

Ю. П. МИРЮТА

**О ТЕТРАПЛОИДНОМ ПРОИСХОЖДЕНИИ И КОНСТАНТНОМ
ГИБРИДНОМ СОСТОЯНИИ *ARACHIS HYPOGAEA* (L.)**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 15 X 1947)

При изучении потомства многочисленных скрещиваний самых различных сортов арахиса, произведенном во Всесоюзном институте масличных культур Д. П. Уменом, встретилось затруднение в объяснении наследования признаков у этого растения.

Для изучения этого вопроса нами были высеяны семена от первого поколения скрещивания чистолинейных сортов Испанский 0344 × Мамоз Виргинский. Параллельно, для сравнения, высеивались чистолинейные родительские сорта.

Скрещиваемые сорта в данном случае принадлежат к одному виду (*Arachis hypogaea*), но различаются многими признаками, например: размером бобов и семян, характером куста (стоячий и стелющийся), длиной стебля и пр. Эти два сорта по многим признакам представляют наибольшие различия среди имеющегося разнообразия сортов этого вида.

Первым подвергнутым изучению признаком по всходам второго поколения был признак альбинизма, неожиданно появившийся в расщеплении второго поколения.

Подсчет нормально зеленых и белых всходов привел к отношению между ними: 33,8:1 (из 14 197 всходов зеленых было 13 789 и белых 408).

Подобные отношения известны и у других, заведомо тетраплоидных растений (5-7). В полном согласии с предыдущими исследованиями мы объясняем его так:

$$\begin{array}{rcl}
 P & & A_1A_1a_1a_1 \times A_2A_2a_2a_2 \\
 \text{гаметы родителей} & & A_1a_1 \quad A_2a_2 \\
 F_1 & & A_1a_1A_2a_2
 \end{array}$$

гаметы первого поколения A_1A_2 , A_1a_1 , A_1a_2 , A_2a_2 , A_2a_1 , a_1a_2 .

Сочетание рецессивных факторов $a_1a_2a_1a_2$, обуславливающее развитие альбиноса, в F_2 будет встречаться один раз среди каждых 36 возможных комбинаций указанных шести типов половых клеток при их совершенно свободном сочетании. Отношение 35:1 рассматривается как модифицированное удвоением числа хромосом; элементарное отношение у диплоидов 3:1.

Изучение других признаков в данном скрещивании не дало таких четких результатов, как изучение альбинизма. Большинство этих признаков является сложными, несомненно, полимерными, у которых при промежуточном наследовании классификация чрезвычайно затруднена отсутствием резких различий. Многие признаки дают трансгрессию

за пределы родительских и напоминают результаты отдаленных географических скрещиваний, описанных для *Hordeum* ⁽¹⁾, для *Leus* ⁽²⁾, для *Pisum* ⁽³⁾ и др.

Таким образом, в результате генетического анализа арахиса по признаку альбинизма мы приходим к заключению о тетраплоидном его происхождении. Наше заключение совпадает с мнением, высказанным еще ранее Husted ⁽⁴⁾. Последний пришел к заключению о полиплоидном происхождении *Arachis hypogaea*, но на основании его цитологического изучения.

Более интересным и заслуживающим внимания в данном анализе является то, что альбиносы появились во втором гибридном поколении при полном их отсутствии у родителей в первом поколении. По нашим наблюдениям на посевах родительских форм рядом с гибридными на больших площадях и по многолетним наблюдениям Д. П. Умена, сорта Испанский 0344 и Мамоз Виргинский при обычном размножении не дают альбиносов.

Д. П. Умен на основании изучения потомства многочисленных скрещиваний утверждает, что альбиносы появляются только в комбинациях скрещивания кустистых форм со стелющимися, т. е. в результате скрещивания наиболее далеких форм. Он же указывает, что скрещивания двух кустистых сортов, так же как и скрещивания двух стелющихся сортов, в F_2 не дают альбиносов. Факт наличия закономерного появления альбиносов в F_2 свидетельствует о гибридной природе обоих родителей, участвовавших в скрещивании.

Отсутствие расщепления по данному признаку у родителей при размножении самоопыляем, а также при скрещивании определенных более близких форм указывает на наличие здесь константного гибридного состояния.

Изучение расщепления по ряду других признаков, дающих в потомстве новые формы (например по характеру ветвления, строению соцветия, окраске семян и др., где появляются и рецессивные и доминантные формы по отношению к обоим родителям), приводит нас к заключению о константном гибридном состоянии указанных сортов (чистых линий) арахиса по многим признакам.

В данном случае мы встретились с продолжительным сохранением гибридной природы, и к тому же у такого растения, как арахис, которое является, вероятно, наиболее идеальным самоопылителем среди культурных растений. Здесь у арахиса и, несомненно, у многих других самоопылителей самоопыление может быть рассмотрено как одно из средств постоянного сохранения гибридной природы, вопреки существовавшему представлению, что самоопыление всегда ведет к увеличению в популяции гомозигот и уменьшению гетерозигот.

Альбиносы и другие гомозиготные рецессивные формы и, несомненно, многие гомозиготные доминантные формы у самоопылителя арахиса появляются лишь в результате гибридизации определенных более или менее далеких форм, в то время как у многих перекрестноопылителей подобный эффект возникает лишь в результате инцухта.

Значение гибридного состояния организмов в природе и в сельскохозяйственном производстве стало известно давно в результате изучения гетерозиса. Известно широкое производственное использование явления гетерозиса у кукурузы. Однако в производстве используется лишь первое поколение, получаемое в результате искусственной гибридизации, так как в последующих поколениях степень гетерозиса уменьшается. Необходимость ежегодного получения гибридных семян для производственных площадей у многих растений усложняет возможность использования гетерозиса вследствие большой трудоемкости гибридизации. Последнее обстоятельство может быть устранено закреплением гетерозиса на ряд поколений. Если гетерозис является

результатом гибридного состояния организма, то наличие константной гетерозиготности, обеспечивающей продолжительное сохранение гибридного состояния, должно привести к закреплению гетерозиса на многие поколения.

Рассмотрев все известные нам из литературы случаи константного гибридного состояния (гетерозиготность амфидиплоидов, сбалансированные летали, случаи *Oenothera* ⁽⁹⁾, *Rhoeo discolor* ⁽⁸⁾ и пр.), мы пришли к заключению, что у *Arachis hypogaea* мы имеем дело с константной гетерозиготностью характера константного гибридного состояния амфидиплоидов, полученных соматическим удвоением числа хромосом.

Можно было бы рассматривать участвовавшие в скрещивании сорта арахиса как внутривидовые амфидиплоиды, полученные в результате соединения нередуцированных гамет. Константная гетерозиготность их могла быть обусловлена исключительно автосиндезной конъюгацией, а не аллосиндезной, как это принято объяснять.

Если представить себе, что соматическое удвоение числа хромосом у арахиса произошло в гетерозиготной форме Aa , вследствие чего возникла форма $AAaa$, то при нормальном ходе мейозиса, т. е. при образовании в мейозисе бивалентов, а не квадрилвалентов, конъюгация будет происходить не между хромосомами, содержащими факторы A и a , а между сестринскими хромосомами, несущими факторы A и A или a и a . Это единственное условие нормальной конъюгации сестринских хромосом в бивалентах и обеспечивает константную гетерозиготность, а следовательно, и константное гибридное состояние или константный гетерозис при наличии изолированного размножения.

Можно допустить, что у тетраплоида, полученного в результате соматического удвоения числа хромосом, стремление к конъюгации между сестринскими хромосомами больше, чем между гомологичными.

Так, можно представить естественное происхождение у *Arachis hypogaea* константного гибридного состояния и гетерозиса. Видимо, арахис в этом отношении не является исключением. Мы думаем, что подобный путь, но уже искусственного закрепления гетерозиса, возможен у многих других растений — главным образом самоопылятелей. У перекрестно-опыляющихся растений это сильно усложняется их перекрестным опылением. Однако у последних нарушение константного гибридного состояния следует ожидать при размножении нескольких тетраплоидов без эффективной изоляции, при которой возможно скрещивание между тетраплоидами с последующим расщеплением, подобным тому, которое описано здесь для арахиса.

Выводы

1. Генетическим анализом признака альбинизма подтверждается заключение Husted ⁽⁴⁾, основанное на цитологическом исследовании о тетраплоидном происхождении *Arachis hypogaea*.

2. Установлено константное гибридное состояние родительских форм по признаку альбинизма, нарушаемое лишь скрещиванием резко различных форм арахиса. Изучение наследования других признаков приводит к заключению о наличии константного гибридного состояния и по многим признакам этого вида.

3. Константное гибридное состояние объясняется тетраплоидностью *Arachis hypogaea*, возникшей в результате осмотического удвоения числа хромосом и образования бивалентов в мейозисе в результате конъюгации сестринских, а не гомологичных хромосом.

4. Естественное у *Arachis hypogaea* самоопыление поддерживает константное гибридное состояние.

Одесский сельскохозяйственный
институт

Поступило
14 VIII 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ Г. Д. Карпеченко, Теорет. основы селекции растений, 1, 1935. ² Е. И. Барулина и Е. А. Домбровская, Тр. прикл. бот., ген. и сел., 24, 1 (1935). ³ Л. И. Говоров, Теорет. основы селекции растений, 2, 1935. ⁴ L. Husted, Cytologia, 8, № 1 (1937). ⁵ Г. А. Левитский, Пособие по селекции, 1935. ⁶ T. Haldane, J. of Gen., 22 (1930). ⁷ F. Sansome and S. Philp, Rec. Adv. in Plant Genetics, London, 1935. ⁸ Я. Е. Эллэнгори, ДАН, 27, № 4 (1940). ⁹ Дончо Костов, Пособие по селекции, 1935.