значение работы Менделя.

*) Мендель говорит о «белке» семян гороха, т.-е. о питающей ткани, лежащей вне зародыша (отсутствующей у гороха), когда он должен говорить о зародышевых листочках самого зародыша.

VI. Вторичное открытие Менделевских законов. Мы можем не упоминать об экспериментальных работах за время после Менделя, которое было так плодотворно теориями. Кроме прекрасных работ по селекции, это время дало только двух крупных экспериментаторов: Миллярдэ и Гильдебранда. Последнему надо поставить в особую заслугу, что он обратил внимание при скрещивании на анатомические признаки, но он исследовал всегда только первое поколение гибридов. Только в начале 90-х годов появилось стремление у зоологов вновь открыть то, что было найдено Менделем. В 1893 г. Гаакэ указывает в своей книге «Форма и наследственность» на выводы своих обширных опытов по скрещиванию пестрых японских танцующих мышей с нормальными белыми мышцами, но не приводит никаких числовых данных. Благодаря Дэрбтайру, мы теперь знаем, что дело идет о Менделевских свойствах. Не зная об опытах Менделя, он объясняет дело так, что при образовании зародышевых клеток, во время редукционного деления, две различные «плазмы» P и P^1 , которые соединились при гибридном оплодотворении, вновь разъединяются и идут в различные зародышевые клетки, точно так же, как совершенно независимо от них, два «ядерных вещества» K и K^1 . Окраска мышей связана с ядерным веществом: K —пестрая, K^1 —белая; другие свойства, как танцевание (P) и нетанцевание (P^1)—с плазмой. Каждый гибридный самец и самка образуют, по Гаакэ, четыре сорта зародышевых клеток: PK , PK^1 , P^1K , P^1K^1 , так что в ближайшем поколении получают девять родов индивидов: PP , KK , PP^1 , KK^1 , PPK^1K^1 и т. д. «Разделение в некоторых случаях настолько полное, что плазматические и ядерные вещества выходят из соединения настолько же чистыми, как и вошли в него».

Отсюда видно, что Гаакэ почти полностью изобразил Менделевскую схему для двух пар признаков. Он ближе всех подошел к Менделю, ближе даже чем Нодэн, но отрезал себе путь к обобщению тем, что помещал зачатки одних признаков в ядро, других—в плазму и смотрел на ядро и плазму, как на единицы. Поведение гибрида, родители которого различаются только в одном пункте, хорошо объясняется таким путем: родители согласуются между собою по плазме или по ядру. Но уже три независимых друг от друга признака не могут быть соединены. Воззрение Гаакэ связано с его «геммариями»; эти геммарии, индивиды, которые строят плазму яйца, и сами, в свою очередь состоят из «гемм», представляют, по его мнению, твердую структуру.

В начале 1900 г. появились одна за другой работы трех ботаников, которые дали экспериментальное подтверждение забытым наблюдениям Менделя, с указанием на его работы. Первым сделал сообщение деФриз в «Известиях Немецкого Ботанического Общества» от 14 марта—«Закон расщепления гибридов», а 26 марта он повторил его в Академии в Париже под тем же названием. Это побудило меня сделать 24 апреля сообщение в Немецком Ботаническом Обществе о моих опытах под заглавием: «Правило Грегора Менделя о поведении потомства у расовых гибридов»; но еще раньше (22 декабря 1899 г.) в своем предварительном сообщении о ксенях у *Zea Mais* в том же Обществе я указал, что мною найдены у гибридов между расами кукурузы «очень

интересные, но очень сложные отношения». К июньскому заседанию немецкого Ботанического Общества Чермак прислал сообщение: «Об искусственном скрещивании у *Pisum sativum* (поступило 2 июня).

Появление этих трех работ за такое короткое время не было так удивительно, как это может показаться на первый взгляд. Как я уже сказал, новые экспериментальные работы стали насущной необходимостью, чтобы подтвердить данные теоретической работы многих замечательных исследователей за последнюю треть прошлого столетия. Нет ничего удивительного, что они были предприняты со многих сторон и совершенно независимо друг от друга. И первая печатная работа влекла за собой другие, каждый давал, что он тогда имел. Точно так же самостоятельное открытие законов не было уже такой работой, как во времена Менделя; теоретическая работа многих исследователей и цитологические исследования Гертвига, Страбургера и других очень облегчили ее. Я папомню только о клеточных процессах при оплодотворении, об обыкновенном делении ядра и о делении редукционном, о всех таких вещах, о которых Мендель не мог иметь никакого понятия.

Благодаря опытам по образованию ксений, я обратил внимание на гибриды у гороха и кукурузы. Но исследования шли долгие годы, так что я мог уже в первом сообщении проследить четвертое гибридное поколение у *Pisum sativum*. Я скоро пришел к подсчету и правильному объяснению; и только, когда я просмотрел литературу, я увидел, что мои данные не новы. Фокс говорит о *Pisum*, в своих «Растительных помесях» (1881), что многочисленные скрещивания с горохом дали Менделю результаты, сходные с результатами Найта, «только Мендель думал найти постоянные числовые отношения между типами помесей». Иде-Фриз, и Чермак оценили работу Менделя точно так же, как я: де-Фриз, в своем докладе 11 июля 1899 г. на первой «конференции, посвященной гибридам» в Лондоне, под заглавием «О гибридизации уродливостей» (доклад этот появился только в апреле 1900 г.), описал без точной Менделевской формулы гибрид между гладкой *Melandrium album glabrum* (M. Preslii Opith.) и типичной опушенной расой *Melandrium rubrum*, менделирующий по всем правилам по отношению к опушению.

Все три вышеназванные работы не могут быть здесь анализированы и подвергнуты критике по отдельности. Моя собственная страдает тем, что я, как показывает ее заглавие, ограничил правила гибридами рас. Это было следствием впечатления от известных уже тогда данных об опытах гибридизации Менделя с ястребинками, которые не были еще объяснены.

С 1900 г. пришло время оценки Менделя, которую он и не предчувствовал, хотя он знал цену своих опытов и верил в их будущее. Конечно, общее признание не было быстрым и легким. Как например, достаточно указать на борьбу, которую в течение долгих лет вел в Англии за Менделя Бэтсон. Но в мою задачу не входит следить за судьбой Менделевских законов со времени вторичного их открытия.

Было ли несчастьем, что Менделевская работа не была признана тотчас же и оставалась так долго забытой? Для науки—конечно;

хотя с трудом можно себе представить, как бы развивалась теоретическая сторона без дальнейших успехов, сделанных в области гистологии и физиологии. Я уже упоминал о клеточных процессах при оплодотворении и о всем учении о ядре; но следует упомянуть также, например, о химико-физиологических процессах при образовании пигментов. Для славы Менделя запоздание признания его работ было благоприятно. Если бы основное значение его работ было сейчас же признано, если бы они дали тотчас же толчок к исследованиям, они представляли бы ничтожную часть тех, которые появились после 1900 г., и мы едва ли могли бы говорить о «Менделевских законах» и о «Менделирующих гибридах». Если мы жалеем Менделя, то не за забвение его работ в течение долгих лет, но за его борьбу с религиозным налогом, которая отравляла ему последние двенадцать лет его жизни и мешала его научной работе. Мендель в своих «опытах с растительными гибридами» дал нам в руки орудие, которое мы можем сравнить с рычагом Архимеда; к сожалению, он не мог решать свою проблему с бесстрастным спокойствием великих греков.

П Р И М Е Ч А Н И Я

Проф. Е. Чермак.

1) К стр. 5. Отдельные стадии закономерностей, впервые открытых и объясненных Менделем, наблюдал Джон Госс в 1822 г. (О разновидности в окраске гороха, полученной при искусственном оплодотворении. *Transact of the Horticultural Society in London. Vol. V. 1824. p. 234—236*). Его можно считать предшественником Менделя. Он констатировал при скрещивании синезеленой расы гороха Prolific или Prussian blue и расы с желтыми семенами Dwarf Spanish Pea появление только желтой окраски семян отцовской расы у всех гибридов, затем появление желтых и зеленых семян во втором поколении, константность только одной части желтых, расщепление других желтых и константность всех зеленых.

2) К стр. 7. Самое лучшее разрезать лодочку ланцетом вдоль по шву спайки двух лепестков, образующих лодочку, затем пинцетом удалить пыльники от столбика, оторвать их от нитей и нанести пыльцу на рыльце при помощи стального пера. Растрескивание пыльников и самоопыление до открытия венчика происходит в цветах рас низкого роста раньше, чем у высоких.

3) К стр. 7. До сих пор остается нерешенным вопрос о существовании различия между гибридами видов, разновидностей и рас. Во всяком случае, большие возражения встречает попытка де-Фриза провести различие между вариационными признаками с «двуполой» или менделевской наследственностью и мутационными или видовыми признаками с «однополой» или неменделевской наследственностью, при кажущемся отсутствии расщепления; по де-Фризу, для последнего случая характерно или многообразие первого поколения и константность отдельных типов, или одноформенное константное промежуточное положение гибридов и их потомков. (Примеры второго типа гибридов: менделевские гибриды *Hieracium*, многие гибриды, полученные Гернером, гибриды Вихура у *Salix*, известные гибриды *Oenothera* де-Фриза.) Не мало исследователей склонны теперь вообще отрицать различие типов по способу наследования.

4) К стр. 8. Относительно случаев исключения путем усиления или появления новых признаков будет сказано ниже.

5) К стр. 8. Теперь вместо «белок» говорят запасная ткань, так как у *Pisum* отсутствует эндосперм. В то время как эндосперм, по Н а в а ш и н у и Г и н ь я р у, происходит из оплодотворенного зародышевого мешка, запасная ткань представляет замещающее образование яйцеклетки или самого зародыша.

6) К стр. 8. Семенная кожура у многих рас гороха не так тонка, чтобы через нее просвечивала ясно окраска семянодолей; темно-коричневая и с лиловыми пятнышками семенная кожура *Pisum arvense* совсем непрозрачна. Так как окраска семенной кожуры и окраска ткани семянодолей должны рассматриваться отдельно, то для этого часто необходимо приподнимать ножом семенную кожуру.

7) К стр. 10. Гороховый жучок может способствовать перекрестному опылению, если он многочислен, т.-е., если в отдельных цветах встречается по два жука. В стручках рас гороха с зелеными семенами, которые при созревании почти все содержат жучков, встречаются то здесь, то там чисто желтые семена, гибридное происхождение которых доказывается появлением смешанных растений в ближайшем поколении. Нумероптерга посещают у нас очень редко цветы гороха, почему различные расы могут без всякой опасности, в смысле перекрестного опыления, культивироваться рядом друг с другом. За три года Ч е р м а к наблюдал только один раз *Megachile apicalis* ♀ Spin., которая легко могла привести в движение сложный механизм цветка гороха.

8) К стр. 10. М е н д е л ь обозначает первое поколение помесей, которые получились при искусственном оплодотворении, просто как гибриды. С практически-селекционной точки зрения можно обозначать первое поколение, как «поколение скрещивания»; второе, как «поколение расщепления»; третье, как «контрольное». Признаки: желтая или зеленая окраска, круглая или морщинистая форма запасной ткани надо понимать как «признаки семянодолей» гибридов непосредственно на продуктах скрещивания или гибридных «семенах».

9) К стр. 11. Случаи промежуточного положения или смеси признаков (тип *Zea* внешнего проявления наследования по К о р р е н с у) противопоставляют чисто альтернативному проявлению рассмотренных в дальнейшем семи пар признаков у гороха (тип *Pisum* внешнего проявления наследования по М е н д е л ю).

10) К стр. 11. Новые исследования (Ч е р м а к а, К о р р е н с а) показали, что у некоторых рас при слиянии двух форм имеет значение пол так называемого переносителя, при чем* в одних случаях*, материнская форма сказывается большее влияние, чем отцовская*, а в других случаях, наоборот, отцовская форма проявляется более, чем материнская. Исследованиями последних лет установлено, что преобладающее значение в каждом виде имеет родитель того пола, в гаметах которого имеется одной половой хромосомой более. С другой стороны, некоторое количество признаков вносится в оплодотворенное яйцо пластидами и другими плазматическими образованиями женской половой клетки, а потому наследственность со стороны матери, напр.,

по отношению к хлоропластам гибрида, у некоторых, в особенности растительных, гибридов вообще преобладает*¹⁾.

11) К стр. 12. Еще Д а р в и н установил на 57 из 83 исследованных видов усиленное развитие растения, происшедшего путем опыления чужой пылью от той же разновидности (изоморфная ксеногамия) перед самоопылением. У гороха Ч е р м а к нашел такое усиленное развитие особи в результате изоморфной ксеногамии лишь для некоторых определенных рас.

12) К стр. 12. Появление лиловых пятен на семенной кожуре при скрещивании *Pisum arvense* без пятнышек на коричневой кожуре с *P. sativum* является, как установил Ч е р м а к, новым доминирующим признаком, т.-е. появляется у всех членов первого поколения и во втором поколении в отношении 9:3 (коричневых без пятен): 4 (бесцветных без пятен). Интересно, что условием появления этого признака является отсутствие лиловой окраски рубчика у взятой формы *Pisum sativum*. По теории факторов, планомерное появление новых гибридных признаков, так же как и правильное появление «усиления» родительских признаков можно свести к новой группировке факторов вследствие скрещивания. Появление в доминирующем состоянии (9:3:3:1 или 9:3:3:4) можно вывести как «вновь» возникающую комбинацию из наличия или взаимодействия двух разделенных до сих пор факторов (AB из родителей Ab и aB); появление сорецессивных факторов (9:3:3:1 или 12:3:1) можно свести к новой комбинации отсутствия двух факторов (ab из родителей Ab и aB). Напротив, появление «содоминирующего» (9:3:3:1 или 9:3:4) или «нового рецессивного» (9:3:3:1 или 12:3:1) фактора можно свести к «вновь» появившемуся выделению одного из двух соединенных до сих пор факторов (Ab или aB из родителей AB и ab).

13) К стр. 12. М е н д е л ь называет прямых потомков от самоопыления гибридов первым поколением гибридов; яснее было бы обозначить их дочерним поколением гибридов или вторым «гибридным поколением».

14) К стр. 13. Ч е р м а к получил в аналогичных опытах в среднем 25⁰/₀ стручков с чисто желтыми семенами и подтвердил утверждение Менделя, что отношение 3:1 никаким образом нельзя установить в отдельном стручке или у отдельных растений, но только как среднее из очень большого числа индивидов.

15) К стр. 14. В отдельных случаях появляются, без сомнения, смеси признаков, т.-е. переходные формы между желтыми и зелеными семенами, круглой и морщинистой формой, которые в последующих поколениях ведут себя как помеси с доминирующими признаками.* Это явление неполной доминантности признаков оказывается чрезвычайно распространенным, и у некоторых видов как напр., у домашней курицы, наблюдается при гибридизации по отношению почти ко всем признакам (хохол, гребень, число) пальцев на ноге, лохматоноготь и пр.). Наиболее ярко выражена эта неполная доминантность в том типе

¹⁾ Вставки намеченные между двумя звездочками принадлежат редактору русского издания.

наследования, который, по Корренсу, получил название *Zea-Tyrus*, но здесь промежуточный характер гибридного признака константен, между тем, как у кур преобладание доминантного признака у гибрида фенотипно колеблется*.

16) К стр. 18. Вследствие невероятности того, что в конкретном случае были действительно взяты формы различные только в *одном единственном* признаке, является более целесообразным обозначение Менделя «различные только в *одном существенном* признаке» заменить «различные только в одном рассматриваемом, как существенный, признаке, т.-е. при отвлечении от других признаков различия.

17) К стр. 22. Сравн. примечания 9 и 15.

18) К стр. 23. Вместо «зародышевых клеток» или «зародышевых пузырьков» следует по современной терминологии поставить «яйцеклетки» и при обобщении принимать во внимание растения с настоящим эндоспермом, который происходит из особенного второго оплодотворения зародышевого мешка. (Сравн. примечание 5). Мендель делает при этом предположение о полной чистоте гамет, т.-е. об альтернативном распределении конкурирующих зачатков (*A-a, B-b, C-c*) между половыми клетками, образующимися в одинаковом числе. Против этого многие исследователи указывают на возможность общей или случайной «нечистоты» гамет от латентной примеси конкурирующих зачатков. Однако, нельзя не признать, что многочисленные прежние аргументы в пользу последнего воззрения, после применения теории факторов, оказались неосновательными или сомнительными. *По большей части при ближайшем рассмотрении этих случаев «нечистоты» гамет оказывается, что мы имеем здесь дело вместо одной со многими парами генов одновременно, или со множественными однородными генами, как по отношению к факторам, определяющим длину ушей кролика.*

19) К стр. 25. (Ко 2 группе формул). Зародышевые клетки или яйцеклетки и пыльцевые клетки обозначаются, по современной номенклатуре, как «гаметы», их продукты слияния, как «зиготы», при этом продукты слияния гамет с одинаковыми зачатками, как «гомозиготы», с различными зачатками, как «гетерозиготы» (Бэйтсон). Развивающиеся отсюда индивиды обозначаются, как внутренне гомогенные, соотв. гомозиготные, производящие одинаковые половые клетки, или же как внутренние негомогенные, соотв. гетерозиготные, дающие половые клетки разного рода. Смотря по различию в одном или многих зачатках отличают просто гетерозиготные, двукратно гетерозиготные и т. д. В общем, гетерозиготное состояние обнаруживается расщеплением потомства, т.-е. появлением разноформенных потомков. Выбранное Менделем математическое обозначение употребляется в теории факторов в измененном виде; именно, так как противоположаются друг другу не два различных положительных зачатка, а только присутствие или отсутствие фактора (теория присутствия—отсутствия),—то большими буквами (*A, B, C*) обозначается присутствие, маленькими (*a, b, c*) — отсутствие. Поэтому для примера Менделя (круглый - угловатый, желтый-зеленый) современная формулировка будет такова:

Форма I (Семенное растение)	Форма II (Пыльцевое растение)
<i>A</i> (присутствует фактор круглой или крахмалистой формы в «эпистатическом» состоянии).	<i>a</i> (соответств. фактор отсутствует)
<i>B</i> (присутствует фактор угловатой или так наз. сахаристой формы в вытесненном «гипостатическом» состоянии).	<i>B</i> (соответств. фактор. присутствует)
<i>C</i> (присутствует фактор желтой окраски «эпистатический»).	<i>c</i> (соответств. фактор отсутствует)
<i>D</i> (присутствует фактор зеленой окраски, хотя в «гипостатическом» состоянии).	<i>D</i> (соответств. фактор присутствует).
Гетерозиготы: <i>ABCDaBcD</i> дают 1 поколение гибридов.	

Отсюда получают гаметы (32):

$$ABCD \ ABcD \ aBCD \ aBcD \text{ — по 4 } \text{♀} \text{ и по 4 } \text{♂}$$

Отсюда образуются зиготы (16), дающие II поколение гибридов.

<i>ABCDABCD</i> гомозиготны	<i>aBCDaBCD</i> гомозиготны	<i>ABcDABcD</i> гомозиготны	<i>aBcDaBcD</i> гомозиготны.
2 <i>ABCDABcD</i> однократно гетерозиготны.	2 <i>aBCDaBcD</i> однократно гетерозиготны.	2 <i>ABcDaBcD</i> однократно гетерозиготны.	
2 <i>ABCDaBCD</i> однократно гетерозиготны.			
4 <i>ABCDaBcD</i> двукратно гетерозиготны			
Выглядят желтыми круглыми.	желтые-угловатые.	зеленые-круглые.	зеленые-угловатые.

* Следует впрочем заметить, что господствовавшая еще недавно теория «присутствия—отсутствия», признаков в настоящее время оказывается уже не согласующейся со многими фактами, и мы снова возвращаемся к определению Менделя, согласно которому фактор рецессивного признака (*a*, *b*, *c*, *d*) представляет собою нечто реальное, а не только «отсутствие» фактора доминантного признака.*

20) К стр. 29. Сравн. примечание 10.

21) К стр. 32. *Уже давно подмеченное сходство в разложении признаков у близких видов растений, которые Мендель описывает на сравнении *Pisum* и *Phaseolus*, нашло недавно особенно яркое выражение в учении о параллельных гомологичных рядах Н. И. Вавилова (см. его статью в *Journal of Genetic* 1922. а также его доклад на Саратовском съезде 1920 г.). У животных такие гомологичные ряды изменчивости изучены в особенности по отношению к генетическим формулам окраски млекопитающих (Баур сопоставляет окраску кроликов и мышей, Кольцов — окраску мышей и морских

свинок, при чем генетические формулы окраски в значительной степени оказываются тождественными).*

22) К стр. 32. Сравн. примечание 9.

23) К стр. 33. Сравн. примечание 9.

24) К стр. 35. Дальнейшие отношения расщепления 15:1, 63:1, 255:1 можно свести к различию в 2, 3, 4 элементах или факторах, к дигибридному, тригибридному, полигибридному скрещиванию—в противоположность к однофакториальному или моногибридному скрещиванию, характеризующемуся отношениями 3:1 или 1:2:1 (по Н и л ь с о н Э л е). На-ряду с возможностью, что из названных в тексте соединений «каждая представляет другую окраску», существует другая, что отдельные факторы в главном оказывают одно и то же действие, напр., постепенно повышают степень насыщения одной и той же окраской. Тогда индивиды, несущие разное число этих факторов, представляют постепенный ряд переходов.

25) К стр. 37. Сравн. примечание 3 и статью II.

26) К стр. 39. Здесь следует упомянуть, что К е р н е р выставил сперва теорию многообразия видов путем получения константных гибридов с неумещающейся плодовитостью. Сравн. его «Жизнь растений». Вопрос о значении скрещивания различных видов, как одного из факторов для новообразования константных форм, получает освещение в работах: Ф о к е о *Rubus* (1877), Р о з е н а об *Erophilla* (1889), М а л э н в о о *Mentha* (1898), В е т т ш т е й н а относительно отдельных случаев у *Euphrasia*, *Gentiana* и *Sempervivum* (1896, 1897, 1901), и у С о л ь м с-Л а у б а х а о тюльпанах (1899).

27) К стр. 40.* Замечательная по своей глубине гипотеза М е н д е л я о существовании в зачатковых клетках таких структурных элементов, которые определяют фенотипные признаки развивающегося из зиготы организма и при гибридизации вносятся в зиготу из обеих несколько различных гамет, в течение долгого времени оставлялась без внимания менделистами экспериментаторами, многие из которых, подобно Г о г а н с е н у, решительно отклоняли попытки цитологов найти конкретно эти элементы в физической структуре хромосом, называя эти попытки ничем неоправдываемыми фантазиями. Высказанное еще О. Г е р т в и г о м предположение, что носителями наследственности в структуре клетки являются хромосомы, в настоящее время благодаря в особенности работам Н а в а ш и н а, Г е т с а и М о р г а н а, может считаться окончательно установленным. М о р г а н со своими сотрудниками (см. М о р г а н — «Структурные основы наследственности» в серии «Современные проблемы естествознания») идет далее и для каждой из 4 парных хромосом этой формы рисует карту распределения отдельных наследственных элементов—генов, определяя расстояния между отдельными генами в относительных единицах, которые мы можем назвать «морганидами». В настоящее время мы уже не только предположительно, как это делает М е н д е л ь, но на основании точно установленных цитологических фактов, относим расщепление отцовских и материнских генов в зародышевых клетках гибрида к определенному моменту созревания зачатковых клеток и

ставит этот процесс в прямую связь с процессом ридукционного деления хромосом.—Это проникновенное предчувствие правильного разрешения тончайших цитологических вопросов в то время, когда о структуре клеток почти ничего не было известно, представляет одно из лучших докательств гениальных творческих способностей Менделя *.

28) К стр. 47. Нет никакого сомнения относительно гибридной природы наблюдаемых Менделем, но, к сожалению, детально не описанных форм *), несмотря на указание о бесполом размножении *Hieracium Ostenefeldae* и *Ronckye*. Как характеризующие признаки Менделем приведены: прежде всего многообразие (плейотипия) первого поколения—за исключением 2 одноформенных гибридов *Hieracium*,—частью промежуточное положение, частью чистое выявление конкурирующих родительских признаков, однако самостоятельная новая комбинация признаков. По теории факторов настоящее многообразие, т.-е. состав I поколения из различных типов с характерно различным потомством, позволяет заключить о гетерозиготном характере или гибридном происхождении одной или двух родительских форм. Для *Hieracium* это объяснение подкрепляется видимой склонностью к бастардированию на свободе (сравн. Н. Zahn, «Allg. bot. Zeitschrift» v. A. Kneucker, Nov. 1904). Отсюда можно думать, как полагает Корренс, что Мендель имел дело с одинаковыми по внешности, но внутренно или криптомерно, т.-е. в их факториальном составе, различными индивидами, которые в других случаях легко установить при нормальном расщеплении в многочисленных случаях полигибридного скрещивания.—Во-вторых, гибриды *Hieracium* у Менделя характеризуются константным закреплением отдельных типов, т.-е. кажущимся отсутствием расщепления. Это необыкновенное поведение может быть объяснено, по крайней мере, отчасти, бесполом или апогамным размножением отдельных типов настоящих гибридов первого поколения.

29) К¹ стр. 47. Кернер шел, повидимому, слишком далеко, совершенно отрицая ограничение плодовитости у гибридов. Во всяком случае, всегда остается возможность повышения в дальнейших поколениях уменьшившейся вначале плодовитости, на что указывают наблюдения Менделя. Аналогичные наблюдения сделали Ветшттейн над гибридом *Sempervivum alpinum* × *arachnoideum* и Чермак над гибридом *Phaseolus vulgaris* × *multiflorus*.

30) К стр. 49. К сожалению, это намерение не приведено в исполнение.

*) Самим Менделем опубликованы 6 таких гибридов, Петером (О произвольных и искусственных садовых гибридах у *Piloselloida* рода *Hieracium* секц. *Piloselloides*. Englers botan jahrb Bd.. V J. 2, 3, 4, 5 и Bd.. VI. J. 2. 1884. Сравн. также Нэгели и Петер *Hieracium* Средней Европы, монографическая обработка 1885) дальнейшие 4; Менделем сверх того получены, хотя и не описаны еще 21 форма и частью в большом количестве экземпляров. Сравн. Корренса стр. 248—252.

СОДЕРЖАНИЕ.

	<i>Стр.</i>
1. Г. Мендель. Опыты над растительными гибридами	5
2. Г. Мендель. О некоторых гибридах <i>Hieracium</i> , полученных искусственным оплодотворением	45
3. От редактора	51
5. К. Корренс. О жизни и работе Грегора Менделя.	52
4. Е. Чермак. Примечания	65

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКВА.—ПЕТРОГРАД.

КЛАССИКИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ

Серия книг, издаваемая под общей редакцией А. Д. Архангельского, Н. К. Кольцова, В. А. Костицына, П. П. Лазарева и Л. А. Тарасевича. При ближайшем участии в редакционной работе В. М. Арнольди, В. Ф. Кагана, Т. К. Молодого, В. В. Шарвина и Э. В. Шпольского.

ВЫШЛИ ИЗ ПЕЧАТИ:

4. П. Н. Лебедев. — Световое давление. Под ред. академика *П. П. Лазарева* и проф. *Т. П. Кравца*.
5. Г. Гельмгольц. — О сохранении силы. Перев. и ред. акад. *П. П. Лазарева*.
6. Г. Гельмгольц. — Скорость распространения нервного возбуждения. Под ред. акад. *П. П. Лазарева*.
7. Сади Карно. — Размышления о движущей силе огня. Под ред. проф. *В. Р. Бурсиана* и проф. *Ю. А. Круткова*.
8. М. В. Ломоносов. — Физико-химические работы. Под ред. проф. *Б. Н. Меншуткина*.
9. Кант, Лаплас, Фай, Дж. Дарвин, Пуанкаре. — Космогонические гипотезы. Под ред. проф. *В. А. Костицына*.
10. Г. Мендель. — Гибриды у растений. Под ред. проф. *Н. К. Кольцова*.
12. Русские классики морфологии растений. Сборник статей. Под ред. проф. *Б. М. Арнольди*.

П Е Ч А Т А Ю Т С Я:

- И. И. Мечников. — Лекции о сравнительной патологии воспалений. Под ред. проф. *Л. А. Тарасевича* (2-е изд.).
- И. П. Павлов. Лекции о работе главных пищеварительных желез. 2-е изд.
- К. Э. Бэр. Избранные работы. Пер. и ред. *Ю. А. Филиппченко*.