

Ю.А. Филиппченко

Частная генетика

Часть 1. Растения

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 57
ББК 28
Ю11

Ю11 **Ю.А. Филиппенко**
Частная генетика: Часть 1. Растения / Ю.А. Филиппенко – М.: Книга по Тре-
бованию, 2013. – 240 с.

ISBN 978-5-458-47786-4

ISBN 978-5-458-47786-4

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2013

© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2013

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 первозданном 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.



Серия Книжный Ренессанс

www.samizday.ru/reprint

ПРЕДИСЛОВИЕ.

Термин „генетика“ был предложен 20 лет тому назад одним из основателей этой дисциплины, недавно скончавшимся Бэтсоном, который определял ее как *физиологию изменчивости и наследственности*. С тех пор относящийся сюда материал настолько разросся, что пришло время различать кроме *общей* еще и *частную генетику*, т. е. *генетику отдельных животных и растительных форм*.

Не следует думать, конечно, что мы получим частную генетику, механически распределив все данные *общей* генетики по отдельным формам. Напротив, в общем учении об изменчивости и наследственности имеется ряд отделов, каковы хотя бы вопрос о наследственности приобретенных свойств, о роли подбора и целый ряд других, в которых центр тяжести заключается в единообразном разрешении вопросов *общего* характера, и переносить эти данные в частную генетику не имеет никакого смысла. Иначе обстоит дело, например, с вопросом о менделистическом анализе особенностей различных форм: здесь все дело именно в этих отдельных формах, и как раз из подобного рода данных и должна строиться частная генетика.

Сказанным в значительной степени определяется и *содержание частной генетики*; которая по отношению к любой животной или растительной форме распадается на четыре следующих главных отдела:

- 1) менделистический анализ главнейших особенностей;
- 2) данные о сцеплении генов;
- 3) мутации;
- 4) видовые скрещивания.

По этим отделам в дальнейшем и будут сообщаться все сведения о каждой отдельной форме.

Гораздо труднее зато выбор тех объектов, которые должны фигурировать в частной генетике. Если число их среди выс-

ших представителей животного царства очень невелико и не может возбуждать особенных сомнений, то этого отнюдь нельзя сказать относительно растений, многие из которых генетически хорошо изучены.

Тем не менее совершенно несомненно, что в частной генетике отдел, посвященный растениям, ни в коем случае не должен быть меньше отдела животных. Считаюсь с этим, я решил остановиться на 8—10 наилучше изученных растительных формах и затем взять такое же число животных, чтобы оба отдела были представлены равномерно.

Первоначально я не предполагал разделять их друг от друга. В генетике нет и не должно быть специализации на ботаническую и зоологическую. В частности, для генетика-зоолога нет ничего полезнее, как проштудировать данные о растительных формах, хотя бы он сам с ними и не работал, и столь же полезно для генетика-ботаника знакомство с зоологическим материалом в этой области. Однако, быстрый рост наших знаний о каждой отдельной форме, неизбежность вставок в отделы, написанные несколько месяцев назад, и учет того довольно продолжительного времени, которое займет составление отдела животных, побуждает меня выпустить главы, посвященные растениям, в виде отдельной книги.

Должен отметить еще два обстоятельства. Во-первых, читатель, желающий извлечь пользу из настоящей книги, должен быть достаточно знаком с вопросами общей генетики (хотя бы в том объеме, как она излагается в моей книге „Наследственность“). Во-вторых, наша попытка дать частную генетику является первой не только в русской, но и в иностранной литературе. Вот почему в ней неизбежно должны быть пропуски, недочеты, а вероятно, даже и прямые ошибки, ибо выполнить намеченную задачу силами одного лица очень трудно.

Заранее извиняюсь за все эти погрешности, автор очень просит в интересах дела сообщать ему об них, чтобы в дальнейшем можно было дать более безупречную сводку по частной генетике, которая столь нужна в настоящее время русским растениеводам и животноводам.

ГОРОХ (*Pisum sativum*) и ДУШИСТЫЙ ГОРОШЕК (*Lathyrus odoratus*).

Наилучше изученными в генетическом отношении из бобовых растений являются обыкновенный горох и душистый горошек, с которых мы и начнем наш обзор.

До сравнительно недавнего времени культурные формы гороха считались относящимися к двум видам, установленным еще Линнеем,—именно *Pisum arvense* и *P. sativum*. В настоящее время их соединяют в один вид—*Pisum sativum* Asch. et Gr. non L., к которому относятся три подвида: *P. hortense*, *P. arvense* и *P. elatius*. Вероятно, *P. elatius* и *P. arvense*, встречающиеся и доныне в диком состоянии на юге Европы, наиболее близки к тем диким исходным формам *P. sativum*, от которых произошло все многообразие его культурных форм.

Душистый горошек—*Lathyrus odoratus* L.—водится и до настоящего времени в диком виде в Сицилии. Он вошел в культуру очень недавно—только в XVIII веке, почему у нас имеются даже сведения о последовательном возникновении у него ряда новых форм в культуре¹.

I. Менделистический анализ.

Данные о скрещивании различных форм гороха имеются еще у пионеров изучения гибридизации растений Эндрю Найта (1799) и Гартнера (1849). Однако, только в руках Менделя этот объект оказался самым главным для открытия истинных законов наследственной передачи, что, между прочим, заставляет и нас выдвинуть его на первое место. Мендель в своей первой работе (1865) установил у гороха 7 пар наследственных призна-

¹ См. нашу „Изменчивость и методы изучения“, 2-ое изд., 1926, стр. 242—244.

ков, сводимых на то же число факторов, и этим было положено начало менделистическому анализу гороха.

Число работ по этой форме, появившихся после вторичного открытия законов Менделя в 1900 году, чрезвычайно велико. Знакомство с ними сильно облегчается существованием трех сводок по генетике гороха. В первой из них Локк (1907) приводит только 13 факторов, во второй Уайт (1917)—уже 36, а в последней сводке Веллензика (1925) сообщаются сведения о 54 факторах¹.

В виду такого обилия данных мы последовательно рассмотрим те 7 пар наследственных особенностей, с которыми имел дело Мендель, и коснемся подробно вопроса, на какие из известных в настоящее время факторов сводится каждая из них, а затем остановимся и на признаках, не затронутых в свое время Менделем.

Итак, в опытах Менделя были взяты такие особенности гороха, которые мы будем дальше обозначать отдельными цифрами.

1. Форма семян: семена округлые и гладкие или угловатые и морщинистые.

Что в данном случае первая из этих особенностей доминирует над второй с последующим расщеплением в отношении 3:1, ясно вытекает из опытов Менделя, получившего в F_2 на 5474 гладких 1850 морщинистых семян (равно отношению 2,96:1,00). То же наблюдали и позднейшие авторы (Уайт, например, получил при расщеплении 24290 гладких на 8029 морщинистых), так что мы можем принять для этого признака пару генов, обозначаемых Уайтом как $R-r$.

Повидимому, эти факторы влияют кроме формы поверхности семян и на характер крахмальных зерен. У гладких семян крахмальные зерна овальные без трещин, у морщинистых—круглые с трещинами. Дарбишер (1908) в виду этого пытался доказать, что данная аллеломорфа может быть разложена на 4 независимых пары факторов (для общего вида семени—для

¹ При обозначении отдельных факторов мы будем руководиться символами, принятыми в сводках Уайта, а, главное, Веллензика.

формы крахмальных зерен—и т. д.), но эти данные были затем решительно раскритикованы Каппертом (1915, 1920), настаивающим, что здесь дело идет о различных проявлениях одной единственной пары генов.

Однако, кроме тех морщинистых семян, с которыми имел дело Мендель (рис. 1—b), существует еще особая форма их—с более слабой морщинистостью и более глубокими вдавле-

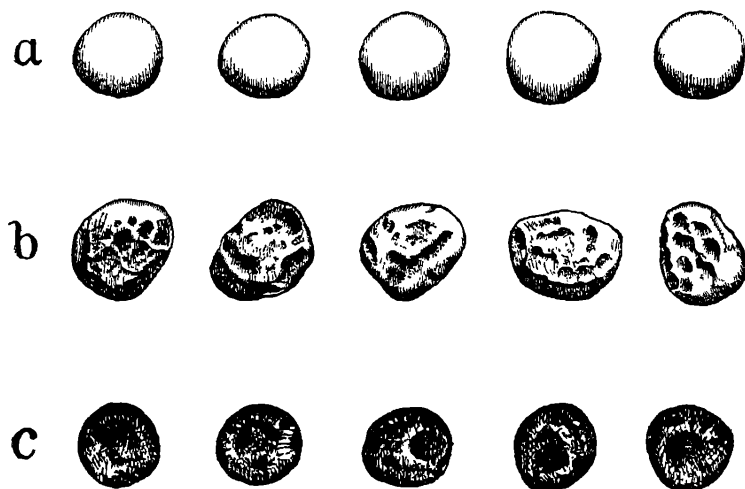


Рис. 1. Семена гороха: а—гладкие, б—морщинистые, с—вдавленные.
По Веллензику.

ниями на поверхности (рис. 1—с). Их называют по-английски „indent“; по-русски же можно говорить о „вдавленных“ семенах. Наследование этой формы семян изучалось, главным образом, Чермаком (1901, 1902, 1912).

В одном из своих опытов Чермак скрестил два гладкозерных гороха и получил в F_1 исключительно вдавленные семена. В F_2 было получено затем 181 вдавленных семени на 96 гладких. Это отношение Чермак сводит на отношение $9:7$ ¹ и объясняет появление вдавленных семян накопле-

¹ Ожидаемые числа будут в этом случае 155,8 и 121,2, что не особенно хорошо совпадает с данными опыта.

нием двух факторов— L_1 и L_2 , которые имелись по отдельности у исходных гладкозерных форм:

$$\begin{array}{lcl}
 P & & L_1 L_1 l_2 l_2 \times l_1 l_1 L_2 L_2 \\
 & & \text{гладкий} \qquad \qquad \text{гладкий} \\
 F_1 & & L_1 l_1 L_2 l_2 \\
 & & \text{вдавл.} \\
 F_2 & & 9 L_1 L_2 + 3 L_1 l_2 + 3 l_1 L_2 + 1 l_1 l_2. \\
 & & \text{вдавл.} \qquad \qquad \underbrace{\hspace{10em}}_{\text{гладкие}}
 \end{array}$$

Один из этих факторов, именно L_1 , абсолютно сцеплен, т. е. вполне идентичен с основным фактором окраски цветка— A . Благодаря этому гладкозерные горохи строения $L_1 L_2 R$ имеют всегда окрашенные цветки, а такие же горохи строения $l_1 L_2 R$ —белые цветки. Удобнее в виду этого писать всюду вместо L_1 — A , а вместо L_2 —просто L .

Если это так, то формулы различной формы семян у гороха должны быть таковы:

гладкие семена $AA ll RR$ или $aa LL RR$
 вдавненные семена . . . $AA LL RR$
 морщинистые семена . . . $aa LL rr$.

Наконец, недавно шведские исследователи Каянус (1923) и Г. Тедин (1923) нашли нужным принять для вызова к жизни вдавненной формы семян наличие еще одного фактора Z , с которым мы встретимся и дальше. Таким образом, хотя вопрос о менделистической структуре различных типов формы семян нельзя считать еще вполне разрешенным, тем не менее участие при этом вместо одной менделевской пары генов не менее 4 пар— R , A , L , Z —может считаться более или менее доказанным.

2. Окраска семядолей: желтая или зеленая.

По Менделю, желтая окраска семядолей доминирует над зеленой с последующим расщеплением в отношении 3:1. F_2 состояло у Менделя из 6022 желтых и 2001 зеленых семян, у Уайта из 42 117 желтых и 13 948 зеленых, что в обоих случаях соответствует отношению 3,01:1,00. Казалось бы, наличие здесь

только одной пары генов не может возбуждать сомнений, однако, истинные отношения оказываются более сложными.

Уайт (1916) установил, что хотя желтая окраска обычно доминирует над зеленой, желтая окраска семян особого сорта гороха „Goldkönig“, напротив, рецессивна по отношению к зеленому цвету, составляя с ним другую пару. В то же время при скрещивании этого сорта с другими желтозерными горохами в F_2 появляются кроме желтых зерен и зеленые в отношении 13 желтых : 3 зеленых.

Эти данные позволили Уайту установить в образовании окраски семядолей гороха участие 3 пар факторов:

Y . . . фактор желтой окраски

G . . . фактор зеленой окраски—эпистатичен к Y

I . . . задерживающий фактор для зеленого пигмента.

Отсюда вытекают 3 возможности типа окраски семядолей, наблюдающиеся и в действительности:

$YYGGII$. . . обычная доминантная желтая окраска

$YYggii$. . . рецессивная желтая окраска „Goldkönig“

$YYGGii$. . . зеленая окраска.

Таким образом, и в данном случае вместо одной менделевской аллеломорфы приходится допустить существование трех независимых аллеломорф. В своих опытах Мендель открыл только одну из них, в которую входит задерживающий фактор I , две других стали известны лишь после изучения сорта „Goldkönig“.

3. Окраска семенной кожуры и цветка: или окрашенные или белые.

Мендель в своих опытах наблюдал полное сцепление этих особенностей друг с другом при наследовании: если семенная кожура была белой, то и цветки оказывались белыми; если семенная кожура была серой, бурой или коричневой, то и цветки были окрашенные в пурпуровый цвет. Окрашенное состояние доминировало над белым, и в F_2 было получено 705 окрашенных и 224 белых формы ($=3,15:1,00$). Однако,

мы рассмотрим наследование окрасок цветка и семенной кожуры отдельно.

Окраска цветка у гороха бывает трех главных типов, которые обозначают как пурпуровый, розовый и белый. Первые два названия даются на основании цвета крыльев, парус же бывает окрашен обычно несколько светлее (при пурпуровых крыльях—в светло-красный цвет, при розовых—в беловато-розовый). Кроме того наблюдаются и некоторые другие под-типы окраски.

Отношения трех главных типов окраски друг к другу были впервые выяснены Чермаком и подтверждены затем другими авторами. Чермак в ряде работ (1901—1912), во-первых, подтвердил данные Менделя о монофакториальном различии между пурпуровым и белым цветом, а во-вторых, выяснил их отношение к розовому цвету.

Оказывается, при скрещивании розового и белого гороха в F_1 появляются только пурпуровые цветки; в F_2 же наблюдаются цветки всех трех типов в отношении 9 пурпуровых—3 розовых—4 белых. Отсюда не трудно сделать вывод, что розовый горох имеет основной фактор окраски A , отсутствующий у белых горохов, тогда как пурпуровый горох имеет кроме фактора A еще особый фактор B , действующий как трансмутатор и превращающий розовую окраску в пурпуровую. Значит, все скрещивание идет по схеме:

$$\begin{array}{rcl}
 P & & AA\ bb \times aa\ BB \\
 & & \text{розовый} \quad \text{белый} \\
 F_1 & & Aa\ Bb \\
 & & \text{пурпу-} \\
 & & \text{ровый} \\
 F_2 & & 9\ AB + 3\ Ab + 3\ aB + 1\ ab. \\
 & & \text{пурпу-} \quad \text{розо-} \quad \text{белые} \\
 & & \text{ровые} \quad \text{вые}
 \end{array}$$

Однако, позже Г. Тедин (1920) показал, что здесь в действительности участвуют три пары факторов. Он взял для опытов особую расу гороха со светло-пурпуровыми цветками и, скрестив ее с белой расой, получил в F_1 обычные пурпу-

ровые цветки. В F_2 при этом наблюдалось явно тригибридное расщепление в отношении:

пурпуровые	фиолетовые	розовые	светло- пурпуровые	белые
27	9	9	3	16.

Тедин обозначил три участвующие при этом фактора буквами A , B , C ; однако, Веллензик в своей сводке (1925) внес предложение сохранить старые обозначения Чермака, именно A и B , но разбить фактор A на два: A_1 и A_2 . По соглашению между ним и Тедином (1925) в конце концов было решено обозначать A_1 просто как A и A_2 как A_r .

Таким образом, мы имеем теперь:

A . . .	основной фактор окраски, сам по себе вызывает светло-пурпуровую окраску;	aa	белая окраска ¹ ,
A_r . . .	с A дает розовую окраску;	$AAa_r a_r bb$. . .	светло-пурпуровая,
B . . .	с A и A_r дает пурпуровую окраску, с одним A —фиолетовую.	$AAA_r A_r bb$. . .	розовая,
		$AAa_r a_r BB$. . .	фиолетовая,
		$AAA_r A_r BB$. . .	пурпуровая.

Выше отмечалось уже, что с фактором A абсолютно сцеплен, т. е. идентичен, другой фактор L_1 , который участвует в образовании вдавленной формы семени, почему мы и заменили выше символ L_1 символом A . Тот же самый ген, как мы дальше увидим, влияет и на многие другие признаки, почему нередко обозначался рядом других символов (подобно L_1), но мы будем в дальнейшем всюду обозначать его как A .

Окраска семенной кожуры зависит прежде всего именно от этого фактора, при чем, как выяснил еще Мендель, A делает ее окрашенной, а при a она, напротив, белая, как и цветки.

¹ Существующие белые расы гороха имеют всегда строение $aaA_r A_r BB$; другие генотипы получаются лишь в результате скрещивания.

Для разных оттенков окраски семенной кожуры Чермак (1912) должен был допустить участие еще двух пар факторов—*J* и *H*. Первый из них эпистатичен ко второму и делает кожуру темно-бурой, второй в отсутствии первого превращает ее в оранжевую. Таким образом, возникает 4 главных типа окраски семенной кожуры:

бесцветная	<i>aa</i>	оранжевая	<i>AAjjHH</i>
серая	<i>Aajjhh</i>	темно-бурая	<i>AAJJ</i>

Новейшие исследования Каянуса (1923, 1924) и Тедина (1923) внесли в эту схему существенные изменения, при чем у них кроме фактора, обозначаемого нами как *A*, фигурируют и некоторые другие, установить идентичность которых с факторами Чермака довольно трудно. Отметим среди них фактор красного цвета семенной кожуры, обозначаемый Каянусом как *Z*¹, при чем вызываемый им эффект видоизменяется от присутствия трансмутаторов, весьма вероятно, идентичных с генами *J* и *H* Чермака². Этот же фактор *Z*, как отмечалось выше, участвует в образовании вдавленной формы семян. По мнению Тедина, фактор *J* Чермака абсолютно сцеплен, т. е. идентичен, с фактором *B*, от которого зависит пурпуровая окраска цветков.

Вообще для гороха характерно, что многие из его генов обнаруживают множественное действие или, как говорится, дают плейотропический эффект. Благодаря этому они нередко описывались каждый под несколькими различными символами, и, можно думать, в будущем число их несколько сократится.

У некоторых сортов гороха на семенной кожуре наблюдается фиолетовая пятнистость или буровато-мраморный рисунок. Как показали исследования Локка (1904) и Чермака (1912), каждая из этих особенностей требует присутствия двух факторов: во-первых, основного фактора окраски *A* и еще одного специального фактора, которые обозначаются Чермаком—для пятнистости символом *F* и для мраморного рисунка символом *M*. Каянус (1923) делает к этому весьма существенное дополнение, именно, что и пятнистость и мраморный ри-

¹ По Тедину—*Q*.

² Один из них Каянус обозначил как *O*; Веллензик считает его идентичным с *H* Чермака и предлагает для него символ *Oh*.