

K následujícímu pojednání

Před 15 léty v našem IZ (č. 3/84, 4/84 a 1/85) vycházela na pokračování odborná stať zpracovaná RNDr. Milanem Tyllerem, nazvaná *Základy genetiky v chovu holubů*. V jejím úvodu autor uvádí důvody, které ho k jejímu sepsání vedly a zmiňuje i tehdejší situaci v našem (a nejen v našem) holubářství, která se popisované problematice týkala. Situace to nebyla nikterak radostná; věda, nebo alespoň její základy, české holubářství nikdy příliš neovlivňovaly. Byly a nakonec stále v něm jsou snahy potřebu znalostí základů genetiky v zájmovém chovu holubů bagatelizovat či dokonce zesměšňovat.

Těmto snahám účinně čelit asi nelze, ale určitou naději lze spatřovat v tom, že za ta léta nám zde vyrostla nová generace holubářů, holubářů, kteří snad pahnou po vědění, a kteří jsou si vědomi toho, že i v naší specifické zájmové činnosti lze základů genetiky využívat.

Literatury, zabývající se genetikou holubů, je u nás i dnes málo. Nebude tedy na škodu, sáhneme-li do archivu a práci dr. Tyllera zveřejníme znovu. Jsme si vědomi, že pro mnohého našeho čtenáře to nebude lehké čtení, ale zároveň jsme přesvědčeni, že ten, kdo v tomto čtení nalezne poučení, nebude litovat.

Práci dr. Tyllera zveřejňujeme v původním znění, tedy bez jakýchkoliv zásahů do textu jejího prvního vydání.

Slavibor Petržílka

Základy genetiky v chovu holubů

Genetika je velice rozsáhlý a moderní obor biologie. Nejen v zemědělské velkovýrobě, ale i v drobnochovatelské praxi jsou poznatky genetiky využívány jako teoretický základ pro šlechtitelské a plemenářské postupy při zušlechťování a chovu jednotlivých druhů zvířat.

V chovu holubů dodnes přežívá mnoho predsudků a mylných představ o dědičnosti některých znaků, včetně významných plemenných. Tato situace byla způsobena jednak pomalým rozvojem genetiky holubů a zejména neinformovaností široké holubářské veřejnosti. V tomto směru zaostává naše holubářství i za znalostmi chovatelů jiných druhů drobných zvířat. Například v chovu králíků je práce s genetickými vzorci a popřípadě i cílevědomé šlechtění na tomto základě běžným jevem. Další příčinou současného stavu je obsáhlost i komplikovanost genetiky a nedostatek vhodné populárně naučné chovatelské literatury.

K největšímu rozvoji genetiky domácích holubů došlo v dvacátých letech tohoto století v souvislosti s rozkvětem mendelovského

období genetiky. Dodnes však vědecké poznání genetiky holubů není zdaleka kompletní. Příčin je hned několik. Jednou z hlavních je poměrně nízký počet potomků od jednoho páru za chovné období a s tím související nedostatek materiálu pro dokonalou genetickou analýzu.

Další nevýhodou je nespočetné množství plemen, barevných a kresebných rázů a jejich vzájemné prokřížení, které také ztěžuje genetické studie. Například u modeňáka je známo na 150 barevných a kresebných rázů, což snad v rámci jednoho plemene nemá u žádného druhu zvířat obdoby. Neobyčejné komplikace však vyplývají z toho, že i zcela shodné rázy jsou u různých plemen rozdílně pojmenované, a rozdílné naopak shodně, přičemž v různých jazycích, s nimiž je nutno při srovnávacích studiích pracovat, je terminologická nejednotnost ještě větší. Přitom názvosloví, jehož úkolem je pouze stručně, výstižně a přesně daný jev pojmenovat, je mnohdy přikládán význam, jaký nemá a nemůže mít a kolem jednotlivých názvů jsou pak vedeny spory.

Další těžkosti genetiky holubů vyplývají ze skutečnosti, že většina mutací ve zbarvení i stavbě těla byla podchycena pro vznik nových plemen daleko dříve, než se genetiky začala jako vědní obor vyvíjet. Právě v tom je výhoda genetiky u kožešinových zvířat nebo některých jiných druhů. Tak například u norků byla první mutace ve zbarvení srsti podchycena v roce 1926 a postupně každá další mutace byla vždy okamžitě, zejména z ekonomických důvodů, geneticky prozkoumána.

Genetika holubů se na skutečně vědeckých základech rozvíjela od dvacátých let především v zahraničí, často ve spojitosti s farmovým užitkovým chovem holubů pro produkci holubích brojlerů. Do naší holubářské literatury se tyto poznatky v ucelenější formě začaly dostávat až v posledních 10 letech, hlavně na základě překladu kapitoly o genetice z knihy W. M. Leviho *The Pigeon*, vydání z roku 1974. Bylo to jednak v článcích v časopise *Chovatel* a v Informačním zpravodaji chovatelů holubů (J. Havlín), jednak v knihách *ABC genetiky drobných zvířat* (R. Šiler, J. Fidler), *Průručka holubiára* (V. Podhradský), souborně a nejúplněji v kapitole „Trochu genetiky“ v knize *Domácí chov zvířat* (J. Havlín), vše v rozmezí let 1975–1983.

Vedle těchto faktických poznatků z oblasti genetiky holubů sehrála důležitou úlohu v rozvoji genetiky v našem drobnochovatelství snaha o popularizaci moderní genetické teorie, představovaná 3 cykly článků doc. ing. R. Šilera, DrSc., v časopise *Chovatel*. V letech 1969–1970 to byl cyklus nazvaný *Hovory o genetice*, později opakovaný v letech 1978–1979 pod názvem *Znovu*

o genetice, a nakonec od roku 1982 vycházející *Základní genetická abeceda*. Největším přínosem na tomto úseku bylo vydání knihy *ABC genetiky drobných zvířat* (1978) autorů Šilera a Fidlera. Zejména teoretická část této knihy velice srozumitelnou formou dokázala i laikovi přiblížit nejdůležitější zákonitosti a principy dědičnosti a proměnlivosti, které jsou nezbytné pro praktické využívání genetických poznatků v chovu kteréhokoli druhu drobných zvířat. Tato kniha byla hned po svém vydání rozebrána a mnoha chovatelům je zatím zcela neznámá. Bylo by třeba, abychom se v brzké době dočkali jejího dalšího vydání nebo podobné publikace.

Naši chovatelé holubů nebyli dosud zvyklí využívat ve své praxi poznatků genetiky a i současná holubářská literatura má ve výkladu genetiky značné rezervy. Rozhodl jsem se proto přiblížit základy genetiky široké holubářské veřejnosti a napomoci tak k praktickému využívání vědeckých poznatků genetiky holubů v běžné holubářské praxi. Nekompletnost údajů o dědičnosti celé řady důležitých znaků nutí v některých případech k pouhým předpokladům, které bude nutno v rámci jednotlivých plemen ověřit. Tím se článek snaží nastínit i možnosti dalšího rozvoje genetiky v chovu holubů.

Cílem není ani nemůže být postihnout celou šíři genetiky. Stejně tak nelze obsáhnout veškeré detaily ze současných znalostí genetiky holubů. Zájemce o hlubší studium je nutno odkázat na speciální odbornou literaturu. Tyto řádky by se měly stát teoretickým základem a průvodcem při studiu odborné genetické literatury, ale měly by dát i návod ke zkvalitnění šlechtitelské práce v našem holubářství.

I. PODSTATA DĚDIČNOSTI A PROMĚNLIVOSTI

Genetika

Genetika je nauka o dědičnosti a proměnlivosti. Právě pochopení jednotného mechanismu, kterým je dědičnost a proměnlivost řízena, je stěžejním bodem v chápání teorie, a ve správné aplikaci genetiky v praxi. S pojmem dědičnosti je spojována skutečnost, že potomci se podobají vlastním rodičům více než jiným jedincům. Přitom každý z vlastní praxe ví, že současně při této

podobnosti potomků rodičům existuje zároveň mezi sourozenci, tedy potomky jednoho páru, často i značná proměnlivost. Biologickou podstatu této zákonitosti si nyní musíme vysvětlit.

Termínologie

Nechci hned v úvodu odradit čtenáře nezbytnou náročností výkladu a používáním odborné genetické terminologie, která se

může zdát zprvu dost složitou. Předem upozorňuji na to, že odborné pojmy, nezbytně nutné k zapamatování, budou vždy při prvním uvedení vysazeny tučně a jejich definice či vysvětlení obsahu bude v textu vysazeno tučnou kurzívou.

Zvládnutí teoretické části a užívání přesné a jediné správné genetické terminologie je předpokladem, abychom se i na poli genetiky holubů dokázali vždy jednoznačně domluvit. Proto bude třeba vyvarovat se do budoucna v naší holubářské literatuře často sice vžitě, ale v podstatě nepřesné a nevhodné, zastaralé genetické terminologie. Pojmy jako intermediarita, čistokrevnost a nečistokrevnost bychom raději neměli používat. Stejně tak bude třeba jednou provždy ujednotit též terminologii holubářskou právě i ve vztahu k dědičnosti různých znaků. Například termíny šupkatý a šupinatý jsou neustále zaměňovány a nemají také ani ujasněný obsah, a podobných termínů je celá řada.

Genetická informace

To, co rodiče předávají svým potomkům, nejsou jednotlivé znaky jako takové, ale pouze faktory, které **řídí vznik těchto znaků**. Tyto faktory označujeme jako **geny**. Geny jsou tedy nositeli genetické informace. Po chemické stránce představuje gen úsek dezoxyribonukleové kyseliny (dále jen **DNK**), která je tvořena lineárně vázanými čtyřmi chemickými složkami, tzv. nukleotidy. Právě pořadí těchto čtyř nukleoidů v určitém úseku DNK v sobě nese zakódovanou informaci pro strukturní a funkční vlastnosti jednoho typu molekuly bílkoviny. Tak jako tečky a čárky v Morseově abecedě mohou představovat písmena, ta potom tvoří slova a ta dávají nakonec smysl celým větám, tak i pořadí čtyř stavebních složek DNK vytváří **genetickou informaci**, která prostřednictvím genů **řídí syntézu** specifických molekul **bílkovin**, ty potom řídí **vývoj jednotlivých znaků** a tedy i **vývoj celého organismu**. Detailní výklad teorie genetické informace je nad rámec tohoto pojednání a zájemce o pochopení podstaty přenosu a překlada genetické informace odkazují na knihu ABC genetiky drobných zvířat nebo na učebnice genetiky.

DNK – geny – chromozómy – genotyp

Tato zmínka o chemické stavbě genů byla nezbytná pro uvědomění si skutečné hmotné podstaty dědičnosti a proměnlivosti. Budeme si tedy pouze pamatovat, že gen je jednotkou genetické informace a že je tvořen úsekem lineárního řetězce DNK. Celá lineární molekula DNK tvoří základ tzv. chromozómu, který se **nachází v jádře každé buňky**. Lze tedy říkat, že geny jsou umístěny na chromozómech.

Holub má v každé buňce 40 párů chromozómů. Jednotlivé páry chromozómů se mezi sebou liší tvarem i obsahem různých genů. Každý pár je tvořen dvěma chromozómy stejného tvaru a shodného obsahu genů. (O jediné výjimce z tohoto pravidla se zmíním později). V páru je vždy 1 chromozóm pocházející od otce a druhý od matky.

Při nepřímém dělení buňky (při mitóze – viz dále) dochází k naprosto identickému rozdělení všech chromozómů v jádře mateřské buňky. Tím je zabezpečeno, že obě dceřinné buňky budou ve svých jádrech obsahovat naprosto stejné chromozómy a tedy i stejnou genetickou informaci.

Soubor všech genů oplozeného vajíčka – cizím slovem zygoty – se označuje pojmem **genotyp**. Tentýž genotyp pak mají všechny dceřinné buňky a tedy i celý jedinec, který vznikl vývinem příslušné zygoty.

Objasnili jsme si první čtyři základní pojmy – DNK, gen, chromozóm a genotyp.

Alely čili vlohy

Než budeme moci přistoupit k vlastnímu výkladu mechanismu dědičnosti a proměnlivosti, musíme si náš genetický terminologický slovníček dále rozšířit.

Genotyp a jeho jednotlivé složky, tj. geny, můžeme sledovat podle jejich vnějších projevů, tj. podle znaků, jejichž vznik je genotypem řízen. Jeden gen se může vyskytovat v různých formách. Tyto **různé formy jednoho a téhož genu** se nazývají **alely**. Jestliže určitý gen B odpovídá např. za barvu pigmentu v peří holubů, pak různé alely tohoto genu odpovídají za různé barvy tohoto pigmentu.

Každý gen může existovat ve formě jedné až mnoha různých alel. Například výše uve-

dený gen (B) má tři odlišné alely. Alela B^A podmiňuje vznik červeného pigmentu, alela B⁺ černého pigmentu a alela označovaná b hnědého pigmentu.

Jak již bylo naznačeno, u vyšších organismů je v tělních buňkách sudý počet chromozómů, v důsledku jejich vzájemného párování. Každý z těchto párových – homologních – chromozómů nese tedy jednu alelu čili vlohu určitého genu. **Určitý gen je tedy v genotypu jedince zastoupen párem alel neboli párem vloh pro určitý způsob vývoje daného znaku.**

Jsou-li obě alely (vlohy) určitého genu stejné, označujeme jejich sestavu jako **homozygotní** (zjednodušeně a nepřesně jako čistokrevnou). Jsou-li párové alely rozdílné, hovoříme o stavu **heterozygotním** (nevhodným termínem o nečistokrevném).

Používání pojmu genotyp není vymezeno pouze pro chápání souboru všech genů jedince, ale často je používán právě pro vyjádření zastoupení alel jednoho nebo několika genů.

Fenotyp

Dříve než si ukážeme možnosti vztahů dvou odlišných alel v rámci jednoho genu, musíme si vysvětlit další důležitý pojem – tzv. fenotyp. Zatímco genotyp v sobě zahrnuje genetickou informaci, tedy vlohy pro vývoj určitého znaku, **fenotypem** chápeme **vzhled, tedy projev tohoto znaku na jedinci**. Na vytvoření fenotypu se vedle určitého vlohového páru jednoho genu mohou účastnit rozdílné alely dalších genů, tzv. genetické pozadí. U celé řady znaků (zejména u znaků kvantitativních – viz další kapitola) se na vytvoření fenotypu účastní vedle genotypu i faktory vnějšího prostředí, jako podmínky výživy, ustájení atd. Příslušné geny zůstávají v genotypu jedince nezměněny, zatímco fenotyp těchto znaků se může změnit se změnami vnějšího prostředí.

Dominance – recesivita

Nyní si povšimneme vztahu dvou odlišných alel téhož genu jedince – tedy alel v heterozygotní konstituci. Alelu, která se fenotypově vyjadřuje totožně i v homozygotní i v heterozygotní konstituci, nazýváme alelou či vlohou **úplně dominantní** (obr. 1).

Znamená to, že její projev převládá nad projevem druhé odlišné – párové alely. Tuto druhou – potlačenou – alelu označujeme jako **recesivní** a její projev se ve fenotypu jedince uplatní pouze v recesivně homozygotním zastoupení.

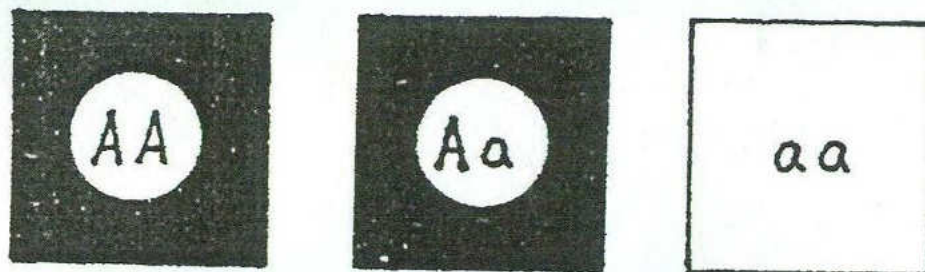
Hovoříme-li o dominanci, je nezbytně nutné rozlišovat mezi úplnou a **neúplnou dominancí**, protože se můžeme setkat se situací, kdy je fenotyp heterozygota odlišný od fenotypu dominantního i recesivního homozygota (viz obr. 1). A právě možnosti vztahu neúplné dominance není v genetice holubů věnována dostatečná pozornost. V naší holubářské literatuře je neúplná dominance někdy označována nevhodným termínem intermediarita – ne vždy fenotyp neúplně dominantního heterozygota představuje střední hodnotu znaků obou homozygotů.

Hybridizace čili křížení

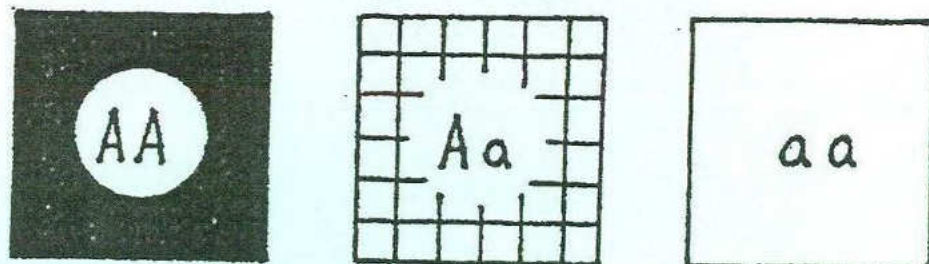
Základní metodou studia dědičnosti je křížení (cizím slovem hybridizace), při kterém sledujeme shodu nebo rozdíl mezi znaky rodičů a potomků. Důležité je osvojit si běžné označování generací v hybridizačním pokusu. Rodičovskou nebo-li parentální generací, kterou označujeme písmenem P (latinsky parentes = rodiče), chápeme zpravidla křížení jedinců, kteří jsou ve sledovaných párech alel homozygotní a kteří se liší svými fenotypy. Křížence čili hybridy, vznikající jako potomstvo parentální generace, označujeme jako generaci F₁, tj. jako první filiální generaci (latinsky filius = syn). Potomstvo dvou příslušníků první (F₁) filiální generace označujeme jako generaci F₂ – druhou filiální generaci. Zpětným křížením (označení B₁ – z anglického back crossing) rozumíme křížení jedinců generace F₁ a jedinci rodičovského genotypu (P generace).

Obr. 1. Fenotyp homozygotních a heterozygotních jedinců při úplné a neúplné dominanci. Při úplné dominanci je fenotyp heterozygota (Aa) totožný s fenotypem homozygotně dominantního (AA) jedince. Při neúplné dominanci je fenotyp heterozygota (Aa) odlišný od fenotypu dominantního (AA) i recesivního (aa) homozygota.

úplná dominance



neúplná dominance



Genetické vzorce

Alely jednoho genu se dle mezinárodní dohody označují písmenem nebo skupinou písmen dle anglického názvu znaku, jehož vývoj tyto alely řídí. Např. gen odpovídající za stupeň rozředění hustoty pigmentu v peří – dilution – D, gen řídící vznik chocholky – crest – Cr atd. Dominantní alela se potom zapisuje s prvním písmenem velkým, recesivní alela s prvním písmenem malým. Případné další alely (v rámci téhož jednoho genu) se označují stejným písmenem nebo skupinou písmen s určitým indexem (alely B^A , B^+ , b genu B, odpovědné za barvu pigmentu atd.). Dalším používaným způsobem je označování standardní alely, podmiňující projev znaku u divokého předka, symbolem + (z pedagogických důvodů se zdá vhodnější užívání písmene nebo skupiny písmen s indexem +).

Pro vyjádření genotypu jedince se potom používá tzv. **genetického vzorce**. Jedná se o **písmenkový zápis** příslušných **párů alel** těch **genů, které chceme zápisem postihnout**. Cílem je vyjádřit, jaké alely jsou přítomny v kterých genech jedince. Používání genetických vzorců je zavedeno zejména v chovu králíků, norků, ale i drůbeže a dalších druhů zvířat. Domnívám se, že v chovech holubů nám současná úroveň poznání dědičnosti některých znaků již dovoluje, abychom se o podobný způsob zápisu alespoň pokusili a používali je zatím alespoň jako pracovní pomůcku při šlechtění nových

barevných a kresebných rázů. Blíže se o této možnosti zmíním ve třetí kapitole.

Mutace

Než přistoupíme k vlastnímu výkladu mechanismů dědičnosti a proměnlivosti, vrátíme se ještě k velice důležitému problému. Je jím otázka, jakým způsobem vznikají odlišné formy genů, tedy nové alely neboli vlohy. Vznikají tzv. mutacemi.

Mutace je změna genetické informace. Její podstatou je odchylka v pořadí nukleotidů v DNK nebo změna struktury chromozómu. Může k ní dojít náhodně – poruchou při dělení molekuly DNK, nebo vlivem fyzikálních činitelů (UV záření, teplota, některé chemické látky atd.). Pravděpodobnost této změny je velice nízká a změna v určitém genu se předpokládá zhruba u jednoho z 10^6 až 10^8 jedinců.

Gen je v průměru tvořen jedním tisícem nukleotidů v molekule DNK a stačí záměna jediného nukleotidu za jiný a může dojít ke změně informace a tedy ke vzniku nové alely genu, která pak řídí syntézu molekuly bílkoviny s odlišnou funkcí, což se může projevit na tvorbě odlišné formy znaku. Právě mutace a jim odpovídající nové formy znaků jsou podkladem geneticky řízené proměnlivosti.

Shrnutí výkladu genetické terminologie

Seznámili jsme se s nejdůležitějšími pojmy, jako je DNK, gen, chromozóm, geno-

typ, fenotyp, alela, homozygot, heterozygot, úplná dominance, neúplná dominance, recesivita a mutace. Pokud bychom psali tento text do notového papíru, bylo by nyní na místě znaménko pro „repete“, abychom si tuto nezbytnou teorii zopakovali a mohli se vrhnout přímo do nejdůležitější části, kterou je objasnění mechanismu dědičnosti a proměnlivosti.

Nepřímé dělení buňky – mitóza

Takže, pokud jste si prošli alespoň tučně vysazené definice důležitých genetických pojmů, můžeme se nyní začít věnovat nepřímému buněčnému dělení čili mitóze. Jestliže chromozómy v jádře mateřské buňky obsahují určitý soubor genetické informace, pak chromozómy každé z dceřinných buněk vzniklých mitózou obsahují tentýž soubor informací. V průběhu mitotického dělení se každý chromozóm podélně rozdělí ve dva vzájemně identické chromozómy, které se pak v průběhu určitých fází dělení zákonitým postupem rozcházejí do dceřinných jader (obr. 2).

Na obrázku je schematická buňka se dvěma páry chromozómů – pár dlouhých a pár krátkých chromozómů. Pro názornost lze uvést, že černé chromozómy pocházejí od otce a bílé od matky, což bude blíže vysvětleno v dalším textu.

Přenos genetické informace

Následující podkapitola je uvedena jen pro dokreslení současného stupně poznání teorie genetiky na nejnižší molekulárně chemické úrovni a při prvním čtení textu ji můžete vynechat. Na obr. 3 je znázorněn způsob identické reprodukce molekuly DNK, která je v chromozómu tvořena dvěma vlákny.

Předpokladem identické reprodukce je stavba obou vláken DNK. Ta jsou tvořena lineárním pořadím čtyř nukleotidů lišících se pouze svými určitými částmi (bázemi), které se označují písmeny A, T, C, G. Nejdůležitější vlastností vláken DNK je, že proti sobě vždy leží ve vláknech dvojice buď A-T, nebo T-A, buď C-G, nebo G-C (viz obr. 3).

Genetická informace je zakódována v pořadí těchto bází v lineárním řetězci jednoho vlákna DNK. Pro zjednodušení lze chápat jedno vlákno jako řídící a druhé pomocné. Tato struktura pak zabezpečuje vytváření identické kopie při dělení, kdy dochází k rozpojování původní dvojice vláken od sebe. K volné části vlákna se pak dosyntetizovává nové vlákno, zcela identické s původním postupně odpojovaným vláknem (obr. 3b).

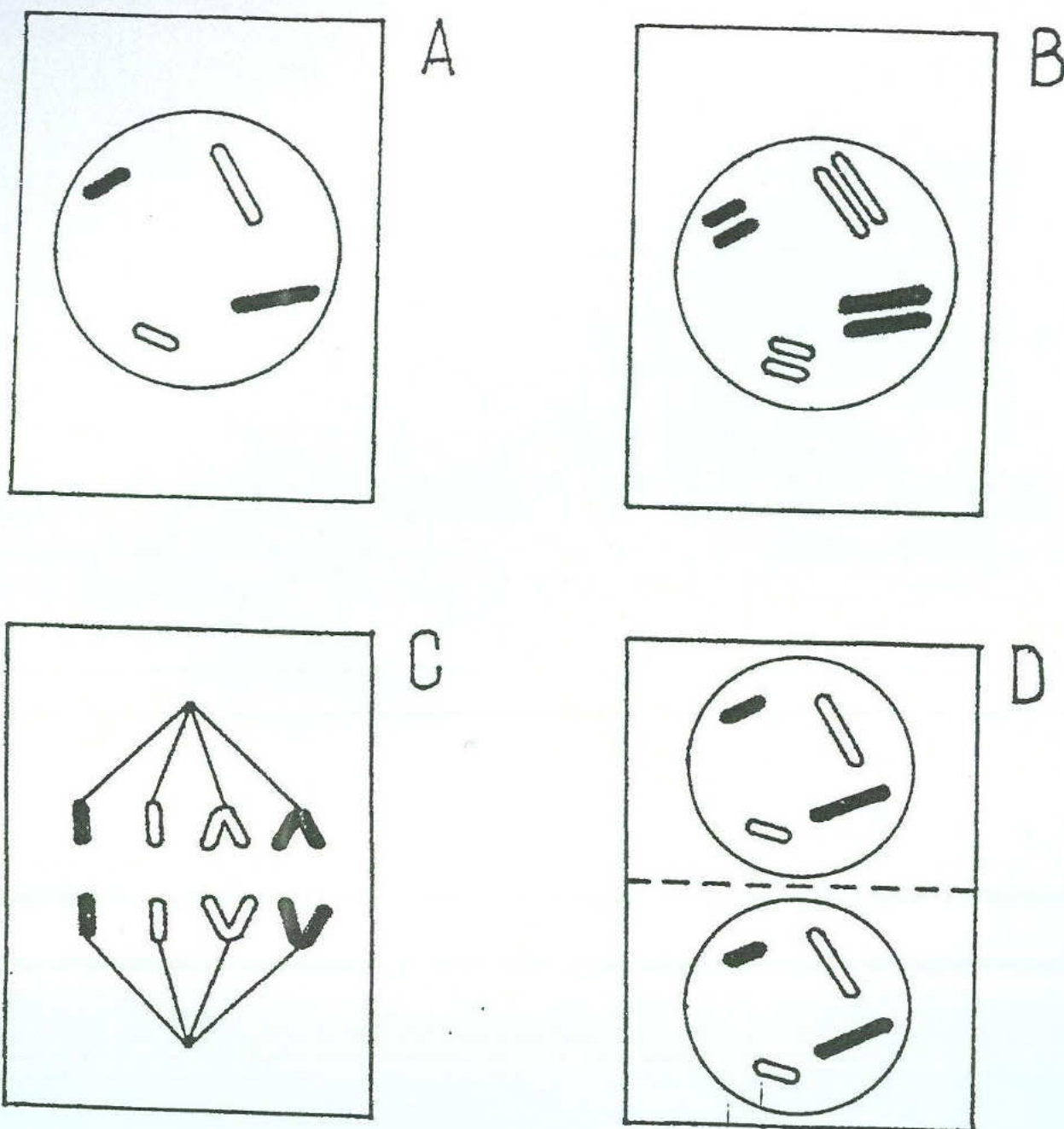
Tímto způsobem je tedy zabezpečen identický přenos genetického materiálu z mateřské buňky na buňky dceřiné v rámci vyvíjejícího se organismu.

Přenos genetické informace z rodičů na potomstvo

Nyní se dostáváme k nejdůležitější části výkladu. Vysvětlíme si, jakým způsobem dochází k přenosu genetické informace z rodičů na potomstvo. První buňkou vznikajícího nového jedince je oplozené vajíčko (zygota). Zygota vzniká splynutím samčí pohlavní buňky – gamety (tj. spermie) – se samičí gametou (tj. s neoplozeným vajíčkem). Je logické, že tyto buňky musí mít poloviční počet chromozómů, aby se předešlo zdvojnásobení počtu chromozómů v buňkách každé následující generace.

Proto se ve vývoji živých organismů vyvinulo tzv. redukční dělení odborně nazývané meioze.

Obr. 2. Schéma mitozy



A – Dva páry chromozómů v jádře mateřské buňky.

B – Zdvojení každého chromozómu.

C – Rozchod částí chromozómů vzniklých zdvojením do protilehlých pólů buňky.

D – Vznik dceřinných jader a později i dceřinných buněk se stejným zastoupením chromozómů jaké měla mateřská buňka.

Obr. 3. Schéma identického dělení (replikace) dvouřetězové molekuly DNK.

3a) dvouřetězcová struktura molekuly DNK

```

ATCTGGAGCTTACGTATGCTATGGCCTAGTC
TAGACCTCGAATGCATACGATACCGGATCAG
  
```

3b) dělí se molekula DNK

```

          CGTATGCTATGGCCTAGTC
          GCATACGATACCGGATCAG
ATCTGGAGCTTA
TAGACCTCGAATCGTATGCTATGGCCTAGTC
          GCATACGATACCGGATCAG
  
```

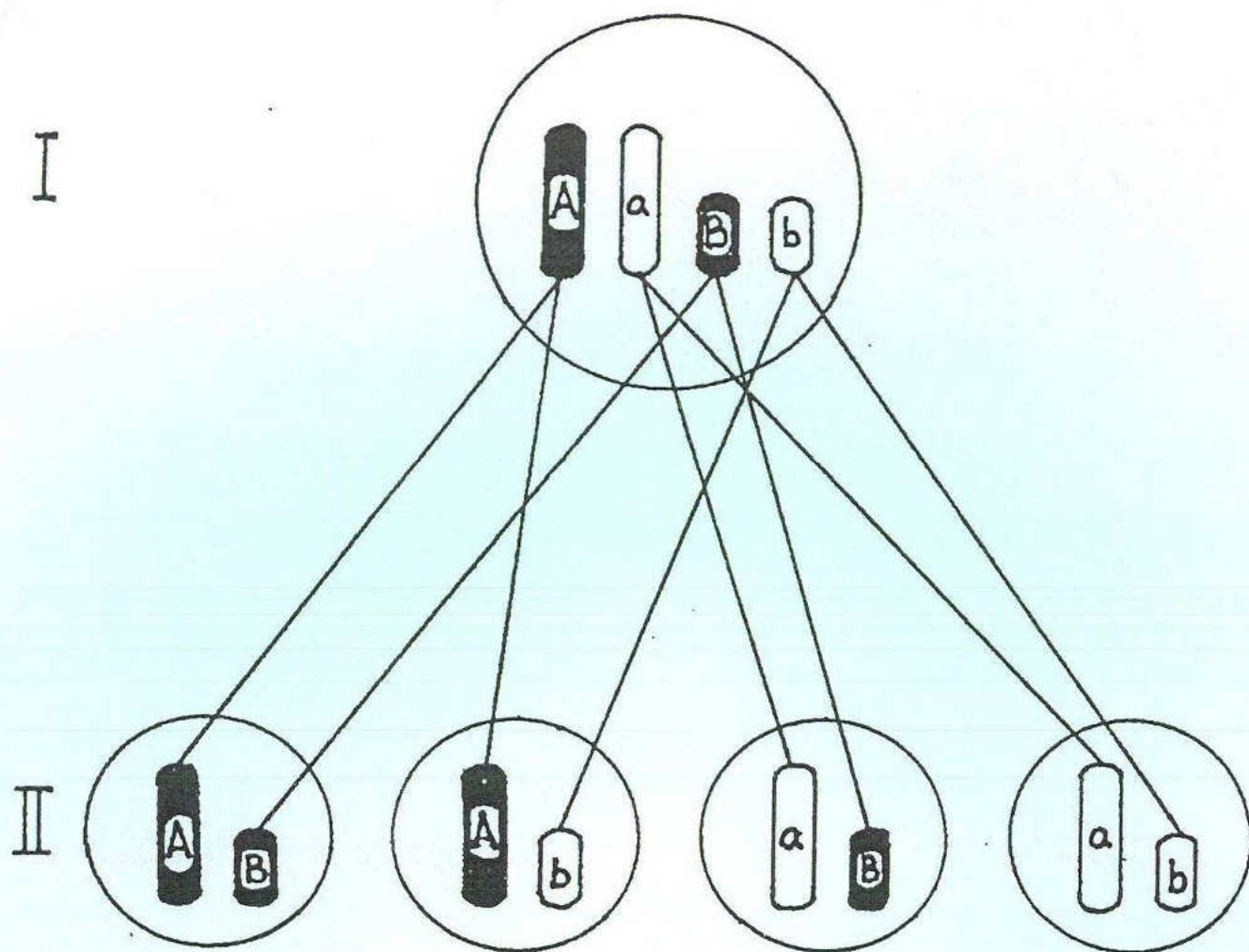
Redukční dělení buňky – meioze

Výsledkem redukčního dělení určitého typu tzv. prapohlavních buněk je vznik pohlavních buněk – gamet – tedy spermií a vajíček. Tyto pohlavní buňky obsahují poloviční počet chromozómů, a to z každého páru chromozómů vždy pouze jeden. A právě nezávislost rozchodu chromozómů z páru vznikajících pohlavních buněk je předpokladem geneticky řízené proměnlivosti potomstva týchž dvou rodičů. Gameta tedy obsahuje z každého chromozómového páru jedince pouze jeden chromozóm, a přitom kombinace chromozómů pocházejících původně od otce či matky je zcela náhodná, a v každé gametě může být tedy i odlišná (obr. č. 4).

Proces redukčního dělení znázorňuje obr. 5. Opět se jedná o schematickou buňku se dvěma páry chromozómů. I když dojde ke zdvojení chromozómů, nejdříve se k pólům buněk rozcházejí zdvojené párové chromozómy. Teprve ve druhé části dělení se roz-

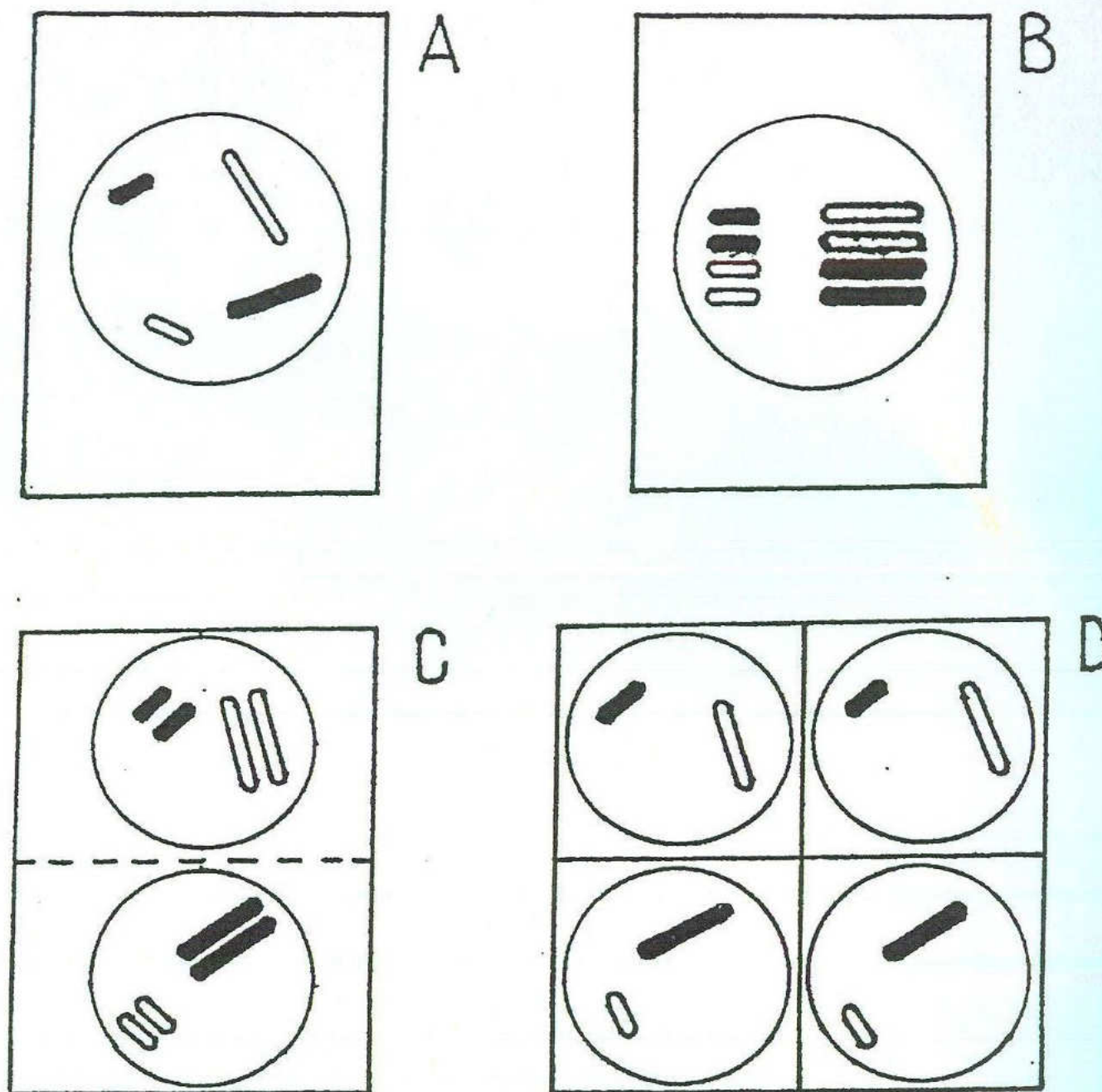
cházejí zdvojené chromozómy do tvořících se jader gamet. Tímto způsobem z jedné prapohlavní buňky vznikají čtyři buňky s polovičním počtem chromozómů.

Budeme-li např. sledovat vznik gamet z prapohlavní buňky **trihybrida (heterozygota v alelách tří genů)**, můžeme dostat celkem 8 (2^3) genotypem odlišných pohlavních buněk. Budou-li alely tohoto jedince s genotypem AaBbCc ležet na různých párech chromozómů, potom mohou nezávislým náhodným rozchodem chromozómů z párů do pohlavních buněk tohoto jedince vniknout následující možné kombinace alel v genotypu vznikajících gamet ABC, ABc, AbC, Abc, aBC, aBc, abC, abc. Předpokladem tohoto výsledku je nutnost, aby geny A, B, C, ležely každý na jiném páru chromozómů. Ostatní případy, to znamená vazba genů (kdy dva geny leží na jednom chromozómu), teorie crossing overu (možnost výměny částí párových chromozómů) nebudou v tomto pojednání probírány, neboť svým dopadem přesahují jeho rámec.



I – Délkou odlišné dva páry chromozómů v prapohlavní buňce jedince. Chromozómy pocházející od otce jsou znázorněny černě a nesou dominantní alely sledovaných genů (A, B), zatímco chromozómy pocházející od matky jsou znázorněny bíle a nesou recesivní alely sledovaných genů (a, b).

II – Při vzniku pohlavních buněk – gamet může dojít k následujícím čtyřem kombinacím chromozómů z původní prapohlavní buňky.



A – Dva páry chromozómů v jádře prapohlavní buňky.

B – Specifické uspořádání 2 čtveřic chromozómů vzniklých zdvojením původních 2 párů chromozómů.

C – Rozchod dvojic chromozómů (vzniklých zdvojením původních párových chromozómů) do protilehlých pólů buňky.

D – Rozchod jednotlivých chromozómů do tvořících se jader 4 gamet.

Závěr první kapitoly

Cílem této kapitoly bylo přiblížení způsobu přenosu genetické informace z rodičů na potomstvo prostřednictvím meioze, která zabezpečuje jak dědičnost, tak i volnou kombinovatelnost chromozómů geneticky určenou proměnlivost potomstva jednoho páru rodičů. Právě tento předpoklad geneticky řízené proměnlivosti v potomstvu jednoho páru nesmí být při výkladu teorie genetiky opomíjen. Mechanismus nezávislé kombinace chromozómů umožňuje, aby se v dalších generacích setkávaly chromozómy nesoucí odlišné alely téhož genu. Právě výsledkem vzájemného působení projevu těchto odlišných alel může být nový projev znaku. Tato „nová“ forma znaku nemusí být tedy podmíněna vždy novou mutací, ale může být pouze novou kombinací vloh v rámci jednoho genu nebo i v rámci více genů, které se spoluúčastní na vzniku daného znaku. Domnívám se, že tento mechanismus umožnil právě holubům, aby dosáhli tak pestré

palety barevných a kresebných rázů. A proto, chceme-li využívat poznatků genetiky v chovu holubů, musíme se s těmito zdánlivě obtížnými kapitolami genetiky důkladně seznámit.

Je tedy nezbytně nutné, aby si každý z této kapitoly odnesl znalost genetické terminologie a následujících předpokladů:

a) jedinec může předat svým potomkům pouze část těch vloh, které sám získal od svých rodičů. Jiné vlohy předávat nemůže (výjimkou jsou mutace, kterým by v jeho pohlavních buňkách došlo, což je málo pravděpodobné);

b) proměnlivost sourozenců jednoho páru je vedle možných rozdílných účinků vnějšího prostředí určena také geneticky nezávislou kombinací chromozómů nesoucích odlišné alely některých genů. Právě vznik nových kombinací a interakcí projevů těchto odlišných alel odpovídá za možnost vzniku nového projevu znaku v potomstvu.

II. ZÁKLADNÍ ZÁKONY A PRINCIPY DĚDIČNOSTI

Úvod

V této kapitole se budeme zabývat základními zákonitostmi dědičnosti znaků kvalitativních a kvantitativních. Vysvětlíme si na příkladech Mendelovy zákony a teorii vazby genů na pohlaví. Uvedeme si jeden z modelů dědičnosti znaků kvantitativních a zmíníme se o koeficientu dědivosti.

Pro dokonalé pochopení této kapitoly je třeba doporučit číst již pokud možno s papírem a tužkou v ruce a snažit se sami si odvozovat genotypy potomků, odhadovat špatné poměry atd. Cílem této kapitoly není jen vysvětlit základní zákonitosti a principy dědičnosti, ale též naučit naše chovatele holubů s těmito poznatky pracovat.

Znaky kvalitativní a kvantitativní

V úvodu se nejdříve zmíním o rozdílech mezi znaky kvalitativními (čili alternativními) a znaky kvantitativními. Toto dělení je způsobeno odlišnostmi ve fenotypové proměnlivosti v rámci těchto dvou tříd znaků.

Proměnlivost kvalitativních znaků je

nespojité. To znamená, že jednotlivé projevy (formy či kategorie) jednoho znaku jsou od sebe dobře odlišitelné. Např. holub buď má chocholku, nebo ji nemá, je černý nebo žlutý atd. Naopak při posuzování proměnlivosti kvantitativních znaků nejsou jednotlivé fenotypové kategorie příslušného znaku mezi sebou ostře odlišitelné, ale plynule přecházejí jedna v druhou při zachování určité distribuce – to je rozložení kolem průměru. Příkladem znaků kvantitativních, jejichž hodnoty se převážně zjišťují měřením, počítáním atd., je výška postavy, ale i počet mláďat v odchovu. Při posuzování těchto znaků je vždy nejvíce hodnot odpovídajících průměru a extrémů v obou směrech ubývá.

Zatím jsme hovořili pouze o rozdílech ve fenotypovém projevu. Rozdíly mezi znaky kvalitativními a kvantitativními spočívají v odlišném způsobu genetického řízení těchto dvou tříd znaků. Je však nutno přiznat, že teorie dědičnosti kvantitativních znaků zůstává jedním z ještě neuzavřených úseků genetické teorie.

Obecně se předpokládá, že znaky kvalita-

tivní jsou podmíněny tzv. **oligogeny**, tedy *geny „velkého účinku“*. Různé **alely těchto genů lze** dokonale **rozlišit** pomocí hybridizační analýzy (tedy křížením a analýzou potomstva). Naopak znaky kvantitativní jsou podle současné teorie podmíněny „**geny malého účinku**“, tzv. **polygeny**. Polygeny nelze běžnými metodami identifikovat a **nelze**, jako u oligogenů, **určit ani jejich počet ani rozlišit jednotlivé alely**. Polygeny působí zřejmě souhrnně tak, že se jejich účinky buď sčítají (aditivní působení polygenů – jejich aktivních alel), nebo se účinky aktivních alel mezi sebou násobí (multiplikativní účinky polygenů).

Vedle případného odlišného genetického podkladu podléhají kvantitativní znaky ve výrazně větší míře než znaky kvalitativní působení podmínek vnějšího prostředí, v němž se vyvíjejí. Přes tyto zdánlivě značné problémy existuje několik modelů genetického řízení dědičnosti kvantitativních znaků. O jednom z nich se zmíním v závěru této kapitoly. Nyní se budeme věnovat hlavním zákonitostem dědičnosti znaků kvalitativních.

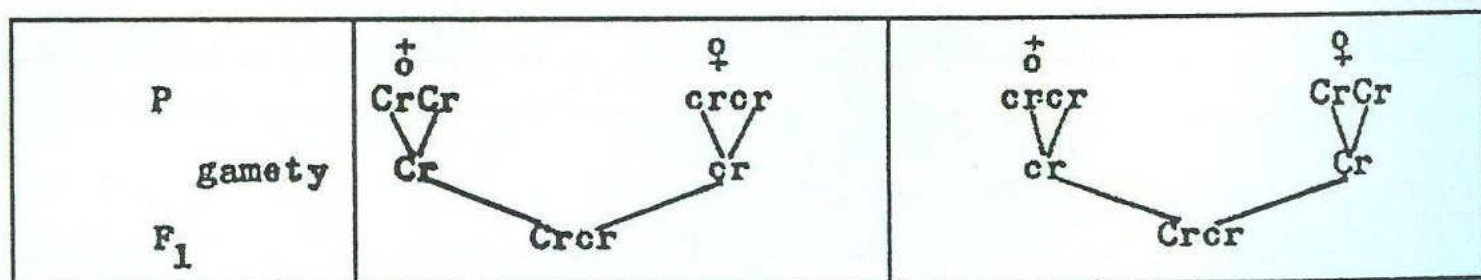
Mendelovy zákony dědičnosti

Pro dědičnost kvalitativních znaků platí celá řada zákonů, z nichž za nejdůležitější a základní jsou považovány zákony objevené Johanem Gregorem Mendelem, na základě dlouholetých pokusů s křížením různých vari-

et hrachu, publikované v roce 1865. Platnost těchto zákonů byla později potvrzena a blíže specifikována i moderní chromozomální teorií dědičnosti.

První Mendelův zákon

Tento zákon hovoří o uniformitě první filialní generace a o shodě – čili identitě – reciprokých křížení. Vysvětlení provedeme na příkladu zápisu hybridizačního pokusu. Předpokladem je, že v parentální (P) – tj. rodičovské – generaci křížíme homozygotně založené rodiče, kteří se liší v alelách sledovaného znaku. Jako příklad nám poslouží gen Cr, odpovídající v recesivně homozygotní konstituci (crcr) za vývoj chocholky. Reciproká křížení jsou taková, kdy nositelem recesivních alel je v jednom případě holub (♂) a v druhém holubice (♀). V levé části zápisu je uvedeno křížení homozygotně hladkohlavého holuba genotypu CrCr s holubicí s chocholkou – tedy genotypu crcr. V zápisu reciprokého křížení (v pravé části) je naopak holub chocholatý (crcr) a holubice hladkohlavá (CrCr). Všichni holubi i holubice vytváření pouze jeden typ gamet nesoucích u jednoho rodiče pouze vlohu dominantní (Cr) a u druhého pouze vlohu recesivní (cr) sledovaného genu. V obou reciprokých kříženích tedy získáváme v F₁ generaci křížence (hybridy) heterozygotního založení Crcr, kteří jsou v důsledku úplné dominance alely Cr hladkohlaví.



Znaky pohlavně vázané

Shoda reciprokých křížení má však jednu výjimku. Doposud jsme hovořili o znacích, které jsou řízeny nejméně jedním párem vloh. To předpokládá, že vlohy určitého genu leží ve stejném místě na dvou chromozómech tvořících jeden pár. Tento pár by měl být nejen tvarově, ale i obsahem genů shodný. Jak bylo uvedeno v předchozí kapitole, u holubů je v jádře každé buňky přítomno 40

párů chromozómů. Z toho ale jen **39 párů je zcela tvarově i obsahem genů shodných**. Těchto 39 párů chromozómů je označováno jako chromozómy somatické čili autozómy. Pro geny ležící na těchto autozómech platí Mendelovy zákony.

U všech vyšších živočichů je vedle párů autozómů přítomen jeden pár tzv. „chromozómů pohlavních čili pár heterochromozómů“, které **se svým tvarem i obsahem**

genů navzájem liší. Ve většině případů se skládají z úseku shodného a z úseku odlišného. Jejich hlavní úlohou je genetické určení pohlaví. **Geny ležící na nestejných úsecích heterochromozómů řídí vývoj znaků**, které označujeme jako **pohlavně vázané**.

Větší z páru heterochromozómů je označován písmenem X (u ptáků někdy též písmenem Z). Menší z nich pak písmenem Y (některými autory je u ptáků označován W). Y chromozóm nese mnohem méně genů, a u některých druhů zvířat se předpokládá, že úplně chybí.

U holubů, jako u všech druhů ptáků, je samčí pohlaví určeno přítomností dvou X chromozómů, tedy XX, zatímco holubice mají přítomen pár XY. (U všech druhů savců je situace úplně opačná.)

Pohlavní buňky holubic (neoplozená vajíčka) nesou v 50 % z tohoto páru heterochromozómů chromozóm X a v 50 % případů chromozóm Y. Protože spermie holubů nesou vždy jeden ze dvou X chromozómů holuba, vzniká tedy v potomstvu přibližně stejný počet holubů a holubic.

Vraťme se ale k výjimce z prvního Mendelova zákona, která se týká znaků pohlavně vázaných, které jsou řízeny geny ležícími na nestejných úsecích páru pohlavních chromozómů. Jedná se o dva případy. Méně častá je tzv. „**dědičnost přímá**“, kdy **gen pro určitý znak je umístěn v odlišné části chromozómu Y** a přenáší se pouze z matky na dcery. (Obecně známé příklady takovýchto genů byly popsány u některých druhů savců.)

Druhým případem je tzv. „**dědičnost křížem**“, kdy **gen pro studovaný znak** leží v nestejně části X chromozómu a nemá odpovídající párovou alelu v chromozómu Y. U holubů byly do nestejně části X chromozómu lokalizovány zatím 4 geny ovlivňující svým projevem zbarvení holubů. Jedná se o gen B, který rozhoduje o barvě pigmentových granulí v peří holubů. Gen D řídí stupeň rozředění hustoty pigmentu v peří, a tím řídí i intenzitu zbarvení. Detailně bude účinek jednotlivých alel těchto genů probrán v další kapitole. Dále je na X chromozómu u holubů vázán gen St, ovlivňující strakatost, až téměř úplné vymizení pigmentu. Projevů tohoto genu se využívá ke zjišťování pohlaví u tzv. autosexingových plemen holubů (např. texan). Posledním známým genem vázaným na nestejnou část X chromozómu je u holubů gen R, ovlivňující opět rozložení pigmentových granulí v peří, a způsobující redukci intenzity příslušného zbarvení, podobnou opálovému nebo mléčnému zbarvení.

Pro vysvětlení základního mechanismu dědičnosti křížem použijeme opět zápisu reciprokého hybridizačního pokusu. Budeme křížit v prvním páru modrého holuba se stříbřitou (šedohnědě plavou) holubicí a v reciprokém páru stříbřitého holuba s modrou holubicí. Protože v zápisu hybridizačního pokusu je zvykem z genetického vzorce zapisovat jen alely, v nichž se křížení jedinci liší, budeme psát genotyp modrého holuba DD a stříbřité holubice d-, neboť alela d leží pouze v X chromozómu, zatímco na Y chromozómu párová alela genu D chybí. Stříbřitá barva je u holubů způsobena rozředěním (d- dilution) modré barvy, jak se o tom zmíníme v další kapitole.

P	♂	x	♀
heterochromozómy	XX		XY
genotyp	DD		d-
fenotyp	modrý		stříbřitá
alely gamet	D		d
F ₁			
heterochromozómy	XX		XY
genotyp	Dd		D-
fenotyp	modrý		modrá

♂	x	♀
XX		XY
dd		D-
stříbřitý		modrá
d		D
XX		XY
Dd		d-
modrý		stříbřitá

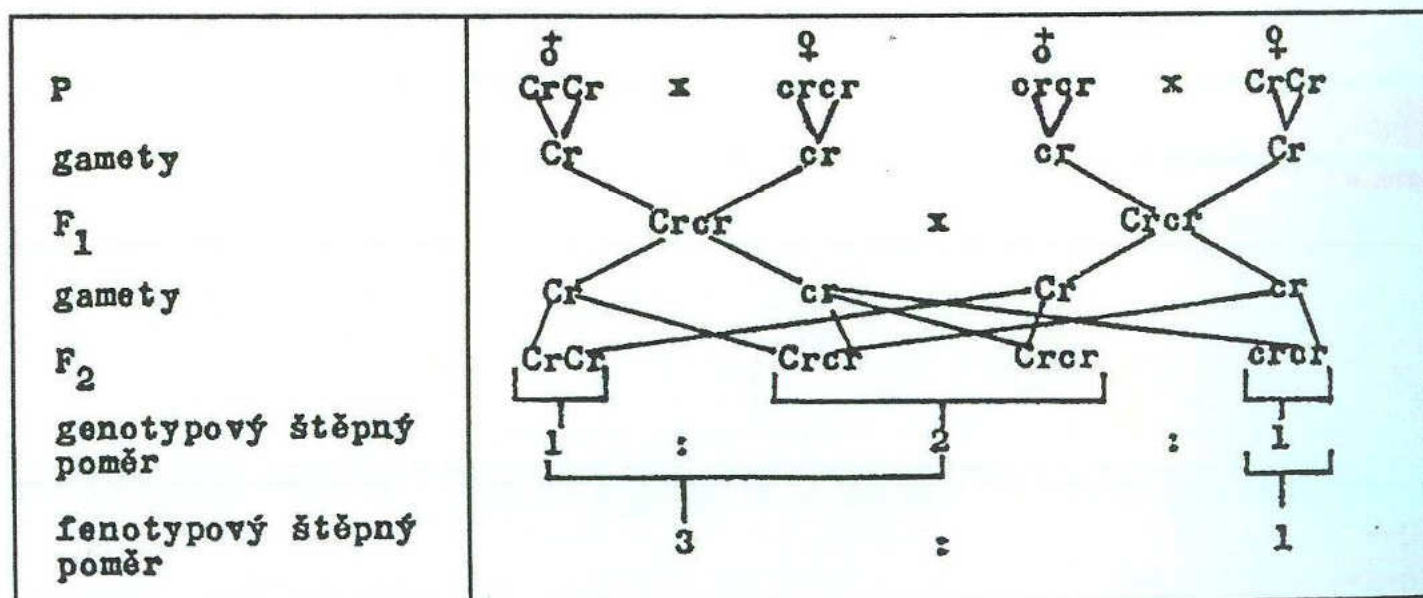
V poněkud upraveném zápisu hybridizačního pokusu jsou pro názornost uvedeny i heterochromozomy rozhodující o určení pohlaví potomstva. V F_1 generaci vznikají samci ze zygot, které vznikly po splynutí vajíček s X chromozómem holubice se spermií nesoucí jeden ze dvou X chromozómů holuba. Naopak holubice v F_1 generaci vznikající z vajíček, do kterých z páru heterochromozómů přešel Y chromozóm matky a která splynula se spermií holuba nesoucí jeden ze dvou jeho X chromozómů. Právě tyto holubice nesou pouze jednu vlohu pro daný znak (odborně řečeno – jsou hemizygotní). Tuto jedinou vlohu získaly spolu s jedním X chromozómem od otce. Z toho ale též vyplývá, že holubice – dcery heterozygotně založených otců (Dd) modrých z F_1 generací obou výše uvedených křížení, budou v polovině případů modré (D-) a v polovině případů stříbřité (d-).

V pravé části zápisu je uveden případ, kdy fenotypový projev znaku z parentální P generace přechází na F_1 generaci křížem. Další příklady není nutné uvádět. Stačí tužka a papír a můžete si sami odvodit jaké genotypy a fenotypy se mohou vyštěpit např. v F_2 generaci pro jednotlivá pohlaví potomků.

Na závěr části věnované znakům vázaným na pohlaví je nutno připomenout, že ani v tomto případě nelze tvrdit, že daný znak se dědí po holubovi, nebo po holubici, jak se často mezi holubáři tvrdí. Jedná se pouze o znaky se zvláštním typem dědičnosti. Zatímco holubi - samci mohou být ve znacích vázaných na pohlaví homozygotně (DD, dd) i heterozygotně (Dd) založení, jsou holubice vždy v těchto znacích homozygotně založeny (D-, d-). Lze tedy tvrdit, že znaky vázané na pohlaví nevyvracejí platnost I. Mendelova zákona, ale jsou spíše výjimkou, která potvrzuje mechanismy, kterými jsou Mendelovy zákony řízeny.

Druhý Mendelův zákon

Opět na praktickém příkladu dědičnosti chocholky si objasníme podstatu druhého Mendelova zákona o čistotě vloh a štěpení. V tomto případě budeme mezi sebou křížit příslušníky F_1 generace, abychom mohli studovat zákonitosti, kterým podléhá vznik další, tj. F_2 , generace potomků. Pro názornost vyjdeme opět až od rodičovské generace (P), která je shodná s P generací ze zápisu prvního Mendelova zákona.



Heterozygotně založení kříženci F_1 generace (Cr cr) tvoří gamety dvojího typu. Polovinu s dominantní alelou Cr pro hladkohlavost a polovinu gamet s recesivní vlohou cr podmiňují vznik chocholky. V F_2 generaci může tedy dojít se stejnou pravděpodobností

25 % (viz teorie redukčního dělení – meioze) ke čtyřem možným kombinacím, které jsou uvedeny v řádku genotypů F_2 generace.

Genotypový štěpný poměr v F_2 generaci 1 : 2 : 1 znamená, že při křížení dvou heterozygotně založených příslušníků F_1 generace

se vyštěpují v jejich potomstvu (F_2) původní rodičovské genotypy ($CrCr$ a $crcr$) z parentální generace s pravděpodobností à 25 %. Vedle toho 50 % – tedy polovina potomstva, má genotyp shodný s jedinci F_1 generace – tedy heterozygotní $Crcr$.

Z hlediska fenotypu dostaneme v F_2 generaci štěpný poměr 3 : 1, tedy 75 % hladko-
hlavých a jen 25 % chocholatých. Takovýto štěpný poměr nastává u znaků s úplnou dominancí. Jiná situace je u znaků s neúplnou dominancí, kde fenotyp heterozygotně založených jedinců je snadno odlišitelný od fenotypu dominantního i recesivního homozygota. Fenotypový štěpný poměr je potom shodný s genotypovým štěpným poměrem, tedy 1 : 2 : 1. Příkladem neúplné dominance jsou u holubů rousy a punčošky. Při detailním pohledu lze rovněž rozlišit heterozygotní konstituci ve vlohách podmiňujících slitou a plavou barvu (gen S), intenzivní a rozředěnou pigmentaci (gen D) a zřejmě i ve vlohách dalších genů, o kterých se v literatuře hovoří jako o vlohách dominantních, bez rozlišení úplné či neúplné dominance.

Z druhého Mendelova zákona vyplývá, že jednotlivé vlohy se při přenosu z generace na generaci nemění a umožňují v generacích (F_2 a dalších) vyštěpení původních rodičovských genotypů, zejména vyštěpení recesivních homozygotů, jejichž fenotypový projev byl v F_1 generaci potlačen. Proto je tento zákon označován jako zákon o čistotě vloh a štěpení.

Testovací křížení

V F_2 generaci se obecně objevuje 25 % dominantních homozygotů a 50 % heterozygotů, které nelze v případě úplné dominance na první pohled rozlišit. Tak například holub

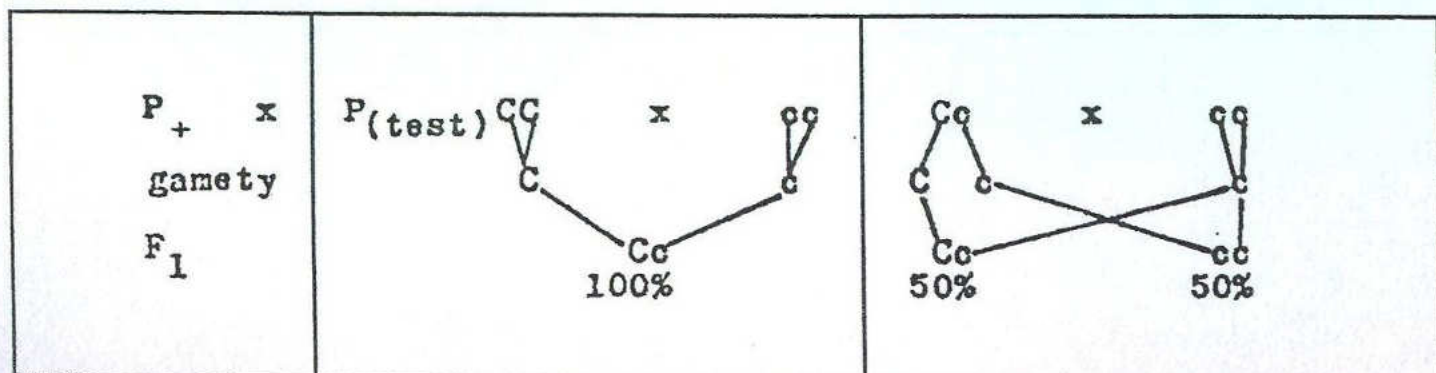
může být jak genotypu $CrCr$, tak i genotypu $Crcr$. Z toho vyplývá, že recesivní vloh (alela) se může přenášet z rodičů na potomstvo po dlouhou řadu generací beze změny. Setkají-li se pak v páru dva takto heterozygotně založení jedinci, může se ve 25 % případů jejich potomstvo vyštěpit recesivně homozygotní konstituce vloh a ve fenotypu se projeví recesivní forma znaku, která byla po řadu generací potlačena (např. chocholka – $crcr$).

Ve šlechtitelské práci často potřebujeme znát genotyp chovaného jedince. Pro rozlišení dominantně homozygotních jedinců, od heterozygotů v daném znaku, používáme **testovacího křížení**. Jeho princip je při páření testovaného zvířete s jedincem recesivně homozygotním ve sledovaném znaku.

Toto křížení si objasníme na vztahu kapraté a bezpruhé kresby. Kapratý holub může být dominantně homozygotní konstituce CC nebo heterozygotní konstituce Cc . Fenotypový projev obou těchto genotypů by měl být podle literárních pramenů stejný. Bezpruhá kresba je podmíněna recesivně homozygotní konstitucí cc .

Ze zápisu tohoto křížení vyplývá, že v případě genotypu CC kapratého holuba získáme v F_1 generaci kapraté potomstvo ve 100 % případů. V případě heterozygotní konstituce Cc kapratého jedince bude v F_1 generaci 50 % heterozygotně založených kapratých holubů a 50 % potomků bezpruhých (genotypu cc).

Nejdůležitějším problémem testovacího křížení je dostatečný počet potomstva v F_1 generaci tak, aby mohla nastat pravděpodobnost uplatnění recesivní alely. Teoreticky se předpokládá minimální počet 5 holubat po jednom páru v F_1 generaci.



Třetí Mendelův zákon

Tento zákon o „volné kombinovatelnosti vloh“ se týká dědičnosti dvou a více znaků, které na sobě geneticky nezávisí. Pro pochopení tohoto zákona je vhodné použít při jeho studiu papíru a tužky a naučit se odvozovat příslušné štěpné poměry. Jako příkladu užitíme dvou nezávislých znaků, kterými může být například zbarvení oka a pruhová kresba. Oranžové zbarvení oka (podmíněné alelou Tr) je dominantní nad okem perlovým (alela tr). Pruhočnost (vloha C^+) je dominantní nad

bezpruhovostí (vloha c). Předpokládáme, že tyto znaky jsou vzájemně nezávislé. To znamená, že jejich geny neleží v jednom chromozómovém páru, a že se projevy těchto genů vzájemně neovlivňují. Leží-li tedy geny pro tyto znaky v odlišných chromozómových párech, dochází k volné kombinaci vloh těchto genů u jedinců F_1 generace při volné kombinaci chromozómů při jejich rozchodu do tvořících se gamet.

Při zápisu hybridizačního pokusu opět vyjdeme až od rodičovské parentální generace.

P	C^+C^+TrTr	x	$cc tr tr$	$C^+C^+tr tr$	x	$cc Tr Tr$
gamety	C^+Tr		$c tr$	C^+tr		cTr
F_1	$C^+c Tr tr$				$C^+c Tr tr$	

Rodiče jsou jako vždy v obou sledovaných vlohových párech homozygotní. Nezáleží na tom, zda původní rodičovský pár tvoří pruhový holub s oranžovým okem (C^+C^+TrTr) a holubice bezpruhá s okem perlovým ($cc tr tr$) nebo holub genotypu $C^+C^+tr tr$ a holubice $cc Tr Tr$. Ve všech uvedených případech je první filiální generace uniformního genotypu $C^+c Tr tr$, tedy heterozygotní v obou znacích. Nás ovšem zajímá, jak bude vypadat F_2 generace po zkřížení těchto dihybridů F_1 generace.

Zápis tohoto křížení je zvykem provádět do tzv. „Punnettova (čti panetova) mendelovského čtverce“. V prvním řádku se píše možné genotypy gamet, které vytvářejí samci v F_1 generaci. V našem případě to

budou genotypy C^+Tr , C^+tr , cTr , ctr . Je zvykem dodržovat takovéto pořadí ve vztahu k zastoupení dominantních alel odleva doprava. V prvním sloupci se pod sebe ve stejném pořadí zapíše genotypy gamet, které tvoří holubice v generaci F_1 . V našem případě jsou stejné jako u holubů (samců). Stejný způsob zápisu lze použít i pro znázornění křížení dvou dihybridů lišících se ve svém genotypu.

Z teorie meioze víme, že pravděpodobnost výskytu určité kombinace chromozómů (tedy i vloh) je stejná, tedy v případě dihybrida 25 % čili 1/4. Stejně náhodné je i splnutí spermie s vajíčkem, takže vzájemnou kombinací příslušných alel ve sloupečku a v řádku získáme 16 možných zygotických kombinací.

F_1	$C^+c Tr tr$				x	$C^+c Tr tr$			
gamety	C^+Tr	C^+tr	$c Tr$	ctr		C^+Tr	C^+tr	cTr	ctr
F_2	♂/♀	C^+Tr	C^+C^+TrTr	C^+tr	$C^+C^+tr tr$	cTr	$C^+c Tr Tr$	ctr	$C^+c tr tr$
	C^+Tr	C^+C^+TrTr	$C^+C^+tr tr$	$C^+C^+Tr tr$	$C^+C^+tr tr$	$C^+c Tr Tr$	$C^+c Tr tr$	$C^+c tr tr$	$C^+c tr tr$
	C^+tr	$C^+C^+Tr tr$	$C^+C^+tr tr$	$C^+C^+Tr Tr$	$C^+C^+tr Tr$	$C^+c Tr tr$	$C^+c tr tr$	$C^+c Tr Tr$	$C^+c tr Tr$
	$c Tr$	$C^+c Tr Tr$	$C^+c Tr tr$	$cc Tr Tr$	$cc Tr tr$	$cc Tr Tr$	$cc Tr tr$	$cc Tr Tr$	$cc Tr tr$
	ctr	$C^+c tr tr$	$C^+c tr Tr$	$cc tr tr$	$cc tr Tr$	$cc tr tr$	$cc tr tr$	$cc tr tr$	$cc tr tr$

Protože jsme sledovali úplně dominantní znaky, stačí, aby z vlohového páru byla přítomna alespoň jedna dominantní alela a ve fenotypu se projeví příslušný dominantní pro-

jev znaku. Pro první pochopení bude vhodné, když si vypíšeme všechny genotypy F_2 generace pod sebe s udáním počtu jedinců a s příslušným fenotypem.

genotyp	počet	fenotyp
C^+C^+TrTr	1	pruhový s oranžovým okem
C^+C^+Trtr	2	pruhový s oranžovým okem
C^+cTrTr	2	pruhový s oranžovým okem
C^+cTrtr	4	pruhový s oranžovým okem
C^+C^+trtr	1	pruhový s perlovým okem
C^+ctrtr	2	pruhový s perlovým okem
$cc TrTr$	1	bezpruhý s oranžovým okem
$cc Trtr$	2	bezpruhý s oranžovým okem
$cc trtr$	1	bezpruhý s perlovým okem

Z hlediska fenotypového štěpného poměru lze výsledek tohoto křížení zapsat i takto:

C^+-Tr-	9 případů	pruhový s oranžovým okem
C^+-trtr	3 případy	pruhový s perlovým okem
$ccTr-$	3 případy	bezpruhý s oranžovým okem
$cctrtr$	1 případ	bezpruhý s perlovým okem

Pomlčka zastupuje příslušnou druhou alelu, neboť přítomnost druhé dominantní anrecesivní alely neovlivní příslušný fenotypový projev znaku.

Jak vyplývá z výše uvedených výsledků, vyštěpují se v F_2 generaci čtyři různé fenotypové kategorie ve vzájemném fenotypovém štěpném poměru 9 : 3 : 3 : 1. Z toho například vyplývá, že pouze v jednom ze 16 případů (tj. s pravděpodobností 1/16) se vyštěpí jedinec s oběma vlohovými páry v recesivně homozygotní konstituci ($cctrtr$). Totéž platí o dvojnásobných homozygotech genotypu C^+C^+TrTr , C^+C^+trtr i $ccTrTr$.

Třetí Mendelův zákon je obdobou druhého Mendelova zákona a liší se pouze tím, že v F_2 generaci sleduje dědičnost dvou nezávislých znaků. I z Punnettova čtverce lze ale vyčíslit platnost druhého Mendelova zákona.

Stačí sledovat pouze jeden ze dvou vlohových párů a získáme v F_2 generaci genotypový štěpný poměr 4 : 8 : 4 (čili 1 : 2 : 1) a fenotypový štěpný poměr 12 : 4 (čili 3 : 1).

V případě tří sledovaných znaků, ve kterých by se rodiče lišili, získáme jako vždy po homozygotních rodičích zcela shodné potomstvo F_1 generace, v tomto případě heterozygotně založené trihybridy. Každý z nich bude tvořit 8 typů pohlavních buněk lišících se genotypem, a v F_2 generaci tedy nastává 8 x 8, tj. celkem 64 možných kombinací. V případě úplné dominance v rámci alel všech tří vlohových párů se v F_2 vyštěpí 8 různých fenotypů s počty jedinců v jednotlivých třídách 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1. Tento fenotypový štěpný poměr lze snadno odvodit z Punnettova mendelovského čtverce.

Mendelovy zákony a šlechtitelská praxe

Z výše popsaného příkladu štěpení trihybridů vyplývá, že v chovu holubů při šlechtitelské práci s více jak dvěma znaky je nutné bedlivě zvažovat, jak sestavit chovné páry. Zdá se být vhodnější, aby se jedinci v chovném páru lišili v co možná nejmenším počtu znaků. Ideálním stavem by zřejmě bylo, abychom si u každého páru zvolili pouze jeden, nejvýše dva znaky, které chceme v daném páru zušlechťovat. V těchto znacích se mohou rodiče v chovném páru lišit. Teprve po ustálení čili zušlechtění požadované formy prvního znaku v potomstvu, kterého dosáhneme ve většině případů výběrem jedinců homozygotně založených ve vlohách pro danou formu znaku, přistoupíme k zušlechťování znaku dalšího. Tento postup se zdá být pro šlechtitelskou práci v chovu holubů jako nejvhodnější, neboť nízký počet holoubat v odchovu nám nedovoluje příliš spoléhat na teorii pravděpodobnosti a předpokládat např., že se při spáření dvou trihybridů vyštepí jedinec teoreticky očekávaný ve 3 ze 64 možných případů. Z toho vyplývá nutnost umět pracovat s genetickými vzorci a naučit se odhadovat genotyp zvířete z výsledku testovacího křížení.

Práci s genetickými vzorci si ukážeme v následující kapitole. Možnosti odhalení genotypu zvířete vycházejí vždy z dokonalé evidence, tj. ze záznamu fenotypu předků v rodokmenu jedince. Vedle vzhledu rodičů a vlastních sourozenců je důležitým kritériem fenotypový projev sledovaných znaků vlastního potomstva zkoumaného jedince.

Zůstaneme-li na úrovni dihybrida, tak již víme, že pouze u recesivně homozygotního jedince v obou znacích můžeme podle fenotypu určit genotyp (bezpruhý holub s perlovým okem bude vždy genotypu $cctrtr$). U zbývajících tří fenotypových tříd se o genotypu nejrychleji přesvědčíme testovacím křížením. Testované holuby páříme s dvojnásobně recesivním homozygotem ($cctrtr$).

Pro zjednodušení se v tomto případě nemusí psát celý Punnettův čtverec, ale stačí zápis do čtyř řádků. Pro názornost si uvedeme příklad takového křížení s cílem otestovat genotyp příslušníka nejpočetnější fenotypové kategorie z F_2 generace výše uvedeného křížení, tj. pruhového holuba s oranžovým okem (C^+Tr-).

Sledovaný holub může tvořit nejvýše čtyři různé typy gamet, které zapíšeme do prvního řádku. Do druhého řádku zapíšeme pod gamety testovaného holuba genotyp gamet, které může tvořit dvojnásobně recesivní homozygot. Do třetího řádku napíšeme možné genotypy F_1 kříženců. Čtvrtý řádek bude obsahovat skutečný fenotypový štěpný poměr F_1 potomstva, podle kterého určíme příslušný genotyp testovaného holuba.

Testujeme tedy pruhového holuba s oranžovými očima (C^+Tr-), který může mít jeden ze čtyř následujících genotypů: a) C^+cTrtr , b) C^+C^+Trtr , c) C^+cTrTr , d) C^+C^+TrTr a páříme ho s jedincem genotypu $cctrtr$. Pro lepší názornost si uvedeme nejen výsledné fenotypové štěpné poměry v F_1 generaci, ale zvlášť i zápisy pro jednotlivé případy testovacích křížení:

a) C^+cTrtr	C^+Tr	C^+tr	cTr	ctr
	ctr	ctr	ctr	ctr
genotypy v B_1	C^+cTrtr	C^+ctrtr	$ccTrtr$	$cctrtr$
fen. štěp. poměr	1 : 1	1 : 1	1 : 1	1

b) C^+C^+Trtr	C^+Tr	C^+tr
	ctr	ctr
genotypy v F_1	C^+cTrtr	C^+ctrtr
fen. štěp. poměr	1 : 1	1

c) C^+c^+TrTr	C^+Tr	cTr
	ctr	ctr
genotypy v F1	C^+cTrtr	$ccTrtr$
fen. štěp. poměr	1	: 1

d) C^+C^+TrTr	C^+Tr	100 % potomků genotypu C^+cTrtr
	ctr	

Stejně jako u všech ostatních ověřování štěpných poměrů je hlavním předpokladem dostatečný počet potomků po testovaném jedinci, abychom zachytili všechny možné genotypy.

Závěrem lze shrnout, že Mendelovy zákony jsou skutečně základními zákony dědičnosti a jejich znalost je nutná pro pochopení dalších, již poněkud obtížnějších částí našeho výkladu.

Genové interakce

Doposud jsme hovořili o znacích, jejichž odlišné formy (projevy) byly geneticky řízeny odlišnými alelami v rámci jediného genu čili jediného vlohového páru. Vedle toho ale existují i případy, kdy tentýž projev znaku je způsoben změnami v zastoupení alel v rámci dvou i více odlišných genů. Typickým příkladem je bílé zbarvení peří právě u holubů, způsobené nepřítomností pigmentu v peří. Dokumentují to prokázané odlišné typy dědičnosti bílého zbarvení u různých plemen. Ve vztahu k modrému pruhovému zbarvení byl v literatuře popsán úplně dominantní typ, ale též recesivní typ bílého zbarvení. Stejný účinek (bílou barvu peří) vykazuje řada neúplně dominantních alel dalších genů, které podmiňují částečné až úplné vybělení a různé typy strakatosti. Není proto překvapením, že byly popsány případy, kdy po zkřížení dvou bílých plemen se v potomstvu vyštěpovali barevní jedinci.

Drtivá většina znaků na jedinci bude zřejmě geneticky řízena více než jedním genem. Produkty některých genů mají schopnost regulovat účinky dalších genů nebo s produkty dalších genů spolupůsobit a vzájemně ovlivňovat vývoj určitého znaku.

Případy, *kdy produkty dvou a více genů (vlohových párů) se podílejí na genetickém řízení projevu jednoho znaku*, označujeme

obecně pojmem – **genové interakce**. Pod tímto pojmem se skrývá celá řada konkrétních typů genových interakcí, z nichž se omezíme pouze na dva – u holubů běžně se vyskytující případy. Bude to dominantní epistáze a recesivní epistáze. Zájemce o detailní výklad teorie těchto, ale i dalších typů genových interakcí opět odkazují na knihu autorů Šilera a Fidlera „ABC genetiky drobných zvířat“.

Epistáze a hypostáze

Tak jako se setkáváme s projevem úplné a neúplné dominance a recesivity ve vztahu alel uvnitř vlohového páru, tedy uvnitř jednoho genu, existují podobné vztahy i mezi různými vlohovými páry, tedy mezi jednotlivými geny v rámci genových interakcí. Je ale nutno vyžadovat přesné a správné používání odborných pojmů. Projevy **nadřazenosti** genu vůči jiným genům označujeme obecně pojmem **epistáze** nikoli dominance, který je vyhrazen pro vztah alel v rámci jednoho genu. Pro vyjádření **podřízenosti** určitého genu používáme termínu **hypostáze**.

Pro vzájemné dorozumění a pochopení konkrétních příkladů z dědičnosti zbarvení u holubů je nutno vyžadovat rozlišování vztahu dominance alel v rámci jednoho genu od epistatických účinků celých skupin genů. Celou problematiku si objasníme na dvou příkladech.

Dominantní epistáze

Soubor genů, které se svými produkty mohou podílet na různých fenotypových projevech jednoho znaku a mezi kterými platí vzájemné vztahy nadřazenosti a podřízenosti, označujeme jako **epistatickou genovou sérii**. Tak jako platí dohoda pro psaní zápisu alel v rámci genů, existují podobné dohody pro zapisování epistatických sérií do zápisu

genotypu zvířete – do tzv. **genetického vzorce**. Od levé strany píšeme nejdříve geny nadřazené genům hypostatickým. V případě dominantní epistáze má v sérii nejvýše postavený gen (první od levé strany zápisu) schopnost překrýt, a tedy potlačit účinek dalších, níže stojících genů pouze v tom případě, že tento epistaticky nadřazený gen nese obě dominantní alely. Stejný výsledek i v heterozygotní konstituci v tomto genu je při úplné dominanci. Při neúplné dominanci alel v rámci tohoto genu, je schopnost převládání nad účinky hypostatických genů zřejmě jen částečná. Při recesivně homozygotní konstituci alel tohoto epistaticky nadřazeného genu je umožněn projev dominantních alel následujícího (v opistatické sérii) genu, který je ve stejném vztahu k dalším hypostatickým genům.

Tímto způsobem (dominantní epistází) je u holubů řízena dědičnost tzv. základní řady kreseb, tj. plnobarevná, tmavá, kapratá, pruhová a bezpruhá. Dominantní alela S prvního genu v této řadě způsobuje rovnoměrné rozložení pigmentu po celém těle (např. plnobarevný černý holub). Pouze v případě recesivně homozygotní konstituce genu se projeví dominantní vloha T druhého genu. A to opět bez ohledu na genetickou konstituci dalších níže postavených genů této epistatické série. Vloha T způsobuje výskyt příslušné plavé barvy (výskyt pigmentu ve shlucích), omezený na ocas (a kostřec) u jinak plnobarevného holuba. Tato kresba podmíněná genotypem SST – u holubů poštovní řady se odborně nazývá tmavá (dříve též slitá kapratá nebo černá modroocasá). Genotyp ssttC- podmiňuje kapratou kresbu, kde již převládá plavá barva (např. modrá), a příslušná intenzivní barva (černá) je omezena pouze na určité úseky některých per. Genotyp esttccSo- podmiňuje pouhý náznak kapratosti (skvrnitosti). Genotyp ssttccsosoBa- odpovídá za zbarvení holuba skalního (modrý černopruhý). Homozygotně recesivní konstituce baba v tomto posledním genu při genotypu ssttccsqsobaba odpovídá za bezpruhou kresbu ve štítech a v některých případech za výskyt pruhu pouze na ocase.

Tento příklad dominantní epistáze byl často uváděn i v učebnicích obecné geneti-

ky. V novější holubářské literatuře (Levi, 1974) jsou ale uváděny výsledky nových pokusů, které prokázaly, že projevy výše uvedených genů T, C, Ba jsou ve skutečnosti projevy odlišných alel jednoho genu – C. Protože se jedná o alelickou sérii byla označena C^T , C, +, c. Pro označení alely odpovídající za zbarvení divokého předka se v genetice používá symbolu +, hovoříme-li pouze o jednom genu. Domnívám se, že při zápisu genetického vzorce je vhodnější označení alely písmenkovým symbolem příslušného genu s indexem $+(C^+)$.

Dominantní epistáze mění fenotypový štěpný poměr dihybridů v F_2 generaci z původního 9 : 3 : 3 : 1 na poměr 12 : 3 : 1, neboť například genotyp SSTT a SStt jsou fenotypově stejné a tvoří tedy jedinou fenotypovou kategorii. Druhé dvě fenotypové kategorie tvoří genotypy ssT- a sstt.

Recesivní epistáze

Druhým typem genových interakcí, která se uplatňuje v dědičnosti zbarvení holubů, je tzv. recesivní epistáze. Stejně jako předcházející interakce i tato mění typický štěpný poměr v F_2 generaci dihybridů 9 : 3 : 4. Epistatický gen překrývá účinek druhého genu v případě, jsou-li alely prvního genu přítomny v recesivně homozygotní konstituci. Příkladem u holubů je recesivně červená barva pigmentu ee. Účinkem recesivně homozygotní konstituce ee dochází k syntéze červeného pigmentu, jehož rozložení v peří po celém těle je epistatické vůči projevu dominantně epistatické série základních kreseb, takže tyto se u recesivně červených holubů nevyskytují a jsou překryty plnobarevným rovnoměrným červeným zbarvením. Vedle toho u holubů existuje ještě jeden typ červeného zbarvení, tzv. popelavě červené (anglicky ash red), jinak zvané též dominantní nebo poštovní červená, u které se základní série kreseb vyskytuje (viz další kapitolu). Genotyp těchto popelavě červených holubů by byl $EEB^A B^A$.

Levi neuvádí ve své kapitole genetiky v knize *The Pigeon* žádnou recesivně epistatickou sérii genů u holubů. Z výsledků, které popisuje, se ale zdá, že takováto série bude zřejmě předcházet výše popsanou dominantně epistatickou sérii. Vedle recesivní

červené je v literatuře popisován jak dominantní tak recesivní typ bílého zbarvení, které se zdá být epistatické, ale v některých případech hypostatické vůči ostatním typům zbarvení. Ing. Havlín, CSc., v knize Domácí chov zvířat předpokládá účast „genetického komplexu“, který minimálně zahrnuje gen Wh, jehož alela Wh by odpovídala za dominantně bílou a alela wh za recesivní bílou. Skutečná podstata genetického řízení různých typů dědičnosti bílé barvy není dostatečně prostudována.

Pro názorné vysvětlení mechanismů půso-

bení recesivní epistáze si uvedeme „teoretický případ“ dědičnosti recesivně bílého zbarvení. Za tímto účelem budeme pářit recesivně bílého holuba (whwh), jehož recesivně homozygotní konstituce v genu Wh epistaticky překrývá působení vloh pro popelavě červenou $EEB^A B^A$ barvu. Partnerem bílého holuba v P (parentální) generaci bude recesivně červená holubice $Wh^+Wh^+eeB^A B^A$, u které budeme předpokládat teoretickou možnost, že konstituce se recesivně epistaticky překrývá vloh B^A pro popelavě červenou. (Vazbu genu B na pohlaví nebudeme uvažovat).

P	whwh $EEB^A B^A$	x	$Wh^+Wh^+eeB^A B^A$
gamety	wh $E B^A$		$Wh^+e B^A$
F_1	$Wh^+whEeB^A B^A$		$WhwhEeB^A B^A$
gamety	$Wh^+E B^A$	$Wh^+e B^A$	wh $E B^A$ whe B^A
F_2			

δ/ϕ	$Wh^+E B^A$	$Wh^+e B^A$	wh $E B^A$	whe B^A
$Wh^+E B^A$	$Wh^+Wh^+EEB^A B^A$	$Wh^+Wh^+EeB^A B^A$	$Wh^+whEEB^A B^A$	$Wh^+whEeB^A B^A$
$Wh^+e B^A$	$Wh^+Wh^+EeB^A B^A$	$Wh^+Wh^+eeB^A B^A$	$Wh^+whEeB^A B^A$	$Wh^+wheeB^A B^A$
wh $E B^A$	$Wh^+whEEB^A B^A$	$Wh^+whEeB^A B^A$	whwh $EEB^A B^A$	whwh $EeB^A B^A$
whe B^A	$Wh^+whEeB^A B^A$	$Wh^+wheeB^A B^A$	whwh $EeB^A B^A$	whwhee $B^A B^A$

Pro zjednodušení výkladu jsme neuvažovali vazbu genu B na pohlaví a v celém zápisu jsou vlastně genotypy holubů samců. V P generaci jsme pářili recesivně bílého jedince genotypu whwh $EEB^A B^A$ s jedincem recesivně

červeným genotypu $Wh^+Wh^+eeB^A B^A$. V F_1 generaci ale získali červené potomstvo heterozygotně založené v obou recesivně epistaticky působících genech $Wh^+whEeB^A B^A$. F_2 generaci si opět sepíšeme do tabulky.

Genotyp	Počet	Fenotyp
$Wh^+Wh^+EEB^A B^A$	1	popelavě červený
$Wh^+Wh^+EeB^A B^A$	2	popelavě červený
$Wh^+whEEB^A B^A$	2	popelavě červený
$Wh^+whEeB^A B^A$	4	popelavě červený
$Wh^+Wh^+eeB^A B^A$	1	recesivně červený
$Wh^+wheeB^A B^A$	2	recesivně červený
whwh $EEB^A B^A$	1	recesivně bílý
whwh $EeB^A B^A$	2	recesivně bílý
whwhee $B^A B^A$	1	recesivně bílý

Výsledný fenotypový štěpný poměr 9 : 3 : 4 je hlavním předpokladem pro prokázání recesivní epistáze. Hlavním problémem je ověřování štěpných poměrů v potomstvu, a tedy i studia podstaty genetického řízení dědičnosti některých znaků, je nutnost pracovat s dostatečně velkým počtem potomků, který od jednoho páru můžeme získat jedině za několik chovných sezón. Řešením by bylo pracovat s více páry stejných genotypů. Splnění tohoto předpokladu je opět materiálně náročné z důvodu nezbytné nutnosti ověřování genotypů testovacím křížením.

Přesto se domnívám, že využívání poznatků z genetiky kvalitativních znaků holubů je v praxi nejen možné, ale při skutečné šlechtitelské práci i zcela žádoucí. Je třeba umět si fenotyp holuba odhadnout podle znaků, které se vyskytly u rodičů a sourozenců, předpokládaný genetický vzorec genotypu a případně si jej v jedné sezóně ověřit zpětným křížením či pářením s partnerem známého genotypu. Potom je možné sestavovat chovné páry s určitým cílem, který pouze ověřuje teoretické předpoklady a umožňuje získávat potomstvo žádaných genotypů a fenotypů.

Teoretické předpoklady pro tento nový přístup k chovu a šlechtění holubů jsou na předcházejících stránkách v dostatečné míře vysvětleny.

Zbývá nám ještě vrátit se k výkladu hlavních principů dědičnosti znaků kvantitativních.

Dědičnost znaků kvantitativních

Jak již bylo uvedeno na začátku této kapi-

toly, je dědičnost kvantitativních znaků řízena tzv. polygeny a výrazně se na jejich fenotypu mohou podílet účinky vnějšího prostředí. Pro pochopení mechanismu polygenů byla vypracována celá řada modelů. Obecně se předpokládá, že polygeny budou, stejně jako oligogeny, tvořeny dvěma alelami. Uvažuje se ale, že projev kvantitativního znaku je řízen velkým počtem polygenů, mezi nimiž se uplatňují různé interakční a zejména regulační závislosti, které navíc mohou být ovlivňovány i faktory vnějšího prostředí.

Jedním z modelů působení polygenů je určitý typ interakce genů (tzv. duplicita kumulativní bez dominance). Při tomto typu interakce se neprojevuje mezi zúčastněnými geny vztah nadřazenosti (epistáze) či podřízenosti (hypostáze). Aktivní alely těchto genů zvyšují základní hodnotu znaku o určitou jednotku a nezáleží na tom, v kterém genu aktivní alela leží. Naopak, neaktivní alely těchto genů projev znaku neovlivňují (nesnižují jej).

Vysvětlení provedeme na čistě teoretickém příkladu dvou genů, v nichž aktivní alela A zvýší délku rýdovacích per holuba o 1 cm. Recesivní homozygot bude mít genotyp $a_1a_1a_2a_2$ a délku rýdovacích per 8 cm. Dominantní homozygot $A_1A_1A_2A_2$ má délku rýdovacích per 12 cm, neboť každá aktivní alela způsobila zvýšení délky rýdovacích per o 1 cm. V F_1 generaci budou všichni holubi genotypu $A_1a_1A_2a_2$ a délka rýdovacích per bude 10 cm. Genotypy F_2 generace si můžete odvodit pomocí Punnettova čtverce. My si uvedeme už jen výslednou tabulku.

Genotyp	počet jedinců	počet aktivních alel	délka ocasu
$a_1a_1a_2a_2$	1	0	8 cm
$A_1a_1a_2a_2$ $a_1a_1A_2a_2$	4	1	9 cm
$A_1a_1A_2a_2$	6	2	10 cm
$A_1A_1A_2a_2$ $A_1a_1A_2A_2$	4	3	11 cm
$A_1A_1A_2A_2$	1	4	12 cm

V F_2 generaci se objeví 5 fenotypových kategorií s četnostmi 1 : 4 : 6 : 4 : 1, které potvrzují dříve uvedený předpoklad, že u znaků kvantitativních se vždy nejvíce hodnot fenotypového projevu znaku vyskytuje vždy v oblasti průměru a extrémů na obě strany ubývá. V případě většího počtu genů se zvyšuje pouze množství fenotypových tříd, ale rozložení kolem průměru zůstává vždy zachováno.

To byl pouze teoretický příklad. V praxi bývají kvantitativní znaky podmíněny zřejmě daleko větším počtem genů (polygenů) s faktory vnějšího prostředí smazávají ostré hranice mezi jednotlivými genotypovými kategoriemi, takže přechody mezi jednotlivými fenotypovými třídami se zdají být plynulé.

Z praktického hlediska z výše uvedeného modelu vyplývá, že i u znaků kvantitativních můžeme předpokládat štěpení, kdy od dvou středně dlouhých holubů můžeme získat jak krátké tak i dlouhé potomstvo. Stejně tak je teoreticky možné výběrem získat homozygotně založené jedince krátké ($a_1a_1a_2a_2$), středně dlouhé ($A_1A_1a_2a_2$ či $a_1a_1A_2A_2$) a dlouhé ($A_1A_1A_2A_2$), kteří by v potomstvu po spáření s jedincem stejného genotypu neměli štěpit a potomstvo by mělo odpovídat rodičům.

Tento teoretický model byl vybrán záměrně, neboť k jeho pochopení stačí znalosti z dědičnosti znaků kvalitativních. Znaky kvantitativní představují zejména užitkové vlastnosti zvířat, které se dají měřit, sčítat či lze zjišťovat jejich hmotnost. Jedná se o znaky jako produkce masa, mléka, vajec či počet mláďat ve vrhu. O jejich výši, přesněji, o jejich fenotypovém projevu, nebo odborně, o manifestaci jejich dědičnosti založení, rozhodují také podmínky vnějšího prostředí – zejména výživa, ustájení, zdravotní stav atd.

Jak vyplynulo z teoretického příkladu, je proměnlivost čili variabilita ve fenotypovém projevu kvantitativních znaků řízena jednak možnými rozdíly v genotypu, ale, jak již bylo několikrát zmíněno, proměnlivost těchto znaků může být způsobena i rozdílnými vlivy prostředí. Jako chovatele a šlechtitele nás zajímá, do jaké míry se na celkové fenotypové proměnlivosti určitého znaku podílí složka genetická. To znamená, s jakou variabilitou

můžeme počítat při zachování identických faktorů vnějšího prostředí.

Z tohoto důvodu byla definována tzv. **dědivost** (heritabilita) jako **podíl geneticky podmíněné proměnlivosti z celkové fenotypové proměnlivosti určitého znaku**.

Koeficient dědivosti h^2 číselně vyjadřuje podíl proměnlivosti určený geneticky z celkové fenotypové proměnlivosti. Hodnoty h^2 leží v rozmezí 0 až 1, nebo 0 až 100 %. Podle hodnoty h^2 rozdělujeme znaky na nízko dědivé, s podílem geneticky řízené proměnlivosti nižším než 30 % (h^2 0,3). Fenotyp těchto znaků bývá výrazně ovlivněn faktory prostředí a hodnota fenotypu jedince je nepřesnou informací o jeho genotypu. Při šlechtění těchto znaků se opíráme o hodnoty fenotypů u celé rodiny – tedy u rodičů, sourozenců a potomstva. Do této kategorie patří všechny dílčí znaky reprodukce. To znamená, počet mláďat ve vrhu, produkce vajec, mléčnost samic atd. U holubů to budou také dílčí znaky plodnosti.

Do skupiny se střední dědivostí (h^2 leží v rozmezí 0,3–0,5) patří znaky výkrmnosti, tedy spotřeba krmiva na 1 kg přírůstku a další. Mezi znaky vysoce dědivé (h^2 0,5) patří znaky jatečné hodnoty, tedy hmotnost i rozměry těla. Do této kategorie by měly patřit i tvar těla, který u holubů často sledujeme (pokud není řízen monofaktoriálně jako znaky kvalitativní).

Praktický význam tohoto rozdělení spočívá zejména v odlišných metodách šlechtění jednotlivých skupin znaků. Na rozdíl od znaků s nízkou dědivostí (jak bylo výše uvedeno) je u znaků vysoce dědivých hodnota fenotypu dobrou informací o genotypu zvířete. Tomu opět odpovídají jiné metody selekce a šlechtění; např. hromadná selekce na rozdíl od selekce rodinové, která je vhodná pro znaky s nízkou dědivostí. Navíc u znaků s nízkou dědivostí (u holubů znaky plodnosti) se budeme spíše snažit o vytvoření optimálních životních podmínek, neboť vlivy vnějšího prostředí výrazně ovlivňují fenotyp těchto znaků.

K metodám šlechtění se ve stručnosti vrátíme ještě v závěru poslední kapitoly.

Závěr druhé kapitoly

Závěrem teoretické části článku lze shr-

nout základní poznatky. Z rodičů na potomky se nepřenášejí znaky jako takové, ale pouze vlohy pro utváření těchto znaků. Podle Mendelových zákonů víme, že tyto vlohy zůstávají nezměněny („čisté“) při přenosu z rodičů na potomstvo a jejich nezávislé rozcházení do gamet a volná kombinovatelnost umožňuje vyšťepování jedinců nesoucích různou kombinaci těchto vloh.

Plemenná či chovná hodnota jedince není určena pouze exteriérem, tj. fenotypem jednotlivých znaků, která na jedinci můžeme pozorovat. Plemenná hodnota jedince je závislá též na genotypu, na který usuzujeme ze znaků jeho rodičů, sourozenců a zejména ze znaků vlastního potomstva. Pro skutečného chovatele – šlechtitele je genotyp důležitějším kritériem než fenotyp. Takovýto přístup vyžaduje dokonalou evidenci a zaznamenávání projevu sledovaných znaků nejen na rodičích a k chovu použitých potomcích, ale zejména u potomků vyřazených, tak aby-

chom měli úplný přehled o tom, jaké vlohy rodiče předávali svým potomkům.

Šlechtitelská práce nemůže zavrňovat pokusy s křížením různých barevných a kresebných rázů. Jediným problémem zůstává, jak chovatel s takovýmto materiálem naloží. Zdánlivě dobrý holub z takového křížení může v potomstvu štěpit. Proto by chovatel neměl neproověřené křížence prodávat, zejména ne bez zasvěcení kupujícího chovatele do problematiky své šlechtitelské práce. (S tím souvisí i opodstatněnost požadavku doložení rodokmenů a vystavování vlastního odchovu při uznávacím řízení plemenných chovů.) Vedle případného poškození kupujícího je ale nutno mít stále na zřeteli, že používáním různých kříženců či holubů neznámého původu můžeme narušit dlouhodobým výběrem ustálené dědičnosti založení některých znaků jednotlivých plemen. Ke křížení je proto třeba přistupovat uváženě, cílevědomě a používání holubů neznámého původu dokonale prověřovat.

III. DĚDIČNOST ZBARVENÍ PEŘÍ, OČÍ A MORFOLOGICKÝCH ZNAKŮ HOLUBŮ

V této kapitole se budeme zabývat dědičností některých důležitých znaků holubů. Zaměříme se zejména na dědičnost zbarvení a kresby peří holubů. Pouze okrajově se pak zmíníme o dědičnosti zbarvení očí a některých morfologických znaků.

Dědičnost nejdůležitějších barev a kreseb holubů

Pro zbarvení holubů je charakteristické, že se na jeho určení podílí velký počet genů. Ing. J. Havlín, CSc., v knize Domácí chov zvířat v přehledu genetických faktorů podílejících se na zbarvení peří holubů uvádí 25 různých genů. V rámci některých genů jsou známy alelické série, tedy více jak dvě odlišné alely. I když zůstávají na úseku genetiky zbarvení holubů ještě některé nejasnosti, lze konstatovat, že základní principy dědičnosti barvy a kresby holubů jsou dnes již známy a je třeba s nimi naše chovatele seznámit v úplném rozsahu, tedy i s upozorněním na případně možné a dosud ne zcela vyřešené problémy.

Zbarvení peří holubů je určeno:

- a) barvou pigmentových zrn;
- b) hustotou rozložení pigmentu peří;
- c) způsobem rozmístění pigmentu v peří;
- d) strukturou peří – tedy leskem a svitem peří;

Výše uvedené čtyři faktory, které podmiňují zbarvení holubů, jsou geneticky řízeny. Probereme si je tedy detailněji.

Barva pigmentových zrn

V peří holubů mohou být tři druhy (tři barvy) pigmentových zrn. Jak již bylo uvedeno, barva pigmentu je řízena na X chromozóm vázaným genem B. Jednotlivé alely tohoto genu odpovídají za červenou barvu pigmentu – B^A , za barvu červenou + (vhodnější se zdá být zápis – B^+) a barvu hnědou – b. Tato alelická série se podle literárních pramenů vyznačuje vzájemnou dominancí ($B^A > B^+ > b$). Je však otázkou, zda se jedná o úplnou či neúplnou dominanci. Obecně je uváděno u samců „červených“ NVH genotypu $B^A B^+$, že se v letkách a ocase vyskytují

černé skvrny a zobák je také tmavý, na rozdíl od jedinců B^AB^A, kteří mají zobák světlý a letky a ocas bez skvrn nebo se zahnědlými skvrnami.

Otázka úplné a neúplné dominance i v následujících genech není zcela vyřešena a bude třeba, aby se k ní chovatelé příslušných barevných a kresebných rázů vyjádřili.

Vedle genetického řízení barvy pigmentu genem B je známa tzv. recesivní červená, řízená recesivně homozygotní konstitucí ee, která je (podle údajů literatury) k alelám genu B ve vztahu recesivní epistáze. V dostupné literatuře nejsou ale žádné zmínky o tom, zda mají alely B^A, B⁺ a b hypostatického genu B nějaký účinek, např. na odstín či hloubku recesivní červené či žluté barvy, jejichž variabilita je značná.

Hustota rozložení pigmentu v peří

Každý druh pigmentu se může nacházet v peří ve dvou různých hustotách. V intenzivní a rozředěné. Při intenzivní hustotě pigmentu odpovídá zbarvení peří barvě pigmentových zrn. Za tento stav odpovídá alela na X chromozóm vázaného genu D. Recesivně homozygotní konstituce u holubů dd a hemizygotní konstituce u holubic d- způsobuje rovnoměrné rozředění hustoty pigmentu v peří a tím i zesvětlení příslušné barvy.

Zatím jsme hovořili o třech genech, které řídí barvu peří. Vzájemnou kombinací jejich alel vznikají následující barvy:

barva intenzivní	genotyp
černá	EEB ⁺ B ⁺ DD
popelavě červená	EEB ^A B ^A DD
hnědá	EE bb DD
recesivní červená	eeB ⁺ B ⁺ DD
barva rozředěná	genotyp
šedohnědá	EEB ⁺ B ⁺ dd
popelavě žlutá	EEB ^A B ^A dd
hnědožlutá	EE bb dd
recesivní žlutá	eeB ⁺ b ⁺ dd

Otazníkem je na místě indexu označen gen B, o kterém doposud nevíme, které jeho alely se mohou skrývat pod recesivně epistatickým účinkem alel ee a zda v případě odlišných alel genu B bude nějakým způsobem ovlivněn fenotyp znaku (např. intenzita recesivní červené nebo žluté barvy).

Způsob rozmístění pigmentu v peří

Výše uvedených 8 základních typů zbarvení je způsobeno rovnoměrným rozprostřením pigmentu, ať už intenzivní či rozředěné hustoty, po celé ploše pera. Toto rovnoměrné rozprostření pigmentu po celé ploše pera určuje dominantní alela jiného genu – S. Tento gen není vázán na pohlaví. Recesivní alely v homozygotním stavu ss způsobují soustředění pigmentu pouze do shluků, patrných při mikroskopickém pozorování. Tyto pigmentové skupiny nejsou pouhým okem zaznamenatelné. Při pohledu na pero se slévají a peří se jeví ve zvláštním světlém tónu. Takovéto zbarvení se označuje jako plavé.

Účinkem recesivně homozygotní konstituce ss vzniká z černé barvy modrá, z šedohnědé stříbřitá. Stejně tak ze zbývajících barev vzniká vždy příslušná plavá barva. Plavé zbarvení může být různě rozmístěno jak v rámci jednotlivých per, tak i na různých místech těla holuba. Právě rozmístění intenzivní (slité) a plavé (skupinové) barvy v peří a na různých úsecích těla holubů vytváří „základní“ řadu kreseb. Jednotlivé kresby této řady jsou geneticky řízeny alelickou sérií genu C, o níž jsme již také hovořili. Zopakujeme si, že genotyp SS- řídí plnobarevnou kresbu ssC^TC^T tmavou (dříve označovanou jako slitá kapratá), ssCC kapratou, ssC⁺C⁺ pruhovou a genotyp sscc bezpruhou.

Struktura peří – lesk a svit

Dědičnost struktury peří ve vztahu k lesku a svitu peří nebyla zřejmě doposud studována. Jednalo by se o zajímavý, ale určitě obtížný úkol, který souvisí se schopností člověka vnímat a rozlišovat odchylky v lesku a svitu peří v důsledku geneticky podmíněných odchylek ve struktuře peří.

Genetické vzorce zbarvení holubů

Domnívám se, že současný stupeň poznání dědičnosti zbarvení holubů, tak jak jej shrnuje W. M. Levi, dovoluje zvolit zcela nový přístup k výkladu dědičnosti zbarvení, který nejenže v naší literatuře, ale ani v Leviho knize nebyl zatím použit. Jedná se o pokus vytvořit genetické vzorce alespoň po nejběžnější barevné a kresebné rázy. Takovéto vzorce jsou u plemen králíků běžně užívány a jsou uvedeny přímo ve vzorníku.

Při vytváření genetických vzorců pro určitý znak (zbarvení peří holubů) pracujeme pouze s geny, v rámci kterých byly popsány odlišné alely s prokazatelně odlišnými účinky na sledovaný znak. Snaha popsat jednotlivé kresby a uvést k nim příslušné genotypy naráží na nejasnou holubářskou terminologii. K jednotlivým genotypům nebudou uvedeny běžně používané názvy, ale pouze ty, které pokládám za vhodné ve vztahu ke znalosti příslušného genotypu.

Genetické vzorce zbarvení holubů budou zahrnovat alely genů E, B, D, S, C, které lze pokládat za rozhodující pro genetické určení barvy a základních kreseb holubů. Pro upřesnění dodávám, že pomlčka znamená, že v daném genu může být přítomna která-

koli z alel příslušného genu bez výrazného efektu na změnu fenotypu. Otazník v indexu určitého genu znamená, že zatím není přesně známo, které alely v příslušném genu mohou být přítomny a jaký mají dopad na fenotypový projev zbarvení a kresby.

V tabulce jsou uvedeny pouze genotypy holubů - samců. Je jasné, že u holubic je v genech vázaných na pohlaví hemizygotní konstituce B^A-, D-. Pomlčka za těmito alelami znamená nepřítomnost párové vlohy, která není na Y chromozómu přítomna. V rámci alel každého genu jsou uvedeny homozygotní konstituce, neboť vztahy úplné či neúplné dominance při heterozygotní konstituci uvnitř těchto genů nejsou zatím dostatečně prostudovány.

Tabulka základních genetických vzorců zbarvení holubů

popelavě červená řada	EE ^A B ^A DDSS-- EE ^A B ^A DDssC ^T C ^T EE ^A B ^A DDss CC EE ^A B ^A DDssC ⁺ C ⁺ EE ^A B ^A DDss cc	popelavě červený	– plnobarevný – tmavý – kapratý – pruhový – bezpruhý
popelavě žlutá řada	EE ^A B ^A ddSS-- EE ^A B ^A ddssC ^T C ^T EE ^A B ^A ddss CC EE ^A B ^A ddssC ⁺ C ⁺ EE ^A B ^A ddss cc	popelavě žlutý	– plnobarevný – tmavý – kapratý – pruhový – bezpruhý
černá (modrá) řada	EEB ⁺ B ⁺ DDSS EEB ⁺ B ⁺ DDssC ^T C ^T EEB ⁺ B ⁺ DDss cc EEB ⁺ B ⁺ DDssC ⁺ C ⁺ EEB ⁺ B ⁺ DDss cc	černý (modroocasý) (modrý)	– plnobarevný – tmavý – kapratý – černopruhý – bezpruhý
šedohnědá (stříbřitá) řada	EEB ⁺ B ⁺ ssSS -- EEB ⁺ B ⁺ ddssC ^T C ^T EEB ⁺ B ⁺ ddss CC EEB ⁺ B ⁺ ddssC ⁺ C ⁺ EEB ⁺ B ⁺ ddss cc	šedohnědý (stříbřitý)	– plnobarevný – tmavý – kapratý – šedohněděpruhý – bezpruhý
hnědá řada	EE bb DDSS -- EE bb DDssC ^T C ^T EE bb DDss CC EE bb DDssC ⁺ C ⁺ EE bb DDss cc	hnědý	– plnobarevný – tmavý – kapratý – hnědopruhý – bezpruhý

hnědožlutá řada

EE bbddSS --
 EE bbddssC^TC^T
 EE bbddss CC
 EE bbddssC⁺C⁺
 EE bbddss cc

hnědožlutý

– plnobarevný
 – tmavý
 – kapratý
 – hnědožlutopruhy
 – bezpruhý

červená (recesivní)eeB[?]B[?]DDS[?]S[?]C[?]C[?]

červený

– plnobarevný

žlutá (recesivní)eeB[?]B[?]ddS[?]S[?]C[?]C[?]

žlutý

– plnobarevný

V tabulce je použito zcela nových (v naší literatuře) termínů popelavě žlutá a červená. Tyto termíny by byly dle mého názoru vhodnější než užívané dominantní červená a žlutá, a to z důvodu výskytu čistě popelavých holubů bez červené či žluté kresby. Termín popelavě červená lépe odpovídá i anglickému termínu „ash-red“. Domnívám se, že by i tito plnobarevně popelaví holubi mohli být zahrnuti do vzorníku a posuzování na výstavách, neboť se jedná o jednu z kreseb příslušné barevné řady asi tak, jako je černá plnobarevná určitou kresbou černé barevné řady.

Není možné v tomto pojednání popisovat fenotyp pro každý genetický vzorec příslušné barvy a kresby. To je úlohou vzorníků. My se zmíníme pouze o některých zvláštnostech jednotlivých barev.

Pigment popelavě červené barvy je geneticky řízen alelou B^A a podle Leviho je naprosto stejný jako pigment recesivně červených holubů (ee). Zřejmě odlišné rozložení v peří vytváří u popelavě červených hlubokou „kaštanově“ červenou barvu v pruzích, v kaprování a u tmavých též na hrudi. Plavá (skupinovitá) pigmentace má zvláštní namodralý tón a je rozšířena i na letky a celý ocas, kde chybí tmavý pruh, charakteristický pro černou řadu. Proto jsou někdy mezi chovateli označováni popelavě červení pruhoví za holuby modré červenopruhé (např. u pštrosů). Ani v holubářské literatuře není dosud plně vyřešen problém genetického podkladu (genotypu) popelavého zbarvení rozšířeného po celém těle, které odpovídá zhruba barvě letek a ocasu u popelavě červených kapratých či pruhových. Tito popelaví holubi bývají pokládáni za popelavě červené bezpruhé (EEB^AB^ADDsscc). Některé literární prameny

ale uvádějí, že stejně popelaví po celém těle jsou i holubi popelavě červení plnobarevní – tedy holubi genotypu EEB^AB^ADDSS--.

Pro popelavě žlutou barvu lze uvést stejné zvláštnosti jako byly uvedeny pro barvu popelavě červenou. Popelavě žlutá barva je totiž tvořena rozředěním popelavě červené vlivem účinků alely d.

U černé řady se zastavíme pouze nad problémem neúplné dominance alely S, která by podle literatury měla plnit i v heterozygotním stavu (Ss) funkci „dominantně epistatického genu“ vůči alelám genu C. Ve skutečnosti kříženci černých plnobarevných (SS) a kteroukoli kresbou modré barvy (ss – kapratá, černopruhá a bezpruhá) nejsou dokonale černí, což nasvědčuje na vztah neúplné dominance vlohy S vůči s. Naopak v rámci genu D na pozadí černého pigmentu předpokládá např. Levi projev úplné dominance alely D. Znamená to, že kříženci černých plnobarevných DD s šedohnědými plnobarevnými dd by měli být fenotypově stejně černí (Dd) jako černí rodiče (DD).

Šedohnědé zbarvení je stejně jako popelavě žluté, žluté recesivní a hnědožluté rozředěnou formou příslušné intenzivní pigmentace. Recesivně homozygotní konstituce dd holubů a hemizygotní konstituce d-holubů způsobuje vedle rozředění hustoty pigmentu v peří zároveň zkrácení a menší hustotu prachového chmýří u holoubat (ve všech rozředěných barvách).

Hnědá řada podléhá stejným zákonitostem jako popelavě červená a žlutá. Výskyt popelavého nádechu je v tomto případě označován za světlou hnědě plavou. Rozšíření hnědé barvy není dnes tak časté a v rámci některých plemen zcela chybí. Levi

například uvádí výskyt hnědé barvy u bezpruhých štraserů a u dalších plemen.

Hnědožlutá barva je rozředěná hnědá. Má mít nažloutlý nádech. Stejně jako hnědá barva je spojována s výskytem nepravých perlových očí, které, jak uvádí Levi, jsou u hnědožlutých světlejších až růžové jako u albínů.

Recesivní červená a žlutá jsou značně rozšířené barvy. Jejich zvláštností je, že se vyskytují pouze ve slité formě, takže u nich nejsou známy kresby C alelické řady a celé tělo je vždy rovnoměrně červené. Otázkou zůstává, zda toto je v důsledku homozygotní konstituce (SS) genu S nebo zda se jedná o projev recesivní epistáze vloh ee, která by překrývala účinky alel genů S, C, tak jako zřejmě blokují projev alel B^AB⁺ a b genu B. Odpověď na tuto otázku by mohli dát chovatelé, kteří s různým záměrem pářili recesivně červené a žluté s ostatními barevnými rázy.

Podle výsledku křížení žlutého moravského pštrosa s modrou holubicí téhož plemene se zdá, že se pod epistatickým účinkem alel ee skrývají v genu S dominantní alely (SS) a v genu B alely B⁺ nebo b. V F1 generaci tohoto křížení modré bezpruhé holubice EEB⁺-D-sscc se žlutým holubem eeB⁺B⁺ddSSC⁺C⁺ se vyšťepovali černí holubi předpokládaného genotypu EeB⁺B⁺DdSsC⁺c a holubice šedohnědé plnobarevné předpokládaného genotypu EeB⁺-d-SsC⁺c. Tento výsledek byl ale získán pouze u dvou náhodně sestavených párů a jen u čtyř potomků.

S problémem „genetického pozadí“ recesivní červené a žluté souvisí otázka, zda se u této barvy může vyskytnout odpovídající plavá a zda jsou u ní možné některé speciální kresby o nichž se zmíníme později.

Na závěr této části věnované základním barvám a kresbám holubů se zmíníme o možnosti testování genetických vzorců jednotlivých barevných a kresebných rázů a zamyslíme se nad naší holubářskou terminologií.

Testování genetických vzorců

Ověření genetického pozadí v přírodě všech základních barevných a kresebných rázů by mělo být teoreticky prováděno páře-

ním testovaného jedince s hnědožlutými bezpruhými holuby genotypu EEbbddsscc a s holubicemi genotypu EEb-d-sscc. Jedině v tomto případě můžeme dokonale zmapovat genetické pozadí kteréhokoli barevného a kresebného rázu podle zbarvení a kreseb, které se vyšťepí v potomstvu takového testovacího křížení. Páření s hnědožlutými bezpruhými holuby je jediným možným správným testovacím „zpětným“ křížením, které by mělo umožnit rozlišení homozygotní a heterozygotní konstituce a přítomnost kterýchkoli alel ve všech zúčastněných genech (B, D, S, C).

Dosavadní literární prameny hovoří o testování ve vztahu k divokému (modrému černopruhému) zbarvení. Toto testování má jen okrajový význam určení dominance a recesivity ve vztahu ke standardním alelám genů podmiňujících divoký typ zbarvení. Skutečné testování (ověřování genetického vzorce) se musí díť proti recesivně homozygotnímu jedinci v co možná největším počtu genů. Za tímto účelem byl chovateli králíků vyšlechtěn např. český luštič, nesoucí recesivně homozygotní alely v nejdůležitějších genech, odpovídajících za barvu srsti. U holubů by úlohu testeru měli plnit holubi hnědožlutí bezpruzí. Pokud se v této barvě a kresbě přímo nevyskytují, je možné je vyšlechtit například z hnědopruhých kingů, kteří jsou dle genotypu hnědí. Křížením samic kingů genotypu EEb-D-sscc bezpruhých, např. s bezpruhými koburskými skřivany genotypu EEB⁺B⁺ddsscc. Křížence generace F1 – holuby EEB⁺bDsscc pářit zpět na holubice hnědopruhých kingů EEb-D-sscc. V potomstvu by se měla vyšťepit očekávaná čtvrtina hnědožlutých bezpruhých jedinců obojího pohlaví genotypu EEbbddsscc a EEb-d-sscc.

Holubářská terminologie

Výše uvedený návrh genetických vzorců základních zbarvení holubů je zatím pouze teoretickým předpokladem a bude třeba jej ověřit u různých plemen. V případě prokázání platnosti genetických vzorců pro jednotlivé barevné a kresebné rázy by nebylo na škodu zvážit možnost konečné definitivní úpravy názvů jednotlivých barevných a kresebných rázů ve vztahu k jejich genetickému založení.

Podobně by vyřešení otázky zavedení genetických vzorců do naší holubářské praxe mohlo vyústit v to, aby na výstavy byli připouštěni pouze holubi homozygotně založení ve znacích, kde heterozygotní konstituci alel určitého genu na první pohled rozlišíme.

Například popelavě červení tmaví s tmavým zobákem a se skvrnami černého pigmentu v letkách a ocase jsou genotypu $B^A B^+$, a proto by neměli být jako zástupci a reprezentanti popelavě červené barvy vůbec posuzováni. Stejně tak bude zřejmě potřeba ověřit např. jak je ve skutečnosti geneticky podmíněna velká variabilita v kapraté kresbě. Ta se běžně vyskytuje v rozmezí od slitého kaprování až po jemné dokonalé kaprování. Například v tomto IZ č. 3/82 na straně 25 Sl. Petržílka uvádí, že tyto mezistupně kapratosti (označované jako tmavá šupkatost) jsou zřejmě heterozygotně založené a tedy vedle vlohy C^+ pro tmavou nebo C pro kapratou nesou i vlohy C^+ pro černopruhou nebo c pro bezpruhu, které se pak mohou v potomstvu vyštěpovat.

Napadá otázka, proč takovéto holuby posuzovat, jestliže jejich potomstvo se musí zákonitě štěpit a dané kresby jsme schopni nejen vystavovat, ale i chovat a rozmnožovat v ustálené formě, tedy geneticky homozygotně založené.

Domnívám se, že takovýto přístup související s upřesněním holubářské terminologie ve vztahu ke genetickému podkladu daného barevného a kresebného rázu by přispěl ke zvýšení úrovně našeho holubářství. Řešení této otázky přísluší speciálním klubům a zejména ÚOK, která by případné návrhy jednotlivých klubů měla usměrňovat tak, abychom se opět u stejné barvy a kresby (stejně geneticky založené) u dvou plemen nesetkali se zcela odlišnými názvy. Bude třeba zvážit skutečné potřeby a situaci v našem holubářství, neboť řadu teoretických předpokladů dědičnosti zbarvení bude nutno ověřit exaktními pokusy u jednotlivých plemen, což si vyžádá rozsáhlou práci nejen chovatelů, ale i chovatelských klubů.

Bílá barva peří holubů

Bílá barva je někdy považována za jednu z tzv. základních barev holubů. Je však zvláštností, že o dědičnosti této velice rozší-

řené a populární barvy víme velmi málo. Při mikroskopickém vyšetření není v peří holubů pigment patrný. Pravý albinismus je u holubů velice vzácný a je geneticky podmíněn recesivně homozygotní konstitucí alel genu $A1$ ležícím na některém z párů autozomů.

Jak již bylo uvedeno v teoretické části, je známo několik typů bílého zbarvení. Při jejich testování s modrými černopruhými holuby se bílá barva u některých plemen jevila jako úplně dominantní, u jiných jako recesivní. Z některých výsledků křížení dvou holubů bílých plemen, v jejichž potomstvu se objevili barevní jedinci, lze usuzovat, že genů, které podmiňují ztrátu pigmentu v peří holubů bude více. Tyto geny zodpovědné za bílou barvu zahrnuje ing. J. Havlín, CSc. do tzv. genetického komplexu. Po provedení dokonalé analýzy a rozlišení účinků jednotlivých alel těchto genů by bylo možné zapisovat tyto geny i do genetického vzorce zbarvení holubů zřejmě na levou stranu, neboť jejich účinek dominantně či recesivně epistaticky blokuje projev dalších genů.

Bílá barva ale může být způsobena i účinkem dalších genů, podmiňujících určité kresby související s částečným až úplným vybělením.

Dědičnost dalších kreseb

Dědičnost základní řady kreseb (plnobarevná, tmavá, kapratá, pruhová a bezpruhá) byly probrány spolu s výkladem dědičnosti jednotlivých typů zbarvení, neboť s těmito barvami nedílně souvisí. Další kresby se převážně uplatňují na určitém genetickém pozadí některé základní kresby.

Mezi základní kresby byla dříve řazena též „skvrnitost“, připomínající náznak kapratosti, která je podmíněna dominantní alelou genu So (Sooty), který není vázán na pohlaví. Skvrnitá kresba by měla být hypostatická vůči kapraté a epistatické ke kresbě pruhové.

Bronzová řada

Jak již bylo uvedeno, některé kresby úzce souvisí s kresbami základními. Mezi ně patří i kresby bronzové. Ing. J. Havlín, CSc. v přehledu známých genetických faktorů u holubů v knize Domácí chov zvířat uvádí alelickou sérii genu K (Kite) zodpovědnou za různé

typy bronzové kresby. Alela K podmiňuje vznik bronzového zbarvení ve všech základních kresbách, tedy i v plnobarevné (SS), která by měla způsobovat plně bronzový efekt typický pro hýly a bronzové modenské holuby.

Alela K^s (Toy stencil) má způsobovat stříbrobílé prosvětlení typické pro holuby špačky a stehlíky. Alela k¹ (Libanon bronze) způsobuje bronzové zbarvení, které v kombinaci s B^A způsobuje tzv. „ohnivé“ zbarvení. Toto zbarvení je způsobeno probělením základu per, kaprování a pruhů a na ocase vytváří tzv. bílou „lentu“.

Orientální řada

Kresby související s probělením per a tím ovlivněním základní kresby jsou označovány za řadu orientálních kreseb. Jejich genetický podklad je však mnohde nejasný.

Mezi tyto kresby patří bělopruhost a šupinatost. Podle ing. J. Havlína, CSc. (Chovatel č. 7/79) je bělopruhá kresba podmíněna účinkem dominantní alely genu Od (Dominant opal) na pozadí pruhové základní kresby ssC+C+OdOd. Šupkatost (např. čejek) by měla být způsobena účinkem téže alely na pozadí kapraté kresby ssCCOdOd.

Nedostatkem naší holubářské terminologie je časté zaměňování pojmů šupkatý a šupinatý. Jedná se o zcela odlišné kresby, zřejmě i odlišně geneticky řízené. Šupinatost (moravský pštros) je podobná projevu genu pc (Peculiar pencilling) označovaném v naší terminologii pojmem „pigr“ (česká bagdeta). Lze se domnívat, že bělopruhé české bagdety byly vyšlechtěny právě ze šupinatých. Jejich bílý pruh není ohraničen (jako např. u čejek a pštrosů) a vykazuje projev recesivní alelou (pc) řízeného znaku. Otázkou je, na jakém „genetickém pozadí“ základních kreseb se jednotlivé geny podmiňující orientální kresby uplatňují.

Jsem toho názoru, že je třeba orientovat šlechtitelskou práci tak, abychom byli schopni na teoretických základech popsat genetickou podstatu nově šlechtěné kresby tak, aby tato byla snáze udržována a popřípadě kdykoli regenerována.

V mém vlastním chovu již řadu let pracuji na opětovné regeneraci právě bělopruhé kresby u žlutého moravského pštrosa.

Chceme-li zvýšit odbornou úroveň našeho holubářství, měli bychom v rámci chovatelských klubů takovouto činnost podporovat a snažit se o častější publikaci výsledků šlechtitelské práce našich chovatelů tak, aby další chovatelé mohli jejich zkušeností využít a složitými cestami nehledali dávno poznané.

Pro naše přední holubářské odborníky vyplývá požadavek přinášet ze zahraniční literatury další poznatky o dědičnosti v chovu holubů a snažit se zahraničních i našich poznatků z této oblasti využít pro sjednocení naší holubářské terminologie.

Speciální kresby

Další běžně se vyskytující kresby, např. u holubů poštovního typu, jsou straky, tygři a grizzlyové. Straky by měly mít ucelené barevné a bílé plochy v poměru 3 : 1 nebo 1 : 3. Kresba tygrů by měla být sjednocena u všech plemen tak, jak je tomu např. u staváků. Holub je převážně barevný, kreslená je jen hlava a ramenní oblast křídl. Grizzlyové by měli být po celém těle tzv. grošovaní, což vytváří dojem šedého zbarvení u „geneticky založených“ modrých holubů. Toto zbarvení vzniká heterozygotní konstitucí (Gg⁺) v tomto genu. Konstituce GG omezuje pigmentaci pouze na barevné hroty křídel.

Genetická podstata kresby tygrů a strak není v literatuře dostatečně popsána. Jak vyplývá z článku Sl. Petržílky v Chovateli č. 6/79, str. 126 a 127, bylo by možné podle štěpných poměrů v potomstvu u párů sestavených z holubů těchto kreseb a z výsledků jejich páření s holuby plnobarevnými odvodit genetickou podstatu řízení těchto kreseb. Je však nutno použít dokonalých záznamů o počtu holoubat s jednotlivými kresbami nejen v F₁ generaci, ale i v generaci F₂. Tyto výsledky by mohli poskytnout jistě i naši chovatelé těchto kreseb.

Dalším častým typem kresby běžně se vyskytující u řady plemen je „pštrosí“ (gazzi) kresba. Barevná je hlava, křídla, ocas a podocasník. Ostatní části těla jsou bílé. Geneticky je tato kresba řízena recesivně homozygotní konstitucí zz, která se zřejmě může uplatnit u všech základních barevných rázů. Dokládá to údaj W. M. Leviho, který píše o štraserech hnědých bezpruhých či

o bronzovém modenském holubu s pštrosí kresbou.

Genetický vzorec těchto holubů (např. m. pštrosa) lze snadno odvodit ze vzorce základních kreseb přiřazením alel zz za zápis předcházejících genů. Tak například genetický vzorec pštrosů modrých bělopruhých by měl teoreticky vydat $EEB+B+DDssC+C+OdOdzz$. Na základě pochopení principů práce s genetickými vzorci by bylo možné v krátkém čase několik generací křížení holubů známého genotypu vyšlechtit např. moravské pštrosy v kterékoli barvě a v kterékoli základní, bronzové nebo orientální kresbě. Právě znalost genetických vzorců usnadňuje výběr rodičů do párů při takovéto šlechtitelské práci. Ze znalosti Mendelových zákonů je potom možné předvídat genotypy potomků a vybírat jedince vhodných fenotypů pro další křížení. Takovýmto způsobem pracují např. chovatelé králíků, kteří jsou schopni naplánovat vyšlechtění zakrslých plemen nebo rexů v různých barvách i kresbách právě na základě dokonalé znalosti genetických vzorců jednotlivých plemen. Právě snaha o takovýto přístup ke studiu dědičnosti zbarvení u holubů byla jedním z cílů tohoto článku.

Další „speciální“ kresby u holubů uvádějí např. W. M. Levi v knize *The Pigeon* a v naší literatuře pak ing. J. Havlín, CSc. v knize *Domácí chov zvířat*. U většiny těchto kreseb je znám jejich účinek pouze na pozadí některých základních kreseb. V tomto článku věnovaném základům genetiky v chovu holubů se těmito speciálními kresbami detailně zabývat nemůžeme.

Dědičnost zbarvení očí u holubů

Rozdíly v barvě očí jsou podmíněny odlišnou pigmentací duhovky. Rozeznáváme tři nejčastější typy zbarvení očí.

Vikvové (tmavé) oko – je způsobeno nepřítomností pigmentu v povrchové vrstvě duhovky.

Perlové oko – má povrch duhovky šedobílý.

Oranžové oko – s celou řadou přechodů od žluté po červenou je dáno žlutým zbarvením duhovky, ale i prokrvením. Genetické založení není opět definitivně dořešeno.

Perlové oko je považováno za jednoduše recesivní (trtr) ve vztahu k oku oranžovému. Při křížení holubů s perlovýma a vikvovýma očima došlo v jednom případě k vyštěpení holubů pouze s očima perlovýma, zatímco ve všech ostatních případech měli potomci oranžové nebo perlové a oranžové zbarvení. Vikvové zbarvení je charakteristické zejména pro některá bílá plemena a nelze tedy vyloučit účinek faktorů způsobujících ztrátu pigmentu z peří i na ztrátu pigmentu v povrchové vrstvě duhovky. Vedle toho ale existují i bílí holubi s oranžovýma očima.

Vzácným jevem je u holubů růžové albino-tické zbarvení oka, související se ztrátou pigmentu. Takoví holubi špatně vidí a hůře se orientují.

Dědičnost morfologických znaků

O dědičnosti některých odchylek v opeření jsme se zmínili již v teoretické části. Hovořili jsme o recesivně homozygotním založení genu Cr, které způsobuje vznik chocholky (crcr). Další nápadné pernaté ozdoby jako je paruka a náprsenka jsou zřejmě recesivního charakteru, přičemž pro vznik náprsenky se předpokládá působení dvou vlohových párů, z nichž jeden bude zřejmě vázán na pohlaví.

Opeření nohou může být několikerého typu. Vzniku rousků je řízen recesivní vlohou gr, zatímco punčošky a rousy vykazují neúplnou dominanci.

Nebudeme si všímat dědičnost letálních faktorů a různých morfologických zvláštností, které samy vyřazují většinou své nositele z další plemenitby. Zmíníme se ale o morfologických znacích, které souvisí se standardem jednotlivých plemen a jsou posuzovány na výstavách. Často se, a to nejen ve starší, ale i v současné holubářské literatuře setkáváme s názory, že např. široký ocas je dominantní nad úzkým a krátké přilehlé a dlouhé peří dávají při vzájemném křížení peří středně dlouhé, že dlouhé a krátké nohy se navzájem vyrovnávají.

Při posuzování dědičnosti tělesných forem je nutno mít na zřeteli, že znaky ve smyslu vzorníku (hlava, zobák, ozobí, struktura peří, stavba těla, postava, krk, volatost, křídla, ocas, nohy, postoj) jsou v převážné většině znaky kvantitativními a tedy jejich dědičnost musí být v tomto smyslu také posuzována.

Snahou chovatelů je získat jedince typické, odpovídající standardu ve většině výše uvedených znaků. Jedinou možnou radou je přísný a nekompromisní výběr čili selekce a vhodné připařování vybraných jedinců.

Právě znalost genetiky by měla být podkladem plemenářských a šlechtitelských metod.

Několik slov o šlechtění a plemenitbě

Mezi chovateli je často diskutovaným problémem příbuzenská plemenitba. Právě pomocí této metody lze poměrně rychle dosáhnout v populaci geneticky podmíněné podobnosti, tj. homozygotního založení ve vlohových párech většiny genů. Na druhé straně může vést toto zvýšení homozygotnosti i k vyjádření recesivně podmíněných letálních (smrtelných) poruch vývoje organismu. Obecně se předpokládá, že zdravý vývoj organismu vyžaduje určitý stupeň heterozygotnosti. Proto je třeba při příbuzenské plemenitbě klást velký důraz na výběr z hlediska zdravotního stavu a životnosti potomstva příbuzensky pářených jedinců.

Příbuzenská plemenitba by měla být používána pouze v případech, kdy se snažíme zachovat genotyp vynikajícího jedince.

Nejvhodnější cestou se jeví spáření s partnerem též dobré kvality a odchování vhodného potomka, kterého pak připáříme s vynikajícím rodičem. Tento postup můžeme opakovat i v dalších generacích. Po 4–5 generacích nebo v případě snížení plodnosti potomstva přistoupíme k připáření zcela nepříbuzného jedince, čímž by se měla zvýšit plodnost a životaschopnost potomstva, které můžeme znovu použít k příbuzenské plemenitbě.

Metoda páření potomků na vynikajícího rodiče se zdá být vhodnější z důvodu teoretického předpokladu nižší variability potomstva než v případě páření vlastních sourozenců. Hlavní metodou plemenitby by ale měla zůstat nepříbuzenská (čistokrevná) plemenitba. Při ní by si měli chovatelé uvědomit, že „selekční zisk“ čili určitý posun v požadovaném směru zlepšení kvality určitého znaku je závislý na „selekčním tlaku“, tedy na přísnosti výběru. Omezení chovu na 6–8 chovných párů nemusí být vždy nevýhodou, ba někdy naopak může znamenat zkva-

litnění výběru a tedy i zrychlení postupu zkvalitňování chovu.

Zájmové holubářství řízené dnes zejména speciálními kluby má u nás dlouholeté tradice. Jeho hlavním smyslem je aktivní využívání volného času lidí. V současné době zdůrazňováním hospodářského významu a ekonomického přínosu užitkového drobného chovu se i u nás začíná objevovat snaha využít některých plemen holubů k produkci holubího masa. U těchto plemen (king, štraser, texan, gigant a dalších) není kladen takový důraz na kvalitu kresby a intenzitu zbarvení, ale zejména na tělesné tvary a rychlost růstu. Proto je výhodné u těchto holubů využívat možnosti autosexingu (colorsexingu) na základě znaků vázaných na pohlaví, které umožňují v různých kombinacích křížení určit pohlaví jak holoubat hned po narození (holoubecí chmýří, zbarvení zobáku), tak hlavně v dospělosti odlišnou barvou a kresbou. K tomuto účelu lze využít kterýkoli ze čtyř známých genů vázaných na X chromozóm.

Z hlediska teoretických poznatků genetiky ve vztahu k produkčním vlastnostem zvířat je nutno uvést a vysvětlit metodu užitkového křížení. Její podstatou je prokázaný předpoklad, že kříženci dvou vzdálených linií či plemen mají vyšší ukazatele plodnosti, což je vysvětlováno dosahováním optimální heterozygotnosti. V běžné zootechnické praxi jsou často spojovány dvě linie k produkci mateřské linie, na kterou je pak připařována linie či plemeno otcovské s výraznými ukazateli zmasilosti a rychlosti růstu. Za tímto účelem jsou vyhledávány linie či plemena se specifickou kombinační návazností.

Skutečná ekonomika užitkových holubů v porovnání s chovem drůbeže je daleko nižší a smyslem této činnosti je pouze méně tradiční produkce skutečně kvalitního holubího masa.

Teoretický předpoklad zvýšené plodnosti kříženců nemusíme využívat jen v užitkovém chovu, ale lze ho použít i při snaze o zvýšení užitkovosti v chovech okrasných.

Skutečná šlechtitelská práce směřující k vyšlechtění nového barevného či kresebného rázu plemene je téměř nemyslitelná bez využívání poznatků genetiky. Vysvětlené základy genetiky potvrzují názor W. M.