

Д. Р. ГАБЕ

НАСЛЕДОВАНИЕ ПОЛА У *MERCURIALIS ANNUA* В СВЯЗИ С ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ ТЕОРИЕЙ НАСЛЕДОВАНИЯ ПОЛА

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 23 III 1939)

Mercurialis annua—однолетняя пролеска, принадлежит к группе полудвудомных растений, т. е. отличается неполной раздельнополостью. На особях одного пола в большем или меньшем количестве появляются цветки противоположного пола.

Согласно исследованиям Корренса и ряда других авторов у полудвудомных растений пол наследуется так же, как и у чисто двудомных: один из полов должен быть гомогаметичен, другой же гетерогаметичен. Между тем у *Mercurialis annua* по данным Ямпольского (1916—1930 гг.) оба пола, мужской и женский, обнаружили гомогаметичность, т. е. растения женского и мужского пола при самоопылении давали себе подобное потомство.

Гомогаметичность женского пола *M. annua* еще до Ямпольского отмечалась рядом авторов (2, 3, 6, 7, 8). Что касается гомогаметичности мужского пола, то данные имеются лишь в работах Ямпольского, который от 283 семян, собранных с нескольких десятков самоопыленных мужских растений, получил 75 растений, и все они оказались мужского пола. Основываясь на этих данных, а также на факте изменчивости пола, Ямпольский выдвинул теорию, согласно которой пол определяется цитоплазмой, хромосомный же механизм не играет никакой роли в определении пола у *M. annua*.

Поскольку опубликованные Ямпольским факты трудно объяснить с точки зрения общепринятой в генетике теории определения пола, а предложенная этим автором своеобразная «бесхромосомная» теория определения пола является мало обоснованной в свете данных генетики, нам представлялось существенным изучить еще раз и более детально наследование пола у *M. annua*, чтобы выяснить, действительно ли это растение представляет исключение в отношении характера наследования пола.

Работа проводилась нами в течение трех вегетационных периодов (1936, 1937, 1938 гг.). По морфологическим признакам, развитию и изменчивости пола наш материал был сходен с материалом Ямпольского.

Для изучения наследования пола у *M. annua* были проанализированы следующие три комбинации:

1. ♀ × ♂ (свободное и искусственное опыление).
2. ♀ × ♀ (самоопыление или использование пыльцы других женских растений).

3. ♂ × ♂ (свободное опыление, т. е. семена собирались с неизолированных мужских растений*).

Нами получены следующие результаты:

1. ♀ × ♂; было проанализировано более 20 различных семей. Количество мужских растений варьировало от 37 до 61.5% и в среднем составило 46.7%, т. е. среди 2831 растения оказалось 1507 ♀ и 1324 ♂.

Следовательно расщепление в данном случае проходило в отношении 1:1, свойственном генотипическому определению пола.

2. ♀ × ♀; имелось 15 различных семей, полученных как путем самоопыления ♀, так и от скрещивания ♀ × ♀. Во всех случаях потомство оказалось женским. Мужские растения составляют ничтожный процент—0.6. Из общего количества в 505 растений 502 были ♀ и только 3 ♂. Появление последних можно объяснить недостаточной изоляцией женских растений. Данный материал указывает на гомогаметичность женского пола у *M. annua*.

3. ♂ × ♂; было проанализировано потомство около 30 различных мужских растений. Во всех семьях наблюдалось расщепление на особей женского и мужского пола. Всего было получено 615 растений: 179 ♀ и 436 ♂; т. е. мужские растения составляли 70.9%.

Когда мужские растения подросли и началось массовое цветение, то обнаружилось, что среди мужских растений этой комбинации имеется два типа, которые сравнительно легко могут быть отличимы друг от друга. У мужских растений одного типа, который можно назвать нормальным, пыльники ярко желтого цвета, растрескивающиеся; пыльца хорошая, аномальные пыльцевые зерна составляют обычно ничтожный процент. Мужские растения другого типа, который следует назвать аномальным, имеют зеленоватые не растрескивающиеся или слабо растрескивающиеся пыльники. Пыльца липкая и в значительной части (на 40—80%) состоящая из аномальных пыльцевых зерен. Нередко пыльники очень сильно недоразвиты. По всем остальным признакам эти два типа мужских растений неотличимы друг от друга.

Расщепление на половые типы в комбинации ♂ × ♂ приведено в следующей таблице (табл. 1).

Таблица 1

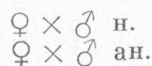
	Всего растений	Количество			%		
		♀	♂ н.	♂ ан.	♀	♂ н.	♂ ан.
108 ₁₁ ♂	49	13	25	11	26.5	51.0	22.5
38 ₁₁ ♂ 99 ₁₁ ♂ и др.	26	7	13	6	26.9	50.0	23.1
728 ₈ ♂	208	61	104	43	29.3	50.0	20.7
728 ₈ ♂ самооп.	11	2	5	4	18.6	45.4	36.0
76 ₂₁ ♂	44	13	24	7	29.5	54.6	15.9
76 ₁ ♂	43	21	18	4	48.9	41.8	9.3
Остальные 20 семей	221	62	107	52	28.1	48.4	23.5
	602	179	296	127	29.7	49.1	21.2

Как видно из таблицы, численное отношение трех половых типов приближается к отношению 1:2:1, хотя следует отметить явный избыток жен-

* Ямпольский получал семена от самоопыления ♂ растений.

ских растений и недостаток аномальных мужских. Расщепление 1:2:1 могло получиться лишь в том случае, если мужской пол *M. annua* является гетерогаметичным, т. е. XY и при самоопылении расщепляется на 1 XX : 2 XY : 1 YY.

Числовые отношения, в которых получились три половых типа (♀, ♂ н. и ♂ ан.), говорят за то, что нормальные мужские растения имеют генотип XY, а аномальные—YY. Чтобы доказать это, был проведен генетический анализ обоих типов по схеме:



Если наше предположение верно, то должно ожидаться следующее расщепление:

1. ♀ XX × ♂ XY → 50% ♀ XX : 50% ♂ XY.
2. ♀ XX × ♂ YY → 100% ♂ XY.

Было проанализировано 12 нормальных и 14 аномальных мужских растений. В следующих двух таблицах приведены результаты по всем семьям (табл. 2 и 3).

Таблица 2

1. ♀ × ♂ н.
Посеяно 1 672 семени, взошло 1097 семян, всхожесть 65.7%

	Всего	♀	♂	%♂
♀ × 108 ₁₀ ♂	13	10	3	23.0
♀ × 108 ₁ ♂	31	12	19	61.3
♀ × 108 ₂ ♂	42	21	21	50.0
♀ × 730 ₁ ♂	90	47	43	47.8
♀ × 730 ₁₈ ♂	102	102	0	0.0
♀ × 731 ₃ ♂	56	31	25	44.8
♀ × 731 ₁₀ ♂	82	48	34	42.2
♀ × 738 ₂ ♂	214	118	96	44.8
♀ × 738 ₂₀ ♂	69	42	27	38.1
♀ × 739 ₄ ♂	57	30	27	47.2
♀ × 739 ₇ ♂	204	93	111	54.4
♀ × 730 ₁₆ ♂	114	54	60	52.6
	1 074	608	466	43.4

Сравнение этих двух таблиц подтверждает правильность предположения, что нормальные мужские растения имеют формулу XY, а аномальные—YY. В самом деле, потомство каждого нормального мужского растения (исключение составляет растение 730₁₈♂) состоит из женских и мужских особей, причем последние составляют в общей сложности 43.4%. Потомство же аномальных мужских растений является исключительно или почти исключительно мужским. Единичные мужские растения появились скорее всего вследствие недостаточной изоляции женских растений во время скрещивания.

Все приведенные выше данные полностью доказывают гетерогаметичность мужского пола у *M. annua*.

Таким образом наследование пола у *M. annua* идет по обычной схеме, согласно которой один из полов должен быть гомогаметичен, а другой—гетерогаметичен. В данном случае гомогаметичным (XX) является женский пол, а гетерогаметичным (XY)—мужской. Поэтому цитоплазматическая теория определения пола, выставленная Ямпольским в противовес хромосомной, не имеет основания.

Таблица 3

2. ♀ × ♂ ан.

Посеяно 1 211 семян, взошло 683 семени, всхожесть 56.4%

	Всего	♀	♂	%♂
× 108 ₅ ♂	15	0	15	100
× 108 ₈ ♂	21	0	21	100
× 730 ₁₁ ♂	49	1	48	98
× 730 ₁₂ ♂	59	4	55	93.4
× 734 ₆ ♂	11	0	11	100
× 734 ₁ ♂	35	2	33	94.7
× 738 ₃ ♂	97	0	97	100
× 738 ₅ ♂	22	0	22	100
× 738 ₇ ♂	164	0	164	100
× 738 ₁₁ ♂	19	0	19	100
× 738 ₁₅ ♂	32	0	32	100
× 738 ₁₇ ♂	57	0	57	100
× 739 ₃ ♂	50	1	49	98
× 739 ₉ ♂	41	5	36	87.8
	672	13	659	98.0

Правда, ни на соматических пластинках, ни в мейозисе не удалось обнаружить среди 16 хромосом (2n) пары гетерохромосом, свойственной многим раздельнополым организмам. Это можно объяснить тем, что у *M. annua* Y-хромосома не претерпела сколько-нибудь заметной деградации, свойственной многим гетерохромосомам. Отсутствие цитологически видимой деградации Y-хромосомы вполне согласуется с тем фактом, что растения YY мало отличаются от нормальных мужских растений. Раздельнополость без сколько-нибудь заметной дифференциации половых хромосом вполне возможна и представляет собой необходимый этап в эволюции цветковых растений от гермафродитизма к двудомности.

Лаборатория экспериментальной систематики растений.
Петергофский биологический институт.

Поступило
27 III 1939.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ C. Correns, Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen (1928). ² Bitter, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., XXVII (1909). ³ Krüger, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., XXVI (1908). ⁴ Розанова, Теоретич. основы селекции, 1 (1935). ⁵ Рыжков, Генетика пола (1936). ⁶ Strasburger, Zeitschr. Bot., 1 (1909). ⁷ Strasburger, Histologische Beiträge, 7 (1909). ⁸ Strasburger, Jahrb. f. wissenschaft. Bot., XLVIII (1910). ⁹ Jampolsky, Am. Journ. of Bot., 6 (1919). ¹⁰ Jampolsky, Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb., III (1930).