

П. Д. ТРЕБУШЕНКО

НАСЛЕДОВАНИЕ АНТОЦИАНОВОЙ ОКРАСКИ У ЯБЛОНИ

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 20 IV 1939)

Красная окраска кожицы и мякоти плодов яблони является ценным хозяйственным признаком, существенно повышающим качество товарной продукции. У нас в СССР на этот признак очень большое внимание обращал И. В. Мичурин, в США—Н. Е. Ганзен.

Установлено, что пигмент, окрашивающий в красный цвет плоды яблони, по своей химической природе относится к антоцианам.

Точного анализа наследования антоциановой окраски у яблони, насколько нам известно, до сих пор не произведено. Есть указания<sup>(1-5)</sup> на то, что красная окраска плодов у яблони доминирует над желтой.

Имея в виду утверждения о довольно сложной (тетра-гексаплоидной) генетической конституции яблони, мы задались целью проследить лишь только наследование антоциановой окраски, как таковой, исключая наследование ее распределения. Для этой цели наиболее подходящим объектом являются формы, несущие антоциановую окраску во всех органах растений, потому что, во-первых, это исключает из анализа факторы, которые обуславливают ее распределение. Во-вторых, это дает возможность производить анализ уже на молодых сеянцах и даже на проростках, ибо первичные корешки окрашенных растений тоже несут антоциан и имеют более или менее выраженную розовую окраску. Формами, которые несут антоциановую окраску и которые мы будем называть для удобства окрашенными, в молодом возрасте во всех органах являются: *Malus Niedzwietzkiana* Dieck., *M. purpurea* Rehd., *M. purpurea aldenhamensis* Rehd., *M. purpurea Eleyi* Rehd., *Melo japonese*, *M. purpurea Limoinei*. Все эти формы, за исключением первой и последней, были нами использованы для скрещиваний. В результате скрещиваний были получены 54 комбинации, в которых участвовали в качестве одного из родителей окрашенные растения. Кроме этого в нашем распоряжении имелись две семьи, полученные в результате самоопыления окрашенных форм.

После просмотра всего материала выяснилось: 1) что комбинации, в которых участвуют, с одной стороны, окрашенные, а с другой стороны, — неокрашенные растения, в своем потомстве дают те и другие; 2) что комбинации, где оба родителя были неокрашенные, дают исключительно неокрашенное потомство и наконец 3) что формы, несущие антоциановую окраску при самоопылении, дают в потомстве растения как с окраской, так и без окраски, причем соотношение между ними не приближается к 3 : 1.

Из этого следует: 1) что растения, несущие антоциановую окраску, являются гетерозиготными по фактору окраски потому, что они при самоопылении и при скрещивании с неокрашенными растениями в потомстве дают как окрашенные, так и не окрашенные; 2) что антоциановая окраска

обусловливается не одной парой факторов, ибо в противном случае в результате самоопыления мы получали бы либо однообразное потомство (при гомозиготности доминантных факторов), либо разнообразное в соотношении, близком к 3 : 1 (при гетерозиготности факторов); 3) что формы и сорта, не несущие антоциановой окраски, или гомозиготны по рецессивным факторам или же (имея в виду то, что признак окраски может обуславливаться несколькими факторами) гетерозиготны и гомозиготны по доминантным факторам, но определяющим окраску лишь во взаимодействии с другими факторами, которые в доминантной форме в данных растениях не встречаются. С такими предпосылками мы и приступили к факториальному анализу признака антоциановой окраски. Мы руководствовались принципом анализирующих скрещиваний. Этот принцип по нашим соображениям является наиболее эффективным при факториальном анализе пород, обладающих сложной генетической конституцией, гетерозиготностью, самостерильностью и поздним вступлением в плодоношение. Но вся трудность его заключается в подборе рецессивных форм по анализируемому признаку. Мы в качестве рецессивных форм выбрали сорта, в которых антоциановая окраска в вегетативных органах под влиянием внешних условий, способствующих ее образованию, почти не проявлялась. В число таких сортов вошел и сорт «Пепинка литовская». Сорт «Пепинка литовская» участвовал в комбинации с *Malus purpurea Eleyi* Rehd., которую мы вначале взяли для анализа. Эта комбинация имела всего лишь 52 растения, из них 14 окрашенных и 38 неокрашенных, что очень близко к соотношению 1 : 3. А такое соотношение, как известно, соответствует аналитическому скрещиванию при дигибридном расщеплении в том случае, когда по обоим факторам анализируемое растение будет гетерозиготным. Приняв это соотношение за исходное и вычислив теоретически ожидаемые абсолютные величины, мы получили для окрашенных ( $q_0$ ) 13 и для неокрашенных ( $q_1$ ) 39 против фактически полученных: окрашенных ( $p_0$ ) 14 и неокрашенных ( $p_1$ ) 38. Соотношение между последними величинами равно 1.077 : 2.923, что совсем близко к теоретически ожидаемому.

Разность между полученным и теоретически ожидаемым отношениями  $D = \pm 0.077$ ; основная ошибка (вычисленная по формуле для альтернативного варьирования)  $m = \pm 0.240 \frac{D}{m} = 0.320$ . На основании этих данных при-

ходим к заключению, что принятое нами вначале исходное положение о дигибридной природе антоциановой окраски верно. Это подтверждается и другими анализами. Таким образом мы установили, что антоциановая окраска, окрашивающая все растения яблони, обуславливается двумя доминантными факторами. Один из них служит бесцветной основой антоциановой окраски, без которого другие факторы окраски не производят. Мы этот фактор обозначаем буквой латинского алфавита  $F$  (Fundamentum), его рецессивный аллеломорф  $f$ . Второй фактор, который лишь при наличии и совместном  $F$  производит образование антоциановой окраски, но без  $F$  никакой окраски не производит, мы обозначаем буквой  $M$  (Movimentum), его аллеломорф —  $m$ . Одновременно установлено, что анализируемая форма *Malus purpurea Eleyi* Rehd. по факторам антоциановой окраски соответствует принятому нами вначале — гетерозиготному по обоим факторам — строению, т. е. соответствует строению  $FfMm$ , а сорт «Пепинка литовская» —  $ffmm$ . При дальнейших анализах выяснилось, что все окрашенные формы, принимавшие участие в наших скрещиваниях, имеют по антоциановой окраске одинаковое строение, соответствующее строению *M. purpurea Eleyi* Rehd., т. е.  $FfMm$ . Что же касается неокрашенных форм, то нами установлено, что между ними имеются: а) гомозиготные представители по рецессивам обоих факторов, со строением

*ffmm*; б) гетерозиготные по фактору *F*, со строением *Fjmm*; в) гомозиготные по фактору *F*, со строением *FFmm*.

При этом обращаем внимание на то, что в анализируемых нами неокрашенных представителях мы встречаем во всех случаях лишь один идентичный доминантный фактор, и этим фактором является фактор *F*. Все это подтверждается следующими данными:

1) то, что неокрашенные представители могут быть рецессивными по обоим факторам, со строением *ffmm*, подтверждается тем, что ряд сортов и форм (см. в таблице порядковые № 1—7) при скрещивании с окрашенными формами со строением *FjMm* дает в потомстве окрашенные и неокрашенные растения в соотношении, близком к 1 : 3;

2) то, что они могут быть гетерозиготными по одной из пар аллеломорфных факторов и иметь строение или *Fjmm* или *ffMm*, подтверждается тем, что ряд представителей при скрещивании с окрашенными формами (см. в табл. № 8—13) дает в потомстве соотношение, близкое к 3 : 5;

3) то, что они могут быть гомозиготными по одному из доминантных факторов, т. е. иметь строение либо *FFmm*, либо *ffMM*, подтверждается тем, что при скрещивании ряда форм и сортов с окрашенными получается в потомстве соотношение, близкое к 1 : 1 (см. в табл. № 14—16).

О том, что у неокрашенных представителей встречаются доминантные факторы лишь идентичные, т. е. или все они имеют только *F* или же только *M*, так, что среди них встречаются либо только представители со строением *Fjmm* и *FFmm*, либо же только со строением *ffMm* и *ffMM*, свидетельствует то, что ни в одном из 262 скрещиваний этих представителей между собой не было обнаружено в потомстве окрашенных растений, которые должны были бы быть при встрече факторов *M* с *F* в случае их параллельного распространения в неокрашенных формах и сортах. Наконец за то, что все анализируемые нами формы и сорта имеют в доминанте именно фактор *F*, говорят наши наблюдения над реакцией тканей некоторых органов яблони на повреждения калифорнийской щитовкой.

Суть реакции на повреждения щитовкой заключается в том, что в пораженных местах, в частности на плодах яблони, наблюдается, что окрашенные плоды (у сортов с окрашенными плодами) вокруг места укула щитовки усиливают антоциановую окраску. Плоды, не имеющие ни малейших признаков антоциановой окраски, реагируют в зависимости от сорта двояким образом: плоды одних сортов вокруг укула образуют также антоциановую окраску; плоды других сортов вокруг укула не имеют ни малейших признаков антоциановой окраски.

Это мы объясняем тем, что слюна щитовки имеет в своем составе вещество, способствующее образованию антоциана при наличии бесцветной основы антоциановой окраски, т. е. слюна щитовки имеет в своем составе вещество, которое производит такое же или аналогичное действие, как и фактор *M*. На основании этих наблюдений мы и пришли к выводу, что доминантный фактор антоциановой окраски, который довольно часто встречается в неокрашенных представителях, и является фактором *F*.

Выяснив генетическую природу антоциановой окраски и факториальное строение окрашенных форм, мы произвели анализ всех имеющихся в нашем распоряжении комбинаций, в которых участвовали окрашенные формы. Мы исключили те комбинации, которые имели лишь очень незначительное количество растений. Чтобы при исключении не вносить элементов субъективизма и показать действительную картину анализа, мы решили привести здесь все комбинации, в которых число растений было не менее 29 (см. таблицу).

На основании вышеизложенного мы приходим к следующим выводам:  
1) Антоциановая окраска, окрашивающая все органы растений (что осо-

№ по порядку	№ комбинации	Величины				Отношения		$\frac{D}{m}$			
		Эмпирические		Теор. ожд.		Эмпирические	Теор. ожди-даемые				
		Всего $n$	Красных $P_0$	Зеленых $P_1$	Красных $q_0$				Зеленых $q_1$		
1	110	38	7	31	9.50	28.50	0.737 : 3.263	1 : 3	0.263	0.281	0.936
2	154	465	31	134	41.25	123.75	0.751 : 3.249	1 : 3	0.249	0.185	1.844
3	305	45	10	35	11.25	33.75	0.889 : 3.111	1 : 3	0.111	0.258	0.430
4	185	52	14	38	13.00	39.00	1.077 : 2.923	1 : 3	0.077	0.240	0.321
5	153	46	14	32	11.50	34.50	1.247 : 2.783	1 : 3	0.217	0.255	0.851
6	137	49	15	34	12.25	36.75	1.224 : 2.776	1 : 3	0.224	0.247	0.507
7	122	62	19	43	15.50	46.50	1.226 : 2.774	1 : 3	0.226	0.220	1.027
8	93	48	15	33	18.00	30.00	2.500 : 5.500	3 : 5	0.500	0.559	0.894
9	135	48	16	32	18.00	30.00	2.667 : 5.333	3 : 5	0.333	0.559	0.597
10	199	83	29	54	31.12	51.88	2.795 : 5.205	3 : 5	0.205	0.425	0.482
11	302	72	27	45	27.00	45.00	3.000 : 5.000	3 : 5	0.000	0.456	0.000
12	235	29	11	18	10.88	18.12	3.034 : 4.966	3 : 5	0.034	0.719	0.047
13	147	31	12	19	11.62	19.38	3.097 : 4.903	3 : 5	0.097	0.695	0.139
14	155	74	36	38	37.00	37.00	0.973 : 1.027	1 : 1	0.027	0.116	0.233
15	66	30	15	15	15.00	15.00	1.000 : 1.000	1 : 1	0.000	0.182	0.000
16	96	43	23	20	21.50	21.50	1.039 : 0.931	1 : 1	0.039	0.152	0.454
17	76	154	97	57	86.62	67.38	10.078 : 5.922	9 : 7	1.078	0.639	1.687

бенно выражено в молодых тканях яблони), обуславливается двумя доминантными факторами  $F$  и  $M$ . Фактор  $F$ —бесцветная основа антоциановой окраски, без которого другие факторы окраски не производят. Фактор  $M$  вызывает образование антоциановой окраски совместно с фактором  $F$ .  $M$  без  $F$  антоциановой окраски не дает. 2) Проанализированные нами окрашенные формы *Malus purpurea* Rehd., *M. purpurea aldenhamensis* Rehd., *M. purpurea Eleyi* Rehd., *Melo japonese* имеют по антоциановой окраске одинаковое факториальное строение, соответствующее  $FfMm$ . 3) Формы и сорта, не имеющие антоциановой окраски, могут быть: гомозиготными по обоим рецессивным факторам, со строением  $ffmm$ ; гетерозиготными по фактору  $F$ , со строением  $Ffmm$ ; гомозиготными по фактору  $F$ , со строением  $FFmm$ . 4) Форм и сортов яблони, не имеющих антоциановой окраски, обладающих фактором  $M$ , нами не обнаружено. 5) Рекогносцировочный, факториальный анализ по антоциановой окраске у яблони на фоне полного рецессива, по данному признаку, можно допускать на количестве семян, близком к 32, т. е. удвоенном числе возможных комбинаций гамет.

Выяснение характера наследования антоциановой окраски заслуживает внимания как с практической, так и с теоретической стороны. С одной стороны, это дает возможность получить гомозиготные формы по обоим факторам, отвечающим строению  $FFMM$  (что у нас уже имеется), которые при скрещивании с любыми неокрашенными представителями будут давать в первом поколении 100% окрашенных растений. Этим намечается путь к разрешению проблемы получения сортов, плоды которых должны быть красномясые с эффектно окрашенной поверхностью. С другой стороны, факт такого простого расщепления довольно трудно совместить с гипотезой сложной тетрагексаплоидной генетической конституции яблони (6). В оправдание ее можно допустить, что факторы  $F$  и  $M$  возникли мутационно сравнительно недавно лишь на одной из 4 или 6 гомологичных хромосом, а на остальных 3 или 5 имеются лишь их рецессивные аллеломорфы, но наличие и частая встреча фактора  $F$  почти во всех видах и формах *Malus* говорит за его давность и большую распространенность. В этом случае вряд ли можно допустить, чтобы он был присущ лишь одной хромосоме при наличии 4 или 6 гомологов. Кроме этого в связи с тем, что нами не обнаружено неокрашенных форм, имеющих доминантный фактор  $M$ , возникает следующее предположение относительно возникновения окрашенных представителей:

1) либо неокрашенные представители, имеющие фактор  $M$ , в естественных условиях и в культуре не распространены вообще; тогда напрашивается вывод, что окрашенные формы появились благодаря мутациям (возникновению фактора  $M$ ); 2) либо они распространены, но не повсеместно, а занимают лишь определенный ареал в особых экологических и географических условиях, и тогда появление окрашенных представителей можно объяснить скрещиванием неокрашенных представителей, имеющих фактор  $F$ , с неокрашенными представителями, имеющими фактор  $M$  в ареале распространения последних.

Майкопская станция  
Всесоюзного института растениеводства.

Поступило  
3 V 1939.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> U. P. Hedricka. R. Wellington, N. Y. Agr. Exp. Sta. Bull., 350 (1912).  
<sup>2</sup> C. E. Auchter, Amer. Soc. Hort. Sci. Proc., 17 (1920). <sup>3</sup> R. Wellington, New York Sta. Techn. Bull., 106 (1924). <sup>4</sup> H. L. Lantz, Sta. Res. Bull., 116 (1928).  
<sup>5</sup> M. B. Crane a. W. J. C. Lawrence, Journ. Genet., 281 (1933). <sup>6</sup> C. D. Darlington a. A. A. Moffet, Primary and Secondary Chromosome Balance in Pyrus. Ebenda, 22 (1930).