

Ю. А. Филипченко

Генетика мягких пшениц

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 57
ББК 28
Ю11

Ю11 **Ю. А. Филипченко**
Генетика мягких пшениц / Ю. А. Филипченко – М.: Книга по Требованию, 2023. – 264 с.

ISBN 978-5-458-59020-4

ISBN 978-5-458-59020-4

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2023
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2023

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первоизданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

Предисловие.

Автор настоящей книги, ныне, к сожалению, покойный, является выдающимся советским генетиком. Его генетические исследования пользуются широкой известностью в кругах генетиков и селекционеров далеко за пределами нашей страны.

Зоолог по подготовке, он в последние годы перешел к растительным объектам, избрав для того наиболее важный — пшеницу.

Совершенно исключительны заслуги Ю. А. Филиппенко, как блестящего талантливого педагога, автора ряда руководств по генетике. Он первый начал в нашей стране широкую популяризацию генетики. По его руководствам училось и учится целое поколение селекционеров и генетиков.

Несомненно настоящая работа представляет выдающийся интерес для селекционеров и генетиков. Она впервые концентрирует внимание на количественных признаках, в которых как раз заинтересована практическая селекция.

Здесь описываются детально методы работы по изучению исследования количественных признаков. Подробно развиты главы об изменчивости количественных признаков. Огромное значение как в животноводстве, так и растениеводстве при изучении наследования количественных признаков имеет влияние внешних условий, проявление географической изменчивости или, как ее называет Ю. А. Филиппенко, локальной изменчивости, влияние года, темпоральной изменчивости. Здесь затронут в новой постановке вопрос о корреляции.

Данный труд представляет первую синтетическую попытку дать основы изучения наследственных количественных признаков, и поэтому, по существу, является введением в изучение унаследования количественных признаков.

Опубликовываемый труд является первым началом в разработке важнейшей области огромного практического значения. Впереди необъятное поле интереснейшей работы по изучению наследования различных количественных признаков. Придется много еще разрабатывать в области изменчивости и, в частности, в области географической изменчивости.

Советская страна вступила в период величайших сдвигов в сельском хозяйстве. Селекция разворачивается ныне в невиданных масштабах как применительно к растениям, так и животным. Еще никогда не открывалось таких возможностей для практической селекции на огромных стадах, как в настоящее время. Разворачивается широкая селекционная работа по улучшению пород растений и животных, по увеличению продуктивности, устойчивости к заболеваниям, скороспелости, по повышению качества. Для разворачивания огромной практической селекционной работы нужна сильная теория. В этом отношении настоящий труд Ю. А. Филиппенко является исключительно своевременным. Он послужит началом к выработке необходимой нам теории селекции по созданию хозяйственно-ценных пород животных и растений.

Поэтому настоящую книгу можно рекомендовать каждому селекционеру, каждому генетику, работающему как с растительными, так и животными объектами.

Академик Н. Вавилов.

Предисловие автора.

Настоящая книга содержит оригинальное исследование автора по генетике, т. е. изменчивости и наследственности, количественных признаков у мягких пшениц. Обычно подобные работы печатаются в специальных журналах, как уже делалось несколько раз с полученными нами данными (см. «Известия Бюро по генетике» №№ 4—8, 1926—1930 гг., а также *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* Bd. 51, 54, 1926—1930 и др.; см. подробные заглавия в указателе литературы). Однако, мне казалось необходимым изложить мои исследования в виде отдельной книги и тем самым в более доступном для каждого читателя виде вследствие следующих соображений.

Значение генетики для каждого занимающегося разведением животных и растений является в настоящее время азбучной истиной. Едва ли можно рассчитывать получить новые нужные нам культурные формы без учета данных современной генетики. Очевидно, каждый предполагающий работать в данном направлении с пшеницей или с другими возделываемыми злаками должен прежде всего изучить литературу по частной генетике этих форм, а затем уже надеяться овладеть их формообразованием. И вот такое лицо обращается к литературным данным по генетике, скажем, пшеницы или овса, ячменя, но что же находит в них? По большей части только данные о наследовании окраски, остистости, опушенности и тому подобных признаков, которые расщепляются чрезвычайно просто в отношении 3 : 1 или как-нибудь в этом роде. Между тем нашему селекционеру нужно исследовать ранне-или позднеспелость или иную хозяйственно-важную особенность, наследование которой протекает заведомо не так, а гораздо сложнее. Извлеченные из литературы генетические данные дают для работы с подобными особенностями очень мало, иногда почти ничего.

Причина этого очень проста: до сих пор генетика изучала наследование почти исключительно качественных признаков, как наиболее простых и удобных в данном отношении, между тем как громадное большинство хозяйственно-важных особенностей относится к категории количественных признаков, отличающихся большой изменчивостью, захождением одного ряда за другим и вообще гораздо большей сложностью, чрезвычайно затрудняющей их генетический анализ.

Едва ли нужно особенно подчеркивать здесь, что это различие между простыми качественными и сложными количественными признаками отнюдь не носит какого-либо принципиального характера — ни по существу, ни с точки зрения их наследования. Различие между бурой и белой окраской колоса — типичное качественное, но достаточно применить более сложные колориметрические приемы исследования и мы получим различия количественного характера. Различия в плотности колоса, с которыми мы будем иметь постоянно дело в дальнейшем, относятся безусловно к числу количественных признаков, но если определять их без точных измерений, на-глаз, различая например «компактный» или «карликовый» колос и «некомпактный», или «нормальный», то мы искусственно сведем различия количественного рода в качественные. Наследование такой пары признаков, как «бурый» — «белый», ничем не отличается от на-

следования такой пары, как «компактный» — «нормальный»: в обоих случаях имеет место доминирование первого члена пары над вторым с последующим расщеплением в отношении 3: 1 и т. д.

Однако все это справедливо лишь теоретически. Для целей же практической прикладной работы различие между качественными и количественными признаками является одним из самых необходимых: по отношению к первым дело не идет дальше определения присутствия или отсутствия признака, наличия его или его антипода, вторые же мы точно измеряем, слагаем в ряды и т. д., почему и изучение их генетики приобретает весьма сложный характер.

Как мы уже сказали, работ по наследованию различных качественных признаков у наших культурных растений имеется очень много; напротив, число работ, затрагивающих наследование количественных особенностей, очень невелико. Среди растений подобные работы (главным образом Иста) имеются по табаку и по кукурузе, но и они носят больше теоретический характер, доказывая, что в основе количественных различий лежат главным образом однозначные факторы (об этих работах см. мои сводки по общей и частной генетике). По пшенице, равно как и по ржи, ячменю и овсу, т. е. по всем нашим злакам из *Hordeae* и *Aveneae*, исследований по наследованию их количественных признаков почти не производилось, что и заставило меня обратить внимание на генетику именно этих особенностей.

Из большого числа последних были выбраны основные особенности колоса: его длина, число колосков, ширина и отчасти толщина, определяющие форму колоса, а также длина и ширина кроющей чешуи, определяющие форму чешуи и отчасти зерна. Все выбранные признаки относятся к числу легко измеряемых и точно учитываемых, а в то же время их наследование отличается чрезвычайно большой сложностью, что сближает их с наследованием наиболее важных в хозяйственном отношении особенностей, как урожайность, раннеспелость и т. п. Во всяком случае для выяснения хода наследования последних особенностей механизм наследования изучавшихся нами количественных признаков должен дать гораздо больше, чем те простые качественные особенности, которые изучались в этом отношении до сих пор.

Что касается до объектов исследования, то лично я остановился только на мягких пшеницах, т. е. представителях видов *Triticum Spelta* L., *Triticum vulgare* Vill. и *Triticum compactum* Host. Все эти формы имеют согласно новейшим исследованиям одно и то же число хромосом (именно 42), легко скрещиваются друг с другом и образуют одну естественную группу. Для последней предлагались различные названия: Dinkelreihe — Schultz (1913), *Triticum speltoides* — Фляксбергер (1915); *Triticum obtusatum* — Kajanus (1923). Однако термин мягкие пшеницы, употребляемый, правда, при этом в несколько более широком, чем обычно, значении, кажется мне для этой группы наиболее простым и подходящим.

Другую такую же естественную группу пшениц представляют твердые пшеницы, характеризующиеся также общим для них всех числом хромосом (именно 28) и столь же легко скрещивающиеся между собой. Сюда относятся такие формы, как *Triticum dicoccum* Schübl., *Triticum durum* Desf., *Triticum polonicum* L., *Triticum turgidum* L. и др. Совершенно параллельную с моей работой по генетике количественных признаков у этих форм ведет в настоящее время мой товарищ Т. К. Ле-

пин, исследования которого опубликованы (см. «Известия Бюро по генетике» №№ 5—8, 1927—1930 гг.), и нам придется на них ссылаться.

Что касается до видовой гибридизации твердых и мягких пшениц друг с другом, а также с однозернянками (я склонен выделять их в особый род — см. мою работу в «Zeitschr. f. ind. Abstam. u. Vererbungslehre, 54, 1930), рожью и эгилопами, то эти вопросы лежат уже вне поля зрения настоящей работы.

Хотя таким образом мои личные исследования касаются почти исключительно количественных признаков мягких пшениц, я счел небесполезным дать в первой главе общий обзор литературных данных по всем вообще особенностям мягких пшениц. Данные о твердых пшеницах затронуты в ней далеко не полно, данные же о других злаках совсем не включены мною в эту главу, равно как и данные о видовой гибридизации мягких пшениц с другими формами. Общее освещение этих вопросов читатель может найти в моей сводке «Частная генетика». Наличие же этой первой главы в настоящей книге позволяет мне однако озаглавить ее просто «Г е н е т и к а м я г к и х п ш е н и ц». Если она несколько поможет последующим работникам в деле овладения формообразованием у наших культурных форм, то весьма интенсивная работа в течение 7 лет, потраченных мной на эти исследования (1924—1930 гг.), не окажется напрасной.

Ю. А. Филипченко.

В начале 1930 г. Юрий Александрович Филипченко приступил к подведению окончательных итогов своих многолетних исследований по генетике мягких пшениц. По первоначально намеченному плану работа должна была быть написана в основном к весне того же года, чтобы осенью, после проверки некоторых выводов на данных посева гибридов 1930 г., можно было сдать ее в печать. Однако, написав первые главы и дойдя до разбора скрещиваний со *Spelta*, он изменил этот план и отложил дальнейшее писание книги до осени. Причин тут было две. С одной стороны, летом 1930 г. предстоял посев пятого поколения гибридов со *Spelta*, данные о котором должны были быть решающими для выводов по этим скрещиваниям и могли настолько изменить их, что главу эту пришлось бы сильно переделать. С другой стороны, он хотел закончить в это же время другую свою работу по свиньям, требовавшую затраты большого времени на измерение черепов.

Во время заключительного посева пшениц в Петергофе Юрий Александрович заболел менингитом и через 3 дня — 19 мая 1930 г. — умер, оставив книгу о генетике мягких пшениц недописанной.

Мне, как работающему по тому же вопросу лишь с другим объектом (твердые пшеницы) и бывшему в курсе работ и идей покойного, представилась возможность после обработки посева 1930 г. закончить эту книгу.

Таким образом первые шесть глав книги написаны самим автором. Мне в них пришлось лишь внести некоторые данные, касающиеся посева 1930 г., и на основании их же несколько переработать в пятой главе отдел о генах *M*. Остальные четыре главы составлены мной на основании предыдущих уже опубликованных работ автора, его заметок и записей по этим вопросам, черновой обработки результатов посевов предыдущих лет и на основании данных посева 1930 г.

Июнь 1931 г.

Т. Лепин,

Глава 1.

Литературные данные по генетике мягких пшениц.

...На этом растении можно видеть воочию, как далеки наши знания даже в отношении главнейших возделываемых растений от полного выяснения ботанического состава их.

Вавилов.

Остистость и опушенность. — Окраска колоса и зерна. — Форма колоса. — Прочие морфологические признаки. — Физиологические особенности. — Спельтоидные мутации.

У всех форм как из животного, так и из растительного царства генетический анализ направляется прежде всего на наиболее бросающиеся в глаза признаки, которыми представители данного вида отличаются особенно заметно друг от друга. То же самое имело место и при изучении мягких пшениц.

Как известно, первая система разновидностей у мягких пшениц, в частности у *Triticum vulgare*, дана Кёрнике еще в 1885 г., и все последующие систематики этой группы, как Фляксбергер (1915), Персиваль (1921) и Вавилов (1923), принимали за основу деление, предложенное в системе Кёрнике, делая к нему лишь известные дополнения. Каковы же те признаки, на которых основывался Кёрнике, распределяя все сорта пшениц по установленным им 22 разновидностям *T. vulgare*? Таких признаков у него было взято всего четыре:

Остистость (безостые и остистые формы)¹,
Опушенность (голые и опушенные чешуи),
Окраска колоса (черные, красные или белые колосья),
Окраска зерна (красные и белые зерна).

На наследование этих четырех резко бросающихся в глаза признаков колоса и было обращено внимание всех первых исследователей генетики пшеницы, почему мы начнем наш обзор именно с данных об этих особенностях.

Остистость и опушенность.

Первые генетические работы по пшенице принадлежат Чермаку (1901), Спильману (1901) и Биффену (1905). Из них вытекает более или менее ясно, что присутствие или отсутствие остей, с одной стороны, и опушенные или гладкие кроющие чешуи, с другой, составляют обычные менделевские пары (аллеломорфы), в которых безостость и опушенность доминируют над противоположным состоянием, а в F_2 наступает расщепление в отношении 3 (безостых или опушенных) : 1 (остистых или гладких) вернее даже 1 : 2 : 1, ибо гомозиготные и гетерозиготные в смысле остистости и опушенности формы могут быть различены уже при некотором

¹ Вавилов (1923) добавляет сюда еще две группы: полуостистые и с деформированными остями (тип *Inflatum*).

опыте на-глаз. В своей более поздней работе Каянус (1923) предложил для генов, обуславливающих эти аллеломорфы, символы:

$N - n$ (безостость — остистость),
 $H - h$ (опушенные — гладкие чешуи),

которых мы будем держаться и в дальнейшем.

Целый ряд авторов, описывавших гибридов между различными пшеницами, подтвердил справедливость этой точки зрения, именно, что различия в остистости и опушенности у пшениц обуславливаются каждое одной основной парой генов. Однако, рядом с этой точкой зрения имеется и другая, сводящая эти различия в некоторых случаях уже не к монофакториальной, а к бифакториальной схеме.

Подобный взгляд был выдвинут прежде всего А. и Г. Говардами в их работах по генетике некоторых индийских пшениц (1912, 1915). Они различают вместо двух обычных состояний остистости (безостый — остистый) целых четыре: вполне остистый — полуостистый — «tipped» — безостый, причем полуостистый характеризуется более короткими остями, а «tipped» — появлением вместо них еще более коротких придатков (tips), которых совсем нет у безостых форм. Согласно данным Говарда эти четыре состояния обуславливаются различными сочетаниями двух пар генов по следующей схеме:

$BVTT$	—	$BVTt$	или	$VbTT$	—	$VbTt$	или	Vt	или	bt
вполне остистый		полуостистый				«tipped»				безостый.

В тех же двух работах А. и Г. Говарды останавливаются на наследовании опушенности и отмечают, что рядом с случаями, когда она носит явный моногибридный характер, встречаются и другие, говорящие также в пользу бифакториальной схемы. В последних случаях при скрещивании опушенной формы с гладкой в F_2 , наблюдалось расщепление в отношении 15 (опушенных): 1 (гладкий) со всеми возможными градациями опушенности. Путем изучения характера опушения авторы пришли к заключению, что волоски бывают здесь двух типов — более длинного и более короткого. Первый обуславливается наличием особого гена L , второй наличием такого же особого гена S , что объясняет дигибридный характер некоторых случаев наследования опушенности.

Описанный Говардами случай наследования опушенности по дигибридной схеме пока никем еще не был подтвержден, что же касается до подобной схемы при наследовании различных форм остистости и безостости, то она поддерживалась и еще некоторыми исследователями. В частности ее принимает Гаррингтон (1922), работавший с канадскими пшеницами, затем Кларк (1924), Рого (1928) и наконец Стюарт и Гейвуд (1929).

Казалось бы, при наличии столь большого числа работ, подтверждающих взгляд Говардов, его следует признать доказанным. Однако, это далеко не так, и здесь безусловно нужны новые исследования. Данные сторонников бифакториальной схемы при наследовании различных состояний остистости не всегда подтверждают то, что ими хотят доказать, и некоторые из них могут быть вполне объяснены и на почве более простой монофакториальной схемы. С другой стороны, известны случаи, когда при расщеплении на безостые и остистые формы происходит элиминация части остистых внешними факторами и нормальное отношение 3 : 1 сильно изменяется с перевесом в пользу его первого члена. Так Каянус (1927) на-

блюдал благодаря этому такие случаи расщепления на безостые и остистые формы, которые выражались отношениями тех и других:

$$\frac{594}{104} \quad \frac{297}{50} \quad \frac{293}{43} \quad \frac{576}{183},$$

хотя дело здесь шло заведомо о моногибридном расщеплении.

Лично нам представляется наиболее вероятным, что в основе различных состояний остистости (как быть может и опушенности) лежит прежде всего пара основных генов, обуславливающих различие между безостыми и остистыми формами: $N - n$. Однако рядом с ними имеются и гены, так сказать, второго порядка, скорее типа модификаторов, под влиянием которых среди безостых возникают их различные типы — полуостистые, «*tipred*», а среди остистых появляются формы с остями различной длины. И действительно среди мягких пшениц имеются формы частью с остями длиной в 4—7 см, частью с остями длиной в 7—10 см; у твердых пшениц разнообразие в этом отношении еще большее, так как у одних здесь ости длиной в 7—10 см, у других длиной в 10—15 см, у третьих наконец — длиной даже в 15—20 см. Очевидно, кроме гена n здесь замешаны и другие гены, открытие которых возможно лишь путем коллечественного учета всех этих отношений, которого еще никто пока не произвел.

Не мешает отметить, что Нильсон Эле (1920) пытался различать у изучавшихся им мягких пшениц три состояния остистости, которые составляют по его мнению тройную аллеломорфу с таким порядком доминирования:

безостость $>$ полуостистость $>$ остистость¹,

причем имеются и три состояния опушенности, также слагающиеся в тройную аллеломорфу:

опушенность $>$ полупушенность $>$ неопушенность.

Данные эти никем еще не были подтверждены, и вообще до тщательного изучения изменчивости и наследственности длины остей с применением количественного учета этой особенности трудно считать эти отношения сколько-нибудь выясненными. Можно считать однако доказанным, что гены $N - n$, $H - h$ свойственны как мягким, так и твердым пшеницам [данные Малиновского (1914), Каянуса (1923) и др. работавших с представителями этих двух групп пшениц]. У некоторых из твердых пшениц (как *T. polonicum*) имеются повидимому специально свойственные им гены опушенности и, быть может, остистости, на чем однако здесь мы можем уже не останавливаться.

Окраска колоса и зерна.

Переходя к окраске колоса, отметим, что еще в старых работах Чермака (1901), Биффена (1905) и др. было показано, что красный или, лучше, бурый цвет колоса составляет простую менделевскую пару с белым цветом, и расщепление имеет здесь место в отношении 3 : 1. То же самое Биффен (1905, 1916) установил и для черного и белого цветов колоса,

¹ Следует указать, что полуостистые Нильсона Эле отвечают скорее «*tipred*» Говарда и безостым большинства авторов, а его безостые являются вообще очень редкими формами.

пользуясь скрещиваниями, в которых участвовали *T. turgidum* и *T. polonicum*.

Более тщательный анализ отношения бурого цвета колоса к белому был дан Нильсоном Эле (1909), установившим на этом случае явление однозначных факторов или полимерии. В частности этим исследователем было установлено, что бурая окраска колоса некоторых мягких пшениц (например шведской местной) зависит от двух независимых и однозначных по своему действию генов B_1 и B_2 . Благодаря этому при скрещивании такой пшеницы с белоколосой формой растения с чисто белым колосом будут встречаться в F_2 уже не как 1 белый на 3 бурых, а только как 1 на 15.

Эти данные были подтверждены затем и рядом последующих исследователей: А. и Г. Говардами (1912), Кисслингом (1914), Малиновским (1914), Лов и Крэг (1919) и др. Из них Кисслинг пытался для объяснения наследования различных нюансов бурого цвета ввести понятие различной интенсивности однозначных факторов бурого цвета, но это объяснение отличается излишней сложностью и не имело успеха. Данные Малиновского интересны в том отношении, что он нашел два фактора бурого цвета у представителя твердых пшениц *T. dicoccum ruspigum*. Отсюда приходится сделать вывод, что гены B_1 и B_2 являются столь же общими для мягких и твердых пшениц, как и гены N и H .

Менее ясны все отношения фактора черной окраски колоса. Первоначально он изучался, как было уже сказано, Биффеном (1905, 1916), а также Энгледоу (1914), в скрещиваниях с участием кроме *T. vulgare* еще и *T. turgidum*, а также *T. polonicum* (некоторые связанные с последней формой отношения мы оставляем здесь в стороне). Значительно позже Каянус (1923) обнаружил у изучавшихся им пшениц кроме гена бурой окраски B еще один ген, обозначаемый им как G . Последний вызывает в случае своего присутствия черно-бурую или серо-бурую окраску колоса и в то же время опушенность его чешуй, т. е. имеет множественный (иначе плейотропный) эффект. Этот ген был обнаружен Каянусом, с одной стороны, у двух представителей *T. Spelta*, с другой — у одной из форм *T. dicoccum*, т. е. он также является общим для мягких и твердых пшениц.

Однако, идентичен ли фактор Каянуса G с тем фактором черной окраски колоса, который изучался Биффеном и Энгледоу и свойствен *T. turgidum*? Этот вопрос трудно признать вполне выясненным. У одной из твердых пшениц *T. persicum* Вавилов и Якушкина (1925), обнаружили особый ген черной окраски, вызывающий и сильное опушение чешуй. Последнее говорит в пользу идентичности его с геном G , однако последний обуславливает более слабое опушение, что вызывает опять некоторые сомнения. Словом, вопрос о гене или генах черной окраски колоса не вполне разрешен.

Помимо подобного абсолютного сцепления между темной окраской и опушением, которое сводится к двойному, т. е. плейотропному, эффекту одного и того же гена, имеются указания на наличие настоящего сцепления между генами окраски и геном независимого опушения H . Еще Энгледоу (1914), изучавший скрещивание полученного Биффеном гибрида с гладкими черными колосьями и одной из форм *T. vulgare* с опушенными белыми колосьями, подметил отрицательную гаметическую корреляцию (отталкивание) между генами опушения и темной окраски на основе отношения гамет 1 : 3 : 3 : 1. Каянус (1923) при своих скрещиваниях различных форм *T. vulgare* наблюдал также отрицательную гаметическую кор-

реляцию между генами опушенности и бурой окраски колоса на основе отношения гамет 1 : 15 : 15 : 1. Он допускает, что имеется также отталкивание и между генами $H - G$ и $B - G$, т. е. все эти три пары генов локализованы в одной хромозоме.

Однако в других скрещиваниях, произведенных также Каянусом, факторы H , B и G наследовались безусловно независимо друг от друга, что заставляет отнести скептически к его положительным данным об их взаимном сцеплении. То же самое, т. е. независимое наследование генов опушенности и бурой окраски (H и B), наблюдали и многие другие авторы. В частности в нашем довольно богатом материале мы наблюдали то же самое, почему можно признать более или менее доказанным лишь плейотропный эффект фактора черной окраски колоса, а сцепление генов темной окраски и опушения следует оставить под большим сомнением.

Окраска зерна, как уже отмечалось, бывает или красной или белой. Нильсон Эле в своих классических работах (1909, 1911) показал, что и здесь в образовании красной окраски участвуют три однозначных фактора — R_1 , R_2 , R_3 , почему в F_2 от скрещивания краснозерной и белозерной форм расщепление на эти два типа происходит в отношении или 3 : 1 (мономерия), или 15 : 1 (димерия), или 63 : 1 (тримерия).

Эти данные нашли себе подтверждение в работах всех последующих исследователей, изучавших наследование окраски зерна. Интересно, что моно-, ди- и тримерия обнаружены при этом только у *T. vulgare* [Нильсон Эле, Гэнес (1917), Каянус (1923) и др.], *T. compactum* [А. и Г. Говарды (1912)] и *T. Spelta* [Майер-Гмелин (1917)]. У твердых пшениц дело не шло до сих пор дальше димерии [*T. durum* по данным Лова и Крэга (1919)]. Впрочем наблюдений в этом направлении над твердыми пшеницами сделано пока так мало, что этому различию трудно придавать особенное значение. Во всяком случае два из генов R являются общими для твердых и мягких пшениц.

Не мешает еще подчеркнуть, что окраска зерна зависит от пигментов, лежащих в оболочках семени, а не в эндосперме, почему здесь и не может иметь место явление ксений. Бесспорных случаев последнего рода у пшениц вообще пока не обнаружено.

Форма колоса.

В течение 160 лет, протекших с появления книги Линнея «Species plantarum» (1753), в которой фигурируют уже 5 видов пшениц, до выхода открывшей новую эпоху работы Шульца (1913) не было сколько-нибудь правильной и естественной группировки видов пшеницы. Даже Кёрнике (1885) выделял в виде отдельных видов *T. polonicum* и *T. monosocum*, а *T. dicocum*, *T. Spelta*, *T. durum* и *T. vulgare* считал лишь за подвиды *T. vulgare* s. latiore. Только Шульц разделил все формы пшениц по трем рядам: ряд однозернянки, ряд эммера, и ряд спельты, что отвечает современному делению их на однозернянки, твердые и мягкие пшеницы, и эта система уже год спустя (1914) получила полное подтверждение с различных сторон в работах Чермака, Цаде и Вавилова.

Установление хромозомальных отношений всех этих форм, являющееся прежде всего заслугой Сакамуры (1918), Сакса (1921) и Николаевой (1922), окончательно доказало правильность деления, предложенного Шульцем, ибо при этом выяснилось, что в диплоидном состоянии однозернянки

имеют 14, твердые пшеницы — 28 и мягкие пшеницы — 42 хромозомы. Таким образом сущность различия между группой твердых и группой мягких пшениц оказалась вполне установленной, и перед генетикой встала задача установить сущность генетического различия между отдельными видами как мягких, так и твердых пшениц. Для первых задача эта может считаться в настоящее время более или менее разрешенной, причем для этой цели наибольшую важность имеют данные по генетике формы колоса, к которым мы и должны теперь обратиться.

Различие между коротким, компактным колосом карликовой пшеницы (*T. compactum*) и длинным, рыхлым колосом обыкновенной (*T. vulgare*) не могло не привлечь внимания еще первых исследователей генетики пшениц (Спильмана и др.), как особенность, чрезвычайно удобная для изучения ее наследования. Однако только Нильсон Эле (1911) совершенно ясно разобрал все наблюдающиеся при этом отношения, которые так характерны, что случай этот вошел даже в учебники.

Нильсоном Эле было установлено, что различие между *T. compactum* и *T. vulgare* сводится прежде всего к фактору *C*, который вызывает укорочение междоузлий колоса и делает последний очень плотным как у гетерозиготных, так, особенно, у гомозиготных форм. Кроме того, здесь имеются еще два особых фактора — удлинителя колоса L_1 и L_2 , действие которых особенно заметно у рыхлых форм строения *ss*, вызывая различие между формами с особенно длинными междоузлиями колоса (cL_1L_2) и формами, имеющими междоузлия средней длины (cL_1l_2 и cl_1L_2). При полном отсутствии этих генов-удлинителей пшеницы обыкновенного типа, имеющие строение cl_1l_2 , развивают по Нильсону Эле довольно короткий и плотный колос и становятся квадратноголовыми (squarehead). Последние формы называются еще иногда булавовидными (capitatum Schultz), причем термин этот нам кажется гораздо удачнее, и мы будем им по преимуществу пользоваться. Каянус (1923), ввиду большого сходства между некоторыми булавовидными и карликовыми пшеницами, называет первых *subcompactum* в отличие от вторых — *compactum*. Словом, по Нильсону Эле отношения всех этих типов таковы:

$$C \left\{ \begin{array}{l} L_1 L_2 \\ L_1 l_2 \\ l_1 L_2 \\ l_1 l_2 \end{array} \right. \quad c \left\{ \begin{array}{l} L_1 L_2 \\ L_1 l_2 \\ l_1 L_2 \\ l_1 l_2 \end{array} \right. \quad c l_1 l_2$$

Карликовый (*compactum*). Обыкновенный (*vulgare*). Булавовидный (*capitatum*).

Данные Нильсона Эле о генах *C* и *L* получали полное подтверждение в работах целого ряда последующих исследователей — Паркера (1914), Каянуса (1923) и др. — и являются в настоящее время общепринятыми. Интересно, что, как это установлено Сапегиним и его сотрудниками (1916, 1922), фактор *C* имеет весьма обширный плеiotропный эффект: он укорачивает не только междоузлия колоса, но и уменьшает длину чешуй, длину и число зерен и т. д. По Гэнесу (1917) этот же фактор влияет также укорачивающе на длину остей и высоту соломины.

Однако в части, касающейся булавовидных пшениц, или скверхедов, построения Нильсона Эле испытали некоторые дополнения, так как Бошнякьяном (1923) и Арцишевским (1924) было показано, что от булавовидных получают кроме им подобных иногда еще и обыкновенные пшеницы небулавовидного типа. Ввиду этого Бошнякьян и Арцишев-