

## III. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ГЕНЕТИКА

## ПРОБЛЕМЫ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ГЕНЕТИКИ РАСТЕНИЙ

VI. ПАРАЛЛЕЛИЗМ В НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ И ЕГО  
ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ

Т. С. Фадеева

## ВВЕДЕНИЕ

Ключевым положением сравнительной генетики является идея наличия гомологий в изменчивости и наследственности у различных групп растений и животных. В этом смысле закон Н. И. Вавилова (1927, 1935б) о гомологических рядах в наследственной изменчивости, являющийся широким общеприродным законом, служит теоретической основой сравнительной генетики. Н. И. Вавилов, располагая огромным фактическим материалом, впервые провел синтетическую работу по систематизации изменчивости растений — богатейшего полиморфизма форм в пределах видов, родов и семейств.

Развернутые широкие фронты, начиная с 1924 г., работы Всесоюзного института растениеводства по изучению растительных ресурсов всего мира обнаружили не известное до тех пор внутривидовое разнообразие культурных растений и их сородичей. Для каждого из видов было изучено большое количество образцов; сотни новых форм описаны в пределах рода *Triticum*, рода *Solanum*, в пределах семейств *Cucurbitaceae*, *Cruciferae*, *Leguminosae* и др. В этом многообразии, «граничащем с хаосом», Н. И. Вавилов вскрыл четкие закономерные ряды параллельной изменчивости: ряд изменчивости одного вида почти полностью повторялся в пределах родственных видов того же рода; более отдаленные виды рода, как правило, обнаруживали «пробсы». Параллелизм в изменчивости был показан и у более отдаленных групп растений — не только родов, но и семейств. Внутривидовая изменчивость видов предстала в виде четкой системы, на основе которой стало возможным разобраться в сложном многообразии форм рода. Таким образом, в законе гомологических рядов Н. И. Вавилова дана система изменчивости исходного материала, знание которой позволяет селекционеру, интродуктору предполагать возможность обнаружения или получения новых форм.

Идея наличия параллельной (аналогичной) изменчивости высказывалась, как об этом сообщает Н. И. Вавилов, Ш. Ноденом, Ч. Дарвином, Г. Де Фризом. Однако предшественники Вавилова, не располагая знаниями о законах наследственности, не могли поднять эту идею до уровня общеприродной закономерности. Параллельная изменчивость рассматривалась ими лишь как одно из проявлений родства форм.

Н. И. Вавилов осуществил интегрирование явления внутривидового полиморфизма и свел его в форму общего закона:

«1. Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически положены в общей системе роды и линейоны, тем полнее сходство в рядах изменчивости.

2. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство» (1935б, стр. 106).

Закон гомологических рядов сформулирован в результате изучения фенотипической и в основном морфологической изменчивости. С этим тесно связано и то, что закон этот был воспринят и употребляется в первую очередь морфологами и систематиками (Синский, 1948, 1961, 1963; Кушнов, 1960; Лазаренко, 1960).

Параллелизм в фенотипической изменчивости, несомненно, является отражением гомологий в наследственности. Н. И. Вавилов постулирует и обосновывает в законе, что гомологии в изменчивости отражают гомологии в наследственной основе (в детерминизации свойств и признаков).

#### Параллельные — гомологические и аналогичные ряды изменчивости

Известное в биологии явление параллелизма в изменчивости находит отражение в понятиях гомологической и аналогичной изменчивости. Можно считать, что гомологическая изменчивость, выражающаяся в наличии параллельных рядов изменчивости у близких видов и родов, возникает на основе генетического родства форм. Аналогичная изменчивость, обнаруживающаяся как сходство в структуре и функциях уделенных форм, базируется на конвергентной эволюции, направленной влиятельном одиотипных условий среды. И та и другая изменчивость дают сходную картину — параллелизм в развитии структуры и функций.

Каждый вид представлен огромным количеством форм, большим числом экологических разновидностей, рас, но это многообразие не хаотично. Границы изменчивости определены потенциальными генетическими возможностями каждого вида, и многообразие форм представлено закономерными вариациями признаков каждого признака и свойством, которые у близких видов дают параллельные, точнее гомологические, ряды изменчивости.

Для родственных видов можно, таким образом, представить систему изменчивости, т. е. пределы и типы генетической изменчивости, которые уже имеются или могут возникнуть. Е. Н. Синская (1964) демонстрирует параллельные ряды изменчивости в пределах семейства *Styphneae* и у видов рода *Medicago*. Е. И. Барулина (1930) описывает параллелизм в изменчивости на примере вида *Lens esculenta*, Л. И. Воробьев (1935) — у зернобобовых. А. М. Негруль (1960) характеризует параллелизм видовой и сортовой изменчивости у видов рода *Vicia*. А. С. Лазаренко (1960) устанавливает параллелизм в развитии морфологических и анатомических признаков у мхов.

Сопоставление рядов изменчивости различных видов и особенно родов позволяет обнаружить не только сходство, но и пределы изменчивости по тем или иным признакам. Введенное Н. И. Вавиловым понятие радикала — видового, родового и т. д., т. е. совокупности специфических для данного вида или рода признаков, дает возможность отличать группу тех признаков, появление которых можно ожидать

видов и родов, от признаков, по которым в ряду будут встречаться пробелы.

У видов земляник (род *Fragaria*) обнаруживается параллелизм в изменчивости признаков вегетативных и генеративных органов и наличие общих радикалов у близких видов (табл. 1). Значительный параллелизм в изменчивости имеют близкие роды подсемейства *Rosoideae* (*Fragaria*, *Duchesnea*, *Potentilla*), с более отдаленными родами наблюдается заметное расхождение по характеру изменчивости признаков цветка, плодов, листа и др. (*Rosa*, *Alchimilla* и др.).

Возникновение сходных органов со сходным рядом изменчивости у организмов, не связанных близким родством, дает основу для аналогичной изменчивости. Аналогичная изменчивость у цветковых растений четко представлена сходством жизненных форм у систематически отдаленных групп растений. Формы растений, сходные между собой по типу роста, морфологии и другим биологическим и физиологическим особенностям, встречаются у растений, принадлежащих к разным семействам и парадизам. Видоизменения стебля или листьев суккулентного типа также являются конвергентными и встречаются в семействах *Saxifragaceae*, *Cactaceae*, *Euphorbiaceae* и др. Форма роста — подушка — описана у *Saxifragaceae*, *Cariophyllaceae*, *Ericaceae* и др. В возникновении этих форм ясно видны сосредоточивания через отбор роль среды.

А. Н. Кунин (1963) иллюстрирует параллелизм приспособительных морфологических и биологических признаков у растений, относящихся к разным семействам цветковых. Экологический (адаптивный) параллелизм проявляется в высоте растений, величине и форме корнеплодов, величине семян, ритмах развития. Адаптивный параллелизм в типах развития сериалов выражается в наличии биологических особенностей, весьма сходных с особенностями растений-хозяев. Такие сорные растения в систематическом отношении далеки от своих хозяев, признаки которых они приобретает. Это доказывает роль отбора в возникновении параллельных конвергентных изменений.

А. С. Гладышев (1966) рассматривает параллельную изменчивость у мхов как результат «параллельных вариаций» и «отбора» роли среды. Эти два взаимосвязанных фактора и дают миметическое сходство видов и родов, особенно у видов с совпадающими ареалами. Экологическая параллельная изменчивость, по мнению Е. Н. Синевой (1948), дает параллельные ряды географической изменчивости. Параллелизм в экологической изменчивости выражается поэтому в сходстве по так называемым приспособительным признакам, а экологический параллелизм в крупномасштабном плане становится географическим параллелизмом.

Тесного плана параллелизм установлен в основных функциях и строении организмов. Однотипное клеточное строение растений, однотипность структуры и функционирования клетки и ее органоидов представляют собою основу для возникновения широко распространенных изменений «ксеромонолитического» характера (альбицизм, пестролистность, фасция и т. д.), которые известны у всех изученных цветковых растений. У всех фотосинтезирующих растений имеется большой параллелизм в типе пластидных пигментов, что выражается в сходном морфологическом проявлении окраски растений, в идентичности биохимических процессов синтеза хлорофилла и каротиноидов и соответственно в типе мутаций по этим признакам. Именно с этим связано наличие параллельных мутаций типа *white*, *virrescent*, *xantha*, *albina* и др. у пшеницы, ячменя, кукурузы, гороха, томатов и многих других цветковых растений. Параллельные пигментные мутации описаны также и

у одноклеточных и многоклеточных водорослей (Квитко, 1963). Ологичны мутациям высших растений.

И. Д. Романов (1960) провел анализ параллельной эволюции зародышевого мешка покрытосеменных. По приведенным им К. Шарфа, более 80% изученных видов покрытосеменных имеют нормальный тип зародышевого мешка. Характеризуя типы зародышевых мешков в различных семействах и порядках цветковых растений, Романов показывает, что развитие зародышевого мешка так называемого нормального типа можно рассматривать как основной путь эволюции женского гаметофита у цветковых. Однако у тех семейств, которые в основном имеют нормальный тип, встречаются и необычные зародышевые мешки. Такие одинаковые типы необычных зародышевых мешков конвергентно возникают у представителей разных семейств, что дает картину параллельных рядов в развитии зародышевых мешков у цветковых.

Значительный интерес представляет выявление параллельных функциональных генетических систем, детерминирующих те или иные свойства. Удивительно сходными оказываются фенотипические признаки и генетика систем автостерильности у самых различных растений — ржи, табака, клевера, гречихи, петунии, черешни и многих других растений, относящихся к различным семействам (Lewis, 1954; Райков, 1965). Самонесовместимость, описанная у нескольких тысяч видов растений, имеет, очевидно, сходный тип генетического контроля. У растений, для которых изучена генетика самонесовместимости, locus устанавливается наличие одного или нескольких локусов, генов, каждый из которых представлен серией аллелей. Для одних растений характерен гаметофитный тип контроля, для других — спорофитный. Сходный параллелизм в реакции несовместимости наблюдается не только в силу генетического контроля, но и по характеру физиологических реакций несовместимости: пыльника и пестика.

Эта генетическая система самонесовместимости, конвергентная у различных групп растений, оказалась универсальной силой, обеспечивающей в популяции оптимальную гетерозиготность гетерогенность, которые являются основой генетического гомеостаза подобных популяциях.

Несомненно, что явление аналогичной изменчивости есть основное, рассматривать, как результат того, что формы, далекие между собой по происхождению, т. е. давно разошедшиеся на эволюционном пути тем не менее сохраняют общность в важнейших биологических функциях, что и дает основу для однотипных формообразовательных процессов.

В этом смысле разделение аналогичной и гомологичной изменчивости вполне обосновано: гомологичная изменчивость является результатом проявления филогенетического родства форм и общего происхождения тех или иных свойств у видов, имевших общего предка, аналогичная же изменчивость является результатом конвергентного развития отдаленных в систематическом отношении форм. Параллелизм, возникший на основе конвергенции, обуславливает сходство в характере основных структур и функций, как, например, в типе строения зародышевого мешка, строения и функционирования пыльника зерна, в типах генетических систем контроля тех или иных признаков и т. д. Конвергентно возникает также экологическая и географическая приспособительная изменчивость.

Для гомологичной изменчивости характерны ряды, в которых явление повторения вариантов является правилом, а пробелы — исключением, тогда как для аналогичной изменчивости могут

обнаружены ряды, совпадающие лишь по некоторым свойствам и признакам и расходящиеся по большинству из них.

Вместе с тем очевидно, что основания для принципиального разграничения перечисленных типов изменчивости нет, поскольку параллелизм изменчивости есть результат однозначности многих биологических функций у растительных организмов на клеточном и организменном уровнях.

Типы параллельных рядов изменчивости Е. Н. Синская (1964) классифицирует по степени их полноты (ряды полностью совпадающие или частично), по типам признаков (качественным, количественным, радикальным), по типам радикалов и т. д. Несомненно, классификация является необходимым звеном в исследовании. Не менее важным является, с нашей точки зрения, выяснение того, насколько полно представлена изменчивость у совокупностей растений разного происхождения (в природных популяциях, сортовых, искусственно полученных), как преобразуются ряды изменчивости при проведении оценки изменчивости вида в его популяциях разного происхождения.

### Изменчивость в популяциях разного происхождения

Изучение системы изменчивости вида стало возможным с привлечением всего природного многообразия видов и родов. Сбор материала в очагах первичной культуры, проведенный для целей селекции, одновременно создал базу для исследования системы изменчивости вида: было обнаружено большое число новых форм и новых вариантов изменчивости каждого признака. При этом установлены закономерности в географическом распределении вариант изменчивости у культурных растений. В центрах происхождения — в первичных и вторичных очагах культуры обнаружено наибольшее разнообразие форм. Центры происхождения оказались не только очагами концентрации наибольшего многообразия форм, но и очагами видообразования (Вавилов, 1935 а; Жуковский, 1964). В центрах происхождения концентрируются формы с доминантными признаками (и генами), тогда как ближе к периферии появляются качественно новые варианты, которые чаще оказываются рецессивными по отношению к исходным. Так, бобовые (горох, вика) в центрах происхождения представлены формами мелкосеменными, интенсивно окрашенными антоцианом, тогда как во вторичных очагах широко распространены крупносеменные белоцветковые формы. Подобные исследования, проведенные на фенотипическом уровне, представляют значительный интерес для выяснения путей возникновения и распределения вариант изменчивости вида. Однако в настоящее время для большей эффективности исследований должны использоваться генетические, цитологические и другие методы. Это хорошо демонстрируется на примере изучения параллельной изменчивости в различных популяциях с использованием генетического метода.

Сравнительное изучение дикорастущих и культурных растений дает ценный материал для раскрытия потенциала видовой изменчивости. Природные популяции отличаются от сортовых и синтетических, полученных при гибридизации или инбридинге, по качеству и количеству вариант изменчивости. Природные популяции видов представлены теми формами, которые сохранены естественным отбором. Формы мало адаптивные в природных популяциях встречаются реже форм среднего типа или вовсе отсутствуют. Поэтому следует ожидать, что ряды изменчивости вида, составленные на основе изучения природных популяций по фенотипу, будут неполными, а для некоторых видов, как, например, для *Fragaria vesca*, и очень однообразными (Фадеева, 1966б). Сорто-

вые популяции, а также искусственно полученные при использовании генетических методов — гибридизации, инбридинга и индуцированных мутаций должны включать новые варианты изменчивости, на которых потенциально способен данный генотип.

Экспериментальные методы, раскрывая потенциальные возможности генотипа, дополняют ряды изменчивости новыми вариантами, заполняя пробелы в параллельных рядах изменчивости. Это хорошо иллюстрируется на примере изменчивости окраски, формы и величины плодов и семян, масличности семян, белкового состава семян и других признаков у ряда культурных растений (Красочкин, 1960; Купцов, 1960; Нарбут, 1966; Штуббе, 1966).

А. М. Негруль (1960) считает, что вообще виды, использованные в культуре, особенно виды старой культуры, более полиморфны, чем виды, не введенные в культуру. Так, мало полиморфен вид винограда *Ampelopsis aegirophylla*, широко распространенный в Таджикистане, но не используемый в культуре, но чрезвычайно полиморфен *Vitis vinifera ssp. salica*, который издавна здесь культивируется. Сорты *V. vinifera ssp. silvestris* этого же вида, взятые из разных географических зон, весьма родственны. В этом отношении интересен анализ распределения концентрации вариант изменчивости у декоративных растений, проведенный Н. А. Базилевской (1960). По ее данным, декоративные растения представлены в наибольшем многообразии форм в культуре, тогда как у себя на родине, в очаге происхождения вида (в природе) весьма мономорфны. У декоративных все разнообразие форм, размера, окраски цветка, плода и т. д. создано в процессе возделывания и селекции.

Описание изменчивости природных и сортовых популяций по «банке» (по фенотипу) дает представление лишь о фенотипических вариантах изменчивости, но не раскрывает потенциальных генетических возможностей популяции. Как правило, в природных и сортовых популяциях за фенотипической однородностью особей скрывается потенциальное многообразие генотипов, которое может быть обнаружено при применении инбридинга. Отбор и в природе и в культуре ведется по фенотипическому выражению признаков и свойств. При этом в природе так же как и в селекции, при отборе фенотипов соответственно элиминируют или сохраняют скрытые за ними генотипические возможности. Однако такие генетические механизмы, как гетерозиготность, эпистаз, сцепление способствуют сохранению тех генов и аллелей, которые являются непосредственно адаптивными. При этом в популяциях сохраняется как бы резервный генетический фонд, который может обнаружиться при определенных условиях. Природные популяции и сорта популяции при естественном переопылении сохраняют родственность, тогда как при инбридинге вскрывается огромный потенциал генетической изменчивости.

Изучаемый нами род *Fragaria* представлен хорошо отграниченными биологическими видами, у которых очень велик параллелизм изменчивости морфологических признаков, виды этого рода дают сильные параллельные ряды изменчивости (см. табл. 1). Природные популяции одного из видов земляник — *F. vesca* L. широко представлены в Европе рядом экологических типов (Лозина-Лозинская, 1926; Сташис, 1962; Фадеева, 1966). Вместе с тем природные популяции этого вида на Европейской части Советского Союза сравнительно мономорфны характеризуются наличием немногих вариантов изменчивости. Можно даже сказать, что адаптивный тип земляник *F. vesca* однообразен по ряду качественных признаков: типу куста, листа, соцветия, ягоды.

Параллельные ряды изменчивости признаков у разных видов *Fragaria*

Признаки	Виды и число хромосом						
	<i>F. vesca</i> , <i>n</i> =7	<i>F. viridis</i> , <i>n</i> =7	<i>F. moschata</i> , <i>n</i> =21	<i>F. virginiana</i> , <i>n</i> =28	<i>F. ananassa</i> , <i>n</i> =28	<i>F. nigrensis</i> , <i>n</i> =7	<i>Duchesnea</i> , <i>n</i> =42
Куст	розеткой . . . . .	+	+	+	+	+	+
	с длинным стеблем . . . . .	+	+	+	+	+	+
	раскидистый . . . . .	+	+	+	+	+	+
	штабмовый . . . . .	+	+	+	+	+	+
Лист	компактный . . . . .	+	+	+	+	+	+
	простратный . . . . .	+	+	+	+	+	+
	трехлисточковый . . . . .	+	+	+	+	+	+
	однолисточковый . . . . .	+	+	+	+	+	+
Листочки	пятилисточковый . . . . .	+	+	+	+	+	+
	лопастной . . . . .	+	+	+	+	+	+
	на коротких черешках . . . . .	+	+	+	+	+	+
	на длинных черешках . . . . .	+	+	+	+	+	+
Лист	спящие . . . . .	+	+	+	+	+	+
	мягкие . . . . .	+	+	+	+	+	+
	кожистые . . . . .	+	+	+	+	+	+
	зеленый . . . . .	+	+	+	+	+	+
Зубцы	темно-зеленый . . . . .	+	+	+	+	+	+
	светло-зеленый . . . . .	+	+	+	+	+	+
	сизо-зеленый . . . . .	+	+	+	+	+	+
	окрашены антоцианом . . . . .	+	+	+	+	+	+
Усы	не окрашены . . . . .	+	+	+	+	+	+
	ветвятся . . . . .	+	+	+	+	+	+
	не ветвятся . . . . .	+	+	+	+	+	+
	короткие . . . . .	+	+	+	+	+	+
Соцветие	отсутствуют . . . . .	+	+	+	+	+	+
	прямостоячее . . . . .	+	+	+	+	+	+
	попиклое . . . . .	+	+	+	+	+	+
	фасциировано . . . . .	+	+	+	+	+	+
Тип развития	яровой . . . . .	+	+	+	+	+	+
	озимый . . . . .	+	+	+	+	+	+
	ремонтантный . . . . .	+	+	+	+	+	+
Чашечка	нормальная . . . . .	+	+	+	+	+	+
	листовидная . . . . .	+	+	+	+	+	+
	длинная . . . . .	+	+	+	+	+	+
Венчик	простой . . . . .	+	+	+	+	+	+
	двойной . . . . .	+	+	+	+	+	+
Лепестки	белые . . . . .	+	+	+	+	+	+
	розовые . . . . .	+	+	+	+	+	+
	желтые . . . . .	+	+	+	+	+	+
Цветок	гермафродитный . . . . .	+	+	+	+	+	+
	однополый . . . . .	+	+	+	+	+	+
Ягода	красная . . . . .	+	+	+	+	+	+
	темно-красная . . . . .	+	+	+	+	+	+
	белая . . . . .	+	+	+	+	+	+
	красно-фиолетовая . . . . .	+	+	+	+	+	+
	круглая . . . . .	+	+	+	+	+	+
	длинная . . . . .	+	+	+	+	+	+
	попиклая . . . . .	+	+	+	+	+	+
	прямостоячая . . . . .	+	+	+	+	+	+
отделяется от чашечки . . . . .	+	+	+	+	+	+	
не отделяется от чашечки . . . . .	+	+	+	+	+	+	

Поддерживаемые в культуре формы *F. vesca* значительно разнообразнее. Наибольшая изменчивость констатируется в экспериментально полученных совокупностях растений при гибридизации и инбридинге. В коллекциях диплоидных земляник сохраняются спонтанные мутации, выделенные при инбридинге — однолисточковая земляника, белая, земляника без усов, розовоцветковая и др. На основе этих встречающихся в природе вариантов изменчивости и созданы сорта диплоидной земляники. При инбридинге диплоидной земляники *F. vesca* нами выделены формы, не обычные для данного вида: генетически чистый тип безусых земляник, земляник с короткими усам, а также земляники со штамбовым кустом и соцветием. При инбридинге земляники *F. virginidis* и *F. vesca* обнаружены параллельные мутации — и тот и другой вид дал форму с шаровидным компактным кустом, не образующую ус, с мелким листом. Инбридинг и особенно гибридизация дополняют ряды изменчивости признаков (табл. 2). Таким образом, по каждому из признаков получены новые варианты, потенциально возможные у каждого вида земляники.

Таблица

Изменчивость некоторых признаков у видов *Fragaria*, учтенная в популяциях разного происхождения

Признаки	<i>F. vesca</i> , $n=7$			<i>F. virginidis</i> , $n=7$		<i>F. moschata</i> , $n=21$		<i>F. ananassa</i> , $n=21$	
	Дикорастущая	Сорт	Экспериментальная	Дикорастущая	Экспериментальная	Дикорастущая	Сорт	Сорт	
Лист	трехлисточковый	—	+	—	—	—	—	+	
	однолисточковый	—	+	—	—	—	—	—	
	лопастной	—	—	—	—	—	—	—	
	пягелисточковый	—	—	—	—	—	—	—	
Куст	резеткой	+	+	+	+	+	+	+	
	стеблевой	—	—	—	—	—	—	—	
	раскидистый	+	—	+	+	—	—	+	
	штамбовый	—	—	+	—	—	—	—	
Усы	компактный	—	+	—	+	—	+	—	
	имеются	+	+	—	+	+	+	+	
	отсутствуют	—	—	—	—	—	—	—	
Тип развития	короткие	—	—	—	+	—	+	—	
	озимый	+	+	—	+	+	+	+	
Ягода	яровой	—	+	—	—	—	—	+	
	красная	+	+	+	—	—	—	+	
	белая	—	—	—	—	—	—	—	
Соцветие	красно-фиолетовая	+	—	+	+	—	+	—	
	пониكلое	+	+	—	+	—	+	—	
	штамбовое	—	+	—	+	—	+	—	
Листочек	фасцировано	—	+	—	+	—	+	—	
	нормальная	+	+	+	+	+	+	+	
Листочек	листовидная	—	—	—	—	—	—	—	
	листовидная	—	—	+	—	—	—	—	

Большое число вариантов изменчивости имеет гибридный вид *F. vesca* ( $2n=56$ ), значительно отличающийся по этому показателю от видов *F. virginiana* и *F. chiloensis*, которые, как считают, являются исходными для этого вида. Гибридизация близких видов чилийской и виргинской земляник дала основу для вскрытия потенциальных комбинаций признаков.

ментарных возможностей генотипов. Новые варианты изменчивости гибридного генотипа получены и сохранены в культуре в форме сортов-клонов, которых сейчас известно несколько сотен. В результате гибридизации и селекции получен широкий ряд вариантов изменчивости у видов земляник.

В отношении выяснения роли инбридинга в обнаружении потенциала изменчивости интересны исследования С. И. Нарбут (1966). Ею показано, что сорта редиса Сакса, Вировский белый и Ледяная сосулька при свободном переопылении хорошо воспроизводят отдельные признаки сорта с однозначным выражением признаков окраски цветка и корнеплода, типа листа. Но в результате инбридинга у этих сортов по каждому из признаков вскрывается потенциал изменчивости — значительное разнообразие (табл. 3). Некоторые изменения сортовых признаков иногда обнаруживаются и у сортов — популяций, но это чаще всего является также результатом инбридинга — нарушения «пыльцевого режима» при переопылении среди ограниченного числа особей сорта (Фадеева, Нарбут, 1965).

Таблица 3

Параллельные ряды изменчивости признаков у сортов редиса и их инбредных потомств (по С. И. Нарбут)

Признаки		Китайский экотип		Европейский экотип			
		Вировский белый		Сакса		Ледяная сосулька	
		Популяция	Инбридинг	Популяция	Инбридинг	Популяция	Инбридинг
Венчик	фиолетовый . . . . .	+	+	—	+	—	—
	розовый . . . . .	—	+	—	+	—	—
	белый . . . . .	—	+	—	+	+	+
	кремовый . . . . .	—	—	—	—	—	+
Корне- плод	белый . . . . .	+	+	—	+	+	+
	красный . . . . .	—	+	+	+	—	—
	фиолетовый . . . . .	—	+	—	+	—	—
	длинный . . . . .	—	—	—	—	—	—
	удлиненный . . . . .	—	+	—	—	—	—
	овальный . . . . .	—	+	—	—	—	—
	округлый . . . . .	+	+	+	—	—	—
	шаровидный . . . . .	—	+	—	—	—	—
ковчешский . . . . .	—	+	—	—	—	—	
плоскоскруглый . . . . .	—	+	—	—	—	—	

Следует обратить внимание на то, что в фенотипические варианты изменчивости, до ряды изменчивости, основаны на вскрытии гетерозиготности. По тем признакам, по которым, очевидно, имеется гомозиготность, новых вариант нет (например, форма и окраска корнеплода у сорта Ледяная сосулька). При инбридинге сортов редиса С. И. Нарбут (1966) выделены формы, не описанные ранее у рода *Raphanus* — форма «nana», линия с салатными листьями, линия «увядающая» и др. Изменчивость, выявленная в этой работе при инбридинге по ряду признаков, значительно многообразнее, чем описанная ранее Е. Н. Синской (1964) без учета форм, которые могут быть вскрыты генетическими методами.

Индукцированные и спонтанные мутации у растений также заполняют пробелы в рядах изменчивости (Лутков, 1937 и др.). Особенно интересны в этом отношении работы, выполненные в ГДР по получению мутаций у томатов, ячменя, сои (Штуббе, 1966). По этим куль-

турам получено большое количество индуцированных мутантов, полученных тем, которые выделены при гибридизации и инбридинге. При индуцировании мутаций в разных лабораториях удалось получить формы, не известные ранее для того или иного вида: штамбовые и кустяные формы гороха, своеобразный штамбовый тип фасоли, ячмень, сочетающий признаки продуктивности с устойчивостью к мучнистой росе, лигульные ячмени и др.

Так генетические методы обнаруживают потенциальные возможности генотипа и раскрывают систему наследственной изменчивости. Система вида включает не только уже имеющиеся формы вида, но все его потенциальные вариации, которые могут осуществиться у данного генома.

По каким признакам удастся получать изменения, имеется ли граница в степени изменчивости признаков, характеризующих радикалы видов и родов, и признаков, не входящих в радикал? Большое количество количественных фенотипических вариантов изменчивости обнаруживается по признакам, не входящим в радикал вида, при изменении условий выращивания (Фадеева, 1966б). Однако применение выше рассмотренных генетических методов позволяет получать новые формы с измененными радикальными признаками. Радикалы по существу должны совпадать с комплексом признаков, которые выделены систематиками для разграничения таксономических единиц. Сам по себе радикал включает целую совокупность признаков или последовательную градацию одного признака, как это вытекает из анализа, данного Е. Н. Сисской (1964) для видов люцерны. У разных видов или родов характеристика радикала может быть различной. У так называемых «безрадикальных» видов радикалом являются не качественные отличия по признакам, а разная частота встречаемости сходных признаков, как показано Е. Н. Сисской (1963) для некоторых видов *Agropyron* и *Setaria*. Такие виды, естественно, имеют полностью совпадающие ряды изменчивости, у них нет собственно видовых генетических отличий, они различаются лишь по числу генотипов и тех или иных аллелей в популяции.

У видов, имеющих «прочный» радикал, качественно специфичные признаки радикалов также вариабильны, они постоянно дают ряд изменчивости, но этот ряд характерен именно для данного вида, данного рода (тип плодиков у люцерны, тип опушения, характер чашечки ягоды у земляник и многое другое). Все это полностью укладывается в представления современной классической систематики.

Однако интересно обратить внимание на то, что при использовании экспериментальных методов удается и по радикальным признакам получать варианты, «чуждые» данному виду или роду. Так, получен сорт прох типа *Lathyrus* (Lamprecht, 1958), *Fragaria* с листом, подобным листу *Potentilla* и *Camarum*; у вида *Fragaria vesca* получена ягода, отделяющаяся от чашечки, подобная ягоде вида *F. viridis* и другим земляникам (Фадеева, 1966в); от вида *Lycopersicon pimpinellifolium* получены формы, подобные виду *L. esculentum* Mill. (Штуббе, 1968). Экспериментальные генетические методы дают возможность не только повторять признаки одного вида или рода у другого вида, но и получать формы с новыми радикалами. Такими являются все вновь полученные тетраплоиды ржи, отселектированные *Triticale*, *Agrotitica* и др. Экспериментальными методами получены формы переходного типа между видами. При применении генетических методов нарушается четко выраженная в природе дискретность — наличие морфофизиологического обособления видов. Экспериментальные методы, раскрывая тенденции видовых геномов, обнаруживают генетический потенциал измен-

чивости всех живых существ и намечают общую схему изменчивости, которая включает изменчивость настоящего и прошлого времени и потенциальную изменчивость будущего.

### Генетические основы гомологичных рядов в наследственной изменчивости

Сравнительная генетика ставит целью изучение гомологий в генотипической изменчивости и генетических механизмах, присущих видам одного филогенетического ряда, а также разных рядов. Сравнительной генетике предстоит в этой области большая работа по интегрированию уже имеющихся данных и проведению новых исследований. Основным методом в этой работе является генетический анализ, проводимый на разных уровнях организации наследственного материала: геномном, хромосомном, геном, внутригеном. Разносторонний генетический анализ специфики дискретных единиц наследственности может раскрыть генетические основы гомологий в изменчивости и наследственности.

Однако возможности генетического анализа ограничены, генетический метод приложим только к анализу гомологий у родственных форм, т. е. форм, скрещивающихся между собою, так как анализ этот ведется на основе гибридизации. Расширяются возможности анализа при совместном использовании разных методов — генетического, биохимического, онтогенетического и др., а также сравнительного метода анализа. Больше перспективы в изучении генетических основ гомологий и аналогий у растений открывает использование биохимического метода.

Изучение геномного состава видов и родов является одним из основных путей вскрытия генетических основ гомологических рядов изменчивости. Как установлено, именно общность геномов и их гомологичность лежит в основе параллельных — гомологичных рядов изменчивости. Специфика генома определяет, как правило, особенности фенотипа (набор признаков), каждое изменение генома, привнесение нового генома изменяет особенности вида и всю систему его признаков. Морфологические и анатомические особенности вида *Fragaria vesca*, отличающие его от *F. viridis* и связанные с геномом *vesca* (С), обнаруживаются у вида *F. viridis*, имеющего другой геном (В). Вид пшеницы *Triticum aestivum*, включающий по сравнению с тетраплоидными пшеницами дополнительно геном (Д), происходящий, очевидно, от одного из видов *Aegilops*, приобрел одновременно и качества, отличные от тетраплоидных видов — изменение размеров зерна, отсутствие устойчивости к грибным заболеваниям и др. (Писарев и Жилкина, 1963).

Своеобразие рядов изменчивости связано не только с качеством генома, но и с числом геномов (гомологичных или негомологичных). На этом основываются различия между представителями полиплоидного ряда: гаплоидное растение ясно отличается по фенотипу от диплоидного, а они в свою очередь от триплоидного и тетраплоидного. Полиплоиды (автоплоиды и аллоплоиды) нередко располагают более широким рядом изменчивости и своеобразным типом генетической детерминации признаков.

Автоплоиды несут умноженное число полностью гомологичных геномов и соответственно измененную дозу всех генов и дают новые варианты изменчивости, которые отсутствуют у исходных, не полиплоидных форм. Примерами этому могут служить новый тип стебля и иные размеры зерна у тетраплоидной ржи, штамбовый куст и плотный темно-зеленый глянецовый лист у тетраплоидных земляник и т. д. В этом случае ряд изменчивости значительно расширяется лишь за счет умно-

жения геномов и дозы генов, в этом случае собственно изменений не происходит. У полиплоидных форм доза гена сама по себе ступает как мутация, а обнаруживаемые у них фенотипические признаки обусловлены изменением именно дозы гена (Маслов, 1954).

У автополиплоидов, строго говоря, изменчивость связана с изменением дозы генов, а не с изменением дозы гена. Поэтому изменчивость при автополиплоидии можно рассматривать как изменчивость в реализации генотипа, т. е. как своего рода паратипическую изменчивость. Фенотипическая изменчивость (паратипическая) обусловлена внешней средой, а изменчивость при автополиплоидии — генотипической средой.

Поскольку и негомологичные в цитогенетическом смысле геномы высших растений обязательно несут гены с одинаковым фенотипическим эффектом, то у аллополиплоидов устанавливается полигенный контроль за этими признаками. Именно так обстоит дело с генетическим контролем у высших растений фаз фотосинтеза, этапов морфогенеза и т. д. Эти процессы, как правило, у полиплоидов контролируются полигенами на основе дубликатов генов в разных геномах. Поэтому у высших полиплоидных форм, как, например, у гексаплоидных пшениц, мутации выявляются реже, чем у диплоидных и тетраплоидных, а обнаруженные мутации чаще являются крупными хромосомными aberrациями (Sears, 1956; Fa-ten-kaio a. Caldecott, 1966).

Большой интерес представляют в этом отношении исследования, выполненные на гексаплоидной пшенице. Среди трехгеномного набора хромосом этих пшениц ( $n=21$ ) Е. Р. Сирс (Sears, 1952, 1956) установил группы гомеологичных, т. е. взаимозаменяемых по генетическому эффекту хромосом. На основе цитогенетических исследований анеуплоидных форм гексаплоидных пшениц ему удалось разбить хромосомный набор на семь гомеологичных групп по 3 хромосомы в каждой, что соответствует наличию у них трех геномов. Каждая хромосома одного генома из набора имеет две гомеологичные ей хромосомы в другом геноме. При скрещивании тетрасомы по какой-либо хромосоме с определенными нуллисомы наблюдается тенденция компенсации эффекта нуллисомы и тетрасомы. Это и дает основание для установления гомеологичных (взаимозаменяемых) хромосом. В пределах каждой гомеологичной группы каждая тетрасома компенсирует потерю хромосомы или частично эффект нуллисомы. В гомеологичную группу очевидно, включаются две хромосомы из геномов А и В и одна из генома D. Это дает основание предполагать, что каждая группа гомеологичных хромосом обусловлена тремя хромосомами трех родоначальных диплоидных видов. Объединение геномов исходных форм при амфидиплоидии явилось, очевидно, можно предполагать, генетической основой гомеологии между хромосомами, происходящими от близких родов со сходной совокупностью признаков и функций.

Исследования гомеологичных хромосом и экспериментальной амфидиплоидии легли в основу введенного нами понятия «гомеологичные геномы». Критерием гомеологии геномов возможно принять: 1) способность форм (видов, родов) давать при скрещивании жизнеспособные, но бесплодные гибриды и 2) способность этих гибридов давать фертильные амфидиплоиды (Фалеева, 1966а).

Гомеологичные хромосомы и геномы в целом не обладают свойством гомологичности хромосом (и геномов) в цитогенетическом смысле, т. е. не дают парной конъюгации в профазе мейоза, но имеют генетический параллелизм в детерминации свойств. Крайне интересно показать, что установление гомеологичных групп хромосом у гекса-

одной пшеницы дает основание предположить, что у близких родов родоначальников рода *Triticum*) в геномах представлены сходные группы сцепления. Поскольку хромосома одного генома частично или полностью компенсирует отсутствие хромосом из другого генома, можно думать, что эти хромосомы включают не только отдельные сходные гены, но и однотипные группы сцепления.

Таким образом, одним из существенных механизмов, обеспечивающих параллельные ряды изменчивости близких видов и родов, является гомология геномов: чем полнее гомологичность геномов, тем полнее параллельность рядов. Гомологичность хромосом и их локусов у разных видов создает основу для возникновения гомологичных вариантов изменчивости по этому признаку, поскольку в гомологичных локусах возможны сходные мутации. Это обеспечивает наиболее полное проявление гомологий в фенотипах.

Однако формы с гомеологичными геномами нередко дают «проблемы» в рядах изменчивости, так как на этом уровне организации генетического материала начинается дивергенция изменчивости у видов и родов. Вместе с тем хорошо известно, что сходные фенотипические мутации возникают в разных локусах разных хромосом одного и того же генома. Так, у кукурузы мутации генов  $\omega(\omega_1-\omega_{11})$ ,  $v(v_1-v_{20})$ ,  $ts$ ,  $ts(ts_1-ts_6)$ ,  $gl(gl_1-gl_6)$ , а у томатов —  $ms(ms_1-ms_{24})$ ,  $as(as_1-as_5)$  и многие другие являются мутациями разных локусов, но имеют сходный фенотипический эффект. Это свидетельствует уже о том, что параллельные ряды могут строиться и на неполной генетической гомологии локусов, а быть результатом более древней общности генетического материала, который обеспечивает сходство функций и структур.

С этим же связано и другое известное явление — наличие аналогичных мутаций у отдаленных групп растений. Виды или роды, не располагающие гомологичными геномами, также дают параллельные мутации или мутации, имитирующие признаки других родов. Г. Лампрехт (Lamprecht, 1957, 1958) описал у гороха (*Pisum sativum*) мутации, повторяющие признаки других видов и других родов (мутация *aphacoides* сходна с *Lathyrus*). Автор полагает, что такие аналогичные мутации возможны как результат наличия общих так называемых межвидовых генов: одна аллель этого гена находится у одного вида, вторая — у другого вида. Аналогичные мутации не поддаются собственно генетическому — гибридологическому — методу анализа. При гибридологическом методе анализа путем скрещиваний удается установить только гомологичность локусов — аллелизм генов. Там, где не удается получить плодовитые гибриды, ничего нельзя сказать о гомологии генов, о гомологии тех или иных мутаций.

Методом изучения аналогичных мутаций является поэтому выявление или экспериментальное получение и сравнительная фенотипическая оценка индуцированных мутаций. Весьма ценны в этом отношении факты получения параллельных мутаций у различных видов при использовании разных методов индуцирования мутаций. Так, по описаниям Г. Штуббе (1966), у разных видов и подвидов томатов получены параллельные мутации: *aurea* (золотисто-желтые листья) и *entire* (малорассеченная пластинка листа); у ячменя индуцированы мутантные формы с деформированными осями, напоминающие фуркатные типы ячменя, и др. Крайне интересно, что у томатов изменения листа типа *entire* получены различными авторами при различных воздействиях: облучением рентгеновыми лучами, при прививке на *Cyphomandra betaceae* (Цицин, 1954), а также при скрещивании вида *L. esculentum* сорт Грунтовый грибовский с видом *L. hirsutum* (Внучкова, 1966). Этот тип листа несколько подобен листу *Cyphomandra betaceae*; таким образом,

мутацию *entire* можно расценивать как мутацию, имитирующую весьма отдаленный род семейства *Solanaceae*.

Аналогичные мутации, встречающиеся у представителей разных семейств, классов и типов, возможно анализировать путем использования наряду с генетическими также химических, биохимических, иммунологических, эмбриологических, морфолого-анатомических и других методов. Большую роль в этом должно сыграть использование онтогенетического и сравнительного методов.

В настоящее время биохимическая генетика располагает убедительными данными о биохимических мутациях, вызывающих сходные нарушения путей синтеза тех или иных веществ. У видов, таксономически близких, эти мутации являются, по-видимому, мутациями гомологичных генов. Значительные гомологии обнаружены в результате совместных работ генетиков и биохимиков по мутациям антоциановых окрасок у растений (Lawrence a. oth., 1939; Böhme a. Schüttele, 1956; Halfan, 1956).

Рассмотрим это на примере изучения генетики антоциановых окрасок у растений, проведенном с использованием одновременно биохимического и генетического методов.

Растворимые в клеточном соке пигменты — антоцианы и антоксантинаны, присутствующие у растений в листьях, стеблях, цветках и плодах, обуславливают большое разнообразие окрасок этих органов и особенно цветка, они придают цветку красные, фиолетовые, синие, голубые и другие тона. Выявление этих пигментов и интенсивность их синтеза тесно связаны с условиями роста, но сами по себе качественные особенности пигментов, их количество и характер распределения пигментов на растении строго генетически детерминированы. Выработка антоцианов и антоксантинов контролируется в основном разными генами, но установлены также и случаи плейотропного эффекта.

У многих растений (кукуруза, пшеница, рожь, земляника, душистый горошек, горох, примула, мак и др.) описаны генетически однотипные следующие мутации:

1. Мутации основного гена или нескольких основных, действующих комплементарно и контролирующих наличие или отсутствие антоциана. Эти гены у разных растений обозначены разными символами, но характер действия их одинаков, это *a, e, r* — у *Zea mays*; *c* и *r* — у *Lathyrus odoratus*; *c* — у *Papaver* и мн. др. Рецессивное состояние по этим генам приводит к отсутствию антоциановых пигментов в тех или иных органах (табл. 4).

2. Многочисленные пигментные мутации, контролирующие разные оттенки окраски и соответственно наличие разных пигментов. Подобные гены действуют только при наличии доминантного основного гена; это гены — *pr* — у *Zea mays*; *e, sm* — у *Lathyrus odoratus*; *e* — у *Papaver rhoeas*; *r, o, d* — у *Streptocarpus*, *b* — у *Dhalia*; *r, m, s* — у *Dianthus*.

При изменении аллельного состояния по этим генам в соответствующих органах заменяется дельфинидин на цианидин, цианидин на пеларгонидин и пеонидин на пеларгонидин, мальвидин на пеонидин, мальвидин на цианидин, мальвидин на дельфинидин и т. д. (табл. 4).

3. Мутации распределения антоциана на различных частях растений. Такие мутации обнаруживаются также только при наличии доминантного основного гена. Мутации *p* — у *Lathyrus odoratus*; *p* — у *Papaver*, аллели по гену *R (R^r R^s r^r r^k)* — у *Zea mays*.

Биохимическими исследованиями показано, что в цепи биосинтеза пигментов имеется определенная последовательность процессов, преобразующих предшественника — лейкоформу — в пигмент. При разных

Гены, контролирующие образование антоциановых окрасок у растений

Растение	Доминантные			Рецессивные		
	Ген	Пигмент	Окраска	Ген	Пигмент	Окраска
<i>Fragaria</i> (ягода)	<i>R</i>	Пеонидин и др.	Красная: темно-красная, светло-красная	<i>r</i>	Нет	Белая
<i>Primula</i> (цветок)	<i>K</i>	Мальвидин	Фуксиновая	<i>k</i>	Неларгонидин	Красная
	<i>B</i>	pH ниже	Ярко-красная	<i>b</i>	pH выше, дает ко-пигмент	Лиловая
<i>Streptocarpus</i> (цветок)	<i>R</i>	" "	Красная	<i>r</i>	То же	Голубая
				<i>b r</i>	Нет	Белая
	<i>A</i>	Мальвидин и др.	Синяя	<i>a</i>	Нет	Белая (бледно-желтая)
	<i>R</i>	Производные цианидина, пеонидина и др.	Розовая	<i>r</i>	Производные неларгонидина	Оранжево-розовая
	<i>O</i>	Производные мальвидина	Розово-лиловая	<i>o</i>	Производные цианидина, пеонидина	Розовая или красная
<i>Solanum phureja</i> (цветок)	<i>D</i>	Дигликозиды: пеларгонидина цианидина мальвидина	Ярко-розовая Красная Синяя	<i>d</i>	Моногликозиды: пеларгонидина цианидина мальвидина	Оранжево-розовая Роз вая Розово-лиловая
	<i>P</i>	Цианидин, дельфинидин и его производные	Пурпурная	<i>p</i>	Цианидин и его производные	Разные тона красных
	<i>Ac</i>	Дигликозиды		<i>ac</i>	Моногликозиды	
<i>Lathyrus odoratus</i> (цветок)	<i>C, R</i>	Пеларгонидин, цианидин, дельфинидин	Пурпурная и др.	<i>c, r</i>	Нет	Белая
	<i>Sm</i>	Мальвидин	Пурпурная	<i>sm</i>	Пеонидин	Красная
	<i>E</i>	Пеонидин		<i>e</i>	Пеларгонидин	Абрикосовая
	<i>D</i>	pH клеточного сока 5,34	Более красные тона	<i>d</i>	pH = 5,93	Синие тона
	<i>P</i>	Нет антоциана по краям венчика	У венчика светлый край	<i>p</i>	Пигмент по всему венчику	Равномерная
<i>Antirrhinum majus</i> (цветок)	<i>M</i> ( <i>Eos</i> )	Цианидин	Пурпурная	<i>m</i> ( <i>eos</i> )	Пеларгонидин	Эозин-красная

Растение	Доминантные		Рецессивные			
	Ген	пигмент	Окраска	Ген	Пигмент	Окраска
<i>Callistephus chinensis</i> (цветок)	R	Дельфинидин	Голубая	r <sup>1</sup>	Пеларгонин	Пурпурная
	Ir <sup>1</sup>	Цианид дельфинидина	Интенсивно-пурпурная	cr	Целаргонидин	Красная
	R	Дельфинидин	Голубая	r	Целаргонидин	Красная
	Ir	Дельфинидин и цианид дельфинидина	Интенсивно-красная	ir	Целаргонидин	Красная
<i>Verbena</i> (цветок)	M	Дигликозиды	Придает голубизну	m	Монотрикозиды	Розовые оттенки
		Дигликозиды: дельфинидина пеларгонидина	Пурпурная Ярко-фуксиевая		Монотрикозиды: дельфинидина пеларгонидина	Коричневатая Алая
<i>Dianthus caryophyllus</i> (цветок)	A	Цианидин и пеларгонидин	Пурпурная и др.	a	Нет	Белая (желтая)
	R	Цианидин	"	r	Пеларгонидин	Розовая
	M	Дигликозид	"	m	Монотрикозид	Розовая, темно-красная и др.
	S	Интенсификатор красной окраски	Красная и др.	s	Усиливает синий тон	Светло-лиловая и др.
<i>Zea mays</i> (алейрон)	A, C	Цианидин или пеларгонидин	Пурпурная или красная	a	Без автоциана	Белая или желтая
	R	"	"	c	"	"
	Pr	Цианидин	Пурпурная	pr	Пеларгонидин	Красная
	R <sup>r</sup>	Автоциан в алейропе и на всем растении	Пурпурная или красная	R <sup>s</sup> r <sup>r</sup> r <sup>g</sup> r <sup>h</sup>	Автоциан локализован в разных частях растения	Пурпурная или красная
<i>Poinsettia</i> (прицветники)	Wh	Хризантемин Антирримин	Красная и розовая	wh	Без автоциана	Не окрашены
	C	Цианидин или пеларгонидин	Бордо и др.	c	Почти без автоциана	Не окрашены
<i>Papaver rhoeas</i> (цветок)	B	То же	Бордо и др., пятно лепестка окрашено	b	Пятно без автоциана	Пятно лепестка не окрашено
	E	Цианидин	Бордо, розово-лиловая, пятно черное	e	Пеларгонидин	Карминовая, сиреневая, пятно коричневое
	P	pH клеточного сока ниже	Более розовая	p	pH выше	Сиреневая

Примечание. При составлении таблицы 4 использованы данные: E. H. Col, 1955; M. B. Crane a. W. Y. C. Lawrence, 1956; Y. S. Haldane, 1956; Y. B. Harboro, 1960; W. J. Lawrence a. oth., 1930; R. Scott-Moncrieff, 1936; N. Stewart a. T. Arisumi, 1969.

генотипах этот синтез идет разными путями и достигает разных фаз. Направление синтеза может быть следующим:



Характер антоциановых окрасок, тип пигмента зависит: 1) от числа оксигрупп в хроматиновой части молекулы и фенильном радикале; 2) от числа и расположения метильных групп; 3) степени гликозидирования; 4) от рН клеточного сока; 5) образования ко-пигментов; 6) образования комплексов с металлами (Fe, Mo, Ni, Cu). При этом увеличение числа гидроксильных групп, образование ко-пигментов, наличие дигликозидов вместо моногликозидов усиливают интенсивность синей окраски. Введение метильных групп усиливает покраснение.

Однотипные параллельные мутации, изменяющие этот синтез и соответственно окраску, описаны у различных растений, отдаленных в систематическом отношении.

Каждое отдельное изменение в строении молекулы чаще наследуется моногенно, соответственно также моногенно наследуется и данный тип окраски (морфологический признак). Наиболее окисленное состояние, в соответствии с химическими особенностями вещества, постоянно доминирует над менее окисленным: цианидин над пеларгонидином, а дельфинидин над цианидином. Моногенно наследуются и различия в рН клеточного сока у разных растений, изменяющие фенотипическое выражение антоциановых окрасок, связанных с цианидином и др.

Общность в типе биосинтеза антоцианов у различных растений определяет соответственно и наличие мутаций сходного типа.

Таким образом, совместное использование генетических и биохимических методов позволяет обнаружить у представителей далеких родов и семейств наличие аналогичных генов, т. е. генот, контролирующих одни и те же этапы в процессах биосинтеза у отдаленных форм. Образование одних и тех же белков — ферментов, участвующих в синтезе пигментов, должно быть результатом однотипной детерминации — наличия одинаковых структурных генов, если принять, что код наследственной информации универсален. Поэтому мак и гвоздика, редис и душистый горошек, кукуруза и горох располагают аналогичными структурными генами, детерминирующими сходные последовательные фазы синтеза пигментов и допускающие однотипные мутации по этому признаку. Поэтому предположение о наличии аналогичных генов, в данном случае — идентичных структурных генов, является наиболее вероятной гипотезой, допускающей возникновение аналогичных мутаций у генетически отдаленных форм.

Важную роль в выявлении гомологичных изменений имеет плазматип растения. Каждый вид обладает не только своеобразным геномным составом, но и специфичной цитоплазмой, а генотипы реализуются лишь при наличии определенной цитоплазменной среды. Это ясно вытекает из результатов реципрокных скрещиваний отдаленных форм (Фридков, 1940; Caspari, 1948; Michaelis, 1955; Хагеман, 1962).

Подобное явление наблюдается при гибридизации видов *Fragaria vesicularis* и *F. moschata*, гибриды получены только в случае, когда первый вид используется как материнский, в реципрокной комбинации, т. е. в цитоплазме *F. moschata* такие гибриды не были получены. Своеобразие рядов изменчивости этих двух видов, вероятно, зависит в зна-

чительной степени также и от их цитоплазмы. Г. Лампрехт (Lamprecht, 1957) продемонстрировал неспособность формирования признаков фасоли одного вида в цитоплазме другого вида. Н. Н. Соколов (1959) описал у межвидовых гибридов дрозофилы элиминацию хромосом вида *Dr. littoralis* в цитоплазме вида *Dr. virilis*. Такое несовмещение хромосом и цитоплазмы, той или иной аллели и цитоплазмы приводит к неспособности повторения признаков одного вида в ряду изменчивости другого вида.

Для цитоплазматических мутаций также известен фенотипический параллелизм и параллелизм в типах наследования. Среди таких мутаций у высших растений подробно изучены пластидные. Они, как правило, выражаются в пестролистности разного типа. Пестролистность зависит или от типа цитоплазмы — цитоплазматические мутации (описаны для *Humulus*, *Plantago* и других растений) или от изменения непосредственно пластид — пластидные мутации (описаны у *Pelargonium*, *Secale*, *Zea* и др.). Характер фенотипического проявления и наследования этих двух типов несколько различен: первые наследуются только через яйцеклетку, вторые — частично и через пыльцу (Coggens, 1937; Karpert, 1953; Burgeff и Filippi, 1957). У различных растений наблюдается большой параллелизм в проявлении и наследовании пестролистности.

Видно очевидно, что возникают и сохраняются и многие другие различия между плазматическими, которые, однако, еще не изучены, и это в первую очередь связано с тем, что еще нет надежных методов анализа цитоплазматической наследственности.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Параллелизм в фенотипической изменчивости является результатом проявления гомологий в наследственном субстрате, способном давать сходный ряд изменений. Поскольку характер изменчивости определяется в первую очередь наследственностью — генотипом, а среда выступает главным образом как причина, возбуждающая и дифференцирующая ее, то вопрос о гомологических рядах — это вопрос о гомологии в наследственных возможностях организмов. Закон гомологических рядов, таким образом, — это закон о качестве изменчивости, которая уже имеется или может возникнуть у того или иного вида, рода и т. д. в разных условиях среды. Подобный подход к изучению изменчивости отражает лишь одну из сторон проблемы, не касаясь причин возникновения изменений, он фиксирует внимание на качестве возникающих изменений и является совершенно необходимым этапом в изучении изменчивости. Подобный подход способствует целенаправленному исследованию и других проблем изменчивости. В законе гомологических рядов находят свое обоснование предсказания изменений, которые могут быть получены у тех или иных видов. На этом основывается перспективность огромной и очень важной проблемы искусственного получения наследственной изменчивости. Еще большую значимость приобретает закон гомологий, когда будет осуществлена работа по углубленному изучению гомологий в наследственной основе, по разработке системы потенциальных генотипов вида, рода и т. д.

Закон гомологических рядов, отражая глубокий параллелизм в материальном субстрате наследственности, раскрывает перед исследователем направление исследования генетических элементарных процессов, лежащих в основе дивергенции форм. Ценность этих работ для развития исследований в биологии, генетике, практической селекции и интродукционной работе исключительно велика.

Закон о системе изменчивости, так же как теория центров происхождения возделываемых растений, базирующаяся на изучении географического распределения форм различных культурных растений, является основой теории селекции и интродукции. Знание системы изменчивости вида обеспечивает правильность поиска — выбора и создания исходного материала. Закон гомологических рядов очерчивает селекционные возможности культуры, а следовательно, и направление селекционной работы. При выборе исходных форм селекционер, руководствуясь гомологией генетических систем, может направить свои поиски в определенные районы Земли, а главное — использовать генетические методы получения изменений.

Генетические методы (скрещивание, инбридинг, полиплоидия, мутагенез и др.) раскрывают потенции видового и родового радикала и обнаруживают поразительный параллелизм в структуре и функциях отдельных видов, родов, семейств, классов.

Сопоставление рядов гомологичной и аналогичной изменчивости дает основание рассматривать параллельное и конвергентное развитие как общую закономерность развития живого. Параллельное развитие всех основных генетических механизмов у растений и животных — деление клетки, механизмы митоза и мейоза, механизмы репродукции и деления хромосом, оплодотворение и т. д. — свидетельство того, что причинами параллелизма является общность «первичного субстрата», который программировал характер биосинтеза, характер наследственного субстрата (Лобашев, 1963). Это и привело к тому, что в настоящее время наблюдаются как гомологичные ряды наследственной изменчивости близких видов, так и аналогичные конвергентные ряды в эволюции классов, типов животных и растений.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Багдасарская Н. А. 1960. В сб.: Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М.—Л., Изд. АН СССР: 52—58.
- Барулидзе Е. И. 1930. Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Л., Прил. 40.
- Вавилов Н. И. 1927. Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Л., 17, 3: 411—428.
- Вавилов Н. И. 1935а. В сб.: Теоретические основы селекции растений. М.—Л., Изд. совх. и колх. лит.-ры, 1: 17—74.
- Вавилов Н. И. 1935б. В сб.: Теоретические основы селекции растений. М.—Л., Изд. совх. и колх. лит.-ры, 1: 75—164.
- Байер Р. и Г. Митчелл. 1958. Генетика и обмен веществ. М., ИЛ.
- Блудкова В. А. 1966. «Генетика», 11: 42—57.
- Говоров Л. И. 1935. В сб.: Теоретические основы селекции растений. М.—Л., Изд. совх. и колх. лит.-ры, 2: 445—490.
- Жуковский П. М. 1964. Культурные растения и их сородичи. Л., изд. «Колос».
- Княтко К. В. 1953. О влиянии ультрафиолетового излучения на наследственную изменчивость клореллы. Автореф. канд. дисс. Изд. ЛГУ.
- Красочкин В. Т. 1960. В сб.: Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М.—Л., Изд. АН СССР: 112—118.
- Куликов А. И. 1960. В сб.: Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М.—Л., Изд. АН СССР: 119—121.
- Лазаренко А. С. 1960. В сб.: Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М.—Л., Изд. АН СССР: 137—147.
- Лобашев М. Е. 1963. Генетика. Изд. ЛГУ: 284—285.
- Лозина-Лозинская А. С. 1926. Обзор видов рода *Fragaria* L. Изв. Гл. бот. сада. Л., 25, 1: 47—86.
- Лутков А. Н. 1937. Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Л., 2, 7: 197—202.
- Нарбут С. И. 1966. «Генетика», 5: 89—130.
- Нергуль А. М. 1960. В сб.: Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М.—Л., Изд. АН СССР: 179—186.
- Плещарев В. Е. и М. Д. Жилкина. 1963. «Селекция и семеноводство», 4: 32—57.
- Розанова М. А. 1937. «Ягодное дело и ягодоводство». М.—Л., Изд. колх. и совх. лит.-ры: 122—132.

- Романов И. Д. 1960. В сб.: Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М.—Л., Изд. АН СССР: 217—223.
- Рыжков В. Л. 1940. «Усп. соврем. биол.», 13, 2: 371—373.
- Синская Е. Н. 1948. Динамика вида. Л., Сельхозгиз: 51—134.
- Синская Е. Н. 1961. В сб.: Проблема популяций у высших растений. ВИР, Л., 1: 1—63.
- Синская Е. Н. 1963. Проблема популяций у высших растений. Л., Сельхозиздат, 2: 89—104.
- Синская Е. Н. 1964. Бюлл. Московск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 69 (6): 120—129.
- Соколов Н. Н. 1959. Взаимодействие ядра и цитоплазмы при отдаленной гибридизации животных. М., Изд. АН СССР.
- Суриков И. М. 1965. «Генетика», 2: 158—165.
- Фадеева Т. С. 1964. В сб.: Исследования по генетике. Изд. ЛГУ, 2: 111—120.
- Фадеева Т. С. 1966а. «Генетика», 1: 12—28.
- Фадеева Т. С. 1966б. Вестник ЛГУ, 21, 4: 126—135.
- Фадеева Т. С. 1966в. «Генетика», 2: 36—45.
- Фадеева Т. С. и С. И. Нарбут. 1965. Вестник ЛГУ, 15, 3: 128—137.
- Хатеман Р. 1962. Плазматическая наследственность М., ИЛ.
- Цинци Н. В. 1954. Отдаленная гибридизация растений. М., Сельхозгиз.
- Штуббе Г. 1966. «Генетика», 11: 9—30.
- Вёббе Н. а. H. Schütte. 1956. Biol. Zbl., 75: 597—611.
- Витте Н. а. H. Filippi. 1957. Biol. Zbl., 76: 637—680.
- Caspari F. 1948. Adv. in Genet., 11: 2—66.
- Coe F. H. 1955. «Genetics», 40, 5: 568—569.
- Correns C. 1937. Handb. d. Vererbungswissenschaft, 2: 1—159.
- Crane M. B. а. W. J. C. Lawrence. 1956. The Genetics of Garden Plants. L.
- Баленко а. R. Caldecott. 1966. «Genetics», 54, 3: 845—858.
- Baldane Y. S. 1956. The Biochemistry of Genetics. L.—N. Y.: 53—62.
- Harborn Y. B. 1960. Biochem. J., 74, 2: 262—269.
- Kappert H. 1953. Die vererbungswissenschaftliche Grundlagen der Züchtung. Berlin-Hamburg, 281—301.
- Lamprecht H. 1957. Agric. Hort. Genet., XV, 3-4: 194—206.
- Lamprecht H. 1958. Agric. Hort. Genet., XVI, 3-4: 145—195.
- Lawrence W. J., C. R. Scott-Moncrieff а. V. C. Sturgess. 1939. J. Genet., 38: 299—306.
- Lewis D. 1954. Adv. Genet., 6: 235—274.
- MacKey J. 1954. «Hereditas», 40: 65—180.
- Michaelis P. 1955. Handb. d. Pflanzenzüchtung, 2. Aufl., 1: 140—175.
- Scott-Moncrieff R. Y. 1936. «Genetics», 32: 117—170.
- Sears E. R. 1952. «Genetics», 37: 624.
- Sears E. R. 1956. Handb. d. Pflanzenzüchtung, 2. Aufl., 2: 164—184.
- Staudt G. 1962. Canad. J. Bot., 40, 6: 869—886.
- Stewart R. N. а. T. Arisumi. 1966. J. Hered., 57, 6: 217—220.

## ГЕТЕРОПИКНОЗ, ОБУСЛОВЛЕННЫЙ ДОПОЛНИТЕЛЬНЫМИ (В) ХРОМОСОМАМИ У СИМУЛИД (ОТР. DIPTERA) И ГЕНОМНЫЙ ГОМЕОСТАЗ

Е. С. Щербаков

Симулиды вида *Odagmia ornata* Mg. имеют дополнительные (В) хромосомы от 1 до 8 в диплоидном наборе:  $2n=6A+(0-8)B$  (Чубарева и Щербаков, 1963; Щербаков, 1966а). В-хромосомы у данного вида симулид отличаются соматической стабильностью и число их изменяется лишь от особи к особи, составляя в среднем 0,85 на одно животное. Динамика В-хромосом в карิโอфонде вида *O. ornata* обуславливается различными адаптивными ценностями карิโอтипов с четным и нечетным наборами В-хромосом. Индивидуумы, имеющие четное число В-хромосом, чаще встречаются в природной популяции, чем индивидуумы, характеризующиеся карิโอטיפами с нечетным числом В-хромо-