

И. В. МИХАЙЛОВА

**НАСЛЕДОВАНИЕ ЖЕЛТОЙ ОКРАСКИ ЛИСТЬЕВ  
У *NICOTIANA TABACUM* L.**

(Представлено академиком А. А. Сапегиным 20 VII 1938)

Преимущество желтых табаков в табаководстве общеизвестно и неоднократно отмечалось разными авторами. Пожелтение листьев табаков к моменту их ломки (уборки) избавляет табаководов от затраты большого труда на томление и сушку листьев зеленых табаков. К тому же пожелтение листьев указывает на своевременный срок ломки листьев, что также, как известно, очень важно. Таким образом мы видим, что желтая окраска табаков имеет большое экономическое значение, а поэтому изучение наследования желтой окраски представляет не только теоретический, но и определенный практический интерес.

В литературе известен ряд работ, посвященных изучению наследования желтой окраски листьев в роде *Nicotiana*. Lodewijks (7) описал две формы желтых *N. tabacum*. Обе эти формы при самоопылении давали расщепление на желтые и зеленые с избытком зеленых. По мнению этого автора его желтые табаки могут существовать только в гетерозиготном состоянии, при самоопылении одна форма расщепляется в отношении 75 : 25%, а другая 65 : 35%. В. Любименко и А. Паламарчук (1), А. Паламарчук и С. Яркин (2), Кажанус (6) и наконец Непика (5) тоже описали желтые формы *N. tabacum*. По их данным желтая окраска обуславливается двумя парами рецессивных генов.  $F_2$  расщепляются в отношении 15 : 1 с явным избытком зеленых растений. Нужно отметить, что некоторые из указанных авторов (1, 2, 6) едва ли убедительно доказывают дигибридное расщепление своих табаков. Точно так же мало убедительны объяснения и Непика и Паламарчука с Яркиным интересного явления — избытка зеленых растений. Объяснение это сводится к тому, что желтые семена прорастают хуже, чем зеленые; часты случаи гибели их в почве.

Интересно упомянуть о данных по наследованию желтой окраски у *N. rustica*, исследованному Allard'ом (3) и Bolsounov'ым (4). Allard имел дело со случаем простого моногибридного расщепления с избытком зеленых растений, который автором пренебрегался. По данным Bolsounov'a же его желтая *N. rustica* обуславливается двумя рецессивными генами и  $F_2$  расщепляется, как 15 : 0.9.

Таким образом мы видим, что из всех предыдущих работ вытекает, что мы имеем разные типы наследования желтой окраски; кроме того остается неясным вопрос о том, чем же обуславливается избыток зеленых растений. Точно так же авторы не указывают, участвует ли в определении окраски табаков плазма материнского организма.

Целью нашего исследования было: 1) выяснить, с каким типом наследования желтой окраски мы имеем дело, 2) от чего зависит избыток зеленых табаков во втором поколении, 3) играет ли определяющую роль в выработке того или иного типа окраски плазма материнского организма, 4) каков физиологический механизм осуществления данного признака. Заняться настоящим исследованием предложил нам проф. В. Л. Рыжков, который передал нам также и семена желтого сорта—Ходосевич и зеленого—Самсун, за что пользуемся случаем выразить ему нашу признательность. Расщепление мы наблюдали на проростках по несколько видоизмененному методу Неніка.

Семена высеивали в чашки Коха на хорошо смоченную фильтровальную бумагу и оставляли при комнатной температуре и на свету до тех пор, пока семечки не достигали максимальных размеров, а высота проростка равнялась 0.8—1 см. После этого чашки Коха переносились в термостат при  $t^{\circ} 32^{\circ}$ , и уже на 3-й день можно было видеть, как чистые ходосевичи, теряя зеленую окраску, становились совсем желтыми. Процесс желтения обычно заканчивался на шестые сутки. По данным Неніка появление желтой окраски у проростков желтых табаков могло быть в том случае, если участвовал комплекс внешних факторов, а именно—повышенная  $t^{\circ}$  плюс полная темнота. Мы же наблюдали, что если выращивать семена табака в термостате при  $t^{\circ} 32^{\circ}$  (но на свету), то проростки Самсуна будут всегда зелеными, а Ходосевича—золотисто-желтыми, причем этот золотисто-желтый цвет сохраняется навсегда даже после того, как чашки выставить из термостата, в то время как проростки Самсуна приобретают еще более темнозеленую окраску. На шестые сутки табаки подсчитывались, отдельно желтые и зеленые проростки.

Наше первое поколение было по плазме двух сортов в результате реципрокного скрещивания. Одни из них имели плазму Ходосевича, другие—Самсуна. Второе поколение было получено от обратного скрещивания гибридных растений  $F_1$  с Ходосевичем, причем здесь, как и в  $F_1$ , мы делали реципрокные скрещивания. Результаты расщепления второго поколения сведены в табл. 1.

Таблица 1

Суммарные данные о расщеплении  $F_2$

Схема скрещивания	Опытные числа			Теоретич. числа			Значение $\chi^2 = \sum \frac{c^2}{P}$
	Зеленые	Желтые	Отношение	Зеленые	Желтые	Отношение	
♀ Ходосевич × ♂ гибрид	17 895	5 089	3.51 : 1	17 238	5 746	3 : 1	100.151
♀ Гибрид × ♂ Ходосевич	16 310	5 611	2.99 : 1	16 440	5 480	3 : 1	4.174

Примечание. Если в первом ряду расхождение опытных и теоретических чисел существенно, то во втором ряду оно не существенно.

Из табл. 1 мы видим, что в том случае, когда как отец берется Ходосевич, а мать—гибридное растение, расхождения между полученными и теоретическими данными не существенны, ими можно пренебрегать, и при суммировании они дают близкое к классическому менделевскому расщеплению отношение 2.99 : 1.

Иное получается в расщеплении, если отцовский организм гибрид и дает 4 сорта пыльцы, а материнский—Ходосевич. При суммировании

мы имеем отношение 3.51:1—отношение, существенно отклоняющееся от теоретически возможного в сторону увеличения зеленых форм.

Анализируя результаты расщепления  $F_2$  на 44 905 растениях, мы пришли прежде всего к тому выводу, что наследование желтой окраски связано с ядерной наследственностью—желтая окраска обуславливается двумя парами рецессивных факторов. Так как в том случае, когда материнское растение было Ходосевич, избыток зеленых проростков в потомстве был значительным и расхождения между опытными и теоретическими числами существенными, то отсюда можно сделать вывод, что плазма определяющего, ведущего значения здесь не имела. Мы говорили «определяющего», так как факт интимного взаимодействия ядерных и плазматических элементов во всех случаях не подлежит сомнению. Подсчеты мы вели всегда в лабораторных условиях, поэтому становиться на путь Неніка и Паламарчука и объяснять плохой всхожестью и отмиранием желтых проростков излишек зеленых растений мы считаем неверным. В нашем эксперименте неоднократно мы были свидетелями того, что запаздывание прорастания было и с зелеными и с желтыми табаками. Процент прорастания семян Самсуна и Ходосевича, как показано в табл. 2, почти одинаков и несколько больше у гибридов, и это не может служить объяснением увеличения зеленых проростков.

Таблица 2

Прорастание семян в исходных и гибридных формах *N. tabacum*

Сорт табака, комбинации гибридов	Количество высеянных семян	Количество проросших семян	% прора- стания
Самсун . . . . .	800	676	84.5
Ходосевич . . . . .	800	638	79.75
♀ Ход. × ♂ (Ход. × Сам.) . . . . .	800	720	90
♀♂ (Ход. × Сам.) × ♂ Ход. . . . .	800	715	89.37
♀♂ Ход. × (Сам. × ♂ Ход.) . . . . .	800	708	88.5
♀♂ (Сам. × Ход.) × ♂ Ход. . . . .	800	723	90.37

Избыток зеленых проростков можно было еще объяснить и тем, что на ранней стадии зиготы желтые табаки оказываются менее жизнеспособными и отмирают. Цитологических исследований в этом направлении мы не вели, но косвенные данные—подсчет семян в коробочке (табл. 3)—показали, что причину избытка зеленых табаков нужно искать не в этом.

Таблица 3

Количество семян в коробочке исходных и их гибридных форм *N. tabacum*

Сорт табака, комбинации гибридов	Количество хорошо на- полненных семян в ко- робочке	Количество сморщен- ных семян в коробочке	Количество проросших сморщен- ных семян
Самсун . . . . .	2 223	597	332
Ходосевич . . . . .	2 241	586	340
♀ Ход. × ♂ (Ход. × Сам.) . . . . .	1 000	450	441
♀♂ (Ход. × Сам.) × ♂ Ход. . . . .	1 804	347	253
♀♂ Ход. × ♂ (Сам. × Ход.) . . . . .	2 360	194	136
♀♂ (Сам. × Ход.) × ♂ Ход. . . . .	2 680	207	180

Исходя из этого, можно сделать только один вывод, что избыток зеленых проростков обуславливается неравномерностью прорастания пыльцы. Следовательно пыльца с фактором зеленой окраски прорастает быстрее пыльцы с фактором желтой окраски. Окончательно убедиться в этом можно будет после того, как применить метод подрезания столбика пестика, что сейчас и будет делаться.

Что касается  $F_3$ , то оно было получено в результате опыления зеленых  $F_2$  Ходосевичем. Если окраска табаков обусловлена двумя менделирующими факторами, то у нас зеленые растения  $F_2$  должны были бы от опыления их пыльцой Ходосевича дать расщепление в отношении 3 : 1 одну часть и отношении 1 : 1 две части. В нашем опыте из 25 опыленных зеленых растений 15 растений дали расщепление, близкое 1 : 1, и 10 растений — 3 : 1. Вместо отношения 2 : 1 мы имеем 1.5 : 1. Погрешность в расхождении можно объяснить малым количеством опыленных растений.

• Совершенно очевидно, что исследование не должно остановиться на установлении схемы наследования данных признаков. Следующим этапом должно быть установление физиологического механизма осуществления данных признаков, установление механизма действия наследственных факторов, взаимодействие наследственной основы организма с факторами внешней среды на разных стадиях развития растения. Эта задача подведет нас ближе и к вопросам чисто практического порядка. Этот вопрос мы здесь не затронули, так как он нами выделяется в отдельную физиологическую работу, равно как и подробное цитологическое исследование желтых и зеленых форм на разных стадиях развития.

На основе же полученных факторов мы можем сформулировать такие выводы:

1. Наследование признаков желтой окраски у табаков идет по дигибриднему типу, связанному с двумя рецессивными генами.
2. Дефицит желтых проростков обуславливается неравномерным прорастанием пыльцы гибридного растения (более быстрое прорастание зеленой пыльцы).
3. Основным условием обесцвечивания проростков желтых табаков является температура, равная  $32^\circ$ .

Институт ботаники.  
Харьковский государственный университет.

Поступило  
23 VII 1938.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> В. Любименко и А. Паламарчук, Тр. по прикл. бот., № 9, 463—478 (1916). <sup>2</sup> А. И. Паламарчук и С. Я. Яркий, Сб. работ по ген. и сел. табака, вып. 110, 79—115 (1934). <sup>3</sup> Н. А. Allard, Amer. Natur., LXXX, № 626, 234—238 (1919). <sup>4</sup> J. Bolsounov, Rev. Internat. des tabacs, № 94, 129—143 (1934). <sup>5</sup> F. S. Henika, Journ. of Agr. Research., 44, № 6, 477—495 (1932). <sup>6</sup> В. Kajanus, Hereditas, № 5, 84—86 (1924). <sup>7</sup> J. A. Lodewijks, ZS. f. ind. Abst. u. Vererb., V, H. 4/5, 150—157 (1911).