

ГЕНЕТИКА

И. Н. ШАЛЫГИН

**ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МУТАЦИЙ ПО АЛЬБИНИЗМУ,
ВЫЗВАННЫХ У ЯЧМЕНЯ ДЕЙСТВИЕМ X-ЛУЧЕЙ**

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 21 VII 1939)

Характер наследования спонтанно возникающих мутаций по альбинизму у ячменей подробно изучали Нильсон-Эле (1, 2) и Гальквист (3, 4), пришедшие к выводу о наличии нескольких генов, вызывающих в гомозиготном состоянии одинаковый фенотипический эффект. С этой же точки зрения интересными оказались искусственно полученные альбиногенные мутации у ячменя, вызванные воздействием X-лучей на генеративные клетки, сухие и прорастающие семена (5-7).

Материалом для нашего исследования послужили шесть семей двурядного ячменя (*Hordeum distichum* var. *Steudeli*, K ö r n), обнаружившего в потомстве значительный процент мутаций под воздействием X-лучей. Этот материал был любезно предоставлен нам А. Н. Лутковым.

Данные по поведению в F_2 отдельных семей, гетерозиготных в отношении возникших мутаций по альбинизму, представлены в табл. 1.

Таблица 1

Условия опыта по воздействию X-лучами и количество возникших в F_2 альбиносов у *Hordeum distichum* var. *Steudeli* K ö r n

№ семьи, выщепившей альбиногенные всходы	В каком виде материал подвергался воздействию	Дозы X-лучей в r единицах	Общее количество проростков в F_2	Количество проростков	
				зеленых	альбиносов
432 (1 колос)	Прорастающие семена . . .	600	18	17	1
2643	Облучение пыльцы	500	40	37	3
2595	» »	500	33	28	5
2564	» »	1 500	22	19	3
1950 (1 колос)	Прорастающие семена . . .	800	17	16	1
2118 (1 колос)	» »	900	16	15	1

Для удобства оперирования с материалом потомство каждой семьи, в которой в F_2 выщеплялись альбиносы, было обозначено порядковым номером. Условно мы считали потомство семьи 432 как группу I, 2643—II, 2595—III, 2564—IV, 1950—V, 2118—VI.

Подсчеты зеленых и альбиноотических проростков в F_4 подтвердили ранее имевшиеся данные о моногибридном характере наследования альбинизма (табл. 2).

Таблица 2

Характер расщепления по признаку нормальных и альбиноотических всходов в F_4 гетерозиготных семей

Группы гетерозиготных семей, послуживших для цикла скрещиваний	Общее количество всходов в гетерозиготных семьях	Количество всходов		Теоретически ожидаемые числа при отношении 3 : 1	m	$\frac{D}{m}$
		зеленых	альбиноотических			
I	1441	1112	329	1080.75 : 360.25	± 15.93	1.96
II	585	454	131	438.75 : 146.25	± 10.08	1.51
III	698	536	162	523.5 : 174.5	± 11.15	1.12
IV	963	738	225	722.25 : 240.75	± 13.13	1.20
V	672	520	152	504 : 168	± 10.84	1.48
VI	156	120	36	117 : 39	± 5.26	0.57

Цикл скрещиваний включил все 15 возможных комбинаций. По каждой комбинации произведено около 500 скрещиваний. На растениях материнских и отцовских оставлялись для самоопыления по 2—3 контрольных колоса. После созревания ячменя вначале высевались только семена от самоопылившихся контрольных колосов, что дало возможность установить пары гетерозиготных в отношении альбинизма растений.

Все всходы первого поколения, включавшего более 600 растений, оказались зелеными. Во втором поколении было 88 семей гомозиготных, 172 семьи расщеплялись по моногибридной схеме в отношении 3 : 1, 75 семей расщеплялись на зеленые и альбиноотические растения в отношении 9 : 7. На основании характера расщепления в F_2 и отсутствия альбиносов в F_1 можно было сделать единственно возможное предположение о том, что гены альбинизма каждой из 6 изученных групп принадлежат к 6 различным аллеломорфным парам. Для каждой пары перекрещенных гетерозиготных растений это можно представить в следующем общем виде:

Родители $A_1a_1, A_2A_2 \times A_1A_1, A_2a_2$
 Гаметы $A_1A_2, a_1A_2; A_1A_2, A_1a_2$
 Генотипы F_1 $A_1A_1A_2A_2, A_1a_1A_2A_2,$
 $A_1A_1A_2a_2, A_1a_1A_2a_2$

Исходя из предлагаемой схемы наследования следует ожидать, что в F_2 в среднем 25% семей должны оказаться гомозиготными, 50% семей гетерозиготными с моногибридным типом расщепления и 25% семей гетерозиготными с расщеплением 9 : 7. При сравнении теоретически ожидаемых чисел (83.75 : 167.50 : 83.75) и эмпирически полученных (88 : 172 : 75) мы не обнаруживаем существенной разницы между ними.

Табл. 3 включает данные, которые характеризуют расщепление 172 гетерозиготных семей по каждой комбинации в отдельности.

Данные, характеризующие моно- и дигибридный характер расщепления гетерозиготных семей (см. табл. 2, 3 и 4), показывают, как правило, в каждой комбинации некоторый количественный недостаток альбиносов.

Таблица 3

Расщепление по признаку нормальных и альбиноотических всходов в F_2 гетерозиготных семей, несущих один ген альбинизма

Группы включенных в скрещивание гетерозиготных семей	Общее количество проростков	Количество проростков		Теоретически ожидаемые числа при отношении 3 : 1	m	$\frac{D}{m}$	Число семей
		зеленых	альбиносов				
I × II	385	299	86	288.75 : 96.25	± 8.17	1.25	10
I × III	506	390	116	379.5 : 126.5	± 9.45	1.11	14
I × IV	233	180	53	174.75 : 58.25	± 6.40	0.82	6
I × V	541	414	127	405.75 : 135.25	± 9.86	0.84	7
I × VI	727	557	170	545.25 : 181.75	± 11.41	1.03	12
II × III	271	209	62	203.25 : 67.75	± 6.91	0.83	7
II × IV	468	360	108	351 : 117	± 9.11	0.99	10
II × V	735	566	169	551.25 : 183.75	± 11.41	1.29	12
II × VI	1 117	860	257	837.75 : 279.25	± 14.07	1.59	21
III × IV	1 535	1 178	357	1 151.25 : 383.75	± 16.55	1.62	29
III × V	331	253	78	248.25 : 82.75	± 7.72	0.61	4
III × VI	209	161	48	156.75 : 52.25	± 6.08	0.70	6
IV × V	763	584	179	572.25 : 190.75	± 11.71	1.00	11
IV × VI	908	698	210	681 : 227	± 12.71	1.34	17
V × VI	216	168	50	162 : 54	± 6.19	0.65	6

Повидимому, летальный характер альбинизма в гомозиготном состоянии отчасти проявляется еще до появления всходов. Если при одинаковой всхожести гетерозиготных и гомозиготных по гену альбинизма семян незначительный недостаток в одних семьях одного типа всходов восполнился бы столь же возможным избытком этого типа в других семьях, то при одностороннем повторении недостатка альбиносов во всех семьях с увеличением количества исследуемых особей отношение $\frac{D}{m}$ не уменьшается, а имеет тенденцию к увеличению.

Комбинации I × V и III × V были очень малочисленны, что, вероятно, явилось причиной отсутствия в F_2 этих комбинаций семей с расщеплением в отношении 9 : 7. Тем не менее ясно, что ген альбинизма V группы может быть идентичным только с геном альбинизма одной из групп I или III. Представляется вполне вероятным, что не исключена возможность установления ряда новых генетических локусов, вызывающих подобное же явление альбинизма у ячменя. У некоторых более подробно изученных в этом отношении культур уже сейчас известно большое число фенотипически неотличимых мутаций, обусловленных разными генами (i *Zea Mays*, например, известно 11 генов альбинизма).

Нормальная хлорофильная окраска зависит от многих факторов генотипа, из которых каждый играет положительную роль только во взаимодействии с остальными. Если символически обозначить зависимость образования хлорофилла от генотипа, как $A_1A_1, A_2A_2, A_3A_3... AnAn$, то надо полагать, что все члены этих аллеломорф связаны друг с другом в обуславливаемой ими детерминации хлорофильной окраски. Достаточно в цепь гармонически действующих факторов включить гомозиготную пару качественно видоизмененных факторов и вся система оказывается настолько

Таблица 4

Характер расщепления по признаку нормальных и альби-
нотических всходов в F_2 гетерозиготных семей, несущих
2 гена альбинизма

Группы гетерози- готных семей, послужив- ших для цикла скрещи- ваний	Общее коли- чество всходов	Количество всходов		Теоретически ожидаемые числа при отношении 9 : 7	m	$\frac{D}{m}$	Число семей
		зеле- ных	альби- носов				
I × II	79	48	31	44.4 : 36.6	± 4.34	0.83	3
I × III	128	76	52	72 : 56	± 5.60	0.71	5
I × IV	104	60	44	58.5 : 45.5	± 5.04	0.30	3
I × VI	453	272	181	254.8 : 198.2	± 10.42	1.65	10
II × III	158	93	65	88.88 : 69.12	± 6.18	0.67	5
II × IV	174	106	68	97.88 : 76.12	± 6.44	1.26	4
II × V	80	49	31	45 : 35	± 4.36	0.92	2
II × VI	400	220	180	225 : 175	± 9.95	0.50	10
III × IV	572	341	231	321.75 : 250.25	± 11.73	1.64	13
III × VI	146	90	56	82.13 : 67.87	± 5.87	1.34	4
IV × V	388	236	152	218.25 : 169.75	± 9.62	1.84	7
IV × VI	464	264	200	261 : 203	± 10.67	0.28	7
V × VI	95	59	33	53.45 : 41.55	± 4.75	1.17	2

нарушенной, что образование нормальной хлорофильной окраски уже невозможно.

Таким образом, частота возникновения мутаций по альбинизму зависит не только от большей или меньшей степени мутабельности одного гена, но обусловлена наличием разных генов, из которых каждый, мутируя под воздействием X-лучей, дает фенотипически неотличимый от других эффект.

В подобных случаях генетический анализ помогает выявить достоверную частоту мутирования генов.

Всесоюзный институт растениеводства
г. Пушкин

Поступило
23 VII 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ H. Nilsson - Ehle, Zeitschr. ind. Abst. u. Vererb., IX (1913). ² H. Nilsson - Ehle, Hered. III (1922). ³ C. Hallquist, Hered. VI (1924). ⁴ C. Hallquist, Hered., VIII (1927). ⁵ L. Y. Stadler, Proc. sixth. Int. Cong. of Gen., I (1932). ⁶ А. Н. Лутков, Теор. основы селекции раст., 1 (1935). ⁷ А. Н. Лутков, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. II, № 7 (1937).