

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ЧАСТНОЙ ГЕНЕТИКЕ РЖИ

В. С. Федоров, В. Г. Смирнов, С. П. Соснихина

Исследования по частной генетике культурных растений и родственных им дикорастущих видов академик Н. И. Вавилов считал одной из важнейших теоретических основ селекции (Вавилов, 1935). Основными задачами исследований по частной генетике можно считать: вскрытие наследственного потенциала вида или нескольких видов рода, установление особенностей спонтанного и индуцированного мутационного процесса у данного вида с генетическим и цитогенетическим анализом мутаций, изучение естественной и индуцированной полиплоидии и гетероплоидии у данного вида или рода, особенно вопросов генного баланса у полиплоидов и специфичности действия генов на диплоидном и полиплоидном уровнях. Частная генетика является основой разработки проблем сравнительной генетики видов, родов и семейств, базой для развития теоретических исследований в плане закона гомологических рядов акад. Вавилова.

В настоящей статье представлен обзор литературных данных по частной генетике ржи и результаты генетических исследований этого объекта, проведенных на кафедре генетики Ленинградского университета.

Краткий обзор литературы по генетике ржи

Генетика ржи изучена еще чрезвычайно слабо, несмотря на то, что уже более 60 лет назад Чермак опубликовал результаты детальных работ по анализу характера наследования ряда признаков ржи (Tschermak, 1906). Весьма немногочисленные данные по генетике ржи имеются в монографиях Фрувирта (Fruwirth, 1923) и Матсууры (Matsuyra, 1933). Монография Антроповых (1929) по ржи содержит уникальное описание огромного разнообразия форм ржи, как найденных в природных и сортовых популяциях, так и выделенных в инцухте, однако данных по генетике ржи в ней практически нет. Наиболее обширную сводку по генетике и цитогенетике ржи составил Джейн (Jain, 1960).

Рожь обладает определенными достоинствами, благоприятствующими проведению цитологических и цитогенетических исследований. Она имеет небольшое число крупных хромосом ($n=7$), и это в значительной мере обусловило успехи в изучении ее кариотипа и некоторых цитогенетических особенностей. Осуществлена детальная характеристика кариотипа ржи в митозе (Левитский, 1931; Шмаргонь, 1938а, б, 1939; Оипута, 1953), составлены хромомерные карты бивалентов на пахитенной стадии профазы мейоза (Lima-de-Faria, 1952), осуществляются детальные исследования по анализу генетического контроля поведения хромосом в мейозе (Darlington, 1933; Lamm, 1936; Prakken a. Müntzing, 1942; Müntzing, 1943; Müntzing a. Akdik, 1948; Rees, 1955а, б, 1961; Rees a. Thompson, 1956; Sun a. Rees, 1964; Sybenga, 1965, 1968). Хорошей основой для развертывания генетических исследований является и богатейший спектр изменчивости ржи, выявляемый как при исследовании фенотипической гетерогенности природных и сортовых популяций, так и при детальном анализе генотипического состава этих популяций методом инбридинга (Вавилов, 1917, 1926; Brewbaker, 1926; Антроповы, 1929, 1935; Краснюк, 1936а, б; Иванов, 1960; 1961; Sybenga a. Prakken, 1962).

Вместе с тем именно специфические генетические особенности

ржи обуславливают, по-видимому, и основные трудности при осуществлении генетического анализа у этого вида. Эти особенности связаны в первую очередь с биологией размножения ржи — с наличием облигатного перекрестного ветроопыления и генетической системы самонесовместимости, обеспечивающей этот способ размножения. Изучению генетики самонесовместимости посвящено большинство генетических исследований на ржи. Эти исследования были начаты еще в конце XIX века (Rimpau, 1877; Ulrich, 1902; Heribert-Nilsson, 1916), но лишь детальные и тщательные эксперименты Лундквиста (Lundqvist, 1956, 1958, 1960, 1962, 1964, 1968) привели к достаточно четкому установлению у ржи двух генетических локусов (S и Z) с сериями множественных аллелей, контролирующих реакцию самонесовместимости. Наличие генетической системы самонесовместимости служит основным препятствием для использования в генетических исследованиях ржи метода анализа генотипа отдельных растений по их потомству путем закладки линий. Вместе с тем препятствие это не абсолютно, поскольку в многочисленных работах по гибридизму у ржи (Rimpau, 1877; Rümker, 1913; Heribert-Nilsson, 1916, 1953; Brewbaker, 1926; Агеев, 1929; Антропов, 1930; Peterson, 1934; Красюк, 1935, 1936а, б; Прянишникова, 1934; Иванов, 1939; Lundqvist, 1947, 1956, 1958; Суриков, 1956, 1957, 1969а, б; Sybenga, 1958; Müntzing, 1963, и др.) установлена возможность выделения самосовместимых (автофертильных) форм практически из любой популяции ржи. В популяциях такие формы встречаются с разной частотой, и их возникновение связывают с мутациями (S' или Z') по любому из локусов несовместимости, нарушающими функционирование этой генетической системы (Lundqvist, 1960).

Одним из первых генетически исследованных признаков ржи была окраски зерновки. В 1893 г. Джилтай (Giltay, цит. по Jain, 1960) впервые описал ксеиний тип наследования серо-зеленой окраски зерновки у ржи. Рюмкер (Rümker, 1911, 1912) установил, что зеленая или желтая окраска зерновки контролируется соответственно доминантной и рецессивной аллелями одного гена. К такому же выводу относительно наследования голубоватой окраски алейронового слоя эндосперма зерновки пришли и Штегляйх и Пипер (Stegleich a. Piper, 1922). Дюмон (Dumon, 1938) сделал вывод о дигенной детерминации окраски зерновки при изучении выделенной им коричневозерной формы. Согласно его результатам, генотип зародышей коричневых зерновок — $AAbb$, желтых — $aaBB$ и зеленых — $AABB$. Штегляйх и Пипер (Stegleich a. Piper, 1922) установили доминирование черной окраски плодовой оболочки зерновки (перикарпа) над белой и независимое наследование этой окраски от голубовато-зеленой окраски алейрона.

Относительно характера наследования размера зерновки данные разных авторов неоднородны. Чермак (Tschermak, 1906) и Оссеит (Osseit, 1930) установили доминирование крупнозерности над мелкозерностью. Николайсен (Nicolaisen, 1932) сделал вывод о наследовании величины зерновки по типу ксеин, тогда как Фриммел (Frimmel, 1939) и Веллензик (Wellensiek, 1948) отмечают матроклинное наследование этого признака.

Упомянутая выше голубовато-зеленая окраска алейронового слоя эндосперма зерновки связана с наличием в этих клетках голубого антоцианового пигмента (Dumon, 1947). Способность синтезировать антоциан обусловлена доминантным геном A , который одновременно контролирует синтез антоциана в других частях растения (колеоптиле, узлы, колосковые членики, стебли пыльника и др.) и имеет, таким образом, широкий плеiotропный эффект. Наличие у ржи такого сильного доминантного фактора антоциановой окраски показали и другие

авторы (Treboux, 1925; Агеев, 1929; Суриков, 1960; Sybenga a. Prakken, 1962). Для обеспечения синтеза голубого антоциана в алейроновом слое эндосперма зерновки необходимо действие двух комплементарных факторов — *A* и *B* (Dutton, 1947; Watkins a. White, 1964), для обеспечения синтеза красно-фиолетового антоциана в колеоптиле — действие комплементарных факторов *A* и *R* (Watkins a. White, 1964). Вместе с тем если Дюмон демонстрирует независимое наследование генов *A* и *B*, то Уоткинс и Уайт на основании своих данных приходят к выводу о весьма тесном сцеплении этих генов (процент кроссинговера $5,6 \pm 1,2$). Возможно, что установленные в этих работах гены, обозначенные в обоих случаях одинаковым символом *B*, на самом деле не идентичны. Дюмон высказал также предположение о возможной сложности локуса *A*, но не получил экспериментальных доказательств для подтверждения такого предположения. Чермак (Tschermak, 1906) показал, что наличие антоциана в ушках листа доминирует над отсутствием пигмента.

Генетическая детерминация образования воскового налета на растениях ржи выяснялась при изучении растений, лишенных воскового налета на листьях, стебле и колосе. Такие растения были описаны рядом исследователей (Tschermak, 1906; Вавилов, 1917, 1926; Heribert-Nilsson, 1917; Barkner u. Meyer, 1927; Антроповы, 1929; Агеев, 1929, 1930; Краснюк, 1934; 1936б; Суриков, 1957; Sybenga a. Prakken, 1962). Доминирование наличия воскового налета над его отсутствием было продемонстрировано еще Чермаком (Tschermak, 1906) и Герибертом-Нильсоном (1917). В дальнейшем доминантный ген, детерминирующий наличие воскового налета на растении ржи, был обозначен символом *W* (Суриков, 1960; Sybenga a. Prakken, 1962).

Довольно много работ посвящено изучению наследственных изменений формы колоса. Ботаникам уже давно были известны формы ржи с разным характером ветвления колоса — лопастным и типа «ежевки». Они даже были отнесены к двум разновидностям — соответственно *var. compositum* Lam. и *var. monstrosum* Kcke (Жералов, 1930). Такие ветвистокосые формы неоднократно были выделены из различных популяций ржи (Thompson, 1922; Вавилов, 1926; Цицин, 1951; Вогоjevic, 1953; Нечас, 1961; Stutz, 1962; Sybenga a. Prakken, 1962). Ветвистокосые формы типа *monstrosum*, как правило, характеризуются многоцветковостью колосков, ветвлением стержня колоса и наличием на каждом уступе стержня колоса нескольких колосков. Ветвистые колосья обычно короткоостые или безостые. В ряде случаев проявление признака сильно варьирует даже в пределах одного растения. Ветвистость колоса типа *monstrosum* детерминируется гомозиготностью по рецессивной аллели одного гена (Нечас, 1961; Sybenga a. Prakken, 1962). Сибенга и Праккен, отмечая сходство ветвистого колоса ржи с колосом канареечника *Phalaris canariensis*, обозначили рецессивную аллель ветвистокослости символом *c* (*canary*). Штутц (Stutz, 1962) обозначил крайне изменчивую по проявлению ветвистокослую форму ржи как элимоидную (*elymoides*) и отметил, что в одних скрещиваниях (с *Secale anatholicum*) эта форма колоса наследуется как моногенный рецессивный признак, а в других (*Secale africanum* и *S. montanum*) — как моногенный доминантный.

Карликовые растения ржи неоднократно выделяли и описывали разные исследователи (Антроповы, 1929; Краснюк, 1936б; Новиков, 1953, 1959; Sybenga a. Prakken, 1962; Кондратенко, 1967), причем было выделено несколько типов карликов. Так, Антроповы (1929) в индусте выделили компактные короткостебельные плотнокосые, безостые растения, которые они обозначили как «пшеничный тип». Сходные растения ржи описывают Новиков (1953) и Кондратенко (1967).

Сибенга и Праккен (1962) растения такого же типа, выделенные в индустриальных популяциях, обозначили как «безостые» (*awnless*) и показали, что детерминируется этот тип растения гомозиготностью по рецессивной аллели гена *al*. Антроповы (1929) описывают еще крайне короткостебельные растения с почти нормальным размером колоса. Сибенга и Праккен (1962) показали, что такой тип растения определяется гомозиготностью по рецессивной аллели гена *d₁* (*dwarf₁*). Эти же авторы выделили еще карлик *d₂*, отличающийся бледно-зеленой окраской листьев и стеблей и повышенной способностью к кущению, а также упоминают еще несколько карликовых форм, не давая им подробного описания.

Ломкость колосового стержня — признак свойственный дикорастущей ржи и значительной части растений в популяциях сорно-полевой ржи. Доминирование ломкости колоса над целомкостью показали Чермак (1906), Державин (1935), Оссент (Ossent, 1930), Костов (1937). Несколько раз были выделены и формы с чрезвычайно ломкой соломиной (Davidson et al., 1924; Антроповы, 1929; Sybenga a. Prakken, 1962). Эти формы имеют более толстые клеточные стенки с измененным химическим составом отдельных компонентов. Этот признак детерминируется рецессивной аллелью одного гена. Сибенга и Праккен (1962) предложили для этого гена символ *b* (*brittle*).

О выщеплении в популяциях ржи, и в особенности при инбридинге форм с разнообразными хлорофильными недостаточностями, сообщают почти все исследователи, работавшие с рожью (Heribert-Nilsson, 1913; Davidson et al., 1924; Brewbaker, 1926; Антроповы, 1929; Lamm, 1936; Суриков, 1959; Sybenga a. Prakken, 1962; Müntzing, 1963, 1968). В большинстве случаев эти хлорофильные недостаточности наследуются как моногенные рецессивные признаки, но в ряде случаев характер наследования более сложный.

О наследовании ряда других признаков ржи в литературе имеются лишь единичные упоминания в отдельных работах. Краснюк (1935) установил, что безлигульность у ржи определяется рецессивной аллелью одного гена. Чермак (1906) показал доминирование ярового типа развития над озимым, опушения цветочных чешуй, листовых влагалищ и соломины под колосом над отсутствием опушения, плотноколосости над рыхлоколосостью, раннеспелости над позднеспелостью. Сибенга и Праккен (1962) установили моногенный рецессивный характер наследования признаков изогнутого первого междоузлия стебля — *bn* (*bent*) и нарушенного развития вторичных корней — *sr* (*secondary root*). Рецессивный характер наследования простратной розетки в фазе кущения отмечают Оссент (1930) и Сибенга и Праккен (1962). Кобылянский (1969) выделил у ржи формы со стерильными пыльниками и показал, что мужская стерильность определяется цитоплазмой, а восстановление фертильности контролируется действием одного доминантного гена.

Данные о сцеплении генов у ржи ограничиваются лишь упомянутыми выше сведениями из работы Уоткинса и Уайта (Watkins, White, 1964) о сцеплении генов *A* и *B*, контролирующих окраску алейронового слоя эндосперма зерновки, а также сообщением Сибенги и Праккена (Sybenga a. Prakken, 1962) о сцеплении между генами карликовости (*d₂*) и ветвистоколосости (*c*).

Результаты собственных исследований по генетике ржи

На кафедре генетики и селекции Ленинградского университета исследования по генетике ржи проводятся уже в течение 20 лет. Основой для проведения этих работ послужило создание обширной генетической коллекции диплоидной ржи. Генетическая коллекция ржи

представляет набор форм, константных в отношении одного или нескольких наследственных признаков. Создавалась она путем выделения определенных наследственных вариантов как непосредственно из гетерогенных популяций, так и из расщепляющихся потомков при использовании метода кибридинга. Особенно богатым источником наследственного разнообразия ржи послужили образцы сурнополевой ржи из коллекции Всесоюзного института растениеводства. В ходе генетического анализа были выделены формы с разнообразными сочетаниями доминантных и рецессивных признаков, пополнявшие генетическую коллекцию. Проведение работ по кибридингу позволило получить значительное количество автофертильных линий. Использование этих линий в генетическом анализе дало возможность выделить из F_2 автофертильные формы с разнообразными сочетаниями доминантных и рецессивных признаков. Таким образом, в состав нашей генетической коллекции ржи в настоящее время входят автостерильные яровые и озимые формы, выравненные по одному или нескольким наследственным признакам, а также автофертильные линии, маркированные одним или несколькими наследственными признаками.

Методика проведения генетических исследований на ржи разрабатывалась с учетом биологических особенностей этого вида и на основе использования имеющихся в генетической коллекции форм.

Мы в своей работе по генетическому анализу у ржи проводили гибридизацию чаще всего с применением кастрации цветков материнской формы и искусственного опыления. Вместе с тем использование растений с рецессивными признаками в качестве материнских позволяет получить гибриды при свободном опылении двух скрещиваемых образцов, если они высеяны на изолированном участке.* Удобно при этом использование белозерных базантоциановых форм. В этом случае на белозерных растениях при опылении их пылью с желтозерных или зеленозерных образуются желтые — гибридные зеленые зерновки, дающие при посеве красные всходы (Федоров, 1961а; Федоров, Смирнов, Соснихина, 1970а).

Одним из решающих элементов в осуществлении генетического анализа является анализирующее скрещивание. Получение достаточного материала при проведении этого скрещивания у ржи методом искусственного опыления чрезвычайно трудоемко. Вместе с тем, описанная выше методика позволяет довольно легко проводить анализирующее скрещивание. Для этого растения какого-либо дигбрида $BbDd$ зеленозерного выращиваются на одной делянке с растениями $bbdd$ белозерными, и такая делянка изолируется на период цветения. Убранные с белозерных и базантоциановых растений зеленые зерновки (дающие красные проростки) — результат оплодотворения яйцеклеток bd спермиями из пылевых зерен дигетерозиготных растений.

Ряд весьма существенных методических преимуществ дает использование в генетическом анализе автофертильных форм. Во-первых, это наиболее надежный метод получения форм, гомозиготных по доминантным генам. Во-вторых, обеспечивается возможность проведения генетического анализа по потомствам отдельных растений посредством закладки линий. Это особенно важно для генетического анализа количественных признаков. Кроме того, только при наличии автофертильных форм возможно генетическое изучение летальных и полублетальных рецессивных наследственных вариантов, примером которых могут служить разнообразные типы хлорофильных недостаточностей.

* Хорошие результаты получаются и при изоляции на время цветения делянки (ок. 1 м²), на которой высеяны два скрещиваемых образца, большим изолятором из ткани особого артакула.

Результаты генетического анализа

Признак	Ожидаемое соотнош. расщепления в F_2	Число иссл. комбинаций
Отсутствие антоциана на всем растении	3 ант. : 1 б. ант.	24 (учет по всходам) 67 (учет по растениям)
Зеленые зерновки	9 зелен. : 3 желт. : 4 бел.	8
Красные ушки листа	3 кр. : 1 бел. 9 кр. : 7 бел.	14 4
Отсутствие антоциана на всем растении и красные ушки листа	9 кр. : 7 бел. 27 кр. : 37 бел.	9 1
Отсутствие воск. налета на растении	3 воск. : 1 б. воск.	73
Отсутствие воск. налета только на колосе	9 воск. кол. : 7 б. воск. кол.	3
Отсутствие воск. налета на растении и только на колосе	27 воск. кол. : 37 б. воск. кол.	3
Ветвистый колос <i>monstrosum</i>	3 норм. : 1 <i>monstr.</i>	42
Карликовость	3 норм. : 1 карл.	42
Безлигульность	3 лиг. : 1 б. лиг.	16
Опушенные цветочные чешуи	3 опуш. : 1 неоп.	17
Озимость	3 яров. : 1 озим.	8
Гофрированный лист	3 норм. : 1 гофр.	1
Альбинизм (из л. Сталь)	3 зелен. : 1 альб.	5
Альбинизм (из л. Ку)	То же	5
Альбинизм (из л. Ф)	" "	3
Оранжевые всходы <i>xantha</i>	3 зелен. : 1 <i>xantha</i>	4

Результаты генетического анализа наследования некоторых признаков ржи приведены в табл. 1. В ней суммированы все исследованные нами комбинации скрещиваний по этим признакам и приведены символы установленных нами генов (на основе латинского наименования признаков). Приведены также комбинации скрещиваний, в которых получены достоверные отклонения от теоретически ожидаемых соотношений. Причины этих отклонений нам неясны, поскольку специальный анализ не проводился. Лишь в некоторых случаях можно высказывать предположения о возможных причинах таких отклонений, основываясь на имеющихся у нас сведениях о нескольких меньших жизнеспособности (особенно в связи с перезимовкой) некото-

Таблица I

наследования ряда признаков ржи

Суммарное соотнош. в расщеплении	Общее л	Ген	Число комбинаций с отклонениями в расщеплении	Общее л в условных отклоняющихся комбинациях
7055 фиол. : 2296 зелен.	9351	<i>vi</i>	3 (учет по всходам)	1668
13897 ант. : 4727 б/ант.	18624	<i>vi</i>	7 (учет по растениям)	1610
1619 зелен. : 513 желт. : 684 бел.	2816	<i>vi, c</i>	—	—
3748 кр. : 1330 бел. 507 кр. : 335 бел.	5078 842	<i>R</i> <i>R₁ R₂</i>	3	1886
995 кр. : 779 бел. 244 кр. : 326 бел.	1774 570	<i>vi, R</i> <i>vi, R₁, R₂</i>	—	—
15840 воск. : 5250 б/воск.	21090	<i>epr</i>	1	41
311 воск. кол. : 232 б/воск. кол.	543	<i>es₁ es₂</i>	—	—
455 воск. кол. : 633 б/воск. кол.	1088	<i>epr, es₁, es₂</i>	—	—
8354 норм. : 2668 <i>monstr.</i>	11025	<i>m</i>	1	431
12562 норм. : 3822 кар.	16384	<i>ct</i>	7	2864
2343 ант. : 755 б/ант.	3098	<i>el</i>	1	544
2968 опуш. : 924 неопуш.	3892	<i>l'</i>	2	389
675 яр. : 250 оз.	925	<i>ae</i>	1	386
587 норм. : 209 гофр.	796	<i>rp</i>	—	—
527 зелен. : 144 альб.	671	<i>a₁</i>	—	—
985 зелен. : 308 альб.	1293	<i>a₂</i>	—	—
1060 зелен. : 401 альб.	1461	<i>a₃</i>	—	—
259 зелен. : 66 <i>xantha</i>	325	<i>xh₁</i>	—	—

рых рецессивных форм. Вместе с тем соотношение между числом таких «отклоняющихся» комбинаций и общим числом проанализированных убедительно показывает правильность наших выводов о генетической детерминации изучаемых признаков. Не исключено, однако, что специальный анализ именно комбинаций с отклонениями в расщеплениях позволит установить генотипы исследуемых форм с большей точностью.

Отсутствие антоциана на всем растении (зеленые всходы — *viride*) обуславливается гомозиготностью по рецессивной аллели гена *vi* (Федоров, 1961а, б, 1964). Это — основной ген антоциановой окраски, который определяет наличие антоциана в колеоптиле, узлах стебля, колосковых чешуях, а также (при сочетании с другими генами) в ушках

листа и в алейроновом слое эндосперма зерновки (Федоров, 1961в; Федоров, Смирнов, 1967). Кроме того, плейотропный эффект гена *vi* выражается еще и в меньшей высоте стеблей, несколько большей плотности колоса и пониженной зимостойкости растений. В табл. I суммированы результаты анализа большого числа комбинаций скрещивания. Учет расщепления и по окраске всходов, и по наличию антоциана в узлах стебля и чешуях колоса свидетельствует о моногенном наследовании этого признака.

Безантоциановая форма нашей генетической коллекции ведет свое происхождение от немецкого сорта Гейне-белозерная. Выделенная нами независимо безантоциановая форма из сорнополевой ржи оказалась идентичной по генетической детерминации (Федоров, 1964).

Комплементарным к гену *Vi* в обеспечении развития голубого антоциана в алейроновом слое эндосперма зерновки является ген *S*. Наследуются эти гены независимо (Федоров, 1961в). Желтые (*Vi Vi Visce*) и белые (*vi vi vi C C C* или *vi vi vi c c c*) зерновки различимы только при проращивании: первые дают красные, а вторые — зеленые проростки.

Антоциан в ушках листа развивается при наличии трех комплементарных и независимо наследующихся генов — *Vi*, *R₁* и *R₂* (Федоров, Смирнов, 1967). В зависимости от генотипов скрещиваемых форм расщепление по окраске ушков листа может идти в соотношениях 3:1, 9:7 или 27:37. Суммарные данные о полученных нами расщеплениях всех трех типов приведены в табл. I. Специального анализа требует скрещивание формы с красными ушками с образцом, имеющим неокрашенные (белые) ушки и колосья без ресничек по краю наружной цветочной чешуи. В этой комбинации неоднократно было получено соотношение в *F₂* близкое к 2 красн. : 1 бел.

Сходной оказывается и генетическая детерминация развития воскового налета на растении. Отсутствие воскового налета на стебле, колосе и нижней стороне листьев определяется гомозиготностью по рецессивной аллели одного гена — *epi* (*epuinosum*) (Федоров, 1961а, 1964). Это четко выявлено при анализе 73 комбинаций скрещивания (см. табл. 1). Вместе с тем развитие воскового налета на колосе обеспечивается лишь при взаимодействии трех комплементарных независимо наследующихся доминантных генов — *Epr*, *Es₁* и *Es₂* (Федоров, Смирнов, Соснихина, 1967а). Растения, не имеющие воскового налета только на колосе (*epuinosospicatum*), гомозиготны по рецессивным аллелям одного или обоих генов *es*. Соответственно и по восковому налету на колосе, как и по окраске ушков, возможны расщепления в *F₂* в соотношениях 3:1, 9:7 и 27:37.

Изучение характера наследования ветвистости колоса было осуществлено главным образом при использовании в скрещиваниях ветвистоколосой формы типа *monstrosum*, выделенной в инкухте сорта Вятка Московская (Федоров, 1960, 1961а, б, 1964). Эта ветвистоколосая форма характеризуется замечательной стабильностью в проявлении данного признака, хотя степень фертильности ветвистых колосьев варьирует чрезвычайно широко. Ветвистость колоса типа *monstrosum* определяется гомозиготностью по рецессивной аллели гена *m* (см. табл. 1). Гетерозиготные растения *Mm* чаще всего имеют колосья нормального типа, но иногда — колосья с лопастным ветвлением типа *compositum*. Установление этого факта объясняет безуспешность попыток получить стабильную форму ржи с ветвистыми колосьями лопастного типа. В нашей генетической коллекции есть ветвистоколосая рожь, полученная от Цидина; мы выделили ветвистоколосые формы из сорта King II, полученного из Англии от Райли. Специальными скрещиваниями с исполь-

зованием в качестве материнской формы белозерной ветвистоколосой ржи (*monstrosum* из Вятки) мы установили аллельность факторов ветвистоколосости всех имеющихся у нас форм. Вместе с тем стабильным проявлением обладает лишь *monstrosum* из Вятки. У всех остальных форм ежегодно обнаруживается большое разнообразие по степени выраженности ветвистости колоса, несмотря на то, что для воспроизведения образцов изолируются всегда только хорошо развитые ветвистые колосы. Таким образом, в этих случаях мы можем иметь дело с особыми аллелями гена *m*, имеющими нестабильное проявление, с различной экспрессивностью и пенетрантностью. Особенности в проявлении этих аллелей могут определяться и общей структурой генотипа этих форм (генотипическим фоном). Не исключено, однако, и наличие в этих формах расщепления по многочисленным генам-модификаторам этого признака.

Карликовая форма выделена из популяции Вятки Московской. Наследственное изменение затрагивает целый комплекс признаков, выявляя чрезвычайно широкий плейотропный эффект — укорочение стебля, колоса, листьев, остей и зерновок, увеличение плотности колоса, многоцветковость колосков, более сильное развитие воскового налета на растении (Федоров, Смирнов, Соснихина, 1967б). Генетический анализ показывает моногенный характер наследования (см. табл. 1), причем карликовый тип растения определяется гомозиготностью по рецессивной аллели гена *cl* (*compactum*) (Федоров, Смирнов, Соснихина, 1970а). Довольно характерной особенностью расщепления в F_2 по типу растения обычно является некоторый недостаток карликовых растений по сравнению с теоретически ожидаемым при соотношении 3 : 1. Видимо, именно поэтому при суммировании данных по 42 комбинациям (см. табл. 1), в каждой из которых соотношение не показывало достоверного отклонения от 3 : 1, в результате получился уже достоверный недостаток карликовых растений.

Мы обнаружили карликовые растения сходного типа с описанными выше в одной из линий ржи, полученной нами от Мюнтцинга из Швеции. Эти линии были заложены в 1927 г. из диплоидного сорта Сталь еще Нильсоном-Эле (Muntzing, 1963) и к настоящему времени насчитывают около 40 поколений самоопыления. Само по себе замечательно обнаружение расщепления после столь длительного инбридинга. Мы скрестили выделенные карликовые растения (имеющие антоциан) с безантоциановой карликовой формой из Вятки и установили аллельность генов карликовости в обоих случаях — гибрид F_1 оказался таким же карликом.

Наличие или отсутствие лигулы в месте отгиба листовой пластинки контролируется моногенно (Федоров, Смирнов, Соснихина, 1970б). Об этом убедительно свидетельствуют суммарные данные по 16 комбинациям скрещиваний (см. табл. 1), показывающие, что безлигульность определяется гомозиготностью по рецессивной аллели одного гена — *el* (*eligulatum*). Трудно объяснимое достоверное отклонение от соотношения 3 : 1 получено лишь в одной комбинации.

Опушение наружных цветочных чешуй, характерное для многих растений в популяциях сорнополевой ржи, детерминировано одним доминантным геном — *V* (*velutinum*) (Федоров, Смирнов, Соснихина, 1970в). Данные по 17 комбинациям, приведенные в табл. 1, убедительно свидетельствуют об этом. Неясно лишь отклонение от ожидаемого соотношения в двух комбинациях, которые требуют специального анализа.

Для отдельных растений из нескольких образцов генетической коллекции свойственна характерная гофрированность (морщинистость)

нескольких листьев в фазе трубкования. Этот признак имеют все белозерные автофертильные линии нашей коллекции, происходящие от одного исходного растения из популяции. Проанализирована еще только одна комбинация с использованием одной из этих линий. Полученное соотношение дает основание предположить, что гофрированность листьев определяется гомозиготностью по рецессивной аллели одного гена — *rp* (*rhytidiphyllus*).

В нескольких инбредных потомствах из поколения в поколение наблюдается расщепление по хлорофильным недостаточностям. Эти расщепляющиеся инбредные потомства имеют разное происхождение, что позволяет предполагать различную генетическую детерминацию каждой из этих форм. Тем не менее доказать это можно, безусловно, только проведением специального анализа. В настоящее время проанализированы первые результаты от скрещивания с участием линий, несущих факторы альбинизма — *a* (*albino*) и оранжевой окраски всходов — *xh* (*xantha*). Анализ по потомству каждого растения F_1 выявляет среди них гетерозиготы (поскольку исходное скрещивание проводится по типу $AA \times Aa$). Расщепление в потомстве гетерозиготных растений в каждом случае соответствует моногенному, причем растения *albino* и *xantha* являются гомозиготами по рецессивным аллелям (см. табл. 1).

Наследование озимого или ярового типа развития также контролируется моногенно (Федоров, Смирнов, Соснихина, 1970б). Яровой тип развития определяется доминантной аллелью *Le* (*aestivum*), озимость — рецессивной.

Анализ большого числа комбинаций, в которых сочетались автофертильные и автостерильные формы, показал в качестве общей закономерности доминирование в F_1 автофертильности (Федоров, Смирнов, Соснихина, 1967в, 1971), чем и обеспечивается ценность использования автофертильных форм для генетического анализа. Вместе с тем был и ряд существенных исключений из этого общего правила. Исключения касались, главным образом, комбинаций с участием форм, происходящих из сорнополевой ржи. В этих комбинациях уровень автофертильности гибридов F_1 был весьма невысок. Следовательно, общий генотипический фон оказывает существенное влияние на характер наследования автофертильности. Необходимо подчеркнуть и еще один момент. Когда мы говорим о доминировании автофертильности, то это относится по существу к признаку «наличие зерновок в колосе при самоопылении». На самом деле такой характер наследования автофертильности объясняется не доминированием аллели S^1 , обеспечивающей рост пыльцевой трубки в столбике пестика того же растения, над другой аллелью этого локуса (ибо их действие осуществляется в гаметофите — пыльцевом зерне, когда отношения доминантности — рецессивности исключаются). Завязывание зерновок при самоопылении определяется просто наличием класса пыльцевых зерен (с аллелью S^1), способных обеспечить самосовместимое оплодотворение.

В отношении наследования ряда других признаков ржи мы не имеем еще данных полного генетического анализа. Отсутствие опушения под колосом и отсутствие ресничек по килю наружной цветочной чешуи наследуются в F_1 как рецессивные признаки, однако расщепление в F_2 свидетельствует об их полигенной детерминации. Черная окраска колоса, характерная для некоторых растений в популяциях сорнополевой ржи, оказалась доминантным признаком. Фиолетовая окраска зерновки — также доминантный признак, но наследуется он матроклинно, поскольку эта окраска связана с материнской тканью — перикарпом. Поэтому оценка любой зерновки по фенотипу может свидетель-

ствовать лишь о генотипе растения, на котором она сформировалась, но не о генотипе ее собственного зародыща. По типу матроклинии осуществляется и наследование размеров и веса зерновки.

Большой материал для генетических исследований представляют автофертильные линии нашей коллекции. Среди них некоторые обладают ломкой соломиной, другие — ломким стержнем колоса; есть линии, различающиеся по размерам колоса, длине и ширине листа, крупности зерновок и другим признакам. Особый интерес представляют обнаруженные четкие особенности линий по показателям, характеризующим поведение хромосом в мейозе, частоте хиазм в бивалентах, правильности и синхронности распределения хромосом в первом и втором делениях мейоза, структуре тетрад (Соснихина, 1969).

Анализ совместного наследования нескольких признаков при их сочетании в полигибридных комбинациях показал отсутствие сцеплений между генами *vi*, *R*₁, *R*₂, *m* и *epr* (Федоров, 1964). Ген *V* наследуется независимо от *vi*, *m*, *epr*, *es*₁, *es*₂, *ct*, *el* (Федоров, Смирнов, Соснихина, 1970в). Анализ возможного сцепления с геном *ae*, по данным расщепления в *F*₂, проводится на основе сопоставления расщепления по изучаемому гену с ожидаемым соотношением 3:1 как среди яровых, так и среди озимых растений. Дигетерозигота (*Bae*) (*bae*) при полном сцеплении должна дать в *F*₂ яровые растения — только доминантного (*B*-) фенотипа, а озимые — только рецессивного (*bb*). В случае дигетерозиготы (*bAe*) (*Bae*) при полном сцеплении среди яровых растений должно быть $2Bb : 1bb$, а среди озимых — только *BB*. Проведение такого анализа показало отсутствие сцепления между генами *vi*, *epr*, *m*, *el* и геном *ae*.

Мы использовали предложенный Суриковым метод установления сцепления с фактором, определяющим реакцию несовместимости (*S* или *Z*), поскольку в нашем распоряжении был большой материал по гибридизации автостерильных форм с автофертильными (Федоров, Смирнов, Соснихина, 1970а). При полном сцеплении какого-либо гена *A* с фактором *S* дигетерозиготы (*AS*) (*aS*^f) должны при самоопылении давать расщепление $1Aa : 1aa$, поскольку функционировать должна только пыльца *aS*^f. Дигетерозиготы (*aS*) (*AS*^f) при тех же условиях не должны выявлять расщепления по фенотипам ($1AA : 1Aa$). В то же время расщепление по генам, не сцепленным с фактором *S*, должно осуществляться неизменным образом в соотношении 3:1. Результаты анализа таких комбинаций приведены в табл. 2. Эти данные свидетельствуют об отсутствии сцепления между геном *S* (или *Z*) и генами *vi*, *epr*, *ct*, *m*, *rp*, *a*₁, *a*₂, *a*₃ и *xh*₁. В отношении гена *V* трудно еще сделать определенный вывод, хотя, по-видимому, сцепление все же отсутствует. Анализ одной комбинации с участием безлигульной формы дает возможность предположить сцепление между генами *el* и *S* (или *Z*), поскольку при самоопылении дигетерозиготных растений (*SeI*) (*S*^f*El*) выщепляется слишком мало безлигульных растений. Нужны, однако, дополнительные факты для подтверждения этого предположения.

По данным расщепления, в *F*₂ выявляется слабое сцепление между генами *ct* и *R* и между *ct* и *el* (Федоров, Смирнов, Соснихина, 1970а, б). В первом случае рекомбинация составляет $41,0 \pm 1,67\%$, во втором — $43,5 \pm 2,33\%$. Специальная проверка показала, однако, независимое наследование генов *R* и *el*. Не установлено и сцепления генов *R* или *ct* с геном несовместимости, с которым, по-видимому, сцеплен ген *el*. Все эти результаты свидетельствуют о том, что выявленная группа сцепления у ржи имеет, вероятно, следующее строение: *R* (41,0) *ct* (43,5) *el* (?) *S*.

Результаты наших работ по установлению характера генетической

Наследование ряда признаков ржи при гибридизации с автофертильными формами
(F_2 получено путем самоопыления отдельных растений F_1)

Признак	Ожидаемое соотношение расщепления в F_2	Число исслед. комбинаций	Суммарное соотно. в расщеплении	Общее n	Гены	Число комбинаций с отклонениями в расщеплении	Суммарное соотнош. в расщеплении	Общее n в отклоняющихся комбинациях
Отсутствие антоциана	3 ант. : 1 б/ант.	2 (учет по всходам)	1077 фиол. : 325 зел.	1402	<i>vi</i>	—		
		13 (учет по растениям)	3105 ант. : 1033 б/ант.	4160	<i>vi</i>	2 (учет по растениям)	84 ант. : 72 б/ант.	156
Отсутствие воск. налета на растении	3 воск. : 1 б/воск.	17	3369 воск. : 1131 б/воск.	4500	<i>epr</i>	1	21 воск. : 20 б/воск.	41
Беззвистый колос <i>mon-strosus</i>	3 норм. : 1 <i>monstr.</i>	9	2009 норм. : 607 <i>monstr.</i>	2616	<i>m</i>	—		
Карликовость	3 норм. : 1 карл.	6	1037 норм. : 298 карл.	1335	<i>cl</i>	—		
Безлигульность	3 лиг. : 1 б/лиг.	—	—	—	<i>cl</i>	1	222 лиг. : 12 б/лиг.	234
Опушенные цветочные чешуи	3 опуш. : 1 неоп.	2	270 опуш. : 97 неопуш.	367	<i>v</i>	2	238 опуш. : 151 неоп.	389
Гофрированный лист	3 норм. : 1 гофр.	1	587 норм. : 209 гофр.	796	<i>rp</i>	—		
Альбинизм (из л. Сталь)	3 зелен. : 1 альб.	5	527 зелен. : 144 альб.	671	<i>a₁</i>	—		
Альбинизм (из л. Ку)	То же	5	985 зелен. : 308 альб.	1293	<i>a₂</i>	—		
Альбинизм (из л. Ф)	" "	3	1060 зелен. : 401 альб.	1461	<i>a₃</i>	—		
Оранжевые всходы <i>xantha</i>	3 зелен. : 1 <i>xantha</i>	4	259 зелен. : 66 <i>xantha</i>	325	<i>xl₁</i>	—		

детерминации признаков ржи во многом соответствуют подобным данным, имеющимся в литературе по генетике ржи, как это видно из приведенного литературного обзора. Это относится к генам, контролирующим антоциановую окраску алейронового слоя эндосперма зерновки и различных частей растения, формирование лггуды, озимый или яровой тип развития, наличие опушения цветочных чешуй. Результаты нашего анализа оказались более детальными в отношении систем генов, контролирующих развитие вскокового ялота и антоциановую окраску ушек листа. В работе по изучению наследования ветвистости колоса мы имели дело и с четко выявляющейся формой *monstrosum*, аналогичной, по-видимому, ветвистоколосым образцам, изученным Нечасом (1961) и Сибенгой и Праккеном (Sybenga a. Prakken, 1962), и с весьма варьирующими ветвистоколосыми образцами от Цицина и из ржи King II, сходными с элимовидной формой Штутца (Stutz, 1962).

Полученные нами данные о характере сцепления некоторых генов ржи несколько нам известно, являются уникальными. Здесь следует лишь отметить, что мы не обнаружили сцепления между комплементарными генами, обуславливающими развитие антоциана в алейроновом слое эндосперма зерновки, и эти результаты совпадают с выводами Дюмона (Dumon, 1938), а не Уоткинса и Уайта (Watkins a. White, 1964). Это различие, по-видимому, обусловлено тем, что исследовался разный материал.

При сравнении полученных нами результатов с литературными данными по генетике ржи нельзя не коснуться вопроса о символике обозначения генов. Вопрос этот имеет значение не только в формальном отношении, но и по существу. Практически каждый автор предлагал свой символ для обозначения определенного наследственного фактора. Мы исходили при этом из латинского обозначения признака. Большинство других авторов — из английских названий. Но вопрос о выборе конкретного символа в конечном счете не принципиален. Гораздо труднее прийти к убеждению в том, что в нескольких исследованиях установлен действительно один и тот же ген. В некоторых случаях можно высказать такое предположение с большей или меньшей вероятностью, как в упомянутом выше случае с ветвистоколосыми формами. Безостая (*awnless*) форма, выделенная Сибенгой и Праккеном (1962) из линейного материала, полученного ими от Мюнтцинга, по-видимому, идентична карлика, выделенным нами из линейного материала, также полученного от Мюнтцинга и проверенного нами на аллелизм с формой *compactum*. Вместе с тем различия между результатами Уоткинса и Уайта (1964) и данными Дюмона (1938) и нашими относительно характера наследования комплементарных факторов антоциановой окраски алейронового слоя эндосперма зерновки могут свидетельствовать о том, что речь идет вообще о разных генах. Практически совершенно невозможно как-либо сопоставить данные разных авторов по генам хлорофильных недостаточностей.

Убедительное сопоставление генов для установления их идентичности или неидентичности может быть достигнуто только путем скрещивания форм, несущих эти гены. Без этого все сопоставления разных символов для генов со сходным фенотипическим эффектом неизбежно имеют в большей или меньшей мере формальный характер. Вместе с тем необходимо хотя бы такое формальное сопоставление, которое может оказаться полезным при анализе литературы по генетике ржи. Мы попытались это сделать в табл. 3. Надежность сопоставлений могла бы быть выше при наличии большей информации о сцеплении генов.

Таблица 3

Сопоставление предлагаемых нами символов для генов ржи с имеющимися в литературе обозначениями

Признак	Предлагаемые нами символы генов	Обозначения, предложенные другими авторами	Источник
Отсутствие антоциана на всем растении	<i>vi</i>	<i>a</i> <i>a</i> и <i>r</i>	Dixon, 1947; Watkins, White, 1964
Серо-зеленая окраска алейронового слоя эндосперма зерновки	<i>Vi</i> и <i>C</i>	<i>A</i> и <i>B</i>	Dixon, 1938; Watkins, White, 1964
Красные ушки листа	<i>R</i> ₁ и <i>R</i> ₂	—	—
Отсутствие воскового налета на всем растении	<i>cpr</i>	<i>w</i>	Суриков, 1960; Sybenga, Prakken, 1962
Отсутствие воскового налета только на колесе	<i>es</i> ₁ и <i>es</i> ₂	—	—
Ветвистый колос	<i>m</i>	<i>c</i> <i>plymoides</i>	Sybenga, Prakken, 1962; Stutz, 1961
Карликовость	<i>ct</i>	<i>al</i>	Sybenga, Prakken, 1962
Безлигульность	<i>el</i>		
Опушенные цветочные чешуи	<i>V</i>		
Озимость	<i>ae</i>		—
Гофрированный лист	<i>rp</i>		
Альбилизм	<i>a</i> ₁ , <i>a</i> ₂ , <i>a</i> ₃ *		
Оранжевые всходы	<i>xh</i> ₁		

* Необходим дополнительный анализ этих мутаций на ахелизм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В статье предпринята попытка дать обзор литературных данных и результатов собственных исследований по генетике ржи. Естественно, что современный уровень знаний по частной генетике ржи лишь весьма неполно раскрывает содержание проблем, которые разрабатываются в исследованиях по частной генетике. Вместе с тем результаты приведенных в данном обзоре исследований создают необходимую основу для дальнейшего развития работ по частной генетике ржи. Накопленная информация о генетической детерминации различных признаков диплоидной ржи обеспечивает возможность постановки экспериментальных исследований по анализу характера действия генов на полиплоидном уровне. Такие исследования чрезвычайно необходимы для теоретического обоснования методов селекционной работы с тетраплоидной рожью, имеющей целый ряд преимуществ перед диплоидной рожью.

Получение нами большого количества генетически маркированных автофертильных форм ржи не только облегчает дальнейшее развертывание работ по генетическому анализу у ржи, но и обеспечивает возможность анализа закономерностей спонтанного и индуцирован-

ного мутационного процесса у этого вида. Наличие генетической коллекции форм с идентифицированными генами служит основой для систематического генетического анализа мутаций. Набор генетически маркированных автофертильных линий позволяет анализировать генетическую структуру различных популяций ржи, поскольку расширяет возможности применения инбридинга. Выяснение роли особенностей генетической структуры популяции в определении уровня ее продуктивности имеет чрезвычайно важное значение в селекции сортов-популяций и синтетических популяций таких перекрестно опыляющихся культур, как рожь.

Большой интерес представляет и выяснение особенностей изменчивости различных признаков организмов. Нами начаты исследования в этом направлении в сравнительном аспекте — при сопоставлении изменчивости одноименных признаков у нескольких видов злаковых: ржи, ячменя, пшеницы, некоторых амфидиплоидов.

По мере накопления информации по частной генетике разных видов, принадлежащих к одному роду или нескольким родственным родам, расширяется основа для их сравнительно-генетического сопоставления и выяснения общих черт и специфических особенностей генетических систем этих видов. Детальное изучение генетики ржи представляет новый материал для развития сравнительной генетики злаковых.

Summary

The article comprises a review of data from the literature as well as the results of studies in rye genetics performed at the Department of Genetics of Leningrad University. The methods are described which have been used in performing genetic analysis. Over 15 genes are discovered which control anthocyanins in plant and aleurone of a seed, waxy bloom, spring or winter type of growth, branched type of ear, dwarfness, liguleless condition, pubescence of outer glumes and chlorophyll deficiencies. Some data are obtained about the linkage of several genes in rye.

ЛИТЕРАТУРА

- Агеев К. Ф. 1929. Изв. С.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, 4 : 143—175.
Агеев К. Ф. 1930. Тр. Всесоюзн. съезда по генет. селекции, семеноводству и плем. животноводству, 4 : 16—17.
Антропов В. П. 1930. Тр. Всесоюзн. съезда по генет., селекции, семеноводству и плем. животноводству, 4 : 140.
Антроповы В. и В. 1929. Рожь СССР и сопредельных стран. Изд. Ин-та прикл. бот. и новых культур при СНК СССР.
Антроповы В. И. и В. Ф. 1935. Теоретич. основы селекции растений, 2. М., Гос. изд. с.-х. колх. и совх. лит-ры : 245—266.
Вавилов Н. И. 1917. Тр. по прикл. бот., 10 : 561—590.
Вавилов Н. И. 1926. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 16, 2 : 3—248.
Вавилов Н. И. 1935. Теоретич. основы селекции растений, 1. М., Гос. изд. с.-х. колх. и совх. лит-ры : 1—14.
Державин А. И. 1935. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, сер. А, 14 : 159—165.
Жегалов С. И. 1930. Введение в селекцию сельскохозяйственных растений. Изд. 3. М.—Л., ГИЗ.
Иванов А. П. 1939. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 2 : 53—82.
Иванов А. П. 1960. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 32, 2 : 3—35.
Иванов А. П. 1961. Рожь. Л., Сельхозгиз.
Кобылянский В. Д. 1969. Генетика, 5, 9 : 43—46.
Костов Д. 1937. ДАН СССР, 14 : 213—214.
Краснюк А. А. 1934. Семеноводство, 3 : 11—15.
Краснюк А. А. 1935. Соц. зерн. хоз-во, 4 : 85.
Краснюк А. А. 1936а. Узкородственное разведение у ржи. М., Изд. Всес. акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина.
Краснюк А. А. 1936б. Селекция и семенов., 9 : 50—53.
Кондратенко Ф. Т. 1967. Селекция и семенов., 2 : 38—42.
Левитский Г. А. 1931. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 27 : 19—174.
Нечас И. 1961. Biologia plantarum, 3, 1 : 65—74.

- Новиков В. А. 1953. Изв. АН СССР, сер. биол., 4: 28—51.
- Новиков В. А. 1959. Наследственность и изменчивость растений, животных и микробных организмов. М. Изд. АН СССР, 2: 23—28.
- Прянишников А. З. 1934. Бюлл. Моск. с.-х. сбл. оп. станции полеводства, 3: 3—5.
- Соснина С. П. 1969. Механизмы биологических процессов. Матер. II конф. молодых специалистов. Л.: 22—23.
- Суриков И. М. 1956. ДАН СССР, 110, 4: 680.
- Суриков И. М. 1957. Уч. зап. Белорусск. ун-та, сер. биол., 37: 213—223.
- Суриков И. М. 1959. ДАН БССР, 3, 5: 222—225.
- Суриков И. М. 1960. Бюлл. Ин-та биологии, IV. Изд. АН БССР: 179—182.
- Суриков И. М. 1969а. Генетика, 5, 1: 10—15.
- Суриков И. М. 1969б. Генетика, 5, 12: 5—16.
- Федоров В. С. 1960. Тр. Петергофск. биол. ин-та ЛГУ, 18: 119—132.
- Федоров В. С. 1961а. Межвуз. конф. по экстерн. генетике. Тез. докл., ч. 1. Уд. ЛГУ: 173—174.
- Федоров В. С. 1961б. Там же: 171—172.
- Федоров В. С. 1961в. Исслед. по генетике, 1. Изд. ЛГУ: 115—121.
- Федоров В. С. 1964. Исслед. по генетике, 2. Изд. ЛГУ: 100—110.
- Федоров В. С., В. Г. Смирнов. 1967. Генетика, 3, 2: 91—102.
- Федоров В. С., В. Г. Смирнов, С. П. Соснина. 1967а. Исслед. по генетике, 3. Изд. ЛГУ: 104—111.
- Федоров В. С., В. Г. Смирнов, С. П. Соснина. 1967б. Исслед. по генетике, 3. Изд. ЛГУ: 111—114.
- Федоров В. С., В. Г. Смирнов, С. П. Соснина. 1967в. Генетика, 3, 3: 23—28.
- Федоров В. С., В. Г. Смирнов, С. П. Соснина. 1970а. Генетика, 6, 3: 5—17.
- Федоров В. С., В. Г. Смирнов, С. П. Соснина. 1970б. Генетика, 6, 5: 5—14.
- Федоров В. С., В. Г. Смирнов, С. П. Соснина. 1972в. Генетика, 6, 5: 5—16.
- Федоров В. С., В. Г. Смирнов, С. П. Соснина. 1974. Цитология и генетика, 5, 1: 3—9.
- Цейн Н. В. 1951. Бюлл. Гл. бот. сада, 10: 17—23.
- Шмарголь Е. Н. 1938а. ДАН СССР, нов. сер., 20, 1: 43—45.
- Шмарголь Е. Н. 1938б. ДАН СССР, нов. сер., 21, 5: 233—235.
- Шмарголь Е. Н. 1939. ДАН СССР, 23, 3: 266—268.
- Barkner, K-Meyer. 1927. Zs. Pflanzenz., 3, 3.
- Brewbaker, H. E. 1926. Univ. Minn. Agr. Exp. Sta., Techn. Bull., 40: 1—44.
- Borčević S. 1953. (Изд. по Jain, 1960).
- Darlington C. D. 1933. Cytologia, 4: 444—452.
- Davieson F. R., H. E. Brewbaker, N. A. Thompson. 1924. J. Agric. Res., 28: 169—172.
- Dumon A. G. 1938. Agric. Louvain., 41: 150—196.
- Dumon A. G. 1947. Agricultura, 45: 213—223.
- Dumon A. G., R. Laeremans. 1957. Bull. Jardin Bot. Brux., 27, 3: 507—513.
- Frimmel F. 1939. Züchter, 2: 301—307.
- Fruwirth C. 1923. Handb. landw. Pflanzenz., 4: 200—248.
- Jain S. K. 1960. Bibliographia Genetica, 19, 1: 1—36.
- Heribert-Nilsson N. 1913. Zs. ind. Abst. Vererb., 9: 289—300.
- Heribert-Nilsson N. 1916. Zs. Pflanzenz., 4: 1—44.
- Heribert-Nilsson N. 1917. Zs. Pflanzenz., 5, 2: 89—114.
- Heribert-Nilsson N. 1921. Hereditas, 2: 304—369.
- Heribert-Nilsson N. 1953. Hereditas, 39, 1—2: 65—74.
- Lamm K. 1936. Hereditas, 22: 217—240.
- Lima-de-Faria A. 1952. Chromosoma, 5: 1—68.
- Lundqvist A. 1947. Hereditas, 33: 570—571.
- Lundqvist A. 1956. Hereditas, 42, 3—4: 293.
- Lundqvist A. 1958. Hereditas, 44, 4: 183—256.
- Lundqvist A. 1960. Hereditas, 46, 1: 1—19.
- Lundqvist A. 1962. Hereditas, 48, 1—2: 153—168.
- Lundqvist A. 1964. Genetics Today, 3: 637—647.
- Lundqvist A. 1968. Hereditas, 59: 413—426.
- Matsunura H. 1963. A biogeographical monograph on plant genetics (genic analysis) 1900—1920. Hokkaido Imp. Univ. Sapporo.
- Munzing A. 1945. Hereditas, 29: 91—113.
- Munzing A. 1963. Hereditas, 59: 377—415.
- Munzing A. 1968. Hereditas, 59: 295—302.
- Munzing A. S. 1948. Hereditas, 34: 485—500.
- Nilsson-Wahlén I. 1932. Zs. Pflanzenz., 17: 265—276.

- Oinuma T. 1953. Jap. J. Genet., 28: 28—34.
 Ossent H. P. 1930. Züchter, 2: 221—227.
 Peterson R. F. 1934. Sci. Agric., 14: 651—668.
 Prakken R., A. Müntzing. 1942. Hereditas, 27: 441—452.
 Rees H. 1955a. Heredity, 9: 93—116.
 Rees H. 1955b. Proc. Roy. Soc., ser. B., 144: 150—159.
 Rees H. 1961. Evolution, 15: 145—152.
 Rees H., J. B. Thompson. 1956. Heredity, 10: 409—424.
 Rimpau. 1877. Landw. Jb., 6.
 Rümker K. 1911. IV Coni. Intern. Genetique: 332—335.
 Rümker K. 1912. Zs. Landw.: 263—265.
 Rümker K. 1913. Beitr. Pflanzenz., 3.
 Steglitz L., H. Piper. 1922. Fühlings landw. Zbg., 71: 20:—222.
 Stütz H. C. 1962. J. Hered., 53, 2: 67—71.
 Sun S., H. Rees. 1964. Heredity, 19, 3: 357—367.
 Sybenga J. 1958. Zs. Vererb., 59: 338—354.
 Sybenga J. 1965. Genetica, 36, 3: 243—252.
 Sybenga J. 1968. Heredity, 23, 1: 73—80.
 Sybenga J., R. Prakken. 1962. Genetica, 33, 2: 95—105.
 Thompson W. F. 1922. (Цит. по Jain, 1960).
 Treboux O. 1925. Zs. Pflanzenz., 10, 3: 288—296.
 Tschermak E. 1905. Zs. Landw. Versuchsw. Oesterr., 1: 1—45.
 Ulrich. 1902. (Цит. по Красному, 1936).
 Watkins R., W. J. White. 1964. Canad. J. Genet. Cytol., 6, 4: 403—410.
 Weissensiek S. J. 1948. (Цит. по Jain, 1960).

ДЕЙСТВИЕ КОЛХИЦИНА НА МИТОЗ В КОРЕШКАХ ДИПЛОИДНЫХ И ПОЛИПЛОИДНЫХ ФОРМ РЖИ И ПШЕНИЦЫ

*Т. С. Фадеева, Г. А. Кириллова, Н. Ф. Зосина,
Сити Харти Аминах*

Изучение действия физических и химических агентов на митотическую активность представляет собой одну из кардинальных проблем биологии. На основе митоза идет реализация генетических потенций организмов в онтогенезе. Сам митоз разрешает прохождение онтогенеза, а его характер и особенности, т. е. скорость, локализация и т. д., лежат в основе многих фенотипических особенностей растений.

Колхицин относится к агентам, действие которых на клеточное деление в достаточной мере изучено. Это дает возможность исследовать специфику его действия на разные генетические системы. Крайне интересно сравнительное изучение действия колхицина на ткани разного уровня полиплоидии и на ткани одинаковой пloidности, но разного происхождения: на естественные полиплоиды, возникшие давно и прошедшие длительную эволюцию, и на экспериментально полученные полиплоиды, не имеющие еще истории, недостаточно установившиеся в отношении многих признаков. Такое сравнение, с одной стороны, может быть интересно с методической точки зрения, с точки зрения подбора доз колхицина для получения полиплоидов в экспериментальной работе. С другой стороны, исследование этого вопроса интересно с точки зрения изучения особенностей митоза, приобретаемых на основе генетического механизма умножения генов и геномов, приобретения так называемой «полиплоидной защиты» и выяснения возможностей стабилизации полиплоидов в онтогенезе.

В работе исследовалось влияние колхицина на митотический индекс и длительность фаз митоза у диплоидной и тетраплоидной ржи, т. е. недавно возникшей формы, а также у сортов пшеницы, относя-