

ses becomes higher, the level of plant diseases' development changes etc. Herbicides may be considered as a provocative background which increases variability of biologically important characters in a variety, and it creates better possibilities for the selection.

УКАЗАТЕЛЬ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дубинин Н. П., Пашин Ю. В. Мутагенез и окружающая среда. М., 1978 74 с.
2. Зинченко В. А., Таболина Ю. П., Калигина Н. В. Об особенностях действия гербицидов при их систематическом многолетнем применении — Изв. ТСХА, 1976, вып. 5, с. 157—169.
3. Калигина Н. В., Зинченко В. А., Груздев Л. П. и др. Влияние систематических (четырёхлетних) обработок гербицидами на урожай и качество ячменя. — Изв. ТСХА, 1977, вып. 1, с. 140—148.
4. Куркицкий А. И., Пилинская М. А. Пестициды как мутагенный фактор окружающей среды. — Цитология и генетика, 1974, т. 8, № 4, с. 342—370.
5. Петунова А. А., Казарина Е. М., Трофимовская А. Я. Влияние многолетнего применения гербицидов на урожай и качество зерна ячменя. — Труды по прикл. бот., ген., 1971, т. 44, № 1, с. 252—260.
6. Петунова А. А., Трофимовская А. Я., Ярощ Н. П. Действие гербицидов на урожай и химический состав зерна сортов ячменя. — Труды по прикл. бот., ген., 1973, т. 50, № 1, с. 45—49.
7. Петунова А. А., Покровская Н. В. Действие гербицидов на урожай и химический состав зерна яровой пшеницы. — Агробиология, 1974, № 5, с. 123—128.
8. Петунова А. А. Об устойчивости ярового ячменя к гербицидам. — Химия в с.х., 1977, № 2, с. 68—72.
9. Спиридонов Ю. Я., Спиридонова Г. С. Действие систематического применения сим-триазिनнов на агрофитоноз. — Агробиология, 1973, № 2, с. 118—127.
10. Спиридонов Ю. Я., Яковлева А. П., Яковлева В. З. Особенности действия сим-триазиннов при систематическом применении на лугово-болотной почве в условиях субтропиков. — Химия в с.х., 1970, № 5, с. 21—23.
11. Стонов Л. Д., Михно Т. Г. Изучение последствий карбиша и триаллата на ячмень. — Труды ВИЗР, 1975, вып. 43, с. 193—198.
12. Строев В. С. Цитогенетическая активность гербицидов атразина, хлор-ИФК и параквата. — Генетика, 1970, т. 6, № 3, с. 31—37.
13. Фадеева Т. С., Кириллова Г. А., Тихонович И. А. Оценка генетической опасности пестицидов на высших растениях. — Матер. к засед. секции генетических аспектов проблемы «Человек и биоферма» МНТС при ГКНТ СМ СССР 28 сентября—30 октября 1976 г. на тему «Генетические аспекты загрязнения окружающей среды в республиках Закавказья», 1976, с. 16.
14. McCurdy E. V., Mølborg E. S. Effects of the continuous use of 2,4-D and MCPA on spring wheat production and weed populations. — Canad. J. Plant Sci., 1974, v. 54, N 2, p. 241—245.

ИЗУЧЕНИЕ ГЕТЕРОЗИГОТНОСТИ РАСТЕНИЙ ПОПУЛЯЦИИ СОРНОПОЛЕВОЙ РЖИ И ПОПУЛЯЦИИ СОРТА ВЯТКА

В. Г. СМЕРНОВ, С. П. СОСНИХИНА

Хозяйственная деятельность оказывает постоянно возрастающее влияние на экологические (как абиотические, так и биотические) условия существования природных и культурных и популяций культурных растений. Несомненно, весьма сильным антропогенным фактором, существенно изменившим многие свойства животных и растений, явился искусственный отбор, под действием которого сформировались многочисленные сорта и привязанные популяции. В большинстве случаев селекционный процесс привязан к выравниванию генотипов сортовых и природных популяций по важнейшим хозяйственно ценным признакам: продуктивности, скороспелости, плодовитости. В ряде случаев исключительная жесткость селекции, применение близкородственных скрещиваний должны были, по-видимому, приводить к

значительному обеднению аллелофонда отдельных популяций по многим генам.

Сортовые популяции растений разной степени селекционной проработанности генетически исследованы недостаточно. Сказанное относится в первую очередь к перекрестноопыляющимся растениям, сорта которых более полно соответствуют определению биологической и генетической природы популяции как элементарной эволюционной структуры [11] и которые можно в известной степени рассматривать как модели природных популяций [12]. Известно лишь, что в составе сортовых популяций перекрестноопыляющихся растений часто обнаруживаются гетерозиготные растения, при самоопылении которых в потомстве выявляется расщепление по одной или нескольким наследственным аномалиям. Такие данные были получены еще в первых исследованиях по инбридингу у кукурузы [20], а затем в многочисленных работах, в которых инбридингу были подвергнуты различные популяции подсолнечника [6, 7], ржи [2, 9, 17], редиса [4, 5]. Большая литература по анализу методом инбридинга сортовых популяций различных перекрестноопыляющихся растений суммирована в обширном обзоре Крумпэкера [18]. Особенностью этих работ является то, что они представляют лишь качественные данные о потенциале наследственного разнообразия, содержащегося в гетерозиготном состоянии в растениях сортовых популяций. На основе этих данных нельзя составить представления о генотипической структуре популяции, поскольку: 1) обычно остается неисследованной конкретная генетическая детерминация выявленных наследственных вариантов и 2) поэтому невозможно охарактеризовать популяцию частотами аллелей определенных генов.

Трудность анализа генетической структуры популяций у перекрестноопыляющихся растений связана в первую очередь с низкой эффективностью инбридинга из-за наличия генетических систем самонесовместимости у этих видов. Нами предложен метод анализа генотипической структуры популяций у растений с облигатным перекрестным опылением посредством гибридизации выборки растений из популяции с автофертильной линией и последующего самоопыления гибридов — F_1 [8].

Настоящая работа посвящена сравнительному исследованию генотипической структуры популяции сорнополевой ржи и популяции сорта Вятка с применением предложенного метода.

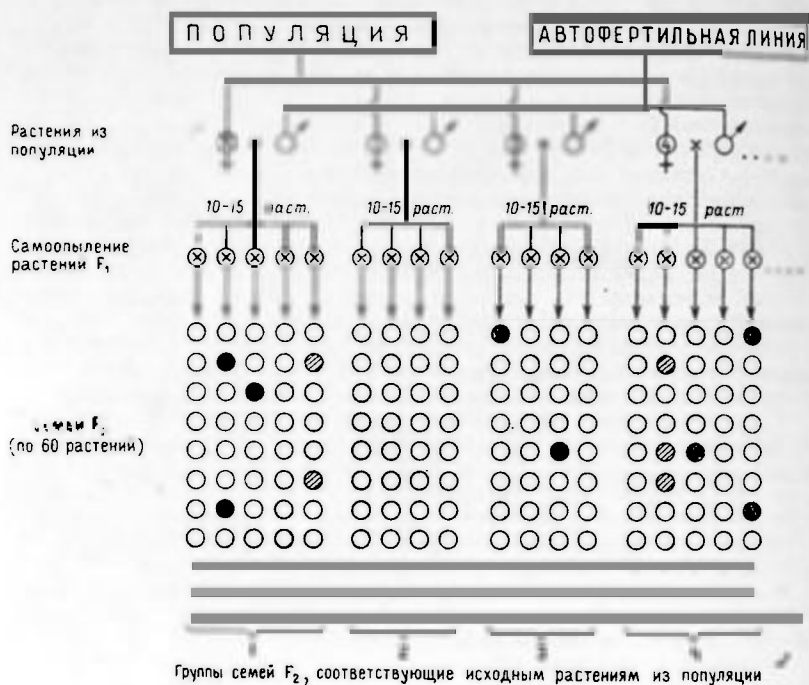
Материал и методика. Образец сорнополевой ржи был предоставлен нам сотрудником Всесоюзного института растениеводства В. М. Кожевниковым*, который собрал колосья сорнополевой ржи на пшеничном поле близ села Шахбуз в Нахчewanской АССР в 1976 г. на высоте 1300 м над ур. м. Популяция характеризовалась большой полиморфностью по признакам колоса, о чем мы могли судить по представленному нам материалу, включавшему 127 колосьев, различавшихся по размеру, плотности, окраске, озерненности, ломкости остей, опушению ветковух чешуй и окраске зерновок. Мы выделили 21 тип колосьев с различным сочетанием указанных признаков. Однако для дальнейшего исследования были взяты зерновки лишь из двух-трех колосьев только пяти типов из 21.

Семена сорта Вятка мы получили в 1976 г. из Сибирского отделения ВИР (ныне Сибирский ВНИИ растениеводства) от Н. С. Владимирову.

На рисунке схематически представлены этапы работы. Растения из популяции (по 1—2 кастрированных колоса одного растения) опыляли

* Мы глубоко признательны В. М. Кожевникову и Н. С. Владимирову за предоставленный для исследования материал.

пыльцой линии Ку-1а (с красными ушками листа) или линии Ф-1₂ (фиолетовозерной). Гибридные зерновки от каждого исходного растения из популяции (по 10—25 зерновок) высевали отдельными деланками, выросшие гибридные растения F₁ самоопыляли. В F₂ исследовали группы семей от самоопыления растений F₁, происходящие от отдельных исходных растений популяции. Наличие расщепления по одному или нескольким признакам проростков (осенью) или взрослых расте-



Основные этапы анализа генетической структуры популяции ржи посредством скрещивания растений из популяции с автофертильной линией.

В семьях F₂ показано выщепление растений с аномальным фенотипом.

ний (листом) хотя бы в одной семье F₂ из группы свидетельствует о гетерозиготности исходного растения из популяции по гену (или генам), детерминирующему этот признак. Имеющаяся у исходного растения из популяции в гетерозиготном состоянии рецессивная аллель должна проявиться в части растений F₁ и при самоопылении этих растений **выявиться в F₂**.

Использованные в скрещивании линии Ку и Ф получены нами от гибридов между автостерильной и автофертильной формами и насчитывают 4 поколения строгого инбридинга (самоопыление одного растения). В исследованном поколении от строгого самоопыления в этих линиях не наблюдали расщепления по каким-либо морфологическим признакам проростков и растений. В 1973/74 г. из линии Ку было заложено

несколько десятков сублиний от отдельных растений. Из общего количества 872 растений было обнаружено лишь два растения с полосатыми листьями. Вместе с тем в линиях, родственных линиям Ку и Ф, наблюдалось расщепление по генам альбинизма, что свидетельствует об отсутствии каких-либо факторов-супрессоров, способных маскировать расщепление по рецессивным аллелям, определяющим, в частности, хлорофильные аномалии.

Семян F_2 , происходящие от растений из популяции сорнополевой ржи, исследованы осенью 1978 г. по признакам проростков и летом 1979 г. по признакам взрослых растений. Семян F_2 от растений из сорта Вятка исследованы осенью 1979 г. только по признакам проростков.

Экспериментальная часть. Имеющиеся в литературе данные по изучению эффекта принудительного гибридинга растений из различных популяций ржи [1, 2, 9, 17] позволяют ожидать наличия в популяциях высокого уровня гетерозиготности. Вместе с тем, в этих работах исследовали инцухт-потомства лишь от весьма небольшой фракции растений из популяции — тех, которые способны завязать зерновки при самоопылении. В этих же и других исследованиях [10, 19, 21, 24, 26] показано, что в популяциях ржи растений с автофертильностью выше 10% чрезвычайно мало, в то же время от 30 до 80% растений в популяциях ржи вообще не завязывают зерновок при изоляции отдельных колосьев. Таким образом, применение прямого самоопыления растений из популяций ржи позволяет проанализировать генотипы лишь очень немногих из них.

Предложенный нами метод [8] позволяет исследовать посредством гибридинга генотипическую структуру всех взятых в анализ растений из популяции, поскольку показано [3, 13-16, 25, 27, 28], что при скрещивании автостерильных форм ржи с автофертильными линиями гибриды F_1 автофертильны.

Результаты, полученные нами при выполнении данного исследования, свидетельствуют об эффективности и надежности этого метода. Гибридные растения F_1 действительно обнаружили достаточно высокий уровень автофертильности (табл. 1) — 38—44%, что позволило получить от каждого растения F_1 не менее чем по 20 зерновок, а в основном — по 50 и более для посева семей F_2 . Приведенные в табл. 1 результаты с очевидностью демонстрируют довольно высокий уровень автофертильности, свойственный линиям Ку и Ф, и весьма низкий средний уровень автофертильности, характерный для растений из популяции сорнополевой ржи (0,81%) и сорта Вятка (2,3%). Видно, что 41—56% растений из популяций вообще не завязали зерновок от самоопыления, а автофертильность выше 10% была характерна лишь для 7,8% растений из популяции сорнополевой ржи и для 15,6% растений из популяции сорта Вятка. Только эту небольшую долю растений каждой популяции можно было бы проанализировать по их инцухт-потомствам, которые могли бы содержать при 100%-ной всхожести и 100%-ной выживаемости от 9 до 30 растений в семье.

Нам удалось проанализировать все 68 взятых в скрещивание растений из популяции сорнополевой ржи и все 54 растения из сорта Вятка. Как следует из данных, приведенных в табл. 2, в среднем от каждого исходного растения из популяции анализировали по 8—9 семей F_2 . В 12 (2+10) группах семей F_2 , происходящих от растений из популяции сорнополевой ржи, не было выявлено расщепления ни по признакам проростков, ни по признакам взрослых растений. В остальных 56 (16+40) группах семей F_2 наблюдалось расщепление по одному (8+14), двум (4+8), трем (3+7) или четырем (1+11) признакам. Таким образом, 56 растений популяции сорнополевой ржи из 68 исследо-

ванных (82,3%) оказались гетерозиготными по рецессивным аллелям одного или нескольких генов. В табл. 2 представлено количество семей F₂ без расщепления и с расщеплением по одному или нескольким признакам.

Выше уже было отмечено, что группы семей F₂, происходящие от растений из сорта Вятка, оценены осенью 1979 г. только по признакам проростков. Однако и в этом случае оказалось, что в 44 группах семей F₂ из 54 исследованных выявляется расщепление по одному (14), двум (11), трем (11) или четырем признакам (8). Таким образом, учет только по признакам проростков выявил гетерозиготность 44 из 54 исследованных растений в популяции сорта Вятка (81,5%).

Полученные нами оценки уровня гетерозиготности в обеих исследованных популяциях следует признать минимальными.

Качественная характеристика разнообразия выщеплявшихся в семьях F₂ рецессивных вариантов представлена в табл. 3. В потомстве гетерозиготных растений из популяции сорнополевой ржи чаще всего (60—75%) выявляется расщепление по различным хлорофильным аномалиям на стадии проростков (белые, желтоватые, белые с зеленоватым кончиком листа, зеленые с белой или желтоватой нижней частью листа). Очень часто (в 45—55% групп семей F₂) наблюдается также расщепление по мужской стерильности. Пыльники растений с мужской стерильностью сравнительно редко выбрасываются из цветков, а в случае выбрасывания не растрескиваются и не высыпают пыльцу. Цитологический анализ пыльцы в таких пыльниках показал, что в них нормально развитые пыльцевые зерна либо полностью отсутствуют, либо их доля составляет менее 50%. Сравнительно часто среди растений сорнополевой ржи встречаются также гетерозиготы

Таблица 2
Анализ потомства растений из сорнополевой популяции ржи сорта Вятка, линий Ву и В в гибридах F₁ 1978 г.

Группы семей F ₂	Число семей F ₂ (число растений)	Число растений с признаками гетерозиготности							Итого	рецессив. ♀ (X ± σ)
		0	0,1—10,0	10,1—20,0	20,1—30,0	30,1—40,0	40,1—50,0	50,1—100,0		
Вятка	16	11,9	13,9	7,1	3,3	2,3	9,2	10,1	0	8 ± 1,1
Линия Ву	23	17,4	4,3	8,7	4,3	8,7	13,0	6,1	0	3 ± 0,4
Линия Ру	90	56,3	35,3	2,6	2,1	2,1	1,0	8,1	0,7	0 ± 0,9
Сорт Вятка	40	40,7	45,6	7,1	3,6	2,1	0,7	0	0,7	1 ± 0,3
Линия Ву	50	1,3	—	6,0	8,7	5,3	32,0	12,1	—	3 ± 1,8
Линия Ру	31	28	3,0	3,7	1,4	9,3	24,1	13,1	—	3 ± 0,4
Линия Ву	17	1,9	1,3	5,6	0,8	7,1	25,0	2,1	—	3 ± 0,0
Линия Ру	17	—	—	—	—	—	—	—	—	—

по генам полосатости листьев (до 57,5%), а также по генам низкостебельности, карликовости (до 35%). Другие аномалии в морфологии растений (изменения в окраске листьев и соломины, отсутствие воскового налета, антоциана и лигулы, безостость колоса, раннее усыхание листьев) выявлены каждая в потомстве 1—5 исходных растений из популяции сорнополевой ржи из 56 оказавшихся гетерозиготными.

Таблица 2

Соотношение групп семей F_2 , соответствующих исходным растениям из популяций сорнополевой ржи и сорта Вятка, обнаруживших расщепление по одному или нескольким признакам или не обнаруживших расщепления

Учетные показатели	Группы семей F_2 с расщеплением по признакам												
	Всего	Г. Уильямс F_2 и F_3	двум						более чем по двум				
			семьи с расщ.			семьи с расщеплением			семьи с расщеплением				
			по 1 признаку	по 2 признакам	по 3 признакам	по 4 признакам	по 5 признакам	по 6 признакам	по 7 признакам	по 8 признакам	по 9 признакам	по 10 признакам	по 11 признакам
Сорнополевая × линия Ф													
Количество групп семей F_2	2	2	4	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1
То же, %	100	11,1	44,4	22,2	16,7	7	7	3	1	9	7	2	2
Количество семей F_2	145	15	25	48	13	4	7	7	3	1	9	7	2
Сорнополевая × линия Ку													
Количество групп семей F_2	50	10	14	8	7	1	1	1	1	1	1	1	1
То же, %	100	20	28	16	14	14	14	14	14	14	14	14	14
Количество семей F_2	417	46	30	70	29	11	40	31	7	2	27	46	26
Вятка × линия Ку													
Количество групп семей F_2	54	10	14	11	11	1	1	1	1	1	1	1	1
То же, %	100	18,5	25,9	20,4	20,4	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0
Количество семей F_2	477	86	40	57	44	12	33	49	22	3	27	36	16

Интересные результаты дал анализ гетерозиготности растений по признакам проростков в популяции сорта Вятка. В группах семей F_2 обычно наблюдается не один тип хлорофильных аномалий, а два или более — всего в разных группах семей F_2 была выявлена независимо 71 хлорофильная аномалия, т. е. в среднем по 1,6 типа аномалий на одну группу семей. В потомствах восьми растений сорта Вятка выщеплялись проростки с полосатыми листьями, в потомстве десяти растений выщеплялись проростки, засыхавшие уже через 3—4 недели после появления. Меньше было обнаружено растений в популяции сорта Вятка, в потомствах которых выщеплялись светло-зеленые проростки, карликовые, проростки с закрученными и игольчатыми листьями. Таким образом, учет расщепления в семьях F_2 только на стадии проростков при анализе генотипической структуры растений сорта Вятка выявил высокую частоту гетерозиготных растений и довольно значительный спектр различных аномалий.

Обсуждение. В литературе имеется немного работ, в которых были получены результаты, позволяющие дать количественную характеристику уровню гетерозиготности растений в популяциях перекрестно-

опыляющихся растений. Большая часть таких работ процитирована в упоминавшемся ранее обзоре Крумпэкера [18]. Это — единичные исследования, в которых методом инбридинга была охарактеризована гетерозиготность по генам хлорофильных аномалий в популяциях рай-грасса пастбищного и многоцветкового, овсяницы красной, тимфеевки ежи сборной и клевера ползучего. В каждой популяции анализировали от 10—15 до 50 растений и выявляли от 12 до 67% растений, гетерозиготных по генам хлорофильных аномалий.

Таблица 3

Частота групп семей F_2 с расщеплением по определенным типам фенотипических аномалий

Типы аномалий	Сорнополе- вая Хлиния Ф		Сорнополе- вая Хлиния Ку		Вятка Хлиния Ку	
	число	%	число	%	число	%
Общее число групп семей F_2 с расщеплением	16	100	40	100	44	100
Аномалии проростков						
Различные типы полных и частичных хлоро- фильных аномалий	11	68,7	30	75	71	161,4
Полосатые листья	—	—	—	—	8	18,2
Усыхающие проростки	—	—	—	—	10	22,7
Карликовые проростки	—	—	—	—	4	9,1
Закрученные листья, игольчатые листья	—	—	—	—	4	9,1
Светло-зеленые	—	—	—	—	6	13,6
Аномалии взрослых растений						
Полосатые листья	1	6,2	23	57,5	—	—
Беловатые листья	1	6,2	—	—	—	—
Желто-зеленые листья	—	—	5	12,5	—	—
Рано усыхающие листья	—	—	2	5,0	—	—
Карлики, травянистые карлики, низкие	1	6,2	14	35,0	—	—
Коричневая соломина	1	6,2	—	—	—	—
Без воскового налета	1	6,2	2	5,0	—	—
Без антоциана	1	6,2	2	5,0	—	—
Без лигулы	—	—	1	2,5	—	—
Безостые колосья	—	—	1	2,5	—	—
Мужская стерильность	10	62,5	18	45,0	—	—

Работ, посвященных изучению гетерозиготности растений в сортовых популяциях кукурузы, значительно больше [18]. Но и в этих работах в большинстве случаев в каждом сорте исследовали лишь несколько десятков растений. Учитывали в потомствах I_1 расщепление по типам хлорофильных аномалий и различным аномалиям в строении зерновки. В разных сортовых популяциях кукурузы выявляли от 1 до 92% растений, гетерозиготных по рецессивным аллелям генов хлорофильных аномалий, и от 1 до 30% растений, гетерозиготных по рецессивным аллелям генов дефектности зерновки. В этих работах, однако, как и в нашей работе, не был проведен генетический анализ выщепляющихся аномалий, не проведено изучение фенотипически сходных аномалий на аллелизм.

Большинство авторов оценивали гетерозиготность по генам хлорофильных аномалий. По нашим результатам, уровень гетерозиготности по таким генам в обеих исследованных нами популяциях высок — в популяции сорнополевой ржи расщепление по хлорофильным аномалиям и нестерильности наблюдается в потомстве 67,6% исследованных растений, в популяции сорта Вятка в 81,5%. Эти данные сопоставимы с наивысшими оценками гетерозиготности по генам таких аномалий, полу-

ценными в цитируемых работах. Сходные с этими данными высокие частоты гетерозигот по спорофитным и гаметофитным летелям выявлены в природных популяциях папоротника *Osmunda regalis* [22, 23]. Крумпэкер [18] цитирует несколько работ (Hayes, Brewbaker, 1924; Woodworth, 1929; Bianchi, Poëzi, 1961), в которых при исследовании растений из сортовых популяций кукурузы авторы регистрировали частоту семей F_1 с расщеплением по одной и по двум хлорофильным аномалиям. При этом семей с расщеплением по двум аномалиям выявляется чрезвычайно мало — от 0,5 до 5,4%. В исследованных нами популяциях ржи гораздо чаще выявляются растения, в потомстве которых расщепление идет по нескольким признакам хлорофильных аномалий проростков и растений. В сорнополевой ржи мы выявили 17 растений из 68 исследованных (25%), в потомстве которых наблюдалось расщепление по двум разным хлорофильным аномалиям, и 3 растения (4,4%), в потомстве которых выщеплялись 3 разных типа хлорофильных аномалий. В сорте Вятка выявлено 15 растений из 54 исследованных (27,8%), в потомстве которых наблюдалось расщепление по двум разным хлорофильным аномалиям, 11 растений (20,4%) с расщеплением по трем и 1 растение (1,9%) — с расщеплением по четырем разным хлорофильным аномалиям.

Обсуждая в сравнительном плане генетическую структуру популяции сорнополевой ржи и популяции сорта Вятка, следует подчеркнуть наличие в первой четко выраженного полиморфизма по признакам колоса. Такой полиморфизм — состояние, характерное для популяций сорнополевой ржи [2]. В популяции сорта Вятка, как и большинства селекционных сортов, полиморфизм по морфологическим признакам выражен в очень слабой степени. Изредка в популяции Вятки мы находили ветвистоколосые растения, но в большей степени полиморфизм наблюдается по признакам, которые не контролировали в ходе искусственного отбора, — по опушению соломины под колосом, по окраске пыльников, по окраске зерновок и некоторым другим. Возможно, что наличие в популяции сорта Вятка высокого уровня гетерозиготности по аллелям генов хлорофильных аномалий в какой-то мере компенсирует ту гомозиготность растений по рецессивным аллелям желтого цвета спелого колоса, неопушенности цветковых чешуй и других подобных признаков, которая была закреплена в процессе селекции при создании сортов культурной ржи.

Итак, наши результаты показывают, что уровень гетерозиготности весьма высок не только в популяции сорнополевой ржи, не претерпевшей влияния искусственного отбора, но и в популяции сорта Вятка, при этом в сортовой популяции уровень гетерозиготности по учтенным признакам оказался не меньшим, а даже, по-видимому, большим. Однако эти заключения приобретут надежную основу только после проведения генетического анализа выявленных аномалий и исследования их на аллелизм.

ВЫВОДЫ

1. Использование предложенного скрещивания растений из популяции с автофертильными линиями позволило проанализировать по потомству 68 растений из популяции сорнополевой ржи и 54 растения из популяции сорта Вятка. Гибриды F_1 имели достаточно высокий уровень автофертильности, позволивший получить большое количество семян при их самоопылении и проанализировать расщепление в семьях F_2 .

2. Показано, что обе исследованные популяции характеризуются

высоким уровнем гетерозиготности по генам, определяющим морфологические признаки проростков и взрослых растений. В популяции сорнополевой ржи гетерозиготными оказались 82,3% исследованных растений. В популяции сорта Вятка 81,5% исследованных растений дали в своем потомстве расщепление по признакам проростков.

Summary

A new method has been applied for the study of the genetical structure of the populations of weedy rye and Viatka variety. Individual plants from the populations have been crossed with self-fertile inbred lines. F₁ plants have been self-pollinated and the segregation in F₂ families has been studied. The segregation of different morphological abnormalities of seedlings and plants has been registered. 82.3% of weedy rye plants studied appeared to be heterozygous on the genes controlling the abnormalities whereas 81.5% of investigated plants from Viatka variety appeared to be heterozygous on the genes of seedling abnormalities.

УКАЗАТЕЛЬ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агеев К. Ф. Индухт у ржи. Изв. ТСХА, 1929, № 4, с. 143—175.
2. Антроповы В. и В. Рожь СССР и сопредельных стран. — Труды по прикл. бот., ген. и сел., Прилож. 36. Л., 1929. 366 с.
3. Краснюк А. А. Некоторые данные по генетике ржи. — Селекция и семеноводство, 1936, № 9, с. 50—53.
4. Нарбут С. И. Разложение сортовых популяций редиса путем инбридинга. — В кн.: Исследования по генетике. Л., 1964, вып. 2, с. 90—99.
5. Нарбут С. И., Фадеева Т. С., Войлоков А. В. Инбридинг как метод генетического анализа сортовых популяций редиса. — В кн.: Популяции растений. Л., 1979, с. 45—60.
6. Плачек Е. М. Узкородственное разведение в применении к селекции подсолнечника. — Журн. опытно-агрон. Юго-Вост., 1927, т. 4, № 1, с. 120—149.
7. Плачек Е. М. Формообразовательные процессы у подсолнечника под влиянием гибридизации и индухта. — Труды Всесоюз. съезда по генет., сел., семенов. и плем. животнов. Л., 1930, т. 4, с. 289—301.
8. Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Задачи и методы генетического анализа в популяциях. — В кн.: Популяция растений. Л., 1979, с. 28—44.
9. Суриков И. М. Вес зерновки и формообразование при индухте ржи. — Учен. зап. БГУ, сер. биол., 1957, вып. 37, с. 213—222.
10. Суриков И. М. Самофертильность ржи в связи с условиями вегетации и некоторыми другими факторами. — Учен. зап. БГУ, сер. биол., 1957, вып. 37, с. 161—211.
11. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М., 1973. 278 с.
12. Фадеева Т. С., Нарбут С. И. Генетические типы сортов и особенности чистопородных сортов и сортов-клонов. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1969, № 4, с. 121—131.
13. Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Генетика ржи (*Secale cereale* L.). V. О наследовании признака самофертильности у диплоидной ржи. — Генетика, 1967, т. 3, № 3, с. 23—28.
14. Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Автофертильность у диплоидной и тетраплоидной ржи. — Цитология и генетика, 1971, т. 5, № 1, с. 3—9.
15. Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Некоторые итоги исследования по частной генетике ржи. — В кн.: Исследования по генетике. Л., 1971, вып. 4, с. 117—133.
16. Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Получение и изучение autofертильных линий у ржи *Secale cereale* L. — В кн.: Использование на-сыщающих скрещиваний и самонесовместимости в селекции сельскохозяйственных растений. Киев, 1975, с. 132—139.
17. Шербина Д. М. Изучение реакции сортов озимой ржи на инбридинг. — Цитология и генетика, 1969, т. 3, № 1, с. 66—75.
18. Crumbacker D. W. Genetic loads in maize (*Zea mays* L.) and other cross-fertilized plants and animals. — Evol. biol., 1967, v. 1, p. 306—424.
19. Duckart J. Ergebnisse Inzestzuchtversuche bei Roggen. — Z. ind. Abst. u. Vererbungslehre, 1928, Suppl. 1, S. 603—608.
20. East E. M., Jones D. F. Inbreeding and outbreeding, their genetic and sociological significance. Philad. a. London, 1919. 285 p.

21. Heribert-Nilsson N. Populationsanalysen und Erblchkeitsversuche uber die Selbststerilitat, Selbstfertilitat, und Sterilitat bei dem Roggen. — Z. Pflanzenz., 1916, Bd 4, N 1, S. 1—44.
22. Klekowski E. J. Genetic load in *Osmunda regalis* populations. — Amer. J. Bot., 1973, v. 60, p. 146—154.
23. Klekowski E. J. Mutational load in a fern populations growing in a polluted environment. — Amer. J. Bot., 1976, v. 63, N 7, p. 1024—1030.
24. Lundqvist A. Self-incompatibility in rye. II. Genetic control in the tetraploid. — Hereditas, 1957, v. 43, N 3—4, p. 467—511.
25. Lundqvist A. Self-incompatibility in rye. IV. Factors related to self-seeding. — Hereditas, 1958, v. 44, N 2—3, p. 193—256.
26. Lundqvist A. The origin of self-compatibility in rye. — Hereditas, 1960, v. 46, N 1—2, p. 1—19.
27. Lundqvist A. The nature of two-loci incompatibility system in grasses. I. The hypothesis of a duplicative origin. — Hereditas, 1962, v. 48, N 1—2, p. 153—168.
28. Peterson R. F. Improvement of rye through inbreeding. — Sci. Agric., 1934, v. 14, N 12, p. 651—669.

МАТЕМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ НЕОДНОЗНАЧНОСТИ МАТРИЧНЫХ ПРОЦЕССОВ КАК ФАКТОРА АДАПТАЦИИ

А. Г. БАЧИНСКИЙ

Популяция, находящаяся в постоянно изменяющихся условиях (а других условий не существует, если иметь в виду не только косное, но и биологическое ее окружение [13]), для надежного поддержания жизнеспособности своих генотипов должна иметь адаптационные механизмы, которые позволяли бы ей адекватно реагировать на изменения среды. В зависимости от вида особей, характера изменения условий можно представить два таких механизма. Если условия среды изменяются медленно (для периодических изменений период значительно превышает продолжительность поколения) и глубоко, так что каждая особь за свою жизнь «пробегаёт» лишь относительно небольшой спектр условий, то наиболее адекватным адаптационным откликом, видимо, должен быть полиморфизм особей популяции, позволяющий ей постоянно сохранять хотя бы часть своих генотипов за счет перестройки генетической структуры. Заметим, что генетические механизмы поддержания полиморфизма эффективны только у диплоидных и полиплоидных форм. Откликом на быстро, но не очень глубоко изменяющиеся условия среды, когда в течение одного поколения реализуется весь или почти весь спектр условий, может быть расширение адаптивного диапазона отдельных генотипов без необходимого существенного их разнообразия в популяции.

Есть определенные основания предполагать, что важным фактором адаптации организмов и популяций может быть неоднозначность действия центрального генетического аппарата клеток. Неоднозначность редупликации нуклеиновых кислот (неоднозначность I рода) выражается в появлении наследуемых изменений — точковых мутаций. Неоднозначность транскрипции и трансляции (неоднозначность II рода) вызывает ненаследуемые изменения структуры РНК и белков. Роль мутаций в адаптации более или менее общепризнана и не служит предметом специального обсуждения в данной статье. Менее очевидно значение неоднозначности II рода. Известно достаточно много случаев, когда неоднозначность II рода приводит к супрессии мутаций [10, 11, 14], которые в определенных условиях среды можно рассматривать как летальные (ауксотрофность), и в этих случаях ее адаптивное значение не вызывает сомнений. Однако это лишь исправление дефектов, т. е. в каком-то смысле возвращение к «нормальному фенотипу».