

М. И. ХАДЖИНОВ

**ДОМИНАНТНЫЙ МУТАБИЛЬНЫЙ ГЕН ОКРАСКИ У КУКУРУЗЫ**

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 3 III 1939)

При значительной генетической изученности кукурузы, у которой описано более 400 генов, у нее был известен только один часто мутирующий ген полосатой окраски перикарпа  $P^{vv}$  (1). Описываемый ниже новый часто мутирующий ген пурпуровой окраски растения обнаружен у единичных растений кукурузы из Центральной Мексики.

Признак проявляется с момента появления всходов. У взрослых растений пурпуровая окраска, разной степени интенсивности, может проявляться на всех частях, открытых для доступа света, кроме пыльников, которые при отсутствии в гетерозиготах специальных генов имеют зеленую окраску. Начиная с первого листа и кончая веточками метелки, отдельные участки покровной ткани могут изменить окраску на зеленую. Как правило, появившиеся на первом листе продольные зеленые полосы становятся на последующих листьях шире, или число их увеличивается, вытесняя на протяжении 4—10 листьев окрашенную ткань полностью. Только в очень редких случаях появившаяся узкая зеленая полоса может исчезнуть на последующем листе. На метелке окраска может быть сплошной, в той или иной степени химерной или зеленой. При наличии нескольких женских соцветий на растении окраска столбиков у них может быть различна. Реже эта химерность может иметь место и в окраске столбиков одного соцветия.

Темп замещения окрашенной ткани на зеленую у различных растений различен и связан как с их гетерозиготностью по этому признаку, так и с невыясненными индивидуальными различиями растений.

Окраска хорошо выражена на растущих частях; на старых частях растения она заметно ослабевает.

Изучение характера наследования признака было проведено на потомстве трех растений, полученных от одной семьи в результате трех генераций самоопыления исходного, свободно опыленного растения с пурпуровой окраской.

В потомстве взятых для изучения исходных растений расщепление по окраске в стадии всходов было следующее. Растение А имело 89.1% окрашенных всходов (всех всходов 92), растение Б—92.1% (114) и растение В—76.7% (60). При классификации самоопыляемых или скрещиваемых взрослых растений в группу окрашенных включались как сплошь окрашенные, так и те из полосатых, которые имели окрашенные нити початков и веточки метелок. В группу же зеленых входили растения полностью зеленые (начиная со всходов), позеленевшие до заложения початка и нако-

нец те растения, которые хотя и были полосаты, но имели зеленые нити и веточки метелки. В потомстве этих трех растений был самоопылен и скрещен ряд окрашенных и зеленых растений; для некоторых растений это удалось сделать одновременно. Зеленые растения для скрещиваний с окрашенными были взяты как из тех же потомств, так и из других генетических культур. Анализ скрещиваний и самоопылений по окраске в целях сокращения объема проведен только в стадии всходов.

В группе зеленых растений этих трех потомств было самоопылено 9 и скрещено с зелеными в том или ином направлении 7 растений. В потомстве изучено соответственно: 213 и 118 растений, которые все оказались зелеными. Результаты же по группе окрашенных растений сведены в табл. 1.

Таблица 1

№ растений	Самоопыление		$F_1$ окр. × × ♂ зел.		$F_1$ зел. × × ♂ окр.		№ растений	Самоопыление		$F_1$ окр. × × ♂ зел.		$F_1$ зел. × × ♂ окр.	
	% окрашенных растений	Число всех растений	% окрашенных растений	Число всех растений	% окрашенных растений	Число всех растений		% окрашенных растений	Число всех растений	% окрашенных растений	Число всех растений	% окрашенных растений	Число всех растений
<i>A</i>							<i>B</i>						
2	—	—	0.0	25	0.0	130	12	87.6	105	75.6	41	81.8	22
3	—	—	23.1	26	0.0	107	18	61.9	63	—	—	—	—
4	—	—	78.9	52	—	—	19	—	—	50.0	30	—	—
5	90.5	109	—	—	50.0	36	28	89.2	37	—	—	—	—
7	66.7	66	—	—	38.9	36	45	92.2	51	—	—	—	—
13	—	—	47.4	19	—	—	51	100	9	70.6	34	—	—
14	0.0	157	—	—	0.0	70	54	—	—	57.1	35	73.3	15
24	—	—	96.3	219	—	—	55	59.0	117	42.8	7	33.3	39
35	—	—	—	—	0.0	54	57	52.2	67	—	—	22.2	9
35	—	—	—	—	10.8	74	59	100	21	—	—	—	—
37	—	—	37.5	18	—	—	—	—	—	—	—	—	—
38	—	—	0.0	19	—	—	<i>B</i>	—	—	—	—	—	—
41	71.3	101	59.1	164	—	—	7	61.5	13	—	—	—	—
59	—	—	0.0	86	—	—	17	67.3	52	—	—	—	—
63	9.2	76	—	—	—	—	25	—	—	31.6	19	—	—
93	—	—	70.8	48	—	—	28	—	—	46.4	28	21.7	138
96	—	—	0.0	18	—	—	30	—	—	—	—	70.0	10
96	—	—	56.3	16	—	—	34	73.3	36	—	—	—	—
							36	79.4	59	—	—	—	—
							42	—	—	—	—	70.6	68

Картина получающихся количественных отношений в потомстве крайне пестрая. Однако, если исключить пока случаи отсутствия окрашенных всходов в потомстве отдельных растений, на объяснении которых мы остановимся в дальнейшем, то можно считать, что пурпуровая окраска обусловлена в основном одним доминантным геном. Действие его осложнено наличием мутабельности, которая приводит к генетической неоднородности отдельных участков сомы и гамет. В этом убеждают несколько фактов. В скрещиваниях, где пыльца бралась отдельно от химерно окрашенных и сплошь окрашенных веточек одной метелки, в  $F_1$  получены значительные различия. Одно из этих скрещиваний приведено в табл. 1 (скрещивание с *A*—35), где в  $F_1$  получено 0.0% и 10.8% окрашенных

всходов. Во втором случае опыление двух растений одной гомозиготной зеленой семьи пыльцой от химерно и сплошь окрашенных частей метелки дало в  $F_1$  соответственно 2 окрашенных растения из 42 (4.8%) и 12 окрашенных из 19 (63.2%). Различия получены и при скрещивании различных початков одного окрашенного растения с различными зелеными отцовскими растениями (скрещивание с А—96). Наконец случаи различия прямых и обратных скрещиваний между одними и теми же окрашенными и зелеными растениями (скрещивания с А—3, В—54 и В—28) подтверждают неоднородность состава гамет в различных соцветиях и их частях. Эта значительная мутабельность доминантного гена пурпуровой окраски определяет в ряде случаев отклонение от простых менделевских отношений.

В  $F_2$  было изучено 11 комбинаций от скрещивания окрашенных растений семей А, В и В с зелеными растениями других генетических культур или обратно. От самоопыления в  $F_1$  этих различных скрещиваний 23 зеленых растений было получено в  $F_2$  1124 растения, которые за исключением 5 были зелеными. Эти 5 окрашенных растений могли появиться как в результате загрязнения при самоопылении, так и в результате повторных мутаций.

Таблица 2

№ родительских форм	Генотип зеленого родителя	№ скрещиваний и растений $F_1$	Окраска самоопыленных и скрещенных растений $F_1$	Количество растений $F_2$		% окрашенных растений
				окрашенных	зеленых	
А—3×528	$a_1R^{gg}$	540—37⊙*	37—окрашено	6	19	36.0
В—19×591	$a_1R^{gg}$	551—21⊙	21— »	60	90	40.0
В—54×591	$a_1R^{gg}$	556—32×—4	32—зел., 4—окр.	4	21	16.0
В—54×591	$a_1R^{gg}$	556—1×—4	1—окр., 4—окр.	19	32	37.3
597×В—54	$a_1r^{rr}$	557—12⊙	12—окрашено	11	89	11.0
В—51×592	$A_1R^{gg}$	558—1⊙	1— »	15	54	21.8
В—51×592	$A_1R^{gg}$	558—17⊙	17— »	0	67	0.0
В—51×592	$A_1R^{gg}$	558—30⊙	30— »	33	22	60.0
В—51×592	$A_1R^{gg}$	558—33⊙	33— »	14	52	21.2
594×В—12	$A_1r^{gg}$	560—6⊙	6— »	76	274	21.8
594×В—12	$A_1r^{gg}$	560—3×—5	3—окр., 5—зел.	28	58	32.6
594×В—12	$A_1r^{gg}$	560—26×—8	26— » 8— »	151	205	42.4
594×В—12	$A_1r^{gg}$	560—18×—16	18—зел., 16—окр.	196	185	51.5
594×В—12	$A_1r^{gg}$	560—30⊙	30—окрашено	152	88	63.3
обратное	$A_1r^{gg}$	561—44⊙	44— »	88	143	38.1
»	$A_1r^{gg}$	561—49⊙	49— »	3(?)	93	3.1
594×В—28	$A_1r^{gg}$	566—29×—21	29—окр., 21—окр.	58	112	84.1
обратное	$A_1r^{gg}$	567—29×—26	29—зел., 26—окр.	18	119	13.1
»	$A_1r^{gg}$	567—21×—14	21—окр., 14—зел.	144	213	40.4
»	$A_1r^{gg}$	567—3×—16	3—окр., 16—зел.	63	178	26.2

\* ⊙ — знак самоопыления.

Поведение окрашенных растений  $F_1$  в  $F_2$  то же, что и в исходных семьях. Эти данные приведены в табл. 2. Количество окрашенных растений только в отдельных семьях  $F_2$  приближается к теоретически ожидаемому при

моногибридном расщеплении, обычно значительно снижаясь вплоть до полного исчезновения окраски. Последнее обстоятельство может быть объяснено периклинальным строением таких растений<sup>(2)</sup> в результате несовпадения мутационного процесса в эпидермальном и субэпидермальном слоях. Химерность окраски соцветий обычно при скрещивании и самоопылении приводит к полному исчезновению окраски в потомстве. Из 6 скрещиваний, где отцовская форма имела химерную окраску метелки, только в 2 удалось получить в потомстве небольшой процент окрашенных всходов. Только зеленые всходы появились и в 3 случаях опыления початков с химерно окрашенными нитями пыльцой зеленых растений.

В семьях  $F_2$ , расщеплявшихся помимо окраски растения и по одному из генов окраски алейрона  $R$  (скрещивания  $594 A_1Cr^{gg} \times B-12 A_1CR^{pg}$  и  $594 A_1Cr^{gg} \times B-28 A_1CR^{pg}$ ), имеется тесная зависимость между окраской алейрона и окраской растений. В 7 семьях двух этих скрещиваний в потомстве зерен с окрашенным алейроном из 1 324 растений 773 были окрашены в стадии всходов, т. е. 58.4%, а во фракции с белым алейроном из 464 растений только 4—0.9%. Для того, чтобы отнести ген пурпуровой окраски к серии множественной аллеломорфы  $R$ , в классе зерен с неокрашенным алейроном не должно быть ни одного окрашенного растения. Появление их можно объяснить явлением «hetero-fertilization»<sup>(3)</sup> (участие в оплодотворении спермиев от двух пыльцевых зерен разной генотипической конституции, что приводит к неодинаковому генотипическому составу эндосперма и зародыша) или возможными обратными мутациями.

Имеющиеся данные мы считаем достаточными, чтобы отнести этот ген к серии множественной аллеломорфы  $R^{(4)}$ , называя его  $R^{pg}$  (пурпуровый с зелеными пыльниками). В этой серии он занимает доминантное положение по окраске растения ко всем остальным членам, но рецессивное — по окраске пыльников. Ген  $R^{pg}$ , мутируя, переходит только в  $R^{gg}$  (зеленый, с зелеными пыльниками) — рецессивный член аллеломорфы, порядок доминирования в которой по окраске растения будет следующий:  $R^{pg} - r^{ch} - R^{rr} - R^{rg} - R^{gg}$ . Все эти члены аллеломорфы, кроме  $R^{pg}$ , с одинаковым основанием можно считать нормальными — «дикими» членами аллеломорфы, так как они с достаточной частотой встречаются у аборигенных форм кукурузы Америки.

Частота мутаций гена  $R^{pg}$  очень высока. По предварительным подсчетам у гетерозигот до 90% растений раньше или позже приобретают полосатую окраску или становятся полностью зелеными. Благодаря высокой частоте мутаций в соме определить степень частоты мутаций во время гоногенеза у гетерозигот очень затруднительно. У «условных» же гомозигот (растений, дающих в нашем случае при беккроссе более 50% окрашенных всходов) при использовании их как материнских растений и отсутствии закономерности (скученности или секториальности) в расположении зерен на початке, дающих зеленые всходы, удастся с некоторой достоверностью судить о возможной частоте мутаций в гоногенезе. Два скрещивания, не показавшие закономерности в расположении зерен с зелеными всходами, дали величину мутаций в гаметах 3.7% и 40.9% (скрещивания с  $A-24$  и  $A-41$ ). Этим методом выявить крайний высший предел мутабельности в гаметах у гомозигот полностью не удастся.

Описанный случай интересен в следующих отношениях:

1. Доминантный ген  $R^{pg}$  представляет сравнительно редкий пример исключительно высокой мутабельности гена, протекающей со значительной частотой на всех стадиях онтогенеза.

2. Поведение подавляющего большинства известных мутабельных генов показывает, что процесс их изменений идет от мутантного рецессивного к нормальному доминантному, относительно более стабильному

гену (5). Ген  $R^{pg}$ , являясь доминантной мутацией по отношению большей части членов множественной аллели  $R$ , мутирует в  $R^{gg}$  нормальный рецессивный член аллеломорфа  $R$ . Таким образом характерным для направления изменения мутабельных генов есть возврат к более стабильным «диким» членам аллеломорфа, независимо от того, являются ли они доминантными или рецессивными.

3. Представляется интересным тот факт, что известные в настоящее время у кукурузы мутабельные гены  $P^{vv}$  и  $R^{pg}$  и недавно описанный случай превращения стабильного гена  $a_1$  в лабильный, под влиянием действия специфического гена  $Dt$  (6), отмечены в больших сериях множественных аллеломорф  $P$ ,  $R$  и  $A_1$ , что повидимому связано с большей лабильностью этих аллелей.

Лаборатория генетики  
Всесоюзного института растениеводства  
г. Пушкин.

Поступило  
17 III 1939.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> R. A. Emerson, Amer. Nat., 48 (1914). <sup>2</sup> Y. Imai, J. Coll. Agric. Tokyo Imp. Univ., 12 (1934). <sup>3</sup> G. F. Sprague, Genetics, 17 (1932). <sup>4</sup> R. A. Emerson, Mem. Cornell. Univ. Agric. Exp. St., 39 (1921). <sup>5</sup> M. Demerec, Botanical Review, 1 (1935). <sup>6</sup> M. M. Rhoades, Genetics, 23 (1938).