

М. Л. КАРП

**ВЛИЯНИЕ ВНУТРИХРОСОМНЫХ И МЕЖХРОСОМНЫХ СВЯЗЕЙ
НА РЕЗУЛЬТАТЫ ИНЦУХТА И СКРЕЩИВАНИЯ**

(Представлено академиком УССР А. А. Сапегиным 26 X 1938)

Джонс⁽¹⁾ и Ист⁽²⁾ предложили различные гипотезы генного объяснения гетерозиса (гибридной мощности). Эти гипотезы однако не дают исчерывающего решения проблемы. Необходимы дальнейшие экспериментальные исследования. Непосредственной целью данной работы было изучение влияния характера кооперации наследственных факторов на инцухт-депрессию и гетерозис.

В работе использован наиболее удобный для генетического анализа объект—*Drosophila melanogaster*.

При помощи ряда последовательных скрещиваний получены были различные линии мух, генетически отличавшиеся между собой только по определенным хромосомам и отдельным отрезкам хромосом. Сопоставление этих линий между собой в отношении жизнеспособности, долговечности и плодовитости при одинаковых условиях содержания позволило выявить влияние отдельных хромосом и отрезков хромосом на указанные признаки. Исследовано было 86 типов мух. Просмотрено было около 125 000 мух и 500 000 яиц.

Генетический анализ полученного материала показал, что различия в жизнеспособности, плодовитости и долговечности разных типов мух генетически обусловлены были наличием в их половых клетках определенных хромосом в гомо- или гетерозиготном состоянии. Мухи, гетерозиготные по одной паре хромосом, отличались большей жизнеспособностью, плодовитостью и долговечностью, чем мухи, несущие отдельные компоненты каждой пары в гомозиготном состоянии. Гетерозиготность по двум парам хромосом оказалась еще более благоприятной, чем гетерозиготность по одной паре хромосом. Более гомозиготные мухи в большинстве случаев уступали менее гомозиготным по всем исследованным признакам.

Подтверждая таким образом правильность исходной предпосылки генетического объяснения гетерозиса, что гетерозис генетически обусловлен гетерозиготностью хромосом, данная работа в то же время представила факты, не укладывающиеся в схемы, построенные на этой основе. Мухи из берлинской и самаркандской популяции, полученные от свободного скрещивания, в отношении плодовитости и долговечности во многих случаях уступали высокогомозиготным мухам. Это можно объяснить тем, что мухи из популяции в среднем могли иметь худший набор генов и могли в среднем быть менее гетерозиготны, чем мухи из однородных линий, гетерозиготных только по определенным хромосомам. Но в некото-

рых случаях мухи, имевшие определенные отрезки хромосом, маркированные рецессивными генами, в гомозиготном состоянии были не менее, а иногда и более жизнеспособны и продуктивны, чем мухи, имевшие эти отрезки хромосом в гетерозиготном состоянии. Эти факты, как и те данные, на основе которых Ист критикует Джонса, и данные Ричи⁽³⁾, подтверждающие гипотезу Джонса, и факты Джонса и Синглтона⁽⁴⁾ и данные Мангльсдорфа, не объяснимые схемой Иста, приводят к заключению о недопустимости абсолютизации какой-нибудь одной формы взаимоотношений между аллелями отдельных генов, о наличии различных типов кооперации аллелей.

Какой бы тип ни превалировал, возможности инцухта и скрещивания в значительной степени определяются характером суммирования различий по отдельным генам. Мы имели возможность на нашем материале наблюдать последовательное накопление действия отдельных отрезков хромосомы. Такие случаи показаны в табл. 1.

Таблица 1

Плодовитость и долговечность мух, гомо- и гетерозиготных по различным участкам одной и той же хромосомы

Название линий	Плодовитость $M \pm m$	Долговечность $M \pm m$
$\frac{+ + + + + + + +}{ru\ h\ th\ st\ cu\ sr\ e\ ca}$	53.2 \pm 1.6	32.4 \pm 1.3
$\frac{ru\ +\ +\ +\ +\ +\ +\ +\ +}{ru\ h\ th\ st\ cu\ sr\ e\ ca}$	49.5 \pm 1.7	26.5 \pm 1.5
$\frac{ru\ h\ th\ st\ +\ +\ +\ +}{ru\ h\ th\ st\ cu\ sr\ e\ ca}$	29.6 \pm 1.3	25.9 \pm 1.1
$\frac{ru\ h\ th\ st\ cu\ sr\ e\ ca}{ru\ h\ th\ st\ cu\ sr\ e\ ca}$	17.8 \pm 1.2	16.8 \pm 0.8
$\frac{+ + + + + +}{dp\ b\ pr\ c\ px\ sp}$	41.0 \pm 1.6	33.2 \pm 1.9
$\frac{+ + +\ c\ px\ sp}{dp\ b\ pr\ c\ px\ sp}$	33.0 \pm 1.6	20.3 \pm 1.7
$\frac{dp\ b\ pr\ c\ px\ sp}{dp\ b\ pr\ c\ px\ sp}$	0	5.6 \pm 0.5

Но в нашем исследовании имеются случаи резкого изменения эффекта накопления, вызванного возникновением нового сочетания генов или резким изменением условий развития мух. Характерна в этом отношении полученная нами линия № 1026. Как это видно из табл. 2, добавление отрезка хромосомы, маркированного рецессивным геном *pr*, к отрезку $c\ px\ sp$ ($\frac{+ + +\ c\ px\ sp}{dp\ b\ pr\ c\ px\ sp} \rightarrow \frac{+ +\ pr\ c\ px\ sp}{dp\ b\ pr\ c\ px\ sp}$) обуславливает не дальнейшее ухудшение, а резкое повышение мощности и продуктивности мух. Добавление отрезка *dp b* к отрезку *pr c px sp* дает резкое ослабление мух, совершенно не соответствующее силе действия отрезка.

Хромосома *sc v f ca* в гомозиготном состоянии на фоне $\frac{D}{+}$ (при сравнении мух $\frac{sc\ v\ f\ cz\ +\ D}{sc\ v\ f\ ca\ +\ +} \cdot \frac{+ + D}{+ + +}$) снижает жизнеспособность мух на 52%, а на фоне $\frac{Cy}{+}$ (при сравнении $\frac{sc\ v\ f\ ca\ Cy\ +}{sc\ v\ f\ ca\ +\ +} \cdot \frac{+ Cy\ +}{+ + +}$) повышает жизнеспособность мух на 32%.

Таблица

Относительная жизнеспособность, плодовитость и долговечность мух, гомо- и гетерозиготных по различным участкам хромосомы

№ линий	Название линий	Жизнеспособность в %	Плодовитость абсолютная $M \pm m$	Плодовитость в %	Долговечность абсолютная $M \pm m$	Долговечность в %
985	$\frac{+ + + + +}{dp\ b\ pr\ c\ px\ sp}$	100	41.0 ± 1.6	100,0	33.2 ± 1.9	100
986	$\frac{+ + + + px\ sp}{dp\ b\ pr\ c\ px\ sp}$	116.4	41.8 ± 1.0	102.0	25.4 ± 1.7	77
1002	$\frac{+ + + c\ px\ sp}{dp\ b\ pr\ c\ px\ sp}$	94.6	33.0 ± 1.6	80.5	20.3 ± 1.7	60
1026	$\frac{+ + pr\ c\ px\ sp}{dp\ b\ pr\ c\ px\ sp}$	113.6	43.2 ± 1.3	105.5	29.8 ± 0.9	90
—	$\frac{dp\ b\ pr\ c\ px\ sp}{dp\ b\ pr\ c\ px\ sp}$	43.6	0	0	5.6 ± 0.5	16.9
1037	$\frac{dp\ + + + + +}{dp\ b\ pr\ c\ px\ sp}$	—	36.6 ± 1.9	89.3	—	—
1036	$\frac{dp\ b\ pr\ + + +}{dp\ b\ pr\ c\ px\ sp}$	—	35.3 ± 1.4	86.1	—	—

Наши данные показывают, что результаты инцухта и скрещивания не могут быть сведены к простой аккумуляции наследственных различий. У каждого индивидуума, у каждой отдельной высокогомозиготной линии или однородной гетерозиготной культуры имеет место то или иное отклонение от простого суммирования действия наследственных задатков. Отклонения могут быть незначительные, мало заметные, но могут быть и очень резкие. Гомозиготность по небольшому числу генов может оказаться губительной вследствие того, что несколько генов в определенном сочетании крайне неблагоприятны для организма. Высокогогомозиготная культура может отличаться высокой жизнеспособностью и продуктивностью вследствие того, что она генетически гармонично сконституирована.

Однако неправильно было бы на основании некоторых фактов сложного взаимодействия притти к выводу о всемогуществе взаимодействия. Взаимодействие изменяет эффект специфичного накопления наследственных задатков в некотором сочетании генов. В другом сочетании генов при возникновении новой мутации, а также при скрещивании результаты определенного накопления могут полностью проявиться.

В генетически разнородной популяции отклонения от простого суммирования взаимно нивелируются. Поэтому для улучшения наследственной основы популяции растений или животных решающее значение имеет насыщение популяции более благоприятными наследственными задатками.

Наши эксперименты таким образом приводят нас к следующим выводам:

1. Проявление гетерозиса обусловлено различными формами кооперации гомологичных генов, специфичностью всей наследственной конституции организма и условиями его развития.

2. Высокогогомозиготные культуры в подавляющем большинстве случаев проявляют большую или меньшую депрессию. Тем не менее возможность получения хозяйственно ценных форм в результате инцухта вполне реальна в связи с тем, что помимо возможности аккумуляции специфичных генов имеется возможность появления благоприятных

сочетаний генов. Эффективность инцухта в значительной степени обусловлена качествами исходной популяции и методами отбора материала для инцухта.

3. Инцухт—линия, сама по себе ценности не представляющая, может быть очень ценной при скрещивании, если будет подобран соответствующий ей партнер. F_1 от скрещивания двух инцухт-линий может отличаться большей мощностью и продуктивностью, чем исходная популяция, потому что исходная популяция может в среднем иметь худший набор генов и быть в среднем менее гетерозиготной, чем полученный в результате отбора и подбора гибрид инцухт-линий.

4. В связи с специфичностью генетической конституции различных инцухт-линий и обусловленностью их качеств не только действием отдельных генов, но и характером их сочетания в каждой линии, возможны различные результаты при скрещивании этих линий: сильное проявление гетерозиса, отсутствие гетерозиса, а также и отрицательный гетерозис.

5. Инцухт-линия, уступающая популяции в отношении мощности и продуктивности, может в скрещивании с популяцией улучшить ее наследственную основу путем насыщения лучшими наследственными задатками и вытеснения худших.

В связи с нашими выводами представляет большой интерес работа по инцухту кукурузы, проведенная в последние годы в США. В практику уже передано несколько десятков хорошо проверенных гибридов кукурузы, полученных от скрещивания инцухт-линий и дающих более высокие урожаи, чем исходные, открыто опыляемые сорта. Однородность растений (сахарной кукурузы) практически революционизировала механизацию и все методы сахарной промышленности и принесла небывалую до сих пор экономию. В результате тщательного отбора и подбора удалось получить гибриды, приспособленные к различным экологическим условиям и дающие из года в год хорошие результаты. Таким является гибрид *Golden cross Bantam*, приспособленный ко многим частям страны, дающий хорошие урожаи от Мэйна до Иллинойса (около 2 000 км). Замечательно, что *Golden cross Bantam*—результат скрещивания двух инцухт-линий, одна из которых, *Purdue 39*, дает больше зерна, чем открыто опыляемая разновидность *Golden Bantam*, из которой она выведена. В общем в США в 1938 г. 15 млн. акров засеяно гибридами инцухт-линий, дающими прибавку в 100 млн. бушелей кукурузы. Все это говорит о большом практическом значении работы по инцухту.

В США проделана интересная работа по изучению эффективности различных систем скрещивания инцухт-линий. Установлено, что скрещивание гибридов инцухт-линий между собой (*double cross*, *multiple cross*) обычно дает лучшие результаты, чем простое скрещивание (*single cross*). Перспективным и наиболее доступным оказалось скрещивание инцухт-линий с открыто опыляемыми сортами (*top cross*).

Опыт показал, что лучшие инцухт-линии дают лучшие результаты при любой системе скрещивания. В связи с этим мы считаем нужным обратить внимание селекционеров на целесообразность использования растений *top cross* в качестве исходного материала для инцухта. Это позволит начать инцухт с генетического анализа большого количества гамет и поможет в первом поколении инцухта более правильно отобрать растения для дальнейшей работы.

Поступило
28 X 1938.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ D. F. Jones, *Genetics*, 2 (1917). ² E. M. East, *Genetics*, 21 (1937).
³ F. D. Richey, Report of the Bureau of Plant Industry (1935). ⁴ D. F. Jones, W. R. Singleton, *Connecticut Agricult. Exp. St.*, 376 (1934).