

DISKUSE

Průvodní jevy mezidruhově hybridizace

Begleiterscheinungen der Artkreuzung

Gabriela ŠVERĚPOVÁ

Katedra botaniky přírodovědecké fakulty University Karlovy, Praha 2, Benátská 2

Došlo 28. května 1968

V přírodě jsou jednotlivé taxóny relativně stálé, neboť jsou vzájemně izolovány izolačními mechanismy. Variabilita jejich přirozených populací je pak ovlivňována modifikacemi na určitém stanovišti, mutacemi a křížením spojeným s vyštěpováním (včetně rekombinací). Evolučně se tyto tři složky mohou uplatňovat různě. Zeela bezvýznamné jsou některé modifikace (např. známý Bonnierův pokus s *Taraxacum*, sec. HRUBÝ 1943). Také evoluční hodnota mutací je různá. Významnější jsou např. některé chromozomální aberace (translokace, inverze) nebo genové mutace, méně podstatné jsou např. některé případy autopolidie, polysomie ap. Určitou kombinací příznivých mutačních změn s modifikacemi jsou ekotypy, které jsou evolučně významné. Křížení a vyštěpování (spolu s rekombinacemi) se uplatňuje také různě v závislosti na způsobu opylování určitého taxónu. U autogamních taxónů následkem opakovaného samosprašování nastává redukce heterozygotů a rozložení populace v čisté linie (= geneticky stejnorodý soubor homozygotních jedinců). A právě tato změna je mnohem nápadnější, takže si jí botanikové všimnou a mluví o velké variabilitě taxónu. U allogamních taxónů se následkem úplné panmixie (= všestranné ničím neomezené opylování příslušníků eizosprašné populace) udržuje genotypové složení populace v rovnováze, takže skutečná, avšak skrytá (potenciální) variabilita panmiktických populací zůstává za normálních podmínek nepovšimnuta a vyniká v celé své šíři teprve tenkrát, když dojde k porušení této rovnováhy. A právě hybridizace mezi taxóny, ať jsou jakékoliv úrovně je jedním ze silných zdrojů pro porušení této rovnováhy. Víme však, že taxóny v přírodě nejsou vždy tak vyhraněným způsobem autogamní nebo allogamní, nýbrž že jsou spojeny nejrůznějšími přechody v tomto směru. Hodnotíme-li hybridizaci mezi taxóny v přírodě v rámci různých způsobů opylování (kleistogamie, autogamie, geitonogamie, allogamie), pak jde o extrémní případ allogamie.

A nyní, které hlavní izolační mechanismy se uplatňují v přirozených populacích taxónů? Je to především izolační mechanismus geografický, ekologický, sezónní, mechanický, cytologický a genetický.

1. Geografický izolační mechanismus se vyskytuje všude tam, kde jsou dva taxóny geograficky vzájemně izolovány. Pak se nelze v přirozených podmínkách přesvědčit o uplatnění kteréhokoliv dalšího izolačního mechanismu. Tato možnost nastává teprve po odstranění geografické bariéry ať již následkem přirozených florogenetických procesů (jako např. šíření určitých druhů do nových geografických oblastí), nebo lidským zásahem, např. zavlečením určitých druhů do jistého území (např. různé plevele s obilím ap.), nebo náhodným umělým pěstováním geograficky izolovaných taxónů v botanických zahradách (např. východoevropská *Salvia nutans* vedle endemické macedonské *Salvia jurišči* — HRUBÝ 1933). Proto se také v taxonomii v této souvislosti odlišují allopatrické taxóny a allopatrická introgrese (= introgrese mezi taxóny, které v současné době nemají společný areál) od sympatrických taxónů a sympatrické introgrese (např. DAVIS et HEYWOOD 1963).

2. Ekologický izolační mechanismus se uplatňuje do jisté míry jako izolace geografická. Křížení příslušných populací buď úplně vylučuje, nebo velmi omezuje tím, že rodičovské taxóny jsou vázány na různé biotopy. Buď se vůbec nesetkávají, nebo jen velmi zřídka. Příkladem občasného překonání ekologické bariéry v přirozených podmínkách je hybridní roj křížence *Cirsium* × *rigens*, který vzniká hybridizací mezi *Cirsium oleraceum* a *C. acaule*. Ekologická

izolace je také hlavním izolačním mechanismem mezi některými druhy rodu *Tradescantia* (sec. DUBININ et GLEBOCKIJ 1967) a také např. mezi některými druhy rodu *Verbena* (POIN-DEXTER 1962).

3. Sezónní (fenologický) izolační mechanismus buď zcela vylučuje, nebo omezuje hybridní děje tím, že příslušné taxóny nekvetou ve stejnou dobu. Jako nejdůležitější izolační mechanismus je hodnocen např. u *Hamamelis virginiana* a *H. vernalis* (DOBZHANSKY 1939) a také u některých druhů rodu *Iris*. Sama jsem se o tomto typu izolace přesvědčila také u našich druhů rodu *Anthericum*. Současného kvetení obou druhů jsem dosáhla pouze přirychlením *A. ramosum* ve skleníkových podmínkách. Je zde však nutno uvažovat ještě o dalším izolačním mechanismu, neboť křížení mezi uvedenými druhy se daří jen ve směru *A. liliago* × *A. ramosum*. V reciprokém směru jsem získala vždy negativní výsledky.

4. Mechanický (morfologický) izolační mechanismus má základ především v různé stavbě květů. Podle poznatků v tomto směru získaných lze usuzovat, že tento typ izolace hraje důležitou roli pravděpodobně jen v čeledích s velmi specializovanou květní stavbou jako jsou např. *Orchidaceae*, *Viciaceae* aj. (DOBZHANSKY 1939).

Poněkud jiného charakteru jsou ostatní izolační mechanismy, neboť tam lze všechny dosud uvedené bariéry vyloučit. Zde se za normálních podmínek dostává do kontaktu blízka a pylová zrnka nejrůznějších druhů. Stačí, když si uvědomíme, kolik nejrůznějšího pylu přináší do květu např. včela nebo čmelák, když je o nich známo, že jsou opylovači velkého množství rostlin. Nastalo opylení a nic by již nemělo bránit tomu, aby nastalo i oplození. Avšak přece tomu tak není. Na základě studia velkého množství případů bylo možno vytvořit zhruba tři skupiny, které podmiňují negativní výsledky při hybridizaci mezi taxóny:

- pyl na blízce určitého druhu vůbec nevyklíčí;
- pyl sice vyklíčí, ale pylové láčky nedorostou do zárodečného vaku;
- dojde dokonce k vytvoření zygoty, která však v některé pozdější fázi vývoje zanikne.

V uvedených případech jde o cytologické nebo genetické izolační mechanismy nebo o oba typy současně.

5. Cytologický izolační mechanismus. Cytologické rozpory vznikají především při křížení taxónů, které se liší počtem chromozómů. Cytologická izolace se pak uplatňuje nejvýrazněji dvojím způsobem, a to buď již při klíčení pylu, anebo až při tvorbě semen. V obou případech se dostávají do vzájemného vztahu kvantitativní poměry chromozómů zúčastněných komponent. V normálním případě, jímž je buď křížení dvou diploidních druhů, křížení vnitrodruhové anebo autogamie, je poměr počtu chromozómů buněk pylové láčky k počtu chromozómů somatických buněk v pletivu čnělky 1 : 2. Ve všech ostatních případech křížení se tento poměr mění, což má za následek porušení fyziologických vztahů mezi láčkou a čnělkou. To znamená, že při křížení diploidního taxónu s tetraploidním ($2n \times 4n$) je tento poměr 1 : 4 atd. Avšak bylo zjištěno, že jednotlivé druhy nebo rody se chovají v tomto ohledu různě. U některých byly získány lepší výsledky, když mateřský taxón měl vyšší počet chromozómů než otcovský. Jsou to např. rody *Solanum*, *Datura*, *Nicotiana*, *Secale*. Opačným způsobem se chovají např. *Triticum*, *Avena*, některé plané trávy, *Helianthus*, *Rosa*. U některých druhů rodu *Brassica* se naopak ukázalo, že tyto chromozomální vztahy nejsou rozhodující (OEHLER 1958).

Při tvorbě semen je třeba uvažovat ještě širší komplex těchto vztahů, neboť se zde uplatňují chromozomální poměry embrya, endospermu a nucellu. Připojená tabulka zachycuje jednotlivé vztahy (MÜNTZING sec. HRUBÝ 1961):

křížené druhy	embryo:	endosperm:	nucellus	embryo endosperm	endosperm nucellus	embryo nucellus
$2n \times 2n$	2	3	2	0,67	1,50	1,00
$2n \times 4n$	3	4	2	0,75	2,00	1,50
$2n \times 6n$	4	5	2	0,80	2,50	2,00
$4n \times 2n$	3	5	4	0,60	1,25	0,75
$4n \times 6n$	5	7	4	0,71	1,75	1,25
$6n \times 2n$	4	7	6	0,57	1,17	0,67
$6n \times 4n$	5	8	6	0,62	1,33	0,83

Průběh poruch je často velmi různý, avšak většinou se dostaví omezení dalšího růstu endospermu a nakonec i odumření embrya. To bylo zjištěno např. při mezidruhovém křížení v rámci

rodu *Solanum* (v. WANGENHEIM 1954), *Hordeum* (HÅKANSSON 1953), *Secale* (HÅKANSSON et ELLERSTRÖM 1950) ap. V přirozených podmínkách cytologickou izolaci tohoto typu překonat nelze. V umělých podmínkách to v některých případech možné je. Nepříznivý vliv hybridního endospermu se odstraní tak, že se embryo extirpuje z mladého semena a pěstuje se uměle na živném mediu. Tímto způsobem bylo možno skutečně získat hybridy, např. mezi druhy *Linum perenne* × *L. alpinum*, *L. perenne* × *L. austriacum* (LAIBACH 1930), *Trifolium repens* × *T. nigrescens* (HOVIN 1962), *Lilium speciosum* × *L. auratum* (EMSWELLER et UHRING 1962) a také u řady kulturních plodin, jako např. u *Lycopersicum*, *Datura*, *Cucurbita*, *Hordeum* (OEHLER 1958). Někdy lze této metody použít pro získání vyššího počtu hybridních semenáčů, jako např. v rámci rodu *Prunus* (HRUBÝ 1954).

Jsou ještě jiné teorie pro vysvětlení poruch při vývinu embrya a endospermu. Např. při vzdálené hybridizaci různých zástupců čeledi *Solanaceae* bylo pozorováno současně s poruchami při vývinu embrya a endospermu nadměrné rozrůstání integumentálního tapeta. Byl vysloven předpoklad, že rozrůstání této mateřské tkáně zabraňuje přílivu živin do endospermu, který pak hladově a hyne, což má za následek zánik celého semena. Tento zjev byl označen jako somatoplastická sterilita. Pomocí ní se snaží někteří autoři vysvětlit všechny případy anomálií v endospermu při vzdálené hybridizaci (BANNIKOVA 1968).

Důležitost rovnováhy mezi jednotlivými částmi vyvíjejícího se semena potvrzují nejen kladné výsledky s úspěšným pěstováním hybridních rostlin, ale ještě jedna zajímavá skutečnost, a to vysoký počet mezidruhových a mezirodových hybridů v čeledi *Orchidaceae* (např. TURRILL 1953), jejichž zástupci mají semena bez endospermu. Z tohoto důvodu se kříženci čeledi *Orchidaceae* některými autory vůbec do statistik týkajících se počtu hybridů nezahrnují. Za zmínku stojí, že počet vzdálených hybridů u vyšších rostlin se odhaduje asi na 10 tisíc (SECTOR 1956 sec. HRUBÝ 1961). U kulturních rostlin, a to u pšenin, se uvádí 256 mezidruhových a 95 mezirodových hybridů (BISKOP 1963).

6. Genetický izolační mechanismus. Studium genetické izolace se dostáváme do nejužšího kontaktu se základními principy genetické analýzy. Genetická izolace zasahuje do existence hybridního individua takovým způsobem, že rozhoduje o přežití nebo o eliminaci tohoto jedince. A to především proto, že podmiňuje stupeň jeho fertility a tím i další jeho existenční možnosti. Víme, že fertilita hybridního jedince je závislá na synapsi (párování) homologních chromozómů (tj. chromozómů, které obsahují stejné geny ve stejném pořadí) v zygotene heterotypické profáze. Při vnitrodruhovém křížení nebo při autogamii je synapse chromozómů zcela normální, to znamená, že homologní chromozómy u diploidů tvoří pouze bivalenty (tj. spojení dvou homologních chromozómů při meiozi). Proto také distribuce chromozómů v heterotypické anafázi je úplně normální. To má za následek vznik normálních životaschopných gamet, tj. buněk vaječných i buněk spermatických.

U hybridních organizmů se sice tento případ může také vyskytnout, avšak ve většině případů tomu tak není. Synapse není normální, místo bivalentů se tvoří jiná spojení chromozómů (např. různé typy multivalentů, tj. spojení několika chromozómů při meiozi nebo univalenty, tj. chromozómy bez homologních partnerů). Jejich distribuce v heterotypické anafázi není pravidelná, nýbrž nahodilá, a to má za následek nejružnější poruchy při sporogenezi, a tedy i při následné tvorbě pohlavních buněk, což vede i ke snížení fertility v nejružnějším stupni. Tento zjev poprvé pozoroval FEDERLEY 1913 u motýlů (sec. DOBZHANSKY 1939). Příčiny nemožnosti synapse chromozómů tkví v kvalitativních a kvantitativních genomových (genóm je soubor vloh haploidní sady chromozómů) rozdílech mezi jednotlivými taxóny. Mechanismus dějů souvisejících se synapsí chromozómů patří stále ještě mezi nejpotebnější úseky cytologie (cf. GRUNDMANN 1964, PAZOURKOVÁ 1967).

Pro rozmanitost utváření heterotypických anafází a tím i plynulou stupňovitost od normální fertility až k absolutní sterilitě lze dost obtížně vytvořit nějaké striktní hranice. Přesto však je možné pro částečnou orientaci rozvrstvit existující známé případy do několika skupin (OEHLER 1958):

a) Taxóny mají stejný počet chromozómů a mají homologní genómy: Výsledek křížení je zhruba stejný jako při vnitrodruhovém křížení nebo při autogamii. Heterotypická anafáze probíhá normálně, distribuce chromozómů je pravidelná. Všechny pohlavní buňky obsahují stejný počet chromozómů, hybridní rostliny mají normální fertilitu. Z cytologického hlediska je mezi oběma taxóny velmi blízký vztah. Např. *Tagetes juliscensis* ($n = 12$) × *T. erecta* ($n = 12$); hybrid má $2n = 24$, tvoří jen bivalenty, a proto je normálně plodný (TOWNER 1962). Analogickým způsobem se chovají hybridy *Vitis vinifera* ($n = 19$) × *V. riparia* ($n = 19$) s $2n = 38$ a s 19 bivalenty (NEGRUL 1930), *Nicotiana paniculata* ($n = 12$) × *N. benavidesii* ($n = 12$) s $2n = 24$ a 12 bivalenty (GOODSPEED 1945) aj.

b) Taxóny mají různý počet chromozómů a homologní genómy: I v tomto případě se mohou všechny chromozómy párovat normálně. Avšak dochází k porušení fertility, např. při

spojení autotetraploidního druhu s jeho původní diploidní rasou ($AA \times A$), kdy jsou všechny chromozómy vzájemně úplně homologní, takže v heterotypické anafázi se vyskytují často jen trivalenty, někdy též vedle trivalentů bivalenty a univalenty. Tak např. hybrid *Petunia hybrida* ($n = 14$) $\times$ *P. axillaris* ($n = 7$) obsahuje $2n = 21$, chromozómy tvoří pravidelně 7 trivalentů (STEERE sec. OEHLER 1958).

Při spojení diploidních nebo tetraploidních taxónů s taxóny vyššího stupně ploidie se vytvářejí často jen multivalenty, bivalenty a univalenty. Někdy však také jen bivalenty, a to v těch případech, kdy se chromozómy s nižším počtem párují se stejným počtem chromozómů taxónu o vyšším počtu allosyndeticky (allosyndeze je párování chromozómů z různých sádek při meiozi) a zbyvajících chromozómů taxónu o vyšším počtu vzájemně autosyndeticky. Tak např. bastard *Fragaria vesca* ($n = 7$) $\times$ *F. moschata* ($n = 21$) s $2n = 28$ tvoří 14 bivalentů (SCHIEMANN 1951), bastard *Prunus domestica* ($n = 24$) $\times$ *P. cerasifera* ($n = 8$) s $2n = 32$ vytvářel většinou 16 bivalentů, ale někdy též 1–5 trivalentů, 6–16 bivalentů a 0–3 univalenty (DARLINGTON 1928). Přítomnost multivalentů nebo univalentů vedle bivalentů má pochopitelně za následek i nepravidelné rozdělení chromozómů v heterotypické anafázi a tím i vznik gamet s různým počtem chromozómů.

c) Taxóny mají homologní a semihomologní nebo nehomologní genómy, při čemž počty chromozómů jsou stejné nebo různé: Při meiozi chromozómy homologních a semihomologních genómů vytvářejí bivalenty, ostatní zůstávají nepárové jako univalenty. Fertilita hybrida je tím vyšší, čím více tvoří bivalentů. Sem patří velká část mezidruhových bastardů rodu *Avena*, *Triticum* (OEHLER 1958), různých trav, jako např. *Setaria* (LI et al. 1942), *Brassica* (MORINAGA 1929), *Rosa* (TÄCKHOLM 1922), *Viola* (CLAUSEN 1931), *Chrysanthemum* (SHIMOTOMAI sec. OEHLER 1958) aj. U většiny lépe prostudovaných případů jsou genómy taxónů o nižším počtu chromozómů homologní s některými genómy taxónu o vyšším počtu chromozómů. Proto také počet bivalentů u bastardů je určen počtem chromozómů nižší chromozomální sádky. Jde zde často o křížení alloplodů s jejich diploidními původními druhy. Tak např. *Drosera rotundifolia* ($n = 20$) $\times$ *D. longifolia* ($n = 10$) s $2n = 30$, tvoří 10 bivalentů a 10 univalentů (ROSENBERG sec. TISCHLER 1921). Podobně také hybrid *Setaria faberii* ($n = 18$) $\times$ *S. italica* ($n = 9$) s $2n = 27$ tvoří 9 bivalentů a 9 univalentů (LI et al. 1942).

Nejsou-li genómy rodičovských taxónů homologní, tvoří se méně bivalentů a více univalentů. Např. mezidruhový hybrid *Aegilops cylindrica* ($n = 14$) $\times$ *Triticum aestivum* ($n = 21$) má $2n = 35$ a tvoří 7 bivalentů a 21 univalentů. Gamety pak obsahují od 7 do 28 chromozómů (PERCIVAL 1930).

Obsahují-li rodičovské taxóny vedle homologních také semihomologní genómy, tvoří se i multivalenty (většinou tri- nebo kvadrivalenty). Např. u bastarda *Avena barbata* ($n = 14$) $\times$ *A. strigosa* ($n = 7$) se sice tvoří většinou 7 bivalentů a 7 univalentů, avšak někdy bylo pozorováno také 5 trivalentů, což je podmíněno semihomologními vztahy mezi chromozómy obou genómů (NISHIYAMA sec. OEHLER 1958).

d) Taxóny obsahují jen semihomologní nebo semihomologní a nehomologní genómy a mají stejný nebo různý počet chromozómů: Zde se vyskytují vedle bivalentů také multivalenty a univalenty. Nejnapadnější charakteristikou této skupiny je velmi silně kolísající počet pozorovaných spojení chromozómů, provázený různě sníženou fertilitou hybridních rostlin. Tak např. EMSWELLER a JONES (sec. OEHLER 1958) našli u F_1 hybridů *Allium cepa* ($n = 8$) $\times$ *A. fistulosum* ($n = 8$) z Japonska v 72 % buněk 8 bivalentů. Naproti tomu LEWAN, který vytvořil stejného bastarda s evropskými rostlinami těchto druhů, našel jen ve 2 % buněk bivalenty a v ostatních poruchy, vyvolané strukturálními rozdíly v chromozómech. Do této skupiny lze také zahrnout různé mezidruhové a mezidruhové bastardy skupiny *Triticinae*, rodu *Nicotiana*, *Gossypium*, *Ribes*, *Viola*, *Papaver* ap. (sec. OEHLER 1958). Tak např. u *Gossypium sanguineum* ($n = 13$) $\times$ *G. anomalum* ($n = 13$) s $2n = 26$ se vytvořilo v heterotypické anafázi 7–13 bivalentů a 2–12 univalentů (WEBER sec. OEHLER 1958).

e) Taxóny mají genómy vzájemně zcela nehomologní, počet chromozómů není rozhodující: Chromozómy obou taxónů se v hybridních rostlinách nemohou párovat. Jestliže však jsou jeden nebo oba taxóny polyploidní, mohou se chromozómy polyploidního taxónu párovat autosyndeticky a pak se může vytvořit určitý počet bivalentů, zatímco nepárové chromozómy se rozdělují zcela nahodile. Gamety obsahují různý počet chromozómů, fertilita hybridních rostlin bývá nízká. Tak např. hybrid *Zea mays* ($n = 10$) $\times$ *Tripsacum dactyloides* ($n = 36$) má $2n = 46$ a tvoří 18 bivalentů od *Tripsacum* a 10 univalentů od *Zea* (MANGELSDORF et REEVES 1931). Podobně též *Iris korolkowii* ($n = 11$) $\times$ *I. macrantha* ($n = 24$) má $2n = 35$ a tvoří 12 bivalentů od *I. macrantha* a 11 univalentů od *I. korolkowii* (sec. OEHLER 1958).

Jsou-li rodičovské genómy vzájemně jen semihomologní, vyskytují se vedle bivalentů při vyšším stupni ploidie také multivalenty a univalenty v proměnlivém počtu. Distribuce chromozómů v heterotypické anafázi je úplně nepravidelná, takže počet chromozómů v gametách různě

kolísá. Tak např. jeden typ *Triticale*, a to *Triticum aestivum* ($n = 21$) $\times$ *Secale cereale* ($n = 7$) má $2n = 28$, při čemž tvoří 0–1 trivalent, 0–3 bivalenty, 22–28 univalentů (BLEIER sec. OEHLER 1958).

f) Taxóny mají genómy zcela nehomologní: Všechny chromozómy zůstávají nepárové a rozdělují se v heterotypické anafázi zcela nahodile. Gamety obsahují velmi proměnlivý počet chromozómů. Rostliny se vyznačují velmi omezenou fertilitou. Některé konkrétní případy jsou v připojeném přehledu:

Bastard	n	2n	Počet univalentů	Autor
<i>Aegilops umbellulata</i> $\times$ <i>Haynaldia villosa</i>	7 7	14	14	BERG 1937
<i>Raphanus sativus</i> $\times$ <i>Brassica oleracea</i>	9 9	18	18	KARPETCHENKO 1928
<i>Nicotiana bigelovii</i> $\times$ <i>Nicotiana suaveolens</i>	24 16	40	40	GOODSPEED et CLAUSEN sec. OEHLER 1958
<i>Oryza sativa</i> $\times$ <i>Oryza minuta</i>	12 24	36	36	MORINAGA sec. OEHLER 1958

Z hlediska experimentální taxonomie je nutné si uvědomit, že uvedené izolační mechanismy lze shrnout do dvou skupin:

1. izolační mechanismy křížitelných taxonů (geografický, ekologický, sezonní, mechanický),
2. izolační mechanismy nekřížitelných taxonů (cytologický, genetický).

A nyní, jestliže není přítomen žádný z uvedených izolačních mechanismů mezi určitými dvěma taxóny, objeví se v přírodě rostliny F_1 generace. Jak budou vypadat?

Je třeba si uvědomit, že každý z obou rodičovských taxonů, které se na jejich vzniku podílely, je charakterisován souborem morfologických i jiných znaků. A ty podléhají stejným genetickým principům jako znaky při křížení vnitrodruhovém. Avšak zachytit genetické chování těchto znaků je v tomto případě mnohem obtížnější. Proto také na počátku studia především mezidruhových hybridů zastávali někteří badatelé názor, že principy mendelistické dědičnosti k vysvětlení způsobu dědičnosti znaků u mezidruhových kříženců nestačí (sec. DOBZHANSKY 1939). Dnes již víme, proč tento mylný názor vznikl:

1. Proto, že každý mezidruhový kříženec je vlastně polyhybrid, tzn. kříženec, kde vystupuje současně vysoký počet alel, které podmiňují jeho fenotypový charakter. Současné sledování těchto alel je prakticky vyloučeno.
2. Zachycení štěpných poměrů znemožňuje dále často heterozygotní stav alelových párů pro jednotlivé znaky u rodičovských druhů.
3. Většina mezidruhových hybridů se vyznačuje snížením fertility v nejrůznějších stupních, což má za následek určitou eliminaci příslušného počtu možných kombinací z celkového počtu případů a tím i zkreslení štěpných poměrů.

Na základě hodnocení F_1 generace nejrůznějších případů mezidruhového křížení vystoupilo do popředí několik významných charakteristik, které téměř vždy mezidruhovou hybridizaci provázají (OEHLER 1958).

1. Intermedierita

Intermediární vzhled F_1 generace příliš nepřekvapuje, když si uvědomíme následky vzniklé křížením. U některých znaků se skutečně uplatňuje genotypově podmíněná intermedierita, jiné jsou dominantní po jednom nebo po druhém rodiči, takže jejich současný fenotypový projev působí také intermediární. Tak např. při mezirodovém křížení *Triticum* $\times$ *Secale* se chovají znaky rodičů takto:

intermediérní

dominantní po *Triticum*

dominantní po *Secale*

délka a šířka větene
počet klasů
stavba a tvar pluch
stavba obilek
tvar pluchových kýlů
dřeňovitost stébla
délka průduchů
doba odnožování
doba zrání

silnější stéblo
chlupaté pochvy listů
světlejší uzliny
tmavší pochvy
chlupaté věteno
příčná poloha horního klásku
menší hustota klasu
více květů v klasu

pevnější stéblo
chlupy na stéble
menší úhel sklonu obilek
odolnost k chladu

Celkový vzhled F_1 generace v tomto případě pak vyvolává dojem intermediarity hybridních rostlin (BLEIER 1928, OEHLER 1931). Výrazná intermediarita v morfologických znacích byla zaznamenána rovněž u hybridů komonice *Melilotus polonica* $\times$ *M. albus* (JARANOWSKI 1962), *Tagetes erecta* $\times$ *T. tenuifolia* (TOWNER 1961) aj. Zajímavá skutečnost byla konstatována při mezidruhovém křížení *Mentha incana* $\times$ *M. sachalinensis*. Ukázalo se, že *M. incana* dominuje u kříženců v biochemických znacích (např. obsah mentolu) a naopak *M. sachalinensis* dominuje ve znacích morfologických (NIKOLAJEV et al. 1962).

Tentýž znak se však může dědit různě. Např. lávavost větene klasu je dominantní nad pevným věténem u mezidruhových bastardů *Triticum*, zatímco u mezirodových bastardů *Aegilops* $\times$ *Triticum* je recesivní (BLEIER 1928, OEHLER 1958). Mají-li rodičovské taxóny tytéž orgány nějak rozdílné, mohou se u kříženců projevit oba typy. Např. žlutá barva koruny může být u jednoho rodiče vyvolána přítomností chromoplastů (např. *Primula auricula*, *Tragopogon pratensis*) a u druhého z nich je fialové barvivo rozpuštěno ve štávě buněčné (např. *Primula hirsuta*, *Tragopogon porrifolius*). U bastardů je pak barva koruny podmíněna oběma způsoby jako např. u hybrida *Primula auricula* $\times$ *P. hirsuta* (MOSER sec. OEHLER 1958) a u hybrida *Tragopogon porrifolius* $\times$ *T. pratensis* (OWNBEY 1950). Podobně lze nalézt u kříženců 2 různé typy trichomů od obou rodičů, jako např. u bastarda *Primula hirsuta* $\times$ *P. auricula* (MOSER sec. OEHLER 1958).

2. Matroklinita a patroklinita

Někdy se však stává, že hybridní rostliny F_1 generace nejsou vůbec charakterizovány intermediaritou znaků, jak se často právě při mezidruhovém hybridizaci předpokládá. Naopak, projevuje se u nich výrazná matroklinita. Ta může být podmíněna různými příčinami. Buď se v takových případech může uplatnit matroklinita následkem cytoplasmatických faktorů, podobně jako při vnitrodruhovém křížení, a potom reciproká křížení nevypadají stejné; často dochází i k nepravidelностям ve štěpných poměrech. Anebo se matroklinita, eventuálně patroklinita projevuje následkem dominance většiny znaků jednoho z rodičů nebo v případě polyploidie některého rodiče.

Výraznější projevy matroklinity podmíněné cytoplasmatickými faktory při vzdálené hybridizaci jsou vyvolány větší citlivostí nevynorvaného genómu hybridů, který více podléhá plasmatickým vlivům než druhově stejnorodý genóm v rámci určitého taxónu. Ze starších prací je to např. Corrensův důkaz při mezidruhovém hybridizaci *Cirsium oleraceum* a *C. canum* (sec. LOBAŠEV 1963). Dále to jsou pokusy WETSTEINOVY (sec. LOBAŠEV 1963) s mezidruhovou hybridizací mechů *Funaria hygrometrica* a *F. mediterranea*, kdy nesterlnost reciprokých křížení mohl snadno zjistit podle charakteristického tvaru fyloidů, tobolek ap. V novějších pracích lze podobné projevy matroklinity zachytit i při mezidruhovém hybridizaci *Epilobium luteum* a *E. hirsutum*, které se liší v řadě znaků, jako např. vzrůstem rostliny, rozměry listů, květů, semeníků, plodů, fertilitou pylu ap. (MICHAELIS 1940, 1954). Opakovaným zpětným křížením hybridních rostlin s *E. hirsutum* byly již ve čtvrté generaci získány rostliny ve většině znaků téměř neodlišitelné od *E. hirsutum*. Matroklinita tohoto typu se projevuje také u bastarda *Digitalis purpurea* $\times$ *D. ambigua* (JONES 1912). Také LAMPRECHT (1966) zjistil ve svých pokusech a teoretických závěrech, že některé geny *Phaseolus vulgaris* jsou neslučitelné s cytoplasmou. *Ph. coccineus* a některé geny *Chrysanthemum carinatum* s cytoplasmou *Ch. coronarium*.

Avšak ani matroklinitu, eventuálně patroklinitu podmíněnou dominancí většiny znaků příslušného rodiče nelze přehlížet. Příkladem zde může být křížení dvou morfologicky odlišných druhů, a to *Malva parviflora* $\times$ *M. oxyloba*. Rostliny F_1 generace jsou morfologicky velmi blízké druhu *M. oxyloba*. Jejich hybridní charakter se projevuje teprve v F_2 generaci monohybridním štěpným poměrem (*oxyloba*, *parviflora*). Analogické vztahy byly zjištěny také při křížení *Malva pulchella* $\times$ *M. crispa* (KRISTOFERSON sec. NILSSON 1953).

Také matroklinita nebo patroklinita způsobená přítomností většího množství určitých faktorů následkem vyššího počtu chromozómů jednoho z rodičů se poměrně často uplatňuje. Tak např. bastardi *Nicotiana rustica* ($n = 24$) $\times$ *N. paniculata* ($n = 12$) jsou vždy podobní mateř-

skému druhu (OEHLER 1958). Naopak kříženci mezi *Helianthus cucumerifolius* ($n = 17$) $\times$ *H. rigidus* ($n = 51$) se vždy podobají otcovskému druhu (WAGNER 1932), podobně jako bastardi *Fragaria vesca* ($n = 7$) $\times$ *F. virginiana* ($n = 28$; MANGELSDORF et EAST 1927).

Klasickým příkladem pro vztahy mezi genomovou kvantitou a projevem dominance poskytuje mezdruhové křížení rodu *Chrysanthemum* (Shimotomai sec. OEHLER 1958). Také tam dominuje vždy rodič s vyšším počtem chromozómů. Zdánlivou výjimku tvoří křížení, kde je jedním z rodičů *Chrysanthemum makinoi*, jak vyplývá z následujícího přehledu:

Ch. makinoi ($n = 9$) $\times$ *Ch. japonense* ($n = 27$) — hybrid je podobný matce
Ch. makinoi ($n = 9$) $\times$ *Ch. decaisneanum* ($n = 36$) — hybrid je intermediární
Ch. makinoi ($n = 9$) $\times$ *Ch. pacificum* ($n = 45$) — hybrid je podobný otci

Cytologickým rozbořem bylo zjištěno, že u *Ch. makinoi* nastává při oplození zmnožení počtu chromozómů o trojnásobek. Proto u všech bastardů má *Ch. makinoi* $n = 36$, takže získané výsledky jsou pak snadno vysvětlitelné.

Přesto se však u některých kříženců projevuje dominance znaků rodiče s nižším počtem chromozómů, což není dosud uspokojivě vysvětleno; např. *Fragaria virginiana* ($n = 28$) $\times$ *F. elatior* ($n = 21$; MANGELSDORF et EAST 1927), *Nicotiana longiflora* ($n = 10$) $\times$ *N. sanderae* ($n = 9$; MALLOCH et MALLOCH 1924) aj.

3. Štěpení F_1 generace

Také při mezdruhové hybridizaci bývají většinou hybridní rostliny F_1 generace uniformní, podobně jako tomu je při vnitrodruhovém křížení. Avšak přesto existují případy, kde tomu tak není, neboť už v F_1 generaci se vyskytují 2 nebo i více fenotypů. Ponecháme-li stranou tuto možnost u rostlin s odděleným pohlavím, pak příčiny štěpení F_1 generace jsou v podstatě dvě: heterozygotní stav rodičovských druhů a strukturní hybridnost (komplexní heterozygotnost).

Heterozygotní stav obou nebo jednoho z rodičovských druhů spojený s agamospermií značně komplikuje taxonomické poměry v čeledích *Asteraceae*, *Rosaceae* a *Poaceae*. Z tohoto důvodu právě řada těchto zástupců patří mezi taxonomicky kritické taxóny, jako např. *Hieracium*, *Taraxacum*, *Rubus*, *Rosa*, *Alchemilla* aj. (RUTISHAUSER 1967). Jsou to zástupci, kteří jsou GRANTEM zahrnováni do agamického komplexu (DAVIS et HEYWOOD 1963). Již v r. 1869 získal podivné výsledky MENDEL při vzájemném křížení některých druhů rodu *Hieracium*, jako např. *H. auricula* $\times$ *H. praedaltum*, *H. auricula* $\times$ *H. aurantiacum* aj. Totiž F_1 generace proti všemu očekávání štěpila ve 2 typy, a to intermediární jedince a jedince, kteří byli fenotypově shodní s mateřským druhem; v F_2 byly oba typy rostlin fenotypově konstantní. Když později v r. 1903 OSTENFELD a RAUNKIAER (sec. NILSSON 1953) zjistili agamospermií vývoj plodů u rodu *Hieracium*, daly se již tyto i jiné podobné výsledky vysvětlit. A tím se také vysvětlila i povaha komplikovanosti uvedených kritických rodů.

Ta tedy spočívá v tom, že část květů v úboru, např. *Hieracium*, obsahuje haploidní vaječné buňky, které při oplození po nějakém náhodném mezdruhovém opylení dávají vznik jistému hybridnímu potomstvu, které vypadá různě podle genotypového základu určitých znaků u rodičovských druhů (homozygotnost, heterozygotnost). Druhá část květů v úboru obsahuje diploidní vaječné buňky, které dávají vznik nažkám bez oplození, a proto jsou to rostliny podobné mateřskému rodičovskému druhu a opět mohou být homozygotní nebo heterozygotní. A při agamospermií vývoji obou typů rostlin je pochopitelně charakter F_1 rostlin zachován i do dalších generací. Avšak jsou to pouze klony podobné jako kultivary brambor, tulipánů ap. Toto je také princip eventuální stabilizace náhodného vzniku nějaké mezdruhové kombinace. A protože v takové přírodní populaci se vlastně vzájemně kříží všechno, co se křížit může, vytváří se ohromné množství nejrozumnějších kombinací, ohromné množství biotypů, což vede k různým projevům polymorfismu.

Avšak i v jiných případech se může objevit více fenotypů v F_1 . Je známé objevování se trpasličích rostlin vedle normálních při křížení různých druhů tabáku. Ukázalo se, že trpasličí rostliny se objevují jen v tom případě, kdy se na křížení podílel druh *Nicotiana longiflora*, který je pravděpodobně heterozygotní v semiletálním faktoru pro vzrůst (BRIEGER 1929). Ještě komplikovanější vztahy vznikají, projeví-li se heterozygotní stav sterilitního faktoru jednoho z rodičů, jak např. uvádí LAMPRECHT (1948) při křížení *Phaseolus vulgaris* $\times$ *Ph. coccineus*. F_1 generace se pak skládá z pěti různých fenotypů, z nichž některé jsou sterilní a trpasličí. Podobné fenotypové projevy byly zaznamenány také u některých druhů rodu *Helianthus* (WAGNER 1932).

Druhá příčina štěpení F_1 generace je komplexní heterozygotnost. Tento jev byl nejlépe studován u rodu *Oenothera* (RENNER 1917, CLELAND 1928 sec. NILSSON 1953, ALLAN 1949, SCHWANITZ 1959), jehož produkty hybridizace byly GRANTEM zahrnuty do heteragamického komplexu (DAVIS et HEYWOOD 1963). U jednotlivých taxónů rodu *Oenothera* lze zachytit některé, např. *O. deserens*, které se chovají při meiozi normálně, tzn. že tvoří 7 bivalentů ($2n = 14$), a jiné, které následkem recipročních translokací vytvářejí místo bivalentů určitý počet prstencovitých

útvárů (katenace). Tak např. *O. lamarckiana* tvoří v meiozi jen 1 bivalent a prstenec z ostatních 12 chromozómů. Prstenec má zcela charakteristickou stavbu ze dvou komplexů chromozómů (gaudens, velans), které při heterotypické anafázi zůstávají pohromadě. Proto *O. lamarckiana* vytváří dvojí druh gamet, polovinu gaudens a polovinu velans. Je to tedy komplexní heterozygot, který však neshodí proto, že homozygotní konstituce velans a gaudens jsou letální. Pouze kombinace velans a gaudens je zygoticky životaschopná, takže mohou vždy vznikat pouze rostliny komplexně heterozygotní konstituce. Její hybridní charakter se jasně projeví při křížení s jinými druhy, kdy F_1 není jednotná, nýbrž štěpí nejméně ve 2 kategorie podle toho, se kterým druhem se kříží. Uvedené komplexy často představují úplnou vazbu řady znaků. Strukturní heterozygotnost není však omezena jen na rod *Oenothera*, nýbrž je známá také mezi jinými rody (DOBZHANSKY 1939), např. *Datura discolor* $\times$ *D. quercifolia*, *Vicia amphicarpa* $\times$ *V. sativa*, *Allium cepa* $\times$ *A. fistulosum*, *Pisum humile* $\times$ *P. arvense*, *Godetia amoena* $\times$ *G. whitneyi*, *Crepis divaricata* $\times$ *C. dioscoridis*, *Lilium martagon* $\times$ *L. hansonii*. V posledních dvou případech (tj. *Crepis* a *Lilium*) se při vytváření prstenců místo translokací uplatnil inverze.

4. Heteróze (hybridní zdatnost, luxuriace)

Pro vhodně kombinovaném křížení projevuje F_1 generace lepší výsledky v kvantitativních znacích (např. výška rostlin, váha plodů, velikost, výnos, ranost, odolnost k chorobám, produkce různých metabolitů ap.) než lepší z obou rodičů. Byla vytvořena řada teorií pro vysvětlení tohoto jevu (GOWEN 1952). Nejpřijatelnější názory však vedou k závěru, že zde spolupůsobí několik činitelů:

1. sčítání účinků příznivých dominantních alel;
2. projevy superdominance u heterozygotů;
3. genová rovnováha.

Heterózní efekt je možno postihnout nejen v nejrůznějších genotypových kombinacích vnitrodruhového křížení, ale byl konstatován také u různých mezidruhových a mezirodových hybridů. Tak např. WILKIE (1959) uvádí mezidruhové hybridy v rámci rodu *Gentiana*, kde heteróze vynikla nápadně v počtu květů; dále se uvádí heteróze v tloušťce stébla, délce článků a šířce květenství u třídruhového bastarda (*Pennisetum typhoides* $\times$ *P. purpureum*) $\times$ *P. squamulatum* (MENON et KRISHNASWAMI 1963) ap.

Na rozdíl od aplikované botaniky, která věnuje teoretickému výzkumu i praktickému využití heteróze maximální pozornost, se v taxonomii heteróze buď úplně přehlíží, nebo se jí nepřičítá vůbec žádný význam. Sice se často konstatuje, že hybridní rostliny osidlují spíše stanoviště se silně porušenou vegetací, a to buď následkem přirozeného, nebo lidského zásahu. Jako jedna z příčin se uvádí, že z hybridních semen vyrůstají často zeslabené a málo odolné klíční rostliny, které na takových stanovištích nalézají lepší životní podmínky. O tom se zmiňuje již FOCKE (1881). Já sama se však domnívám, že právě heteróze, projevující se většinou v celkové vitalitě, eventuálně v produkci semen některých vhodných hybridních kombinací F_1 generace, musela sehrát při osidlování nových stanovišť velmi důležitou roli, a to jak u jednoletých, tak i u vytrvalých rostlin. A teprve další generace se na těchto stanovištích chovají různě v závislosti na fertilitě F_1 . Při normální fertilitě jsou většinou také fertillní s poklesem hodnot v kvantitativních znacích, které vykazovaly heterózi, při snížené fertilitě F_1 generace jsou to právě ony zeslabené a málo odolné klíční rostliny výše uvedené, které vykazují různý stupeň fertility. Takové rostliny v pokusných podmínkách vyžadují v počátečním stadiu zvýšenou pozornost, takže lze z toho usoudit, že v přírodních podmínkách se mohou lépe udržet jen na nových volných plochách. Tuto zkušenosť jsem získala např. s potomstvem mezidruhového hybrida *Anagallis* $\times$ *doerfleri*, o němž se až dosud předpokládalo, že je absolutně sterilní. Sterilní hybridní rostliny F_1 generace se stávají u vytrvalých rostlin součástí populace rodičovských druhů, jako např. *Melica* $\times$ *ascheronii* (ŠVERHOVÁ 1968).

Proč metodám, které studují hybridní procesy v přírodě pomocí nepřímých důkazů, existence heteróze uniká?

1. Protože zachycují na lokalitě nejen F_1 jedince, ale i další produkty introgrese, u nichž heterózní efekt již klesá a vrací se k normálu. Proto hybridní rostliny F_1 generace, tedy právě ty heterózní, se objeví při statistickém hodnocení v extrémních, a to v maximálních hodnotách křivky.

2. Heterózní hybrid F_1 generace převyšuje tedy výkonnějšího rodiče v různých kvantitativních znacích (např. výška rostlin, velikost určitých orgánů ap.), což neodpovídá obecnému předpokladu o intermediaritě znaků, na níž stojí základy nepřímých metod. V krajním případě by pak mohly být i skutečné hybridní rostliny na základě tohoto zdánlivého teoretického i praktického rozporu ze zamýšleného studia vyřazeny, protože vzhledem ke své heterózi by se do očekávané intermediarity nevešly.

3. V přirozených populacích vytrvalých rostlin klame také ještě jedna skutečnost. Nevíme totiž, jak jsou populace rodičů a kříženců staré, takže je nemůžeme srovnávat. Sama jsem se o tom přesvědčila u mezidruhového hybrida *Melica* × *aschersonii*. Tam jsem značný heterózní efekt (např. ve velikosti obilky, v počtu odnoží, v počtu listů, délce listů ap.) zachytila na uměle vytvořených hybridních rostlinách v pokusných kulturách a tím jsem si teprve dodatečně potvrdila stejný jev na přirozených hybridech *Melica* × *aschersonii*, které jsem našla v přírodě o 3 roky dříve (ŠVEŘEPOVÁ 1968).

Poněkud jiná situace je v populacích jednoletých rostlin, kde se každoročně obnovuje heterózní efekt následkem vhodných nahodilých cizosprášení; zároveň postupně klesá v dalších generacích. Proto tedy v závislosti na způsobu opylování v určité populaci lze současně zachytit všechny momenty a průvodní jevy heteróze. V případě sterilních hybridů zaniká heterózní efekt F_1 generace každoročně spolu se zánikem hybridního jedince.

Kromě těchto typických průvodních jevů při mezidruhové hybridizaci je třeba také upozornit na jistou zajímavost, která by mohla mít z praktického hlediska velký význam nejen pro šlechtění kulturních plodin, ale především pro studium introgrese pomocí nepřímých důkazů. Je to přítomnost nádorků na kořenech a někdy také na stoncích a listech mezidruhových hybridů. Jsou to nádorky podmíněné skutečně mezidruhovým křížením a nikoliv činností mikroorganismů nebo virů, neboť bylo zjištěno, že se roubováním nepřenášejí. První údaje z tohoto odborného úseku byly zaznamenány v r. 1885 u mezidruhového hybrida *Brassica napus* × *B. rapa*. Později byly zjištěny i u dalších mezidruhových hybridů rodu *Brassica*, u mezirodového hybrida *Raphanus* × *Brassica*, u mezidruhových hybridů rodu *Nicotiana*, kde jedním z rodičů byl vždy druh *Nicotiana langsdorffii* (VOSKRESENSKAJA et ŠPOTA 1961) a také u mezidruhových hybridů *Cucurbita moschata* a *C. foetidissima* (WEILING 1962) a jinde.

Předpokládá se, že příčinou tvorby nádorků jsou poruchy fytohormonálního metabolismu hybridů. SMITH (1962) při studiu mezidruhových hybridů rodu *Nicotiana* se zmiňuje o genetické kontrole nádorků, avšak jen u některých kombinací. Nádorky lze sledovat u hybridních rostlin kvetoucích i nekvetoucích a také v dobrých i ve špatných podmínkách, což je z praktického hlediska velmi důležité.

Kdyby se snad někdy v budoucnu tento jev přece jen podařilo zevšeobecnit, pak jiným způsobem by jej využívala aplikovaná botanika a jiným způsobem taxonomie. V aplikované botanice lze předpokládat, že nádorky se jeví jako ukazatel nevyrovnanosti hybridních rostlin a naopak jejich nepřítomnost by se využívalo při výběru na vyrovnanost sledovaného materiálu. Z taxonomického hlediska by přítomnost nádorků byla spolehlivým ukazatelem introgresantů a to by byl cenný přínos, který by studium introgrese metodami nepřímých důkazů velmi zpřesnil.

To, co bylo až dosud uvedeno, snad postačí alespoň k principiální představě o tom, jak může vypadat F_1 generace. Ta je však jakýmsi primárním stupněm, který dává impuls ke všem dalším složitým populačním procesům v přírodě v závislosti na stupni fertility a na způsobu opylování. Primární hybridní rostliny F_1 generace jsou tedy zdrojem toho, co se bude odehrávat dál. Víme, že stupeň fertility hybridních organismů je podmíněn vlastně distribucí chromozomů v heterotypické anafázi při sporogenezi. Z hlediska fertility a konstantnosti můžeme výhledově možnosti hybridních organismů již F_1 generace rozdělit na 5 velkých skupin, které lze uvést do souladu s typologií hybridů, navrženou československými taxonomy.

1. skupina. — To jsou hybridní rostliny F_1 generace, které mají buď velmi dobrou fertilitu, neboť v meiozi vytvářejí většinou bivalenty, nebo mají sice fertilitu sniženou, ale přesto se mohou účastnit dalších populačních procesů. V dalších generacích nejen štěpí, ale též se zpětně kříží s oběma rodiči a navíc vzniklé produkty hybridizace se mohou křížit také navzájem mezi sebou. Lze tedy pak na lokalitě zachytit vedle zástupců generace P , F_1 , F_2 — F_n , B_1 — B_n a kromě toho také ty produkty, které se nedají dost dobře obvyklou symbolikou vyjádřit. Rostlinná populace v této sestavě se označuje termínem hybridní roj (LORSY sec. DU RIETZ 1958). Z uvedeného složení populace vidíme okamžitě, že její fenotypová variabilita musí být nepoměrně širší ve srovnání s normální populací. Vůbec nejvyšší variabilitu zde představuje F_2 generace, zvlášť když se rodičovské druhy lišily vzájemně genotypově podstatněji. Přímou klasickým způsobem tuto šíři variability F_2 dokládají BAUROVY pokusy s hledíky (1932). Při křížení druhů *Antirrhinum majus* × *A. molle* se F_1 generace chová ve většině znaků intermediárně. Variabilita hybridních rostlin F_1 dosahuje zhruba stejného rozpětí jako variabilita druhu *A. molle*. V F_2 se projevují nejrůznější kombinace rodičovských znaků a při globálním pozorování opět vystupuje do popředí intermediární charakter rostlin. Kromě toho se zde vyskytují rostliny se znaky, které nebyly zaregistrovány ani u jednoho z rodičů a ani u F_1 generace. Tyto znaky jsou však známy buď od jiných druhů rodu *Antirrhinum*, nebo dokonce od jiných rodů čeledi *Scrophulariaceae*. Projevuje se zde tedy něco jako kryptomerie (tj. fenotypový projev znaků po předcích; výsledek génové interakce typu recesivní epistase). Recesivní epistase je převaha fenotypového projevu homozygotně recesivní konstituce nad konstitucí dominantní) ve vnitrorodovém rozsahu. Podobné

výsledky byly získány také při křížení druhů, např. *Canna indica* × *C. glauca* (HONIG sec. DOBZHANSKY 1939), *Cucurbita andreana* × *C. maxima* (MÜNTZING 1967), *Dianthus armeria* × *D. deltoides* (WICHLER sec. DOBZHANSKY 1939) ap.

Pokud je některý znak u sledovaných druhů homozygotní, lze však i při mezidruhovém křížení zachytit štepné poměry. A u řady případů bylo zjištěno v F_2 skutečně i jednoduché monohybridní (monohybrid je hybrid heterozygotní v jednom alelovém páru) nebo dihybridní štěpení. Nejpozoruhodnější je případ mezidruhového křížení v rámci rodu *Streptocarpus*, kdy jeden z velmi podstatných druhových znaků, tj. charakter listu se dědí monohybridním způsobem. Některé druhy mají totiž (např. *S. wendlandii*, *S. grandis*) jednu z děloh, která přebírá asimilační funkci listu, zatímco jiné vytvářejí různé vlastních listů (*S. rexi*, *S. dunnii*). Růžice listů je znak dominantní. Při křížení obou druhů se objevuje štěpení 3 : 1 (OHLKERS 1942). Také při mezidruhovém křížení *Vitis vinifera* a *V. riparia* lze získat štepný poměr 1 : 2 : 1 v podzemním zabarvování listů červená, slabě červená, žlutá a dihybridní štepný poměr při sledování větvení a postavení vrcholů výhonů (HUSFELD 1938). U *Nicotiana langsdorffii* × *N. alata* štepí F_2 v barvě květů (žlutozelená a bílá) v poměru 3 : 1 (EAST sec. OEHLER 1958).

Z taxonomického hlediska se mi zdá nejhodnější aplikovat na tuto skupinu z výstižné DEYLOVY typologie hybridů termín hybridál (DEYL 1946). V původním DEYLOVě pojetí je hybridál dočasný bastard mezi druhy, který tvoří často celé série přechodů mezi rodiči. V přírodě se objevuje zpravidla v oblastech kontaktu dvou blíže příbuzných druhů.

Sledujeme-li vývoj této skupiny dál, pak vidíme, že fenotypová, genotypová, a tudíž i cytologická variabilita pokračuje i do dalších generací. Především proto, že tyto další generace se nevytvářejí v přírodě podle genetických předpokladů, tzn. např. F_3 tam většinou nevzniká přísnou autogamií F_2 generace, nýbrž často vzájemným křížením různých představitelů F_2 generace. A i když to opět hraje velmi podstatnou roli stupeň fertility a způsob opylování (autogamie, allogamie), přece jen lze říci, že v takové populaci a za takových podmínek nemůže docházet buď vůbec, nebo ne tak brzy k vyčleňování různých homozygotů a tím i k zužování variability. Naopak opětovným vzájemným prokřížením se tu vlastně vytváří maximálně heterozygotní materiál, který však příliš velkou evoluční hodnotu nemá především pro svou nestálost. Jedině u vytrvalých rostlin nebo u agamospermních zástupců se mohou aspoň některé typy udržet. Ve většině případů je však tento nekonstantní materiál postupně přirozeným výběrem eliminován. V takto proměnlivé populaci se pak udržují nejdelší typy podobné rodičům následkem zpětného křížení, až nakonec v nějaké „ B_n “ generaci jsou rodičovským taxónům velmi blízké, avšak mají poněkud renovované genotypy jako následek rekombinačních procesů, k nimž docházelo během tohoto dlouhodobého dění. Fenotypově se to někdy může projevit, jindy ne. Tento proces byl ANDERSONEM (1949) označen jako introgresivní hybridizace. A to je vlastně jeden z principů vzniku tzv. transgrese znaků, o níž se v taxonomii někdy uvažuje. Z uvedeného je patrné, že to je proces velmi pomalý, avšak může postupně měnit charakter taxónu, a proto je to proces evolučně velmi významný. Z DEYLOVY typologie hybridů se sem nejlépe hodí termín eklamphohybridál (zanikající hybrid).

V literatuře lze nalézt mnoho příkladů pro důkaz introgrese u nejrůznějších rostlin. Tak je to řada případů, které uvádí STEBBINS (1950) např. u amerických druhů rodu *Helianthus*, *Cistus*, *Hevea*, *Tradescantia* ap. Dále byla introgrese zaznamenána u amerických druhů rodu *Verbena* (POINDESTER 1962), *Stipa* (JOHNSON 1962), u různých druhů rodu *Betula* (NATHO 1967), *Quercus* (ŠUTILOV 1968) ap. Několik případů (*Picea*, *Primula*, *Pulsatilla*, *Rosa*, *Tilia*) introgresivní hybridizace ve východní Evropě uvádí BOBROV (1963). Vznik hybridních rojů a počátek introgresivní hybridizace se jeví výrazně také např. u některých druhů rodu *Rorippa* (Tomšovic 1965). Sama jsem pozorovala náznaky introgrese u mezidruhového hybrida *Anagallis arvensis* × *A. coerulea* (= *A. × doerfleri*), kde však hlavně stanovištní podmínky dlouhodobější pokračování tohoto procesu poměrně brzy přeruší (ŠVEŘEPOVÁ 1967).

2. skupina. — To jsou hybridní rostliny F_1 generace, které jsou absolutně sterilní, neboť v meiozi tvoří většinou univalenty nebo různá multivalentní spojení, takže normální synapse chromozómů nenastává. Tím vzniká genetický izolační mechanismus a hybridní roj je omezen pouze na F_1 generaci. U jednotlivých rostlin zaniká tento typ hybridního roje po jedné vegetační sezóně beze zbytku, u vytrvalých rostlin se může udržet a být trvalou součástí populace původních rodičovských druhů. Příkladem tohoto typu je *Melica × aschersonii* (ŠVEŘEPOVÁ 1968). Při intenzivní vegetativní rozmnožování se hybrid podobného typu může rozšířit i na místa, kde původní rodičovské druhy nerostou. To je případ např. *Nasturtium × sterile*, mezidruhového hybrida mezi *N. officinale* a *N. microphyllum* (HOLUB et Tomšovic 1967). Tuto druhou skupinu typologicky nejlépe postihuje termín hybridooasexuál (HOLUB 1957).

3. skupina. — To je skupina prapůvodních typů hybridogenního původu, které vytvářejí konkrétní reálnou bázi pro většinou dlouhodobý vývojový proces. Typologicky tuto skupinu nejlépe vystihuje termín prehybridospécial (podle návrhu J. HOLUBA), což je tedy původní

hybridogenní taxón, vzniklý v přirozených podmínkách, který má 2 možné výhledové perspektivy:

a) neprogresivní — takový prehybridospeciál se dál nevyvíjel a nerozšířil, často většinou zaniká (např. všechny případy nekonstantních typů ve skupině hybridál, jednoletý a někdy též i vytrvalý hybridosexuál ap.);

b) progresivní — tento prehybridospeciál se vyvíjel různými cestami v hybridospeciál, takže v sobě zahrnuje všechny taxóny z další skupiny.

4. skupina. — To je skupina alloplodních fertálních konstantních taxónů hybridního původu, u nichž není vždy vznik úplně jasný. Jsou to všechny případy hybridogenních taxónů, které mají někdy nesporně vysokou evoluční hodnotu. Jejich původ je buď ve skupině hybridosexuálů (v případě amfidiploidů, tj. hybridogenních taxónů, které mají v somatických buňkách diploidní počet chromozómů od každého rodiče), ve skupině hybridálů (v případě zpětných křížení), v nějaké rané fázi hybridního roje (F_1 , F_2), která je konstantní nebo se stabilizuje následkem agamospermie, anebo se na jejich vzniku podílejí různé složky, které se často jen obtížně zjišťují.

Z DEXLOVY typologie hybridů je pro tuto skupinu nejvhodnější (jak již bylo řečeno) termín hybridospeciál, což je v původním autorově pojetí konstantní bastard tvořící novou species a mající svůj vlastní charakteristický areál.

Klasickým příkladem hybridospeciálu, vzniklého spontánní amfidiploidizací je *Spartina townsendii* z čeledi Poaceae. Má velmi zajímavou historii (ALLAN 1937, DOBZHANSKY 1939, NILSSON 1953, DAVIS et HEYWOOD 1963). Tento druh byl objeven v r. 1870 v jižní Anglii na jedné lokalitě bratry H. a J. GROVESOVÝMI, v r. 1902 byl nalezen na dalších lokalitách anglického pobřeží a v r. 1906 se objevil také na francouzském pobřeží. Jeho rozšiřování pak pokračovalo velmi rychle, a to jak pomocí obilek, tak i vegetativně pomocí výběžků. O původu *Spartina townsendii* existovaly nejrůznější domněnky. Taxonomicky byla nejprve hodnocena jako varieta druhu *S. stricta*, který je na západoevropském pobřeží velmi běžný. Pomocí vzájemného srovnání morfologických znaků se docházelo postupně k závěru, že musela vzniknout křížením uvedeného domácího druhu *S. stricta* a *S. alternifolia*, která sem byla zavlečena z Ameriky. *S. townsendii* se vyskytuje především tam, kde řeky protékající velkoměsty a přinašeající živinami bohatou vodu, se vlévají do moře. Vytváří tam celé porosty a na některých místech zatláčila a nahradila rodičovský druh *S. stricta*. O její původ se zajímala řada badatelů, avšak nejpodstatnější údaje podal zatím HUSKINS (1931) tím, že zjistil, že *S. townsendii* má $2n = 126$ a její předpokládaní rodiče *S. stricta* $2n = 56$ a *S. alternifolia* $2n = 70$. V meiozi tvoří kromě několika multivalentů většinou bivalenty, takže její fertilita je velmi dobrá. To byla také jedna z námitek proti domněnce, že to je hybridogenní druh, neboť bylo zvykem shledávat v podobných případech jiné poměry fertility. Lze tedy o tomto pozoruhodném taxónu říci, že je to amfidiploidní druh, který však vznikl pravděpodobně mnohem dříve než v r. 1870, kdy byl poprvé nalezen. Není jen zcela jasné, proč nebyl objeven dříve, když podle přibližného odhadu rodičovské druhy sdílely společná stanoviště nejméně o 60 let dříve.

Něco podobného představuje také např. *Iris versicolor* (ANDERSON sec. DOBZHANSKY 1939, sec. STEBBINS 1950), který je považován za allohexaploidní druh mezi *Iris setosa* ($2n = 38$) a *I. virginica* ($2n = 70$). *I. versicolor* má $2n = 108$ a morfologicky se více přibližuje *I. virginica*, pravděpodobně pro vyšší počet chromozómů tohoto rodiče. V tomto případě zůstává stále ještě jedna nejasnost, že totiž *I. virginica* je pravděpodobně sám o sobě allotetraploid vzniklý ze dvou druhů v neznámé minulosti. Není vyloučeno, že jedním z nich byl právě *I. setosa*. Umělé křížení *I. virginica* a *I. setosa* se zatím nepodařilo a nezdá se, že by hlavní příčinou byla jen pouhá existence sezónního izolačního mechanismu.

Dále lze uvést známého spontánního amfidiploida *Rosa wilsonii* $2n = 42$ (BLACKBURN et HARRISON sec. WINGE 1932), který vznikl křížením *Rosa pimpinellifolia* $2n = 28$ a *R. tomentosa* $2n = 14$.

Také allotetraploidní *Aesculus carnea* $2n = 40$ patří mezi poměrně běžné hybridogenní druhy, kde rodičovskými druhy jsou *A. hippocastanum* $2n = 20$ a *A. pavia* $2n = 20$ (SKOVSTED 1929).

Dále to je též poměrně nedávno objevený (1948) amfidiploidní druh *Senecio cambrensis* ($2n = 60$), jehož rodičovskými druhy jsou *S. vulgaris* ($2n = 40$) a *S. squalidus* ($2n = 20$; ROSSER sec. DAVIS et HEYWOOD 1963).

Sama na základě studia některých zástupců rodu *Anagallis* považují taxón *A. coerulea* NATH. za allotetraploidní hybridogenní druh ($2n = 40$) mezi diploidními taxóny z okruhu *A. linifolia* ($2n = 20$) a *A. parviflora* ($2n = 20$).

Je známa ještě řada dalších alloplodních taxónů podobného charakteru (cf. WINGE 1932, CLAUSEN, KECK et HIESEY 1945).

Příkladem pro vznik hybridogenního taxónu prostřednictvím zpětného křížení je *Galeopsis tetralix* $2n = 32$, jejíž vznik se podařilo reprodukovat křížením druhů *G. pubescens* $2n = 16$

a *G. speciosa* $2n = 16$ (MÜNTZING 1932, 1967). Jejich bezprostředním křížením vzniká značně sterilní hybrid, který vytváří jen málo životaschopných gamet. Některé mají haploidní počet chromozomů jednoho rodičovského druhu (P nebo S), jiné mají gamety s neredukovaným počtem chromozomů, a to polovinu od jednoho a polovinu od druhého druhu (PS). Splnutím neredukované gamety s gametou obsahující haplom od *G. speciosa* vznikl triploid ($2n = 24$) tedy genómová konstituce PSS. Po zpětném křížení s *G. pubescens* vznikla rostlina o genómové konstituci PPSS ($2n = 32$), *Galeopsis tetrahit*.

5. skupina. — To je skupina konstantních hybridogenních taxonů, získaných v experimentálních podmínkách. Typologicky ji lze vyjádřit termínem kultihybridospeciál (podle návrhu J. HOLUBA). Je to velmi početná skupina. Příkladem může být *Primula kewensis* (*Primula floribunda* $\times$ *P. verticillata*; NEWTON et PELLEW 1929) nebo *Triticale* (*Triticum aestivum* nebo *T. durum* $\times$ *Secale cereale*; Müntzing 1967) ap.

K těmto případům s nesporným evolučním významem je třeba přiřadit další obsáhlou skupinu hybridogenních taxonů stabilizovaných agamospermií, jak je tomu často u zástupců čeledi *Asteraceae* a *Rosaceae*. Jsou to všechny typy, které vznikly křížením a udržují svou konstantnost pomocí nažek vzniklých bez oplození. Takové rostliny tvoří často velké komplexy populací s vysokou životností. Je zde třeba si pouze uvědomit, že na rozdíl od předešlých hybridogenních taxonů je to pouze klonový materiál většinou heterozygotní (jako např. kultivary brambor nebo tulipánů ap.). Geneticky tedy něco jiného než předešlé případy.

A konečně je to řada případů, které jsou hybridogenního původu, jsou konstantní, ale nevytvořily přirozený areál. Nesplňují proto podmínku pro zařazení do skupiny hybridospeciál. Jsou to však případy přesto velmi cenné a poučné, neboť určitým způsobem naznačují něco, co se s velkou pravděpodobností odehrávalo i ve velmi dávných dobách. A jsou to nejen případy, které vznikají spontánně v přírodě, ale i takové, které získal člověk v experimentálních podmínkách umělé nebo v kultuře spontánně. Jsou to např. typy stabilizované v nějaké rané fázi hybridního roje (F_1 , F_2). Příkladem mohou být chromozomální rasy jako *Viola hyperchromatica* ($n = 23$), *V. petaloidea* ($n = 14$), *V. velutina* ($n = 16$), *V. crassicaulis* ($n = 13$) ap., které vznikly po hybridizaci *Viola tricolor* ($n = 13$) $\times$ *V. arvensis* ($n = 17$) následkem meiotických nepravidlostí. Všechny jsou konstantní a vyznačují se souborem jistých morfologických znaků, které je odlišují od rodičů. Avšak žádná z těchto chromozomálních ras, i když podle CLAUSENA (1926) musí v přírodě také vznikat, se nerozšířila. V některých případech je důvodem např. křehčí stonek, pozdní kvetení, které se musí projevit ve sníženém nasazování semen ap. Jsou to tedy typy evolučně bezvýznamné.

V této souvislosti je třeba se zmínit také o rostlinách, které se občas objevují v F_2 . Většinou znaků připomínají jednoho z rodičovských druhů a pouze jedním nebo málo znaky druhého rodiče. NILSSON (1953) je označil jako rekurentní varianty, které vznikají jako rekombinanty při některých mezidruhových kříženích. Takové typy našel při umělém křížení *Salix caprea* $\times$ *S. viminalis*. Rekurentní rostliny se vyznačovaly souborem morfologických znaků rodiče *caprea*, avšak fyziologicky se chovaly jako rodič *viminalis*, vytvářely totiž adventivní kořeny. Původní *Salix caprea* tuto vlastnost nikdy nemá, což je zcela ojedinělý případ mezi evropskými vrbami. Tuto rekurentní variantu nazval NILSSON *Salix caprea* f. *adventica*. Vzhledem k tomu, že podobné typy v přirozených porostech nenašel a v pokusných kulturách se mu zdály méně vitální, usoudil, že tyto rostliny v konkurenčním boji s jinými taxony neobstojí. NILSSON se zmiňuje dále též o mezidruhovém hybridu mezi *Cirsium acaule* $\times$ *C. oleraceum* z jižního Švédska. V hybridním roji našel také rostlinu, která se v morfologických vlastnostech chová jako *C. oleraceum*, avšak kvete červeně jako *C. acaule*. Tento typ také považuje za rekurentní *C. oleraceum*. Má dobrou fertilitu a stal se součástí populace *C. oleraceum*, avšak je velmi vzácný, bez nejmenší tendence se nějak prosadit. O podobném případě se zmiňuje také LÖVKVIST (1962) u *Cirsium oleraceum* a *C. heterophyllum*, kde rekurentní typy pozoruje již od r. 1944. Také MÜNTZING našel mezi *Galeopsis* rekurentní rostlinu, která měla žluté květy jako *G. speciosa* a všechny ostatní znaky jako *G. pubescens*. Nepřipisuje jí rovněž žádný význam (sec. NILSSON 1953).

Z toho, co bylo dosud uvedeno, snad vyplynul podíl hybridizace mezi taxony na evoluci v přírodě.

1. Vznik hybridogenních taxonů různé taxonomické hodnoty:

- a) amfidiploidizací různého typu (rychlá evoluční změna)
- b) introgresí (pomalá evoluční změna)

2. Podíl na objasňování fylogenetických vztahů mezi taxony pomocí křížitelnosti.

!Lze předpokládat, jestliže se dva taxony bez ohledu na kterýkoliv izolační mechanismus vzájemně kříží a vytvářejí fertilní hybridy, že mají homologní párové chromozomy, a to nejen morfologicky ale i geneticky. Znamená to tedy, že tyto taxony jsou genotypově velmi blízké, geneticky příbuzné. Proto tedy za absolutně ideální stav považují možnost studia vzájemného

křížení všech druhů v rámci určité taxonomické jednotky podle povahy materiálu. Tím by se provedlo první hrubé rozřídění taxónů a pomocí aplikace dalších metod používaných v taxonomii by se pak prováděly další přesuny původního rozřídění, které by vyvrehlo vytvořením příslušné vyšší taxonomické jednotky. Tyto úplně jasné případy by se tím eliminovaly, při čemž by se velmi snadno odhalily hlavní izolační mechanismy, udržující jejich stabilitu. Postupně by se zjistily příčiny nekřížitelnosti i u ostatních taxónů (např. inverze, translokace ap.), jak bylo zjištěno např. u některých druhů rodu *Pisum* (LAMPRECHT 1966).

Lze namítnout, že jsou známy případy, kdy tentýž taxón ale různé provenience, dává při křížení různé výsledky, tzn. v jednom případě poskytuje fertilní hybridy, v druhém sterilní nebo se vůbec nekříží. Tyto případy jsou velmi cenné tím, že zachycují vlastně izolační mechanismus in statu nascendi. Klasickým příkladem je křížení *Crepis tectorum* × *C. capillaris* (HOLLINGSHEAD sec. DOBZHANSKY 1939), kdy dokonce jedna část téže populace *Crepis tectorum* poskytovala fertilní potomstvo a část žádné životaschopné bastardy.

Tato metodika by mohla pomoci i v objasňování příbuzenských vztahů také některých rodů (např. *Triticum* × *Secale*, *Triticum* × *Aegilops*, *Raphanus* × *Brassica*, *Pyrola* × *Moneses*, *Festuca* × *Lolium*, *Dichanthium* × *Bothriochloa*, *Heuchera* × *Tiarella*, *Fragaria* × *Potentilla* ap.). Výsledky tohoto zkoumání by pak mohly být podkladem pro jistou revizi taxonomického třídění uvnitř určitého rodu. Mezi taxonomickými jednotkami vyššími než rod se křížení buď vůbec nedaří nebo embrya hynou v různých fázích svého vývoje (DOBZHANSKY 1939). O ojedinělém kladném výsledku křížení mezi rody z různých poodeřelí čeledi *Cyperaceae*, a to *Rhynchospora capitellata* × *Cyperus dentatus*, se zmiňuje ROTHMALER (1955).

Nyní jsme získali rámcový přehled o hybridizaci mezi taxóny, který jsme si vybudovali z poznatků experimentálních i neexperimentálních věd. A tím se vlastně dostáváme ke dvěma základním pracovním metodikám užívaným při studiu mezidruhových hybridů:

1. Nepřímé metody, které vycházejí z velmi často zjištěné intermediární povahy kvalitativních i kvantitativních znaků a vlastností hybridů. To znamená, že pokud se v populaci dvou druhů zjistí (ať již jakoukoliv metodou) rostliny s intermediárními znaky mezi oběma rodičovskými druhy, je velmi pravděpodobné, že jde o mezidruhové hybridy.

2. Přímé metody studia hybridů vycházejí z experimentu. Většinou využívají závěrů, které vytvořili nepřímé metody. Předpokládán rodičovské druhy se vzájemně kříží a získané hybridní rostliny se studují s ohledem na kvalitativní a kvantitativní znaky spolu s oběma rodiči a domnělými hybridy z přírody. Zjistí-li se shoda mezi hybridy vytvořenými na pokusném poli a těmi, které vznikly spontánně v přírodě, pak teprve lze usoudit, že jisté dva druhy mohou vytvářet na přirozených lokalitách křížence. Zároveň ze zjištěného stupně plodnosti obou typů kříženců se usuzuje na všechny další složité procesy, které na lokalitě mohou probíhat. V experimentální práci se většinou i tyto procesy studují dál po řadu let a opět se porovnávají s nálezy na přirozených lokalitách.

Zastánci metod nepřímých důkazů vytýkají pracovníkům metod přímých především to, že v experimentu nelze zachovat podmínky přirozené lokality. Toto považují na základě vlastních zkušeností z taxonomického hlediska za nejpodstatnější připomínku, neboť se v takových situacích skutečně málokdy stane, že se experimentuje v půdních i jiných podmínkách právě takových, které jsou analogické těm, kde studovaný taxón většinou roste. A dále je jistá nepřirozenost v tom, že se pokusné rostliny vysazují na pozemek zahradnický upravený, někdy i různým způsobem hnojený, předpětí se v květináčích ap., zatímco v zápoji přirozených populací jsou podmínky jiné. Proto mají pak sledované rostliny na pokusném poli mnohem lepší podmínky pro růst, což se projevuje především v rozměrech pokusných rostlin ve srovnání s rostlinami na přirozených lokalitách. Někdy jsou též oprávněné námitky proti umáhlenému a přílišnému zevšeobecňování experimentálních výsledků, získaných z nejrozumnějších důvodů na omezeném množství materiálu ve srovnání s rozsáhlými populacemi druhovými v přírodě. Naproti tomu další námitky proti přímým metodám, že jsou příliš pracné a časově náročné, nelze přijmout. Zde skutečně záleží na způsobu a zvyku práce každého pracovníka, který si zvolí tu cestu, která mu vyhovuje nejlépe.

A co mohou namítnout pracovníci přímých metod metodám nepřímých důkazů?

1. Nemohou na lokalitě zachytit všechno, co tam skutečně vzniká, zvláště pokud jde o rané fáze některých hybridních kombinací, které třeba rostou pomaleji a jsou pak zatlačeny okolními rostlinami téhož nebo jiného druhu. Takové rostliny se naopak v umělých kulturách zachytí a dají se udržet a mohou tak přispět k vysvětlení jistých jevů.

2. Hodnocení znaků je založeno na intermediaritě. U mezidruhových hybridů jde skutečně většinou o intermediární povahu znaků. Ale přesto zbývá část případů, kdy tomu tak není (viz např. výše uvedená matroklinita, patroklinita, komplexní heterozygotnost, heterože, štěpení F_1 generace ap.). Pak jedinci podobného charakteru za hybridy považování nejsou.

3. Metody nepřímých důkazů nezjišťují dědičnou povahu znaků. Ta totiž u znaků kvantitativních (kontinuitní proměnlivost), o něž se především opírají, se odhalí v pozdějších generacích) ve srovnání s diskontinuitní proměnlivostí u ostatních znaků). Proto nutně v mnoha případech pracují pouze s předpokladem. Můžeme tedy metody přímých důkazů označit jako metody přesnější.

V této souvislosti je třeba zdůraznit také originální myšlenky LAMPRECHTOVY (1966), neboť se týkají především velké skupiny hybridů, v tomto článku označených termínem hybridál. O této skupině víme, že může poskytovat hybridy s vysokým stupněm fertility a že tam můžeme velmi často zachytit u některých znaků i docela jednoduché štěpné poměry v F_2 generaci. Tyto znaky jsou podle Lamprechta podmíněny tzv. intraspecifickými geny (intragény), které jsou přítomny ve všech druzích. Ty také zajišťují volnou kombinovatelnost znaků. Je však třeba si u této skupiny všimnout velmi pozorně chování všech znaků. Musíme sledovat, zda se v některých případech neobjeví v F_2 generaci nepatrné množství sterilních rostlin se zcela určitým znakem otcovského rodiče. Jako příklad lze uvést křížení *Chrysanthemum carinatum* $\times$ *Ch. coronarium* s ohledem na charakter listu, kdy bylo získáno v F_2 generaci mezi 1101 rostlinami 112 fertilních rostlin typu *carinatum*, 984 fertilních rostlin intermediérního charakteru a 5 sterilních rostlin typu *coronarium*. Analogické poměry byly získány i při reciprokém křížení, podobně jako u jiných druhů rostlin a také u jiných znaků.

LAMPRECHT z těchto výsledků dedukuje, že charakter listu je v tomto případě podmíněn jiným typem genu, a to genem interspecifickým (intergén), který nelze převést do blízké příbuzného druhu buď vůbec nebo právě jen se sterilitou. Proto tedy druhy, které jsou nositeli intergénů, označuje jako primární, zatímco druhy, kde se intergény vůbec nevyskytují, označuje jako druhy konvenční, závislé na subjektivním hodnocení badatele. V běžné praxi experimentální taxonomie je proto nutně podle mého názoru k těmto poznatkům přihlížet při hodnocení experimentálních výsledků i při práci v terénu. To znamená, že:

1. objeví-li se v dostatečně početné F_2 generaci vedle fertilních rostlin s určitým znakem (např. charakter listu) po matce a vedle fertilních intermediérních typů nepatrná část sterilních rostlin s adekvátním znakem po otcovi, pak je velmi pravděpodobné, že jde o taxóny druhového charakteru v Lamprechtově smyslu (nejsou-li zjistitelné jiné příčiny sterility); tyto rostliny mohou eventuálně i chybět;

2. připustíme-li evidentní eliminaci těchto sterilních typů v populacích jednoletých rostlin, pak naopak v populacích vytrvalých rostlin by se nepatrné množství těchto sterilních exemplářů následkem přenesení interspecifických genů mělo udržet. Ty bychom měli v přirozených populacích v přírodě registrovat a měla by se jim věnovat zvýšená pozornost;

3. existenci intergénů lze předpokládat i ve skupině hybridooaseuál, kde však jejich identifikaci velmi ztěžuje nebo úplně znemožňuje vysoký stupeň sterility, podmíněný zde jinými příčinami. Získá-li hybridooaseuál během vývoje hodnotu hybridospeciálu, zařazuje se opět do populačních procesů.

K uvedeně zajímavé problematice lze zatím říci, že je přece jen ještě málo poznatků v tomto směru především z oblasti experimentální taxonomie. Avšak po dostatečném množství nahromaděných faktů by se zcela určitě v budoucnu musela provést jistá revize taxonomického třídění na úrovni druhu a pravděpodobně i v některých kategoriích vyšší taxonomické hodnoty. Lamprechtova teorie o existenci interspecifických a intraspecifických genů se taxonomii totiž přímo nabízí jako přijatelné jednotné kritérium při řešení taxonomické problematiky. A záleží nyní již jen na taxonomech, zda toto hledisko přijmou.

Pokud jde o výhledové pracovní možnosti do budoucna, bude se zcela jistě pracovat i nadále metodami přímých i nepřímých důkazů vždy podle zásadního stanoviska badatele. Metody nepřímé vlastně neustále předešléjší přímé a zůstanou jakýmsi dočasným mezistupněm v dalším poznání hybridních rostlin. V určitých případech, především u dřevin, zvláště pokud jde o allopatrickou introgresi, zůstanou nepřímé metody nejen dočasným předpokladem, ale dokonce jediným možným prostředkem k poznání hybridní povahy organismů.

Za cenné odborné připomínky děkuji Dr. J. Holubovi CSc., Dr. N. Avratovščukové CSc., prof. Dr. Z. Černoorskému DSc., Dr. M. Deylovi DSc. a Dr. P. Tomšovicovi CSc. Za revizi německého textu děkuji prof. Dr. E. Daumannovi CSc. a za revizi citací literatury Dr. V. Skalickému.

Zusammenfassung

Der Artikel bringt eine Übersicht der Problematik der Hybriden in der Taxonomie auf Grund einer Zusammenfassung der Fachliteratur und unter Berücksichtigung der eigenen Versuche der Verfasserin. Zuerst werden die bekannten Isolationsmechanismen und hauptsächlichsten

Charakteristiken der F₁-Generation, d. i. die Intermediarität, die Matroklinität und Patroklinität, die F₁-Spaltung und die Heterosis behandelt. Die Verfasserin ist überzeugt, dass gerade die Heterosis meistens in der Gesamt vitalität bzw. in der Samenproduktion geeigneter Hybridenkombination F₁ bei der Besiedlung neuer Standorte eine sehr wichtige Rolle spielen muss. Sie hebt hervor, dass:

1. das Bestehen der Heterosis in der Natur nicht beachtet wird, denn auf der Lokalität werden nicht nur F₁, sondern auch andere Pflanzen des Hybridenschwarmes festgestellt;
2. der heterotische Hybride der F₁-Generation den leistungsfähigeren Elter in verschiedenen Quantitätsmerkmalen überragt, was der Annahme einer Merkmalsintermediarität nicht entspricht;
3. das Alter der Bastarde—und Elternpopulationen unbekannt ist. Auf Grund des Fertilitätsgrades teilt die Verfasserin die voraussichtlichen Möglichkeiten der Hybridenorganismen der F₁-Generation in fünf grosse Gruppen, und zwar in Übereinstimmung mit der von tschechoslowakischen Taxonomen vorgeschlagenen Typologie der Hybriden:

1. Hybridale (DEYL 1946) — der einstweilige Artbastard, welcher Serien von Übergangstypen zwischen den Eltern (z. B. *Cirsium* × *rigens*) bildet. Diese Hybridenpflanzen haben eine sehr gute Fertilität, denn sie bilden in der Meiosis grösstenteils Bivalente, oder sie besitzen eine verringerte Fertilität, doch können sie sich an weiteren Populationsprozessen beteiligen. Sie bilden verschieden grosse Hybridenschwärme, an denen man auch nach Jahren die Folgen einer Introgression feststellen kann.

2. Hybridooasexual (HOLUB 1957) — der sterile Bastard der F₁-Generation (z. B. *Nasturtium* × *sterile*, *Melica* × *aschersonii*). Das sind die Pflanzen, welche absolut steril sind, denn sie bilden in der Meiosis meistens Univalente oder verschiedene multivalente Verbindungen, so dass eine normale Synapsis der Chromosomen nicht entsteht.

3. Prähybridospesial (laut Vorschlag von J. HOLUB) — das ursprüngliche unter natürlichen Bedingungen entstandene Taxon, das zwei mögliche Aussichtsperspektiven besitzt:

- a) eine nichtprogressive — das hybridogene Taxon, das sich nicht weiter entwickelt, nicht verbreitet und auch zugrundegehen kann (z. B. alle Fälle von nichtkonstanten Typen in der Gruppe Hybridale, ein einjähriges, manchmal auch ausdauerndes Hybridooasexual u. ä.);
- b) eine progressive — das hybridogene Taxon, der sich auf verschiedene Weise weiter in ein Taxon, das sogenannte Hybridospesial weiterentwickelt.

4. Hybridospesial (DEYL 1946) — das allopolioide oder alloautopolioide konstante, fertile Taxon hybridogenen Ursprunges (z. B. *Spartina townsendii*, *Galeopsis tetrahit*). Es sind dies alle hybridogenen und konstanten Taxa hybridogenen Ursprunges, bei denen die Entstehung nicht ganz klar ist. Diese hybridogenen Taxa haben ihren Ursprung entweder in der Gruppe der Hybridooasexualen und Hybridalen während irgendeiner frühen Phase des Hybridenschwarmes, die konstant ist, oder sie stabilisieren sich infolge von Agamospermie, oder es beteiligen sich an ihrer Entstehung verschiedene Komponenten, die oft schwer feststellbar sind.

5. Multihybridospesial (laut Vorschlag von J. HOLUB) — das konstante hybridogene unter experimentellen Bedingungen gewonnene Taxon (z. B. *Primula kewensis*, *Triticale*).

Die Verfasserin betrachtet die Möglichkeit der Untersuchung der gegenseitigen Kreuzung aller Arten innerhalb einer bestimmten Gattung als absolut ideal. Dadurch könnte immer eine erste grobe Einteilung der Taxa und unter Anwendung der übrigen in der Taxonomie angewandten Methoden könnten dann weitere Veränderungen der ursprünglichen Einteilung vorgenommen werden, die in der Bildung der entsprechenden höheren Sippe gipfeln würden. Derartige klare Fälle könnten auf diese Weise eliminiert und die Isolationsmechanismen in den restlichen Fällen sodann untersucht werden. Diese Methodik könnte auch bei der Klärung von Verwandtschaftsbeziehungen einiger Gattungen dienen. Die Untersuchungsergebnisse könnten sodann eine Grundlage für eine gewisse taxonomische Revision bieten.

Schliesslich werden auch originelle Gedanken LAMPRECHTS hervorgehoben, da sie vor allem eine grosse, hier mit dem Terminus „Hybridale“ bezeichnete, Hybridengruppe betreffen. Von dieser Gruppe wissen wir, dass sie Hybriden mit einem hohen Fertilitätsgrade enthalten und man dort bei einigen Merkmalen auch ganz einfache Spaltungsverhältnisse in F₂ oft feststellen kann. Diese Merkmale sind laut LAMPRECHT durch intraspezifische Gene bedingt, die ihre freie Kombinationsfähigkeit ermöglichen. Einige Arten besitzen jedoch neben intraspezifischen auch interspezifische Gene, die man in eine nahverwandte Art in homozygotem Zustand entweder überhaupt nicht oder nur mit Sterilität überführen kann. LAMPRECHT bezeichnet Arten dieses Charakters als primäre, zum Unterschied von solchen, bei denen Intergene überhaupt nicht

vorkommen, die er dann als konventionelle, von der subjektiven Wertung des Forschers abhängige Arten bezeichnet. Interspezifische Gene bilden daher zwischen den Arten eine unüberbrückbare Barriere. In der üblichen Praxis der experimentellen Taxonomie ist es nach Ansicht der Verfasserin daher notwendig, diese Erkenntnisse bei der Wertung der Versuchsergebnisse auch bei der Arbeit im Terrain zu beachten. Das bedeutet:

1. falls in einer genügend zahlreichen F₂-Generation neben fertilen Pflanzen mit einem bestimmten Merkmal (z. B. Blattcharakter) nach der Mutter und neben fertilen intermediären Typen ein geringer Teil steriler Pflanzen mit einem adäquaten Merkmal nach dem Vater erscheint, dann ist es sehr wahrscheinlich, dass es sich um Taxa mit einem Artcharakter im Sinne Lamprechts handelt (falls keine anderen Ursachen der Sterilität feststellbar sind). Solche Pflanzen können eventuell auch fehlen;

2. falls man eine evidente Elimination dieser sterilen Typen in den Populationen einjähriger Pflanzen annimmt, so sollte sich dann dagegen in den Populationen ausdauernder Pflanzen eine geringe Zahl dieser sterilen Exemplare auf Grund der Übertragung interspezifischer Gene erhalten. Diese sollten wir in den natürlichen Populationen in der Natur registrieren und ihnen überhaupt eine erhöhte Aufmerksamkeit widmen;

3. das Bestehen von Intergenen kann man auch in der Gruppe von Hybridoasexualen voraussetzen, deren Identifizierung jedoch der hohe Sterilitätsgrad, der hier durch andere Ursachen bedingt ist, erschwert oder ganz unmöglich macht. Erreicht ein Hybridoasexual im Laufe der Entwicklung den Wert eines Hybridspezials, dann wird es als solches wieder in die Populationsprozesse einbezogen.

Zu dieser beachtenswerten Problematik kann vorläufig gesagt werden, dass in dieser Richtung nur wenige Erkenntnisse vor allem aus der experimentellen Taxonomie vorliegen. Nach einer genügenden Anzahl von gesammelten Tatsachen müsste in der Zukunft eine gewisse Revision der taxonomischen Klassifizierung auf der Ebene der Art und wahrscheinlich auch in einigen Kategorien höherer taxonomischer Werte vorgenommen werden. Die Theorie LAMPRECHTS über das Bestehen von interspezifischen und intraspezifischen Genen drängt sich der Taxonomie als annehmbares einheitliches Kriterium bei der Lösung der taxonomischen Problematik, vor allem der Art und eventuell auch der Gattung, direkt auf. Nun liegt es nur mehr an den Taxonomen, ob dieser Gesichtspunkt angenommen wird.

Literatura

- ALLAN H. H. (1937): Wild species-hybrids in the Phanerogams. — Bot. Rev., New York, 3 : 593 to 615.
— (1949): Wild species-hybrids in the Phanerogams II. — Bot. Rev., New York, 15 : 77—105.
ANDERSON E. (1949): Introgressive hybridization. — New York.
BANNIKOVA V. P. (1968): Narušenija v embriogeneze pri otdalenoj gibrizaciji tabakov *Nicotiana paniculata* L. × *N. rustica* L. — Bot. Ž., Leningrad, 53 : 628—638.
BAUR E. (1932): Artumgrenzung und Artbildung in der Gattung *Antirrhinum*, Sektion *Antirrhinastrum*. — Z. induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre, Berlin, 58 : 256—302.
BERG K. H. v. (1937): Beitrag zur Genomanalyse in der Getreidegruppe. — Züchter, Berlin, 9 : 157—163.
BISKOP C. J. (1963): Reviews in genetics and cytology. — Canad. J. Genet. a. Cytol., Ottawa, 5 : 1—11.
BLEIER H. (1928): Genetik und Zytologie teilweise und ganz steriler Getreidebastarde. — Bibliogr. genet., Gravenhage, 4 : 321—400.
BOBROV E. G. (1963): Hybridation introgressive dans la flore de l'Europe orientale. — Webbia, Firenze, 18 : 57—64.
BRIEGER F. (1929): Vererbung bei Artbastarden unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Nicotiana*. — Züchter, Berlin, 1 : 140—152.
CLAUSEN J. (1926): Genetical and cytological investigations on *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* Murr. — Hereditas, Lund, 8 : 1—156.
— (1931): Cyto-genetic and taxonomic investigations on melanium violets. — Hereditas, Lund, 15 : 219—308.
CLAUSEN J., KECK D. et HIESEY W. (1945): Experimental studies on the nature of species II. — Washington.
DARLINGTON C. D. (1928): Studies in *Prunus* I and II. — J. Genet., London, 19 : 213—256.
DAVIS P. H. et HEYWOOD V. H. (1963): Principles of Angiosperm taxonomy. — Edinburgh and London.

- DEYL M. (1946): Study of the genus *Sesleria*. — Opera bot. čechosl., Praha, 3 : 1—258.
- DOBZHANSKY T. (1939): Die genetische Grundlagen der Artbildung. — Jena.
- DUBININ N. P. et GLEBOCKIJ J. L. (1967): Genetika populacij i selekcija. — Moskva.
- EMSWELLER S. L. et ÜHRING J. (1962): Endosperm-embryo incompatibility in *Lilium* species hybrids. — Adv. Horticult. a. Appl., New York, 2 : 360—367.
- FÖCKE W. O. (1881): Die Pflanzen-Mischlinge. — Berlin.
- GOODSPEED T. H. (1945): Cytotaxonomy of *Nicotiana*. — Bot. Rev., New York, 11 : 533—592.
- GOWEN J. W. (1952): Heterosis. — Ames.
- GRUNDMANN E. (1964): Allgemeine Cytologie. — Stuttgart.
- HÄKANSSON A. (1953): Endosperm formation after $2\times, 4\times$ crosses in certain cereals, especially in *Hordeum vulgare*. — Hereditas, Lund, 39 : 57—64.
- HÄKANSSON A. et ELLERSTRÖM S. (1950): Seed development after reciprocal crosses between diploid and tetraploid rye. — Hereditas, Lund, 36 : 256—296.
- HEISER CH. B. (1949): Natural hybridization with particular reference to introgression. — Bot. Rev., New York, 15 : 645—687.
- HOLUB J. (1957, ms.): Taxonomicko-chorologická studie československých ovsů. — [Kandid. disert. p. katedry bot. PF. Praha.]
- HOLUB J. et TOMŠOVIC P. (1967): Okruh *Nasturtium officinale* v Československu. — Zpr. čs. bot. Společ., Praha, 2 : 74—77.
- HOVIN A. W. (1962): Species compatibility in subsection *Euamoria* of *Trifolium*. — Crop Sci., Madison, 2 : 527—530.
- HRUBÝ K. (1933): Nový bastard rodu *Salvia*. — Příroda, Brno, 26 : 56—62.
- (1943): Tvoříme s přírodou. — Praha.
- (1954): Hybridní rostliny z exstirpovaných embrií. — Biológia, Bratislava, 9 : 531—544.
- (1961): Genetika. — Praha.
- HUSFELD B. (1938): Wichtige Kreuzungsergebnisse bei der Rebe. — Züchter, Berlin, 10 : 291—299.
- JARANOWSKI J. (1962): Mežduvidova chibridizacija v roda *Melilotus*. — in: Meždunar. naučn. sábeš. cheteroz.: 157—162. — Sofija.
- JOHNSON B. L. (1962): Amphiploidy and introgression in *Stipa*. — Amer. J. Bot., New York, 49 : 253—262.
- JONES W. N. (1912): Species hybrids of *Digitalis*. — J. Genet., London, 2 : 71—88.
- KARPETCHENKO G. D. (1928): Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L. $\times$ *Brassica oleracea* L. — Z. induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre, Berlin, 48 : 1—85.
- LAIBACH F. (1930): Kreuzungsschwierigkeiten bei Pflanzen und die Möglichkeiten ihrer Behebung. — Ber. dtsh. bot. Ges., Berlin, 48 : 58—77.
- LAMPRECHT H. (1948): Zur Lösung des Artproblems. — Agri hortique Gen., Landskrona, 6 : 87 bis 145.
- (1966): Die Entstehung der Arten. — Wien.
- LI C. H. et al. (1942): Interspecific crosses in *Setaria* II. — J. Hered., Washington, 33 : 351—355.
- LOBAŠEV M. E. (1963): Genetika. — Leningrad. [Podle čes. překl. Praha 1966.]
- LÖVKVIST B. (1962): A case of probable introgression in *Cirsium*. — Bot. Not., Lund, 115 : 385 to 386.
- MALLOCH W. S. et MALLOCH F. W. (1924): Species crossing in *Nicotiana* with particular reference to *N. longiflora* $\times$ *N. tabacum*, *N. longiflora* $\times$ *N. sanderae*, *N. tabacum* $\times$ *N. glauca*. — Genetics, Baltimore, 9 : 261—291.
- MANGELSDORF A. J. et EAST E. M. (1927): Studies on the genetics of *Fragaria*. — Genetics, Baltimore, 12 : 307—339.
- MANGELSDORF P. C. et REEVES R. G. (1931): Hybridization of maize, *Tripsacum* and *Euchlena*. — J. Hered., Washington, 22 : 329—343.
- MENON P. M. et KRISHNASWAMI S. (1963): A note on a trispecific hybrid in *Pennisetum*. — Madras agric. J., 50 : 241—244.
- MICHAELIS P. (1940): Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum* I. — Z. induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre, Berlin, 78 : 187—222.
- (1954): Cytoplasmic inheritance in *Epilobium* and its theoretical significance. — Adv. Genet., New York, 6 : 287—401.
- MORINAGA T. (1929): Interspecific hybridization in *Brassica* I. — Cytologia, Tokyo, 1 : 16—27.
- MÜNTZING A. (1932): Cyto-genetic investigations on synthetic *Galeopsis tetrahit*. — Hereditas, Lund, 16 : 105—154.
- (1967): Genetics. — Stockholm. [Podle rus. překl. Moskva 1967.]
- NATHO G. (1967): Zum Problem der introgressiven Hybridisation. — Feddes Repert., Berlin, 75 : 55—60.
- NEGRUL A. M. (1930): Chromosomenzahl und Charakter der Reduktionsteilung bei den Artbastarden der Weinrebe. — Züchter, Berlin, 2 : 33—43.

- NEWTON W. C. F. et PELLEW C. (1929): *Primula kewensis* and its derivatives. — *J. Genet.*, London 20 : 405—467.
- NIKOLAJEV A. G. et al. (1962): Izmenčivost' chimičeskich priznakov u mjaty sachalinskoj. — *Trudy Chim. prirod. Sojedin.*, Kišinev, 5 : 93—104.
- NILSSON H. (1953): *Synthetische Artbildung*. I.—II. — Lund.
- OEHLER E. (1931): Untersuchungen über Ansatzverhältnisse, Morphologie, und Fertilität bei Weizen-Roggenbastarden. — *Z. Pflanzenz.*, Berlin, 16 : 357—393.
- OEHLER E. (1958): Art- und Gattungskreuzung. — in: *Handb. Pflanzenz.*, Berlin, 1 : 563—611.
- OEHLKERS F. (1942): Faktorenanalytische Ergebnisse an Artbastarden. — *Biol. Zbl.*, Leipzig, 42 : 280—289.
- OWNBEY M. (1950): Natural hybridization and amphiploidy in the genus *Tragopogon*. — *Amer. J. Bot.*, New York, 37 : 487—499.
- PAZOURKOVÁ Z. (1967): Meioze. — *Stud. Inform. Úst. věd.-techn. Inform.*, ser. genet. Praha, 1967/3 : 1—53.
- PERCIVAL J. (1930): Cytological studies of some hybrids of *Aegilops* sp. × wheats and of some hybrids between different species of *Aegilops*. — *J. Genet.*, London, 22 : 201—278.
- POINDEXTER J. D. (1962): Natural hybridization among *Verbena stricta*, *V. hastata* and *V. urticifolia* in Kansas. — *Trans. Kansas Acad. Sci.*, Pittsburgh, 65 : 409—419.
- RENNER O. (1917): Versuche über die gametische Konstitution der *Oenotheren*. — *Z. induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre*, Berlin, 18 : 121—294.
- DU RIETZ G. E. (1958): The hybrid concept. — *Uppsala Univ. Arsskr.* 1958/6 (= *Systematics of to-day*) : 216—223.
- ROTHMALER W. (1955): *Allgemeine Taxonomie und Chorologie der Pflanzen*. — Jena.
- RUTISHAUSER A. (1967): Fortpflanzungsmodus und Meiose apomiktischer Blütenpflanzen. — in: *Protoplasmatologia*, Wien—New York, 6 (Kern- und Zellteilung) F 3 : 1—245.
- SCHIEMANN E. (1951): Offene Fragen in der Gattung *Fragaria*. — *Z. Pflanzenz.*, Berlin, 30 : 464 bis 472.
- SCHWANTZ F. (1959): Genetik und Evolutionsforschung bei Pflanzen. — in: Heberer G., *Die Evolution der Organismen* 1 : 425—551, Stuttgart.
- SKOVSTED A. (1929): Cytological investigations of the genus *Aesculus* L. with some observations on *Aesculus carnea* Willd., a tetraploid species arisen by hybridization. — *Hereditas*, Lund, 12 : 64—70.
- SMITH H. H. (1962): Genetic control of *Nicotiana* plants tumors. — *Trans. New York Acad. Sci.*, New York, 24 : 741—746.
- STEBBINS G. L. (1950): Variation and evolution in plants. — New York.
- ŠUTILOV V. A. (1968): Introgressivnaja gibrizacija i izmenčivost' kavkazskich vidov duba. — *Bot. Ž.*, Leningrad, 53 : 243—253.
- ŠVERĚPOVÁ G. (1967): Hybridizace našich druhů rodu *Anagallis*. — *Zpr. čs. bot. Společn.*, Praha, 2 : 70—73.
- (1968): *Melica* × *aschersonii* M. Schulze. — *Preslia*, Praha, 40 : 52—59.
- TÄCKHOLM G. (1922): Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. — *Acta Hort. berg.*, Uppsala, 7 : 97—381.
- TISCHLER G. (1921): *Allgemeine Pflanzenkaryologie*. — in: Linsbauer K., *Handb. Pflanzenanat.* 2 : 1—899, Berlin.
- TOMŠOVIČ P. (1965, ms.): Taxonomický rozbor československých druhů rodu *Rorippa* Scop. em. Reichenb. — [Kand. disert. p. katedry bot. PF Praha.]
- TOWNER J. W. (1961): Cytogenetic studies on the origin *Tagetes patula*. — *Amer. J. Bot.*, Baltimore, 48 : 743—751.
- TURRILL W. B. (1953): The taxonomic importance of hybridizations. — *Godišn. biol. Inst.*, Sarajevo, 1—2 : 429—436.
- VOSKRESENSKAAJ G. S. et ŠPOTA V. I. (1961): Kornevye opucholi gorčično-rapsovych gibrinov i ispol'zovanie ich v selekcii. — *Bot. Ž.*, Leningrad, 46 : 1787—1793.
- WAGNER S. (1932): Artkreuzungen in der Gattung *Helianthus*. — *Z. induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre*, Berlin, 61 : 76—146.
- WANGENHEIM K. H. Frh. v. (1954): Zur Ursache der Kreuzungsschwierigkeiten zwischen *Solanum tuberosum* L. und *S. acaule* Bitt. bez. *S. stoloniferum* Schlechtd. et Bouché. — *Z. Pflanzenz.*, Berlin, 34 : 7—48.
- WEILING F. (1962): Mehrjährigkeit und Fähigkeit zur vegetativen Fortpflanzung beim Artbastard zwischen einer einjährigen und einer ausdauernden Kürbisart (*Cucurbita moschata* Duch. × *C. foetidissima* HBK). — *Züchter*, Berlin, 32 : 279—281.
- WILKIE D. (1959): *Gentian hybrids*. — *Quart. Bull. alp. gard. Soc.*, London, 27 : 145—155.
- WINGE Ö. (1932): On the origin of constant species-hybrids. — *Svensk bot. T.*, Uppsala, 26 : 107 to 122.

Recensent: J. Holub