

НОВОЕ
В ЖИЗНИ, НАУКЕ,
ТЕХНИКЕ

ЗНАНИЕ



СЕРИЯ
БИОЛОГИЯ
11/1972

В. Г. Шахбазов
ГЕТЕРОЗИС-
ЯВЛЕНИЕ
ОБЩЕБИОЛОГИЧЕСКОЕ

В. Г. Шахбазов,

доктор биологических наук

ГЕТЕРОЗИС —
ЯВЛЕНИЕ
ОБЩЕБИОЛОГИЧЕСКОЕ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «ЗНАНИЕ»

Москва 1972

57.023
Ш 31

Шахбазов Валерий Гаевич
Ш31 Гетерозис — явление общебиологическое. М.,
«Знание».
32 с. («Новое в жизни, науке и технике», Серия «Биология»,
11).

Автор рассматривает проявления гетерозиса на примере самых различных объектов — микроорганизмов, растений, животных и человека, обсуждает существующие генетические теории гетерозиса и предлагает новую гипотезу, которая согласуется с его экспериментальными данными.

ВВЕДЕНИЕ

Человечество все плотнее заселяет нашу планету, и одной из важнейших глобальных проблем становится увеличение количества и улучшение качества продуктов питания, получаемых с тех же площадей возделываемой земли. Одним из основных условий решения этой проблемы, как известно, является повышение урожайности растений и продуктивности животных.

Выведение нового, более урожайного сорта растений или новой, более продуктивной породы животных — процесс сложный и длительный, занимающий годы, а иногда и десятилетия. При этом прибавка урожайности нового сорта или продуктивности новой породы на несколько процентов вполне оправдывает многолетний труд селекционера. Однако среди чудес живой природы есть явление, использование которого позволяет повысить урожайность растения за короткий период на 20—30%, а для некоторых культур (в результате ускорения созревания плодов) и на 50—70%. Тем же способом удается быстро и резко повышать продуктивность животных. Это чудесное явление получило название гибридной силы или гетерозиса.

Эффект гетерозиса возникает при определенных типах скрещиваний и проявляется в повышении жизнеспособности, устойчивости к заболеваниям и неблагоприятным влияниям среды, в ускорении роста и созревания. В итоге все это приводит к увеличению урожая сельскохозяйственных растений и к общему повышению продуктивности животных.

Неосознанное использование эффекта гетерозиса, по-видимому, относится к давним временам стихийной селекции, когда люди стали применять при возделывании растений искусственное опыление, а при разведении животных — скрещивание различных отобранных особей. Широкое сознательное использование гетерозиса относится к началу XX в., когда за счет этого эффекта была резко повышена урожайность кукурузы, а в дальнейшем и многих других культур. Блестящие

успехи в использовании гетерозиса были достигнуты в свиноводстве, птицеводстве, шелководстве и довольно хорошие в овцеводстве и при разведении крупного рогатого скота.

В глобальном процессе «зеленой революции», которая происходит в последние десятилетия во многих странах мира и выражается в резком повышении продуктивности сельскохозяйственного производства, среди других генетических методов использование многообразных проявлений гетерозиса стоит на первом месте. Поэтому естествен интерес ученых, селекционеров, генетиков, физиологов к изучению этого явления. На раскрытие механизмов гетерозиса были направлены огромные усилия, получены интересные результаты, однако в целом проблему еще нельзя считать решенной. Многие тайны этого сложного биологического явления еще не раскрыты. И по-видимому, прав генетик Ф. Хатт, считая, что «гетерозис все еще представляет одну из самых больших загадок генетики»¹. А разгадка, несомненно, обещает нам еще большую власть над этим замечательным явлением.

Проявления гетерозиса, конечно, не ограничиваются только объектами сельскохозяйственного производства. Этот эффект прослеживается у живых организмов при наличии полового размножения на всех этапах эволюции.

Наряду с изложением истории изучения гетерозиса, распространенности этого явления в природе и генетических теорий, объясняющих его природу, в брошюре включены результаты некоторых экспериментальных исследований, проводимых в этой области коллективом кафедры генетики и цитологии Харьковского университета.

НЕМНОГО ИСТОРИИ

С каких времен люди стали использовать эффект гетерозиса? Точно ответить на этот вопрос мы, конечно, не можем. Достоверно, однако, что еще в древней Ассирии искусственно опыляли финиковые пальмы с целью повышения урожая фиников. Известно также упоминание Аристотеля о том, что порода лошади становится совершенной, когда имеет место совокупление разнородных особей. В этих случаях люди неосознанно, но успешно использовали эффект гетерозиса. Этот эффект, несомненно, проявлялся и повышал продуктивность популяций растений и животных, смешиваемых в результате миграций древних племен и народов.

Имеется немало примеров использования исключительных особенностей гибридных животных. В глубокой древности берет начало выведение мулов, гибридов лошади и осла, отли-

¹ Ф. Хатт. Генетика животных. М., «Колос», 1969, стр. 322.

чающихся силой, выносливостью и долговечностью. Тибетские животноводы издавна получали гибридов между яками и местными породами крупного рогатого скота, их называют хайныки. Они отличаются исключительной силой и даже успешно защищают стада от волков.

Представления людей о проявлениях гибридной силы бывали порой фантастическими. Так, английский епископ Ф. Годвин в начале XVII в. описывал полет на Луну в упряжке лебедей «гибридной породы».

Систематическое изучение биологических последствий разных типов скрещиваний стало возможным лишь с середины XVIII в., когда было установлено наличие пола у растений. Именно с этого времени стали быстро накапливаться сведения о гибридной силе растений. Первый гибридизатор растений Иосиф Готлиб Кельрейтер более 200 лет назад описал резкое усиление роста у гибридных растений. К этому же периоду относятся интересные исследования А. Т. Болотова, рекомендовавшего межсортовое опыление у растений. В конце XVIII в. выходит книга Х. Г. Шпренгеля «Раскрытая тайна природы в строении и оплодотворении цветов» (1793), в которой были показаны приспособления растений к перекрестному опылению.

В начале XIX в. многие ботаники и садоводы отмечают благоприятный эффект гибридизации. Автор важнейших открытий в области генетики Г. Мендель, производя гибридизацию разных сортов гороха, также отмечал увеличение размера гибридных растений. Однако он не уделил этому явлению большого внимания. К середине XIX в. наука уже располагала многими сведениями о биологическом значении перекрестного опыления у растений. Животноводам также уже были известны вредные последствия близкородственного размножения — инбридинга и благоприятные последствия неродственных скрещиваний.

Наиболее широкое обобщение всех этих сведений с глубоким анализом собственных экспериментов принадлежит Ч. Дарвину. Еще в 1862 г., изучая опыление орхидей, он приходит к выводу, что природа испытывает отвращение к постоянному самоопылению. В дальнейшем Дарвин на протяжении 11 лет проводит тщательные эксперименты с представителями многих семейств растений, изучает различные последствия самоопыления и перекрестного опыления в нормальных и неблагоприятных условиях среды и приходит к выводу, что необходимость скрещиваний высших органических существ с другими можно считать общим законом природы.

Стремясь глубже проникнуть в сущность наблюдаемых явлений, Дарвин обсуждает природу благоприятного эффекта скрещивания и необходимой для этого дифференцировки гамет. Подчеркивая сложность этого явления, Дарвин пишет:

«Едва ли в природе существует что-либо более удивительное, чем чувствительность половых элементов к внешним влияниям и чем тонкость их взаимного сродства»¹. Труд Ч. Дарвина оказал глубокое влияние на дальнейшее исследование этого сложного явления.

Важным этапом дальнейшего изучения проблемы в начале XX в. явились исследования Дж. Шелла и Е. Иста по гибридизации кукурузы. Первый из них в 1914 г. предложил термин «гетерозис». В это понятие включалось «увеличение силы, размера, плодовитости, быстроты развития, устойчивости к болезням и к повреждениям насекомыми или к различным неблагоприятным климатическим условиям, которыми отличаются гибридные формы от соответствующих инбредных и которые возникают как специфический результат генетической разнокачественности соединяющихся родительских гамет».

Кукуруза оказалась весьма удачным объектом для исследования и использования эффекта гетерозиса. Резкое повышение урожайности гибридной кукурузы, которое было достигнуто в США в 40-е годы, имело важное экономическое значение. К этому времени в исследовании эффекта гетерозиса включились многие генетики и селекционеры. В нашей стране в 30-е годы также успешно работали над теоретическим и практическим использованием эффекта гетерозиса. Первые гетерозисные гибриды кукурузы были получены В. В. Талановым, Б. П. Соколовым, Г. С. Галеевым. Интересные исследования поведения хромосом при отдаленной гибридизации были проведены Г. Д. Карпеченко и В. А. Рыбиным.

Открытие явления мужской цитоплазматической стерильности — ЦМС (на кукурузе М. Родсом в США и М. И. Хаджиновым в СССР, на луке Д. Джонсом и А. Кларком, а вскоре обнаруженное и у многих других культур) имело большое значение для использования гетерозиса в растениеводстве, ибо позволило превращать двуполые растения в однополые, что значительно облегчало проведение гибридизации.

После этих открытий использование гетерозиса и ЦМС становится важнейшим методом повышения урожайности растений. Следует, однако, отметить, что явление гетерозиса находит все более широкое применение и во многих отраслях животноводства. Получены высокопродуктивные гибридные формы крупного рогатого скота, быстрорастущие гибриды рыб, медоносные гибридные пчелы. Но особенно большой экономический эффект дает промышленное скрещивание в птицеводстве, свиноводстве, овцеводстве, шелководстве.

По мере изучения явления гетерозиса все более раскрывалось его общебиологическое значение и неограниченные возможности дальнейшего практического использования.

¹ Ч. Дарвин. Соч., т. 6, 1950, стр. 625.

НА РАЗНЫХ ПУТЯХ ЭВОЛЮЦИИ

Микроорганизмы. Выяснение общности механизмов переноса и хранения генетической информации на всех этапах эволюции жизни — одно из важнейших обобщений генетики. Является ли также общебиологическим половой процесс и, как одно из его важных следствий — гетерозис?

В отношении высших растений и животных это доказано давно. За два последние десятилетия большие успехи достигнуты в области генетики микроорганизмов. Как было показано Дж. Ледербергом и Е. Татумом в 1946 г., а в дальнейшем и другими исследователями¹, половой процесс, сопровождающийся конъюгацией, переносом и соединением генетического материала двух особей, широко распространен у бактерий, причем по наличию или отсутствию в бактериальной клетке особой частицы-эписомы различают мужские и женские типы бактерий. Бактериальная хромосома обычно представлена нитью, состоящей из дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК). Сходно устроен генетический аппарат вирусов и бактериофагов, но у некоторых вирусов ту же роль выполняют молекулы рибонуклеиновой кислоты (РНК). Для сходных по строению молекул нуклеиновых кислот обнаружено замечательное свойство взаимного притяжения, которое приводит к комплементарному соединению, гибридизации молекул. Процесс гибридизации происходит при соединении молекул в клетках и приводит их к рекомбинации, к появлению новых генетических свойств. Процесс комплементарной гибридизации выделенных молекул ДНК и ДНК с РНК удалось осуществить и в бесклеточной среде, *in vitro*.

В опытах по заражению культуры кишечной палочки бактериофагами было установлено, что и фаги могут переносить генетический материал клеток от одного вида бактерий к другому. Это явление названо трансдукцией. При заражении бактерий смешанной культурой фагов между фагами нередко происходит своеобразная гибридизация, генетическая рекомбинация. В результате всех этих экспериментов были вскрыты молекулярные основы полового процесса в его самой элементарной форме.

Кратко упомянутые здесь замечательные открытия имели важное значение для глубокого изучения природы гена, но они имеют также непосредственное отношение и к обсуждаемой нами проблеме.

¹ Ф. Жакоб, Э. Вольман. Пол и генетика бактерий. М., Изд-во иностр. лит., 1962; Генетика и селекция микроорганизмов. Под ред. С. И. Алиханяна. М., «Наука», 1964; Дж. Финчем. Генетическая комплементарность. М., «Мир», 1968.

Полученные в результате генетической рекомбинации или гибридизации штаммы вирусов, фагов и бактерий часто отличаются повышенной жизнеспособностью, скоростью размножения, выживанием в условиях, непригодных для исходных штаммов. Гибридные штаммы бактерий обычно оказываются более устойчивыми к фагам, а у некоторых гибридных штаммов патогенных бактерий и вирусов, к сожалению, наблюдается повышенная активность размножения, в частности, это отмечено для вируса гриппа.

К настоящему времени в результате исследований С. Эмерсона, Дж. Финчема, а в нашей стране С. З. Миндлина, И. А. Захарова, С. Г. Инге-Вечтомова и многих других детально изучены процессы гибридизации у плесневых грибов и дрожжей и обнаружено много интересных примеров возникающей при этом повышенной жизнеспособности. Гибридные формы паразитических грибов нередко оказываются более патогенными, но наряду с этим (как было обнаружено С. И. Алиханьяном, С. В. Каменевой и другими исследователями) гибридные штаммы грибов-продуцентов полезных антибиотиков оказываются более продуктивными.

И, хотя типы полового процесса и его биологические последствия у различных микроорганизмов весьма разнообразны и все еще недостаточно изучены, можно отметить, что явление гетерозиса прослеживается и на этом уровне организации жизни.

Растения. Для высших сельскохозяйственных растений гетерозис стал важнейшим методом повышения урожайности.

После победоносного шествия на поля гибридной кукурузы за нею последовали и другие высокоурожайные гетерозисные зерновые культуры, а также овощные и триплоидная гибридная сахарная свекла. Более широко и сознательно стали использовать эффект гетерозиса и для повышения продуктивности многолетних растений: плодовых, ягодных, орехоплодных, лесных культур.

В нашей стране созданы и дают высокие урожаи замечательные гибриды кукурузы, выведенные М. И. Хаджиновым, Г. С. Галеевым, В. Е. Козубенко, Б. П. Соколовым, А. С. Мусийко и другими селекционерами. Прекрасные результаты дает использование гетерозиса в селекции сорго, риса и других зерновых, технических и кормовых культур¹. Особенно следует подчеркнуть повышение урожайности и сахаристости сахарной свеклы, которое было достигнуто в нашей стране благодаря работам А. Н. Луткова, В. П. Зосимовича, Н. А. Неговского, А. Л. Мазлумова и других генетиков и селекционеров. В этих исследованиях наряду с гетерозисом ис-

¹ Обзорные статьи на эту тему помещены в книге «Гетерозис в растениеводстве». Л., «Колос», 1968.

пользовали эффект полиплоидии¹, благодаря чему получены триплоидные гетерозисные гибриды свеклы, совмещающие высокую урожайность с высокой сахаристостью.

В нашей стране большие успехи в использовании гетерозиса в овощеводстве достигнуты благодаря исследованиям Д. Д. Брежнева, Ф. А. Ткаченко, Н. Н. Ткаченко и многих других селекционеров². В результате большого труда генетиков и селекционеров получены гетерозисные гибриды томатов, перцев, лука, огурцов, капусты, картофеля и других культур, которые часто обеспечивают прибавку урожая, превышающую 50%, и, естественно, дают огромный экономический эффект. Все мы охотно покупаем высококачественные болгарские томаты, но, может быть, не все знают, что это гетерозисные гибридные плоды, составляющие важную статью болгарского экспорта. Большую роль в их создании сыграл известный гибридизатор, академик Х. Даскалов.

Нередко наряду с повышением урожайности, ускорением созревания и увеличением размера плодов у гетерозисных форм удается достигнуть устойчивости к некоторым заболеваниям или даже таких удивительных свойств, как полное отсутствие семян у гибридного арбуза, выведенного в Японии.

Среди важнейших, но еще не решенных проблем использования гетерозиса в растениеводстве первое место занимает гибридизация пшеницы. Сложность этой проблемы в том, что у пшеницы обычно происходит закрытое цветение и самоопыление. Для получения гибридов надо создать растения с открытым цветением и с мужской цитоплазматической стерильностью, т. е. существенно переделать тип размножения пшеницы. Над этой проблемой работают и в нашей стране и за рубежом многие коллективы ученых. Гетерозис ярко проявляется и у многолетних (в частности, у плодовых), что также широко практически используется. Многие гибридные сорта яблок, груш, слив, вишен, выведенных Л. Бербанком, И. В. Мичуриным и другими селекционерами, сохраняют уже долгое время проявления гетерозиса. Гибридные формы лип, тополей и дубов дают быстрее и больше древесины, радуют глаз своими могучими кронами, утверждая явление гетерозиса на протяжении десятилетий или даже веков.

Описать разнообразие проявлений гетерозиса у растений в коротком обзоре невозможно. Мы показали лишь значение практического использования этого эффекта для основных сельскохозяйственных культур.

Гетерозис проявляется не только при искусственном скрещивании культурных растений. В естественных условиях вы-

¹ Полиплоидия — явление умножения хромосомных наборов; может быть вызвана искусственно посредством колхицина.

² См. Гетерозис в овощеводстве. Л., «Колос», 1966, 1968.

сокая жизнеспособность перекрестноопыляемых растений также обусловлена проявлениями гетерозиса. В некоторых случаях этот эффект особенно заметен — отдельные экземпляры растений отличаются ростом, размерами листьев, обилием цветов и плодов. Иногда у таких растений удается обнаружить признаки межвидовых гибридов, хотя гетерозис проявляется и при внутривидовом перекрестном опылении неродственных и в значительной степени дифференцированных форм.

Интересно отметить, что в природе эффект гетерозиса оказывается связанным с другим, как будто противоположным явлением — апомиксисом, т. е. образованием у растений семян без оплодотворения. Это явление, обнаруженное у многих видов растений, не только не снижает их жизнеспособность, но нередко обеспечивает широкое расселение и заметные преимущества в конкуренции с другими растениями. Казалось бы, явление апомиксиса опровергает закон Ч. Дарвина о биологической полезности скрещивания. Однако, как было установлено А. Густавсоном, С. С. Хохловым, Д. Ф. Петровым и другими исследователями, к апомиктическому размножению обычно переходят как раз гетерозисные растения. В этом случае обнаруживается удивительный механизм естественного закрепления гетерозиса, что предохраняет гетерозисную генетическую структуру клеток от вероятных нарушений повторными и, возможно, менее удачными скрещиваниями. Все это еще раз подтверждает значение гетерозиса в эволюции растительного мира.

Животные. В природе в связи с подвижным образом жизни большинства животных неродственные скрещивания имеют особенно широкое распространение. У многих животных в период полового размножения происходят отдаленные миграции. Самцы некоторых ночных бабочек в поисках самки совершают дальние перелеты, самки же, напротив, часто бывают неподвижными, а у некоторых видов совсем лишены крыльев. Как показали специальные исследования, большинство диких животных существует в виде гетерозиготных¹ популяций, что и обеспечивает для отдельных особей и всей популяции достаточно высокую жизнеспособность, связанную с проявлением гетерозиса.

Наряду с этим у некоторых животных существует и партеногенетическое размножение, т. е. размножение без оплодотворения. Но в большинстве случаев периоды партеногенеза чередуются с периодами полового размножения. Так, например, бывает у тлей. При этом половые особи приобретают крылья, что обеспечивает возможность миграций, неродст-

¹ Гетерозиготные особи получают при слиянии половых клеток, которые различаются по качеству, количеству или расположению генов.

венных скрещиваний, а следовательно, и повышение жизнеспособности, связанное с проявлением гетерозиса. Следует отметить, что зимуют тли на стадии более жизнеспособных, оплодотворенных яиц.

Явление гетерозиса исследовалось экспериментально на многих животных, относящихся к разным типам и классам. Особенно много опытов было проведено с плодовой мушкой дрозофилой, мышами и крысами. Гетерозис давно широко используется для повышения продуктивности сельскохозяйственных животных.

Начало практическому использованию гибридной силы животных, как уже упоминалось, было положено в давние времена. Более ясные представления о значении инбредной¹ депрессии и гетерозиса появились у животноводов в начале прошлого века и были обобщены в трудах Ч. Дарвина. В настоящее время уже нет таких областей животноводства, где бы не использовали гетерозис². Этот эффект наблюдается при гибридизации лошадей и ослов, одногорбого и двугорбого верблюдов. При разведении крупного рогатого скота этому эффекту придают меньшее значение. Это объясняют тем, что породы крупного рогатого скота бывают достаточно гетерозиготными. Однако имеется много примеров существенного повышения продуктивности животных при межпородной гибридизации. Так, у молочных помесных животных на 15—25% повышается удоимость, а у молодняка помесей мясных пород на 10—20% увеличивается вес (при значительном снижении затраты корма на кг привеса).

Известны также случаи, когда гетерозис проявляется при отдаленной межвидовой гибридизации (например, при скрещивании крупного рогатого скота с зебу). Таким путем выведена одна из лучших современных пород — Санта-Гертруда. Хорошие результаты по весу и продуктивности животных дает межпородная гибридизация в овцеводстве.

Но особенно ярко по показателям плодовитости, жизнеспособности, энергии роста и оплате корма гетерозис проявляется при межпородной гибридизации свиней, что широко используется в современном промышленном свиноводстве. Резкое повышение продуктивности гетерозис обеспечивает и в таких областях животноводства, как птицеводство, рыбоводство, шелководство и пчеловодство. Причем в птицеводстве и рыбоводстве нередко используется не только внутривидовая, но и межвидовая гибридизация. Всем известны бройлеры — межпородные гибридные петушки, отличающиеся ускоренным

¹ Инбридинг — самоопыление и скрещивание между родственными особями.

² См. Использование гетерозиса в животноводстве. М., Россельхозиздат, 1964. Отдаленная гибридизация растений и животных. М., Изд-во АН СССР, 1960.

ростом и большим весом. В некоторых случаях производят гибридизацию разных видов уток и даже кур с фазанами. В рыбоводстве широко используют межвидовые гибриды карповых, лососевых и осетровых рыб. Эти гибридные животные отличаются быстрым приростом, повышенной устойчивостью к болезням, иногда отмечают также лучшие вкусовые качества гибридов.

При репродукции межвидовых гибридов нередко, однако, возникают трудности. Отдаленная гибридизация часто приводит к частичному или полному бесплодию гибридов. Но и эффект гетерозиса наиболее ярко проявляется в первом поколении, поэтому-то промышленные скрещивания целесообразно производить даже в тех случаях, когда происходит снижение плодовитости гибридов.

Опыт японских шелководов в использовании гетерозиса был обобщен Б. Л. Астауровым еще в 30-е годы¹. В результате межпородной гибридизации в 2 раза удалось увеличить вес коконов и выход шелка. Шелководство было спасено от эпизоотий, полностью уничтожавших выкормки. И в настоящее время межпородная гибридизация является основным методом повышения продуктивности шелководства.

В пчеловодстве проведение плановой гибридизации затруднено, так как спаривание пчелиных маток происходит в полете. Однако примеры повышения продуктивности пчел, связанные с завозом новой породы, были отмечены еще Ч. Дарвином. Это свидетельствует о том, что обычно избираются трутни иной породы, а гибридные пчелы оказываются более работоспособными. В последнее время ведутся успешные опыты по искусственной гибридизации пчел.

Наконец, в пушном звероводстве среди полуодомашненных животных (норок и лисиц) в последние годы Д. К. Беляевым описаны интересные примеры гетерозиса, проявляющегося в более миролюбивом характере гибридных животных, что позволяет ускорять процесс одомашнивания.

Итак, гетерозис играет важную роль и в эволюции дикой фауны, и в жизни домашних животных. Проявления этого эффекта в животном мире многообразны и их использование — наиболее эффективный метод повышения продуктивности всех отраслей животноводства.

Человек. Для изучения многих проблем генетики человек является трудным объектом. Эксперименты здесь исключены, а обычные данные медицины бывают неполными и недостаточными. Между тем быстро развивающаяся в последние годы антропогенетика и медицинская генетика показыва-

¹ Б. Л. Астауров. Племенное шелководство в Японии и задачи шелководства в СССР. М., Сельхозгиз, 1933.

ют, что общие генетические представления, разработанные для высших животных, вполне применимы и к человеку.

В плане обсуждаемой проблемы важно установить, как проявляются у человека последствия инбридинга, т. е. браков между близкими родственниками, и какие преимущества потомкам дают неродственные браки.

На первый вопрос сегодня можно ответить вполне определенно, о втором этого сказать нельзя. Интересно, что в истории человечества отношение к родственным бракам существенно и неоднократно изменялось. Так, историки полагают, что родственные браки считались нормальными у древних греков и евреев, а египетские фараоны обязаны были заключать родственные браки, чтобы не разбавлять свою «божественную» кровь. Не случайно греческая мифология содержит так много примеров тесного кровосмешения в отношениях богов и героев. Долгое время определяющими мотивами в заключении родственных браков было сохранение родовых и имущественных привилегий. Однако вредные последствия инбридинга, все более накапливаясь, так угрожающе проявлялись, что уже давно и почти повсеместно на заключение родственных браков введено табу. Хотя история знает немало примеров и вполне благополучных и удачных по потомству родственных браков, но они все же, несомненно, составляли исключение. Одно из первых специальных исследований последствий браков между двоюродными братьями и сестрами провел Г. Дарвин, сын Ч. Дарвина. Он пришел к выводу, что, если такие браки и вредны, то незначительно. Отец объяснял это резкими различиями в образе жизни мужчин и женщин той группы населения, в которой проводилось обследование.

Примеры тяжелых последствий инбридинга у человека особенно ясно проявляются в тех случаях, когда по географическим, религиозным, кастовым или другим причинам образуются относительно малочисленные изоляты. У обитателей изолятов описано большое число генетических аномалий, в том числе различных редких наследственных болезней. Характерным для них бывает также уменьшение роста и общее снижение устойчивости к болезням, в том числе инфекционным.

Как показали статистические исследования, проведенные во многих странах, наследственная глухонмота, цветная слепота, шизофрения, эпилепсия и многие другие нервные и психические болезни, а также различные нарушения обмена значительно чаще наблюдаются у потомков от родственных браков¹.

¹ В. П. Эфроимсон. Введение в медицинскую генетику. М., «Медицина», 1968.

Таким образом, в отношении вредных проявлений инбредной депрессии человек не является исключением. Что же касается гетерозиса, то этот противоположный инбредной депрессии генетический эффект и у человека, по-видимому, выражен не менее ярко, чем у других организмов, хотя и значительно меньше изучен. Известны многочисленные примеры, когда нарушения изолятов и заключение неродственных браков приводят к быстрому увеличению роста и улучшению здоровья потомков. И это явление в наш век имеет глобальные масштабы. Может быть, одна из причин волнующего всех явления акселерации — ускорения развития и увеличения роста молодежи — эффект гетерозиса? Известно, что акселерация особенно заметно проявляется в городах, где резко возрастает число отдаленных браков, а родственные браки становятся редким исключением. И в целом в нашу эпоху, когда в цивилизованных странах мира снимаются религиозные, национальные и кастовые предрассудки, при быстром прогрессе средств связи и развитии урбанизации, биологический эффект гетерозиса начинает играть все большую роль в биологической эволюции человечества и с ним необходимо считаться не только в антропогенетике, но и в педагогике социологии.

В связи с этим особенно актуальной становится проблема изучения специфических особенностей проявления гетерозиса у человека. К сожалению, эта область пока почти не изучена. Небольшим фрагментом в такой работе является исследование, начатое на кафедре генетики Харьковского университета. Первые результаты были представлены на Втором съезде Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова. По ряду физиологических тестов было обнаружено, что повышение степени гетерозиготности у человека приводит к снижению утомляемости и повышению работоспособности. Такое исследование нам представляется перспективным.

Подводя итог короткого очерка проявлений гетерозиса на разных путях и этапах эволюции живой природы у организмов разной сложности организации от самых простых вирусов и фагов — до вершины биологической эволюции — человека, можно с уверенностью утверждать, что гетерозис — явление общебиологическое.

ВОПРОС О МЕХАНИЗМАХ ГЕТЕРОЗИСА

Широкое распространение в природе благоприятных последствий скрещивания и возможность их практического использования были осознаны уже в конце XVIII в. Вначале основное внимание исследователей занимали механизмы, препятствующие самоопылению, их приводили в изумление удивительные особенности строения многих перекрестноопыляе-

мых цветов. И уже в те времена был поставлен вопрос о причинах повышения жизнеспособности организма, возникающего в результате соединения в определенной мере дифференцированных гамет. Отвечали на этот вопрос по-разному. Многие селекционеры полагали, что в результате скрещивания подавляются болезненные тенденции, которые имелись у исходных форм. Профессор Миллер заимствовал у химиков представление о роли химического средства, которое ослабляется между телами сходными и усиливается между телами различными. Г. Спенсер в своем широком обобщении о том, что все силы в природе стремятся к равновесию, считал, что соединение семенной клетки с яйцеклеткой приводит к нарушению равновесия, необходимого для развития.

Следует отметить, что Ч. Дарвин считал совершенно недостаточными предлагаемые в то время объяснения гибридной силы, как-то подавление болезненных тенденций и другие. Он писал по этому поводу: «Мы не должны допускать, чтобы это широкое обобщение или аналогия с химическим средством скрыли от нас наше незнание. Мы не знаем, какова природа или какова степень дифференциации половых элементов, которая является благоприятной для их соединения»¹.

Дарвин многократно подчеркивал роль различий внешней среды в дифференцировке родственных организмов и их половых элементов, что, по его мнению, предотвращает вредные последствия их последующего скрещивания. Он приводит много примеров благоприятного в этом отношении влияния внешней среды, однако о механизмах такого влияния писал: «...завеса, скрывающая тайну, далеко еще не поднята, пока мы не будем в состоянии ответить на вопрос, почему выгодно, чтобы половые элементы являлись дифференцированными до известной степени, и почему, если эта дифференциация пойдет дальше, возникают вредные последствия»².

Начало XX в. ознаменовалось бурным развитием генетики, последовавшим за переоткрытием законов Г. Менделя в 1900 г. Развитие хромосомной теории наследственности школой Т. Моргана и другими исследователями позволило перейти к анализу механизмов гетерозиса на новом уровне.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ГИПОТЕЗЫ

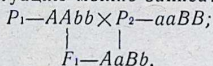
Менделевские законы, успешно применяемые для анализа наследования качественных признаков, значительно сложнее было использовать при изучении количественной наследст-

¹ Ч. Дарвин. Соч., т. 6, стр. 619.

² Там же, стр. 618.

венности и изменчивости. Между тем в эффекте гетерозиса проявляются в основном именно количественные изменения.

Однако уже в 1908 г. Давенпорт показал, что признаки, проявляющиеся в первом поколении гибридов, т. е. доминантные, обычно бывают благоприятными для развития организма, а признаки, подавляемые при скрещивании — рецессивные, чаще всего с неблагоприятными эффектами. Эти различия легко объяснимы: вредные доминантные мутации элиминировались естественным отбором, а неблагоприятные рецессивные мутации могли накапливаться, так как они не проявлялись в гетерозиготном состоянии. Эти представления были использованы для объяснения эффекта гетерозиса. Дополненные в дальнейшем Брюсом, Джонсом и другими генетиками, они получили название **гипотезы доминантности**. Гипотеза логично объясняла вредные последствия инбридинга переходом неблагоприятных рецессивных генов в гомозиготное¹ состояние, а гибридную силу при скрещивании — подавлением в гетерозиготе вредных рецессивных генов благоприятными доминантными. Суммарный эффект подавления вредных рецессивов у гибридов, по мнению многих генетиков, вполне объясняет эффект гетерозиса. Применяя принятые при гибридологическом анализе обозначения: родительские формы P_1 и P_2 , а гибриды первого поколения F_1 , вредные рецессивные гены — строчными буквами, благоприятные доминантные — прописными, эту ситуацию можно записать так:



При этом по многим описанным выше показателям F_1 значительно превосходит P_1 и P_2 .

Гипотеза доминантности, казалось, намечала ясный путь и для селекционеров. Для закрепления эффекта гетерозиса, исходя из этой теории, достаточно было отобрать среди гибридов формы, лишенные вредных рецессивных генов и обладающие только благоприятными для развития наборами доминантных генов. По указанной схеме это формы $AABB$. Отобрать их можно сравнительно легко. Уже после первого скрещивания между гибридами одна шестнадцатая часть всех потомков должна иметь такой генотип, который в дальнейшем при инбридировании не расщепляется и должен был бы проявлять константный гетерозис.

Попытки вывести гомозиготные константные гетерозисные формы на основании этой гипотезы предпринимали многие

¹ Гомозиготными называют оплодотворенные яйцеклетки или развившиеся из них организмы, если слившиеся гаметы были одинаковы по качеству, количеству и структурному расположению всех или части генов.

селекционеры на различных растениях и животных, однако они не увенчались успехом. Формы, отобранные по всем доступным анализам доминантным благоприятным признакам после разведения «в себе», вскоре начинали проявлять инбредную депрессию. Это было первое возражение селекционеров против гипотезы доминантности. В дальнейшем появились и другие. Количественный подсчет возможности эффекта доминантных генов не совпадал с эффектом гетерозиса. Становилось все более очевидным, что эффект гетерозиса определяется именно наличием гетерозиготности, т. е. сочетание $AaBb$ оказывалось благоприятнее не только $aabb$, но и $AABB$.

Значение гетерозиготного состояния в эффекте гетерозиса Шелл и Ист подчеркивали еще до того, как была окончательно сформулирована гипотеза доминантности. В дальнейшем превосходство гетерозиготы над обеими гомозиготами экспериментально изучалось на растениях Стадлером, на дрозофиле Добжанским и другими исследователями на разных объектах. По предложению Холла, это представление о причинах гетерозиса получило название **гипотезы сверхдоминирования**. Некоторых генетиков эта гипотеза удовлетворяла, хотя в отношении механизмов сверхдоминирования постулировалось лишь наличие благоприятного аллельного¹ и неаллельного взаимодействия, т. е. взаимодействия между доминантными и рецессивными генами в гетерозиготе, занимающими соответствующие или различные положения в хромосомах, происходящих от двух родительских форм. По существу же оставалось неясным, почему благоприятное влияние на развитие гибридов оказывало состояние, при котором взаимодействующие гены в определенной мере различны.

Итак, к середине XX в. для объяснения природы гетерозиса были предложены два, связанные между собой, но и существенно различные представления — о роли доминантности и сверхдоминантности. Эти представления часто называют теориями, хотя их недостаточность с течением времени становилась все более очевидной. В связи с накоплением новых фактов у ряда исследователей стали складываться представления, которые получили название **гипотезы генетического баланса**. Важная роль в разработке этой гипотезы принадлежит Дж. Холдену, К. Мазеру, а в нашей стране Н. В. Турбину. Стронники этой гипотезы связывают эффект гетерозиса с весьма широким и общим представлением о благоприятном у гибридов балансе генов и генных продуктов. Подчеркивается также адаптивное значение этого баланса, закрепленного естественным отбором в процессе эволюции. Однако при этом

¹ Аллели — разные формы (альтернативные состояния) одного и того же гена, возникающие в результате мутаций и обуславливающие фенотипические различия.

упускается из виду такое логическое противоречие: если исходные формы растений на протяжении многих поколений произрастали в различных условиях и к ним адаптировались, то скрещивание между ними должно было бы нарушить эти адаптации, и гибрид должен оказаться менее приспособленным, а в связи с этим и менее жизнеспособным. В природе же, как мы знаем, обычно наблюдается противоположный эффект.

Анализируя сущность генетического баланса, обычно указывают на возможность аддитивного действия многих пар генов, проявляющих сверхдоминирование, обсуждается также возможная роль полигенов, ответственных за наследование количественных признаков. Но гипотеза сверхдоминирования не вскрывает механизмов гетерозиса и привлечение этого понятия для типотезы генетического баланса, не делает вторую гипотезу яснее. Поэтому можно вполне согласиться с Н. В. Турбиным, который по этому вопросу пишет: «Теория генетического баланса дает лишь общий подход к объяснению причин гетерозиса, а не решает конкретно вопроса, каков удельный вес тех или иных типов взаимодействия наследственных факторов, лежащих в основе этого явления и являющихся слагаемыми генетического баланса гибридов».

Наиболее конкретным в гипотезе генетического баланса явилось представление о возможности синтеза большего набора генных продуктов благодаря наличию у гибридов увеличенного набора несколько дифференцированных генов. Это представление о причинах гетерозиса стали называть гипотезой биохимического обогащения.

За последнее десятилетие биохимиками была установлена множественность молекулярных форм одних и тех же ферментов. Разделяемые посредством электрофореза или хроматографии фракции ферментов, обладающих сходным действием, были названы изоферментами или изоэнзимами. Данные о наличии изоэнзимов в разных группах ферментов стали быстро накапливаться, хотя их биологическое значение в большинстве случаев оставалось неясным. В связи с этим некоторые генетики за рубежом и в нашей стране выдвинули предположение, что эффект гетерозиса объясняется обогащением спектра изоферментов или появлением гибридных ферментов — гетеромультимеров с более высокой активностью. Такое простое объяснение этого сложного генетического явления представляется заманчивым, однако, как пишут специалисты, какие-либо преимущества гибридных ферментов экспериментально пока не доказаны. Попытки обнаружить у гибридных растений и животных большее разнообразие изоэнзимов или большую их активность и устойчивость также пока не увенчались успехом, за исключением случая, когда в исследованиях И. Ирвина у гибридных голубей иммунологическими методами были выявлены дополнительные антигены.

Вопрос о том, можно ли свести все проявления эффекта гетерозиса к расширению спектра изоэнзимов в клетках гибридного организма, по-видимому, в недалеком будущем будет решен экспериментальными исследованиями. Однако любая теория гетерозиса, претендующая на раскрытие природы этого явления, должна объяснить множество фактов, накопленных к настоящему времени в полевых наблюдениях селекционерами и в лабораторных исследованиях экспериментаторами.

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ПРОЯВЛЕНИЯ ГЕТЕРОЗИСА

О значении физиологического подхода при исследовании генетических явлений К. А. Тимирязев писал еще в начале нашего века. В отношении проблемы гетерозиса необходимость такого подхода очевидна. Эффект гетерозиса обычно выражается, с одной стороны, в повышении устойчивости организма к неблагоприятным условиям среды, а с другой — в усилении роста и повышении плодовитости. В связи с этим А. Густавсон предложил различать гетерозис **адаптивный, соматический и репродуктивный**. В естественных популяциях животных и перекрестноопыляющихся растений, как уже упоминалось, обычно поддерживается значительная степень гетерозиготности, что приводит к некоторым проявлениям гетерозиса. Такое генетическое состояние организмов, поддерживаемое естественным отбором и поэтому достаточно устойчивое, Т. Добжанский назвал «эутетерозисом», или истинным гетерозисом. В отличие от него резко усиленный рост и повышенную продуктивность, возникающие у культурных растений и домашних животных под влиянием искусственного скрещивания, он предложил называть «пышностью». Но биологическая основа этих явлений одна, различия наблюдаются только в степени их проявления и часто зависят от инбридинга, предшествовавшего скрещиванию в условиях культуры растений и у одомашненных животных.

В отличие от мутационной изменчивости, когда в организме резко изменяются лишь некоторые признаки, которые наследуются, эффект гетерозиса дает максимальное проявление в первом поколении после скрещивания, а в последующих поколениях снижается и полностью снимается по достижении организмами исходного уровня гомозиготности.

Эффект гетерозиса проявляется в множестве количественных изменений, которые в совокупности обуславливают превосходство в развитии гибрида в сравнении с родительскими формами. Значение физиологических изменений, происходя-

щих в гибридном организме, давно привлекало внимание исследователей. Еще в начале века Шелл писал о том, что в основе гетерозиса лежат физиологические последствия гетеризоготности. Особенно повысился интерес к физиологическим исследованиям проявлений гетерозиса после того как стала обнаруживаться недостаточность гипотез доминантности и сверхдоминантности.

В 30-е годы широкие физиологические исследования проявлений гетерозиса у растений проводит Е. Эшби. Однако в результате изучения многих показателей роста и обмена автор приходит к выводу о том, что гетерозисные гибриды значительно отличаются от исходных форм лишь по величине зародышей семян и по скорости роста. Но в этих особенностях гибридов, естественно, выявились не причины, а проявления гетерозиса уже на ранних этапах онтогенеза гибридов. В дальнейших многочисленных исследованиях физиологии гибридных растений и животных также оказалось нелегко выделить физиологические и биохимические показатели, определяющие эффект гетерозиса. Предсказания о том, что гетерозис обусловлен общим повышением уровня обмена веществ, происходящим по причине «противоречивости» гибридных организмов, не подтвердились.

В качестве показателя интенсивности обмена Б. А. Быстров и А. П. Павлова, а также автор этой брошюры вместе с Н. Г. Шестопаловой и Л. В. Котенко исследовали дыхание гибридных растений. Оказалось, что по этому показателю гибриды в большинстве случаев занимают промежуточное положение в сравнении с родительскими формами.

Были обнаружены заметные отличия по нуклеиновому обмену гетерозисных гибридов от исходных форм у растений и животных, а также по активности некоторых физиологически активных веществ (витаминов, гормонов) и по реакции на их введение.

В 50-е годы Спрегом и другими авторами было установлено большее накопление гибридными растениями радиоактивного фосфора, а в 60-е годы в работах А. Балинта и Г. Кзвача, Г. И. Семененко, М. П. Воловика, А. В. Четкина, Ц. М. Шерешевской и других исследователей показано, что в клетках гетерозисных растений и животных накапливается больше нуклеиновых кислот.

Интересные физиологические отличия гетерозисных растений обнаружили Ф. Ф. Мацков и С. Г. Манзюк. При помощи биологического детектора — культуры дрожжей, они показали, что гибриды содержат более полноценный набор ростовых веществ группы биоса. Вместе с тем, как показали исследования автора и А. Т. Попель, на добавление витаминов группы В гетерозисные растения реагируют меньше, чем

самоопыленные линии. И. М. Курбатов и И. А. Радковец выявили, что гибридные формы кукурузы отличались от самоопыленных линий и по реакции на действие гиббереллина. Имеются также данные о различиях в реакции инбредных и гибридных животных на введение гормонов.

Исследование реакций на вводимые вещества и другие внешние воздействия дает важные сведения о физиологическом состоянии организма. В отношении эффекта гетерозиса применение такого метода также весьма перспективно.

В 50—60-е годы была обнаружена повышенная устойчивость гибридов лабораторных мышей и дрозофилы к содержанию в условиях неблагоприятной температуры. Эти результаты обычно объясняли повышенной адаптационной способностью гетерозисных организмов. Но адаптации, как уже упоминалось, — продукт эволюционного процесса, а у искусственно получаемых гибридов, казалось, можно ожидать нарушения пригнанности к условиям среды, которое развивалось у родительских форм, живших в различных условиях на протяжении многих поколений. Этот вопрос показался интригующе интересным и автору настоящей брошюры. С 1953 г. на кафедре генетики Харьковского университета на ряде объектов были начаты сравнительные исследования реакций инбредных и гибридных организмов на действие экстремальных, т. е. крайних для выживания, температур. В отличие от прежних опытов, мы изучали не последствия длительного содержания гибридов в условиях неблагоприятной температуры, а исследовали сравнительно реакцию инбредных и гибридных организмов на короткие тепловые удары. Не оставляя времени на выработку адаптаций, мы как бы оценивали на прочность клетки гетерозисных растений и животных в сравнении с их родительскими формами.

Объектами опытов были гетерозисные гибриды многих сельскохозяйственных растений, а среди животных — весьма удобные для лабораторных экспериментов гибриды шелкопрядов и дрозофилы. При изучении влияния высокой экстремальной температуры на всех объектах, которых использовали в опытах, была отмечена более высокая теплоустойчивость гетерозисных гибридов в сравнении с их родительскими формами. Это различие было настолько закономерным, что позволило предложить термо-тест на гетерозис, т. е. метод прогнозирования степени проявления гетерозиса по устойчивости семян или гены шелкопрядов к коротким прогревам при специально подобранной критической температуре и экспозиции¹.

¹ В. Г. Шахбазов, А. Т. Попель. Теплоустойчивость гибридных семян и методики ее определения. — В кн.: Биологические основы повышения качества семян. М., «Наука», 1964.

Результаты, полученные при изучении действия высокой температуры, оказались более четкими, чем многие другие физиологические показатели, которые использовали ранее при изучении гетерозиса. Это привело к мысли о необходимости сравнительно исследовать реакцию инбредов и гибридов на другие физические воздействия. В серии работ, проведенных в нашей лаборатории Л. В. Котенко, Л. М. Чепель, Н. Н. Григорьевой, Н. П. Залюбовской, было показано, что гетерозисные растения отличаются от сортовых и от самоопыленных линий более высокой устойчивостью к влиянию постоянного магнитного поля, электромагнитных полей сверхвысоких частот, видимого света и ультрафиолетовой радиации. В зависимости от дозы эти факторы могут вызывать угнетение или некоторую стимуляцию прорастания семян и роста проростков. Механизмы воздействия магнитных и электромагнитных полей на живую клетку пока недостаточно изучены. Но обнаруженные отличия в реакции гетерозисных растений на эти воздействия привели к выводу о необходимости специального исследования биофизических особенностей клеток гетерозисных организмов.

Большая устойчивость гибридов к действию ряда физических факторов, несомненно, проявляется в природных условиях наряду с повышенной устойчивостью к болезням и вредителям, как эколого-физиологический комплекс особенностей гибридов, от которого, по-видимому, в значительной степени зависит и общее проявление эффекта гетерозиса (гетерозис адаптивный),

Однако повышенная скорость роста и развития, увеличение размеров и повышение плодовитости у гетерозисных организмов проявляются и в нормальных, благоприятных условиях (гетерозис соматический и репродуктивный). В связи с этим представляется интересным вопрос о влиянии эффекта гетерозиса на общую продолжительность онтогенеза. Казалось бы, ускоренное развитие гетерозисных организмов должно приводить к сокращению общей длительности жизни. Однако в действительности этого не наблюдается. Гетерозисные организмы, напротив, во многих случаях оказываются более долговечными в сравнении с негибридными. На некоторых экспериментальных животных в этом направлении проводились специальные эксперименты¹. Было обнаружено, что гибридные мыши, полученные от скрещивания линий разного происхождения, достигают больших размеров, значительно дольше сохраняют способность к размножению и живут почти в два раза дольше своих родителей. Таких животных экспериментаторы даже называли «сверхмыши». Сходные резуль-

¹ А. Комфорт. Биология старения. М., «Мир», 1967, стр. 202.

таты были получены в опытах с крысами, дрозофилой, шелкопрядами¹.

В отношении шелкопрядов, как было уже давно установлено, гетерозис явно проявляется при межпородной и межлинейной гибридизации. В некоторых случаях у этих объектов удается и межвидовая гибридизация. При этом скрещиваемые виды — китайский и уссурийский дубовые шелкопряды различались между собой по циклу развития: у первого — генетически закрепленная остановка развития (диапауза) происходит на стадии куколки, а у второго — на стадии яйца. Интересно, что у межвидовых гибридов было обнаружено снятие и куколочной, и эмбриональной диапаузы, развитие оказалось непрерывным, и длительность цикла жизни гибрида при этом значительно сократилась.

Приведенный пример является одним из многочисленных известных проявлений нарушений нормального развития у отдаленных гибридов. Однако при отдаленной гибридизации также иногда наблюдаются проявления гетерозиса, но менее закономерно, чем при внутривидовой, и обычно лишь по некоторым признакам. Так, повышенная сила и долговечность мулов сопровождается почти полным их бесплодием.

Рассматривая вопросы физиологических проявлений гетерозиса нельзя не коснуться также проблемы «физиологического гетерозиса». Так называют обычно эффекты в развитии растений и животных, напоминающие по проявлениям гетерозис, но происходящие не по генетическим причинам, т. е. не вследствие скрещивания неродственных форм, а под влиянием некоторых внешних воздействий, приводящих к физиологическим изменениям родительские формы. Это направление в исследовании гетерозиса ведет начало от давнего опыта селекционеров, обобщенного еще Ч. Дарвином. Описаны многочисленные примеры улучшения потомства животных при содержании родительских особей в различных условиях. Для растений также описаны случаи снятия вредных последствий самоопыления при резком изменении условий выращивания. Однако природа физиологических изменений, приводящих к эффектам, сходным с генетическим гетерозисом, пока недостаточно ясна. В связи с этим некоторые генетики вообще отрицают существование физиологического гетерозиса. Может быть, правильнее не отрицать существование этого явления, но считать его недостаточно изученным. В этом интересном вопросе для получения важных для практики методов физиологического снижения инбредной депрессии не-

¹ См. В. Г. Шахбазов. О влиянии инбредной депрессии и гетерозиса на длительность онтогенеза. — В кн.: Молекулярные и функциональные основы онтогенеза, М., «Медицина», 1970, стр. 150.

обходимы дальнейшие, правильно спланированные и точно проведенные эксперименты. Необходимо, конечно, также общее более глубокое понимание генетических и физиологических механизмов эффекта гетерозиса.

О НЕКОТОРЫХ ЦИТОЛОГИЧЕСКИХ И БИОФИЗИЧЕСКИХ ПРОЯВЛЕНИЯХ ГЕТЕРОЗИСА

Эти направления в исследовании гетерозиса начинают развиваться в последние годы и намечают новый подход к раскрытию механизмов гетерозиса. Анализируя причины ускоренного роста гетерозисных растений, некоторые авторы отмечали повышенную митотическую активность в растущих тканях гибридов. Однако в клетках гетерозисных гибридов заметных отличий долгое время обнаружить не удавалось. По размеру клетки гетерозисных организмов обычно существенно не отличаются от клеток родительских форм, а иногда бывают даже несколько меньше их.

Казалось бы, в связи с гетерозиготностью у гибридов при делении клеток должно происходить больше нарушений в распределении хромосом. Однако, как показали некоторые специальные исследования, этого обычно не происходит. Напротив, большее число хромосомных нарушений, абсраций обнаружено у инбредных животных в сравнении с гибридными.

У гетерозисных организмов были обнаружены некоторые особенности в соотношении объемов основных элементов клетки: цитоплазмы, ядра и ядрышка. Как показали наши исследования, отношения ядра к цитоплазме и ядрышка к ядру у гетерозисных растений лука оказались несколько большими, чем у родительских форм. В дальнейшем эти различия были подтверждены и на других растениях, и на клетках гибридных животных.

Существенные отличия мы обнаружили также в реакциях клеток и клеточных органоидов гетерозисных растений и животных на внешние повреждающие воздействия. Повышенная устойчивость гибридов к некоторым физическим воздействиям ясно проявилась на клеточном уровне. При постепенном наращивании дозы высокой температуры или радиации гибридные клетки дольше остаются живыми, в них сохраняется движение цитоплазмы, позднее наступает структурирование ядра. Применяя окраску акридиновым оранжевым и люминесцентную микроскопию, обнаружили, что в клетках гетерозисных растений после определенного дозированного прогрева значительно больший процент клеточных ядер сохраняет зеленое свечение в сравнении с ядрами исходных

форм, которые в процессе повреждения раньше приобретают красную люминесценцию.

При детальном исследовании последствий теплового повреждения на клеточных органоидах оказалось, что линейные размеры метафазных хромосом растений и животных под влиянием прогрева увеличиваются. Это происходит в результате частичной их деспирализации. В клетках гетерозисных организмов размеры хромосом меньше изменяются под влиянием высокой температуры¹.

Наблюдения, проведенные на клеточном уровне, подтвердили обнаруженную ранее повышенную устойчивость гетерозисных гибридов к влиянию внешних физических факторов. Эти опыты привели к выводу о необходимости специальных исследований биофизических свойств гетерозисных гибридов на клеточном и организменном уровне.

Биофизические исследования проявлений инбредной депрессии и гетерозиса начаты в Харьковском университете в 1962 г. Наряду с анализом результатов физических воздействий большое внимание было уделено изучению биоэлектрических потенциалов клеток и поверхностных потенциалов гибридных растений, а также изменению этих свойств при внешних повреждающих воздействиях. Удобными объектами для этих исследований оказались корни проростков гетерозисных гибридов, самоопыленных линий и сортов кукурузы. Как показали измерения, проведенные посредством микроэлектродов в ядрах молодых клеток, у гетерозисных гибридов биоэлектрические потенциалы выше, чем у исходных форм. Правда, разница оказалась небольшой — 10—12%, но, возможно, в процессе развития этих клеток она обуславливает многие физиологические проявления гетерозиса.

Под влиянием высокой экстремальной температуры биоэлектрические потенциалы клеток и поверхностные потенциалы растений резко снижались. Интересно, что это снижение при одинаковом прогреве оказывалось меньшим у гетерозисных гибридов. Эти результаты подтвердили обнаруженную ранее другими методами повышенную теплоустойчивость гетерозисных гибридов. Вместе с тем, эксперименты показали, что свойство теплоустойчивости связано с таким интегральным показателем клеток, как биоэлектрический потенциал.

Измерения клеточных биоэлектрических потенциалов микроэлектродами в методическом отношении весьма тонкие и сложные. Ведь толщина кончика стеклянного микроэлектрода, заполненного электролитом, в 200 раз тоньше челове-

¹ Н. Г. Шестопалова и др. Влияние высокой температуры на линейные параметры метафазных хромосом — В сб.: «Устойчивость к экстремальным температурам и температурам адаптации». Изд-во Харьковского ун-та, 1971.

ского волоса. Испытав эту методику для измерения различий в биоэлектрических свойствах клеточного ядра, мы убедились, что введение даже очень тонких электродов в ядро вызывает его глубокое нарушение и скорую гибель. Поэтому для выявления наиболее тонких электрических различий целых ядер гетерозисных растений мы применили также методику микроэлектрофореза. По смещению ядер в электрическом поле судили о величине электрического заряда на их наружной мембране. Этот показатель называют дзета-потенциалом.

Оказалось, что знак и величина дзета-потенциала клеточных ядер связаны с физиологическим состоянием и генотипом растений. Внешние повреждающие воздействия также меняют его величину. По этому показателю у гетерозисных растений были обнаружены отличия. Поверхностный заряд их клеточных ядер чаще имел положительное значение и оказался более устойчивым при действии высокой температуры¹.

Из числа других биофизических особенностей гетерозисных организмов, обнаруженных в последние годы, следует упомянуть о различиях в интенсивности сверхслабого свечения сортовых, чистолинейных и гетерозисных гибридных проростков кукурузы. Сверхслабое свечение — интересное биологическое явление, детально изученное на кафедре биофизики Московского университета под руководством Б. Н. Тарусова².

В исследованиях, проведенных одновременно и независимо в Московском и Харьковском университетах на разных сортах гибридах кукурузы обнаружено, что гетерозисные гибридные проростки отличались от проростков родительских форм более низкой интенсивностью сверхслабого свечения. Интенсивность сверхслабого свечения связана с интенсивностью окислительных процессов и обнаруженное отличие гетерозисных гибридов представляется парадоксальным, если предполагать, что эффект гетерозиса приводит к общей интенсификации метаболизма. Однако, как было указано выше, гибриды не превышают инбредные формы и по интенсивности дыхания. По-видимому, прямая связь эффекта гетерозиса с интенсивностью окислительных процессов отсутствует.

В последние годы интерес к исследованиям биофизических проявлений гетерозиса стал возрастать. Калориметрические исследования, показавшие большую энергообеспеченность семян гетерозисных гибридов кукурузы, были проведены А. П. Яковлевым. Для прогнозирования жизнеспособности и гетерозиса растений винограда П. Я. Голодрига также применил

¹ В. Г. Шахбазов, Г. С. Лобынцева. Биоэлектрические свойства ядра и ядрышка в клетках растений в связи с генотипом, физиологическим состоянием и действием высокой температуры. — «Биофизика», т. 16, в. 3, 1971.

² См. Б. Н. Тарусов. Сверхслабое свечение живых организмов. М., «Знание», 1972.

биофизические методы. К этим методам проявляют интерес в связи с изучением проблемы гетерозиса и другие генетики и селекционеры.

В целом, биофизические исследования гетерозиса тесно переплетаются с цитологическими, физиологическими и биохимическими, что естественно при изучении такого сложного биологического явления.

Результаты экспериментальных исследований гетерозиса быстро накапливаются, однако многие обнаруженные факты и явления не удается объяснить существующими гипотезами. Интересной и трудной задачей представляется установление связи между генетическим эффектом — гетерозиготностью и упомянутыми выше физиологическими и биофизическими особенностями гетерозисных организмов.

НОВАЯ ГИПОТЕЗА О МЕХАНИЗМАХ ГЕТЕРОЗИСА

В современной биологии наряду с многими блестящими открытиями последних десятилетий известно немало важных явлений, глубинные механизмы которых пока остаются нераскрытыми. К их числу могут быть отнесены явления инбредной депрессии и гетерозиса.

Генетические теории гетерозиса, упомянутые выше, не являются достаточными, так как не согласуются с наблюдениями селекционеров и не объясняют многих физиологических, цитологических и биофизических различий между инбредными и гетерозисными организмами. Вероятно, нужны новые подходы для раскрытия этого явления природы.

Может быть, упомянутые результаты экспериментальных исследований и являются одним из этапов в раскрытии механизмов гетерозиса. Ключевые механизмы эффекта гетерозиса, вероятно, нужно искать в особенностях взаимодействия в определенной степени дифференцированных хромосом в гетерозиготном клеточном ядре. При этом следует отметить, что в целом природа взаимодействия хромосом в ядре еще далеко не ясна. В некоторые периоды жизни клеток, особенно в начале редукционного деления при образовании половых клеток-гамет, между гомологичными хромосомами действуют силы притяжения, в результате которого происходит их продольное соединение — синапсис. Затем наступает период отталкивания и расхождения парных хромосом в будущие половые клетки. Набор хромосом в половых клетках в сравнении с исходным, как известно, уменьшается вдвое и поэтому деление называется редукционным. Наборы хромосом в половых клетках называются гаплоидными. В процессе оплодотворения, когда соединяются два гаплоидных набора хромосом,

восстанавливается исходный, диплоидный. Из оплодотворенной яйцеклетки — зиготы — у высших растений и животных и начинается развитие организма. В периоды между точными делениями, в интерфазе, хромосомы в световой микроскоп не видны. Это объясняется их деспирализацией. О том, как располагаются и взаимодействуют хромосомные нити в интерфазном клеточном ядре, пока лишь строятся различные предположения. Однако известно, что синапсис гомологичных хромосом может происходить и в ядрах соматических клеток. Хорошо изучены сдвоенные, синаптические гигантские хромосомы в клетках слюнных желез личинок плодовой мушки — дрозофилы.

Обсуждая механизм гетерозиса, необходимо задуматься над тем, что происходит, когда взаимодействуют хромосомы, несколько дифференцированные. Если даже в них не появились мутации генов, то в результате различных условий, которым подвергались особи родительского поколения, могли произойти менее значительные изменения. По нашему мнению, эти изменения могут коснуться состояния делокализованных электронов молекул ДНК, которые в соединении с белками и образуют хромосомы. Электронные свойства хромосом, по-видимому, особенно чувствительны к внешним воздействиям и легко изменяются, дифференцируются под влиянием различной среды. Возникшие различия хромосом приводят к меньшей степени их конъюгации, что увеличивает общую поверхность раздела фаз хромосом и ядерной плазмы и ведет к повышению электрической емкости гибридного клеточного ядра, что, вероятно, и проявляется в обнаруженных нами отличиях ядерных биопотенциалов. Кроме того, квантовые взаимодействия делокализованных электронов дифференцированных хромосом приводят к большей стабилизации их электронных структур¹.

Отличия в электрической поляризации ядерных структур у гибридов проявляются в повышении устойчивости клеток к действию экстремальных температур и других физических повреждающих факторов. Эти же биофизические особенности клеточных ядер гибридов приводят к изменению связи ДНК с белками-гистонами и к усилению синтетической активности генов.

Не исключая значение биохимического обогащения клеток гибридов, можно предположить, что возникающие по указанным причинам биофизические особенности клеточных ядер могут обуславливать основные проявления эффекта гетерозиса, выражающиеся в повышении устойчивости клеток к не-

¹ В. Г. Шахбазов. Об электронно-квантовой природе эффекта гетерозиса. — В сб.: Генетика и селекция на Украине, ч. I. Киев, 1971

благоприятным условиям среды, в усилении роста и повышении плодovitости.

Кратко изложенная здесь гипотеза о возможной природе эффекта гетерозиса основана на результатах экспериментальных исследований коллектива кафедры генетики и цитологии Харьковского университета. Эта гипотеза достаточно хорошо объясняет многие новые факты, связанные с биофизическими проявлениями гетерозиса и необъяснимые другими теориями и гипотезами. Но в целом положения этой гипотезы еще не доказаны и потребуется много исследований до того, как сложнейшие, интимные механизмы генетического аппарата клетки, обуславливающие эффект гетерозиса, можно будет считать полностью раскрытыми.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, гетерозис — удивительное общебиологическое явление, проявляющееся в повышении жизнеспособности и возникающее в клетках микроорганизмов, растений и животных в результате полового размножения и соединения половых элементов родительских форм, дифференцированных в определенной степени.

Экономическое значение использования эффекта гетерозиса в сельском хозяйстве огромно. Можно сказать с уверенностью, что среди других генетических методов, обуславливающих современную «зеленую революцию», т. е. резкое повышение урожайности основных сельскохозяйственных культур, использованию эффекта гетерозиса принадлежит первое место.

Большие успехи в практическом использовании эффекта гетерозиса достигнуты в нашей стране.

Планируя развитие науки на новое пятилетие, XXIV съезд КПСС поставил важные задачи перед генетикой. И специально в Директивах съезда выделена задача большего производства гибридных, гетерозисных семян сельскохозяйственных растений.

Значение современного использования гетерозиса в растениеводстве и животноводстве велико и возрастает с каждым годом. Однако многие специалисты полагают, что в этой области делаются только первые шаги, что это биологическое явление еще в значительно большей мере может послужить людям.

Намечая перспективы в селекции пшеницы, автор лучших в мире сортов академик П. П. Лукьяненко на Втором съезде Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова отметил, что основной резерв дальнейшего повышения урожайности этой важнейшей продовольственной

культуры он видит в получении гетерозисных гибридов, которые уже к 1975 г. планируется передать в государственное сортоиспытание.

Велики резервы в использовании гетерозиса и в селекции других зерновых, овощных, технических, а также многолетних плодовых, ягодных и лесных культур. Задачи наиболее рационального использования гетерозиса стоят перед животноводами в связи с созданием в нашей стране крупных комплексов промышленного животноводства.

В целом значение гетерозиса будет возрастать всюду, где человек взял в свои руки управление размножением растений и животных. Но велико значение этого явления и в естественном окружающем нас растительном и животном мире. Так, ставя большие задачи в деле охраны живой природы, не следует забывать, что, оставляя слишком малые количества редких растений и животных, мы рискуем их вскоре невозвратно потерять в связи с их родственным размножением и инбредным вырождением.

Не изученным пока остается вопрос о роли генетического и физиологического гетерозиса в размножении вредных для человека животных, растений и микроорганизмов.

Аспекты нашего интереса к проблеме гетерозиса широки и разнообразны и тем более понятна неудовлетворенность многих генетиков и селекционеров недостаточностью нашего теоретического понимания механизмов, обуславливающих эффект гетерозиса. Такое положение ставит, естественно, перед нашей наукой большие и ответственные задачи. История изучения этой интересной проблемы и существующие теории гетерозиса в брошюре кратко изложены. Изложена также новая гипотеза, которая, возможно, привлечет внимание биофизиков.

И закончить краткий обзор этой большой проблемы можно словами нашего известного генетика М. Е. Лобашева: «Гетерозис явление сложное как по механизму возникновения, так и по проявлению его в онтогенезе и дело молодых исследователей — приложить свои творческие усилия к решению этой важной биологической проблемы»¹.

¹ М. Е. Лобашев. Генетика. Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1963, стр. 469.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Дарвин Ч. Перекрестное опыление и самоопыление. Сочинения. Т. 6, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.

Шелл Дж. Возникновение концепции гетерозиса. — В сб.: «Гибридная кукуруза». М., Изд-во иностр. лит., 1955.

Гетерозис. Теория и методы практического использования. Под редакцией академика АН БССР Н. В. Турбина. Минск, Изд-во АН БССР, 1961.

Гетерозис: теория и практика. Сборник по материалам объединенной сессии ВАСХНИЛ и биологических отделений АН СССР, посвященной проблемам гетерозиса. Л., «Колос», 1968.

Гетерозис в растениеводстве. Под ред. академика П. П. Лукьяненко и др. Л., «Колос», 1968.

Гетерозис в овощеводстве. Под ред. академика Д. Д. Брежнева и др. Л., «Колос», 1968.

Гетерозис в животноводстве. Под ред. академика Н. Ф. Ростовцева и др. Л., «Колос», 1968.

Гетерозис служит человеку. М., «Знание», 1968.

Гужов Ю. А. Гетерозис и урожай. М., «Колос», 1969.

СО Д Е Р Ж А Н И Е

Введение	3
Немного истории	4
На разных путях эволюции	7
Вопрос о механизмах гетерозиса	14
Генетические гипотезы	15
Эколого-физиологические и биохимические проявления гетерозиса	19
О некоторых цитологических и биофизических проявлениях гетерозиса	24
Новая гипотеза о механизмах гетерозиса	27
Заключение	29
Рекомендуемая литература	31

Валерий Гаевич ШАХБАЗОВ

ГЕТЕРОЗИС—ЯВЛЕНИЕ ОБЩЕБИОЛОГИЧЕСКОЕ

Редактор *И. М. Тужилина*. Художник *Н. Левонт*. Худож. редактор *Т. И. Добровольнова*. Техн. редактор *Т. В. Самсонова*. Корректор *С. К. Ремизова*

А 09521. Сдано в набор 17/VIII. 1972 г. Подписано к печати 4/X. 1972 г. Формат бумаги 60×90/16. Бумага типографская № 3. Бум. л. 1,0. Печ. л. 2,0. Уч.-изд. л. 1,92. Тираж 63 400 экз. Издательство «Знание», Москва, Центр, Новая пл., д. 3/4. Заказ 1919. Типография Всесоюзного общества «Знание», Москва, Центр, Новая пл., д. 3/4.
Цена 6 коп.

