

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РСФСР
СТАВРОПОЛЬСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ИНСТИТУТ СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА

Г Е Т Е Р О З И С В РАСТЕНИЕВОДСТВЕ

Ставропольское
книжное издательство
1966

ПРОЯВЛЕНИЕ ГЕТЕРОЗИСА В РАЗЛИЧНЫХ ПОКОЛЕНИЯХ ГИБРИДОВ ТАБАКА

Первым исследователем, отметившим явление увеличения мощности растений при межвидовой гибридизации в пределах рода *Nicotiana*, был Кельрейтер (1763).

Изучение гетерозиса непосредственно у табака было проведено в начале текущего столетия (Хоузер, 1911). К этому же времени относятся и первые попытки теоретического объяснения самого явления (Шелл, 1911, Ист и Хайс, 1912).

Из важных для нас публикаций этого периода необходимо отметить работы Джонса (1917, 1918, 1921) с различными растениями, в том числе и с табаком, предложившим теорию гетерозиса, основанную на представлении о гибридной мощности как комплексе доминантных факторов.

В последующий период явление гетерозиса привлекает внимание большого числа исследователей, работавших с различными растениями.

Несмотря на недостаточную еще изученность теоретической стороны вопроса, у кукурузы хорошо решена практическая его сторона. Известные успехи в изучении и использовании гетерозиса имеются и у некоторых других перекрестноопыливаемых культур (томаты и др.).

Несколько иначе дело обстоит с самоопылителями. Несмотря на ряд исследований в этой области, проведенных в последние тридцать лет, они не дали, за некоторыми исключениями, существенного сдвига ни в области теоретического решения вопроса, ни в практическом применении его.

Род *Nicotiana* относится к числу объектов, сравнительно хорошо изученных в отношении закономерностей, наблюдающихся при скрещивании различных видов. Здесь также зафиксированы различные случаи проявления гетерозиса.

Однако с прикладной точки зрения нас больше интересует поведение в пределах культурных видов *N. tabacum* и *N. rustica* (табак и махорка).

В последнее время гибриды табака, дающие гетерозис в первом поколении, используются уже в СССР в производственных условиях

(Томаровский, 1950), хотя и не нашли еще массового применения.

Одной из причин, затрудняющих практическое использование мощности гибридов первого поколения у самоопыляющихся культур и табака, в том числе, является трудность в получении гибридных семян в массовом масштабе.

Разрешение этого вопроса, а также некоторых других неясных сторон облегчило бы создание эффективных гибридов и их использование в промышленных условиях.

Изучение гетерозиса при межсортовом скрещивании табака в СССР было впервые проведено автором (1934) в Институте табака и Осадчуком (1934).

В последующий период изучение гетерозиса у табака продолжалось как в специальных опытах, так и в процессе селекционных работ. Главным направлением было изучение гетерозиса в старших поколениях гибридов (Космодемьянский, 1941).

В результате этих работ, проводившихся в Институте табака и на его станциях, накоплен материал, который позволяет с учетом результатов, полученных другими авторами, сделать некоторые представляющие интерес обобщения.

ПРОЯВЛЕНИЕ ГЕТЕРОЗИСА ПРОДУКТИВНОСТИ В ПЕРВОМ ПОКОЛЕНИИ

Значительное число случаев проявления гетерозиса по общей продуктивности (урожайности) в гибридах первого поколения было нами выявлено еще в работах 1931—1932 гг. Из двадцати двух гибридных комбинаций, испытывавшихся в 1932 г. в Краснодаре, гетерозис по урожайности обнаруживали четыре гибрида, с превышением урожайности над наиболее продуктивным родителем от 5,5 до 14%.

Значительно больший эффект был обнаружен у гибридов в ряде других опытов. Так, на Крымской опытной станции в 1950 г. из 63 гибридов первого поколения типа Дюбек повышенную продуктивность показали 17 гибридов, по качеству продукции—также 17, в том числе по обоим показателям — 3 гибрида. Опыт ставился по методике предварительного сортоиспытания (табл. 1).

По данным таблицы 1, гибриды первого поколения превышали наиболее продуктивного родителя на 19,9 — 41,2%. Гибриды превосходили исходные формы также по числу и размеру листьев. Длина вегетационного периода наследовалась как по позднеспелому, так и скороспелому родителю.

Всего за период 1950—1956 гг. в Институте табака и его опытных станциях было изучено около 280 гибридов первого и второго поколений с 1—2-и 3-летними сроками испытания. В 73 гибридах был обнаружен гетерозис по продуктивности, в 58 гибридах—гетерозис по товарному качеству сырья. Совпадение по обоим признакам—в 26 гибридах.

Однако стабильность обнаруженного гетерозиса по отдельным годам оказывается в ряде случаев недостаточной. Гибриды, давав-

Испытание гибридов первого поколения типа Дюбек в сравнении с родительскими формами

Ялта, 1950 г.

№ № пп.	Название сорта	Число линий от посева до начала цветения	Число всех листьев	Длина листа	Ширина листа	Вес сухой массы листьев		Выход высушенных товарных сортов (%)
						в г	в %	
1.	Д.403-3 × Ен.4-F ₁	85	30	18,4	8,9	455	100,0	79,4
2.	Д.406-3 P ₁	85	27	15,4	8,3	283	62,2	76,7
3.	Енидже-4 P ₂	73	27	17,0	8,1	305	67,0	70,8
1.	Д.413 × Д.375 F ₁	68	34	18,0	9,6	492	100,0	65,7
2.	Д.413-2 P ₁	85	30	16,9	8,7	345	70,1	50,3
3.	Д.375-3 P ₂	85	32	15,7	8,8	395	80,1	62,4
1.	Д.413 × Ам.572 F ₁	92	29	17,6	8,0	381	100,0	75,9
2.	Д.413-2 P ₁	85	28	16,9	8,7	224	58,8	50,3
3.	Ам.572 P ₂	96	24	15,8	8,2	277	72,7	75,5

шие в отдельные годы резкое проявление гетерозиса мощности, в другие годы сильно снижали его или не давали совсем.

В связи со сказанным представлялось интересным проследить поведение различных других признаков (кроме мощности) в гибридах первого поколения. При изучении общих закономерностей наследования различных признаков при гибридизации у табака, мы имели много случаев проявления гетерозиса по большому числу признаков как определяющих мощность (рост, число и размер листьев, материально листовая ткань), так и не относящихся к ней.

Эти данные являются лишь частью имеющихся материалов подобного рода. Они позволяют сделать следующий вывод.

1. Эффект скрещивания неодинаков для различных признаков. В гибриде F₁ сложные количественные признаки при наличии заметной разницы в исходных формах проявляются по родителю с максимальной выраженностью промежуточно или по родителю с минимальной выраженностью признака.

Это обычно наблюдаемое явление доминанта рецессива или промежуточного состояния. В то же время в отдельных признаках имеет место и выходение выраженности за пределы одного или другого родителя (гетерозиса).

Это явление обнаруживается не только по морфологическим и химическим признакам, приведенным в таблицах 2 и 3. В работах Деминой (1965), Деркембаева и Лукпанова (1960), Манна и Вейбрея (1958) с гибридами табака и ряде работ по другим культурам указанный выше характер проявления отдельных признаков в первом поколении отмечен также в отношении физиологических и биохимических признаков.

В тех случаях, когда за пределы родительской формы выходят признаки, определяющие мощность (у табака рост, число и размер листьев, материальность листовая ткань и некоторые признаки устойчивости), мы имеем дело с гетерозисом в обычном его понимании. Однако, изменениям, как мы видим, подвергается широкий

комплекс признаков, в том числе и признаки, не связанные с мощностью. Кроме того, выходжение выраженности признака за пределы родительских форм идет не только в сторону увеличения (числа и размера), но и в сторону уменьшения.

Следовательно, при рассмотрении проблемы поведения различных признаков в F_1 в широком аспекте невозможно ограничиться только термином «гетерозис».

Таблица 2

Поведение различных морфологических признаков в гибридах F_1 и родительских формах табака

Комбинации	Высота растений	Число листьев	Длина средн. листа	Длина верхнего листа	Длина междоузлий		Размер цветка		
					нижн.	средн.	длина цветка с чашечк.	ширина венчика	
55 × 44 F_1	170	32	25,4	17,1	4,1	5,8	4,4	2,2	
№ 55 — Трапезонд P_1	165	27,5	28,6	19,1	4,8	6,5	4,5	2,2	
№ 44 — Дюбек P_2	167	31	27,4	16,7	4,2	5,5	4,6	2,3	
572 × 57 F_1	129	24	28,1	22,7	3,7	5,3	4,9	2,3	
№ 572 — Американ. P_1	131	27	39,6	20,3	4,1	5,9	5,1	2,5	
№ 57 — Самсун P_2	110	31	21,3	20,5	2,4	3,6	4,9	2,1	
55 × 43 F_1	148	26	28,7	22,9	4,1	6,1	4,5	2,4	
№ 55 — Трапезонд P_1	165	27	28,6	19,1	4,8	6,5	4,5	2,2	
№ 43 — Месаксуди P_2	123	24	26,2	21,9	3,7	5,1	4,4	2,1	
1272 × 342 F_1	155	26,5	29,4	20,5	5,0	6,8	4,9	2,3	
№ 1272 — Трапезонд P_1	149	30,0	30,6	22,6	4,0	5,7	4,8	2,4	
№ 342 — Гавана P_2	135	21,2	23,3	17,7	4,6	6,2	4,8	2,1	
57 × 44 F_1	146	24	31,7	22,1	5,2	6,8	4,9	2,3	
№ 572 — Американ P_1	124	26	30,4	22,9	4,1	5,8	5,1	2,3	
№ 44 — Дюбек P_2	159	33	25,5	16,6	4,2	5,0	4,8	2,3	
1272 × 572 F_1	143	27	31,2	22,0	4,1	6,3	4,8	2,5	
№ 1272 — Трапезонд P_1	149	30	30,6	22,6	4,0	5,7	4,8	2,4	
№ 572 — Американ P_2	124	26	30,4	22,9	4,1	5,8	5,1	2,3	

Имеется широкая система трансгрессивной изменчивости, в которой случаи выходжения признака за пределы родителя с наибольшей выраженностью можно обозначить как положительные (+) трансгрессии, а случаи выходжения за пределы родителя с меньшей выраженностью — как отрицательные (—) трансгрессии. Гетерозис, как усиление признаков, определяющих мощность, является только частным случаем трансгрессивной изменчивости.

Понятие положительной или отрицательной трансгрессии является относительным. Оно представляет только характер выраженности признака. Гетерозис же, как усиление мощности и жизнеспособности (положительных для растения), а также улучшение других хозяйственных свойств, может определяться и отрицательной трансгрессией каких-либо признаков (например, уменьшение содержания азотистых веществ и никотина в табаке повышает вкусовые его свойства).

Элементы, определяющие гетерозис продуктивности у табака, не трансгрессируют одновременно. Так, у гибридной комбинации

Американ-50 × Трапезонд-32 наблюдается гетерозис по размеру листа (длина и ширина), длине междоузлий, но число листьев трансgressирует в отрицательном направлении, в сторону уменьшения. Наоборот, у гибрида Самсун-517 × Месаксуди-43 резко выражен гетерозис по числу листьев и имеется отрицательная трансgressия по длине листа. В подобных случаях гетерозис по урожайности может проявляться, если прирост продукта от дополнительных листьев превысит убыль его от уменьшения размеров их.

Таблица 3
Химический состав гибридов F₁ и родительских форм
Краснодар, 1934 г.

Комбинации	В 100 частях абсолютно сухого вещества содержится						
	сумма белков. веществ	чистая зола	никотин	свободн. основа- ния	сумма редуц. веществ	углево- ды	полифе- нолы
55 × 44 F ₁	9,73	14,53	1,61	0,025	8,10	2,97	5,13
№ 55 — Трапезонд P ₁	10,94	15,78	1,55	0,034	8,11	3,12	4,99
№ 44 — Дюбек P ₂	11,20	15,03	1,85	0,042	8,31	3,07	5,24
50 × 57 F ₁	10,46	19,32	1,99	0,058	4,96	1,37	3,59
№ 50 — Американ P ₁	12,36	16,24	2,05	0,041	4,02	1,44	2,58
№ 57 — Самсун P ₂	12,19	16,73	1,79	0,056	3,93	2,32	1,61
55 × 43 F ₁	10,09	16,44	1,34	0,046	7,90	2,64	5,26
№ 55 — Трапезонд P ₁	10,94	15,78	1,55	0,034	8,11	3,12	4,99
№ 43 — Месаксуди P ₂	14,71	17,83	1,19	0,033	7,10	2,62	4,48
1272 × 342 F ₁	12,47	13,94	1,37	0,025	4,20	1,46	2,74
№ 1272 — Трапезонд P ₁	10,13	18,83	1,84	0,079	4,78	1,54	3,24
№ 342 — Гавапа P ₂	13,62	13,65	0,50	0,016	4,66	1,22	3,44
572 × 44 F ₁	12,22	18,60	1,80	0,033	4,33	1,52	2,81
№ 572 — Американ P ₁	12,36	16,24	2,05	0,041	4,02	1,44	2,58
№ 44 — Дюбек P ₂	10,25	19,27	2,01	0,042	5,31	1,39	3,92
1272 × 572 F ₁	11,68	17,34	1,95	0,045	3,38	1,06	2,32
№ 1272 — Трапезонд P ₁	10,13	18,83	1,84	0,079	4,78	1,54	3,24
№ 572 — Американ P ₂	12,36	16,24	2,05	0,041	4,02	1,44	2,58

В наших работах по селекции табака мы много раз отмечали, что, например, доминантное наследование большого числа листьев в первом поколении не удерживалось в ряде последующих лет. Оно сменялось на промежуточное. Изучение закономерностей наследования различных хозяйственно важных признаков, которое велось в различных поколениях, показало, что для большей группы признаков проявление в доминантном, рецессивном или промежуточном состоянии зависит от условий внешней среды. В отдельные годы наблюдалась смена состояний — доминант переходил в промежуточное состояние или наоборот. Эта смена наблюдалась, конечно, в различных поколениях.

Представлялось интересным проследить поведение отдельных признаков в различных условиях (табл. 4 и 5).

Сравнительные данные о поведении F₁ генерации различных комбинаций в различные годы

Комбинации	Годы	Высота растения	Число листьев	Размер среднего листа (см)				Ширина окрылен.	Длина междоузлий	Число дней до начала цвет.
				Краснодар		длина	ширина			
				1	2					
55 X 43	1932	148,4	25,6	28,7	15,7	1,3	6,1	57		
Трапезонд-55		164,7	27,5	28,6	16,7	0,3	6,5	67		
Месакуди-43		122,8	24,2	26,2	12,5	2,2	5,1	55		
55 X 43 — F ₁	1933	129,4	23,9	38,2	20,8	2,2	11,6	50		
Трапезонд-55		104,8	26,9	29,7	15,1	0,4	10,8	76		
Месакуди-43		123,5	27,3	23,3	15,1	2,7	10,6	56		
55 X 43 — F ₁	1934	135,5	24	31,8	17,1	3,6	—	59		
Трапезонд-55		113,5	25	28,2	16,1	0,3	—	68		
Месакуди-43		106,6	23	24,4	12,0	2,5	—	58		
1272 X 572 — F ₁	1932	142,6	26,8	31,2	16,4	1,4	6,3	61		
Трапезонд-1272		149,3	30,0	30,6	16,6	0,2	5,7	68		
Американ-572		124,3	26,4	30,4	16,4	2,5	5,8	54		
1272 X 572 — F ₁	1933	128,5	21,2	37,3	19,5	2,8	12,3	56		
Трапезонд-1272		118,8	28,4	29,5	16,1	0,4	11,5	71		
Американ-572		107,7	23,7	31,4	17,7	3,8	10,8	57		
1272 X 572 — F ₁	1934	131,3	27,4	36,8	19,3	1,8	—	60		
Трапезонд-1272		117,2	29	31,6	17,1	0,5	—	70		
Американ-572		110,5	25	33,6	28,7	2,8	—	62		
44 X 57 — F ₁	1932	148,1	28,8	23,9	15,0	1,4	5,1	57		
Дюбек-44		172,1	35,7	26,3	13,4	2,1	5,5	64		
Самсун-57		110,4	30,6	21,3	13,1	0,1	3,6	55		
44 X 57 — F ₁	1933	111,8	22,9	29,3	16,4	2,1	10,4	57		
Дюбек-32		129,4	25,0	26,5	14,1	3,4	9,6	65		
Самсун-57		97,6	21,4	26,3	14,5	0,4	8,5	57		

44 × 57 — F ₁	1934	128,4	28	24,8	15,3	1,5	—	59
Дюбек-44		116,4	29	25,5	13,2	2,5	—	62
Самсун-57		97,6	21,4	26,1	14,7	0,4	—	60
92 × 24 — F ₁	1932	138,2	22,7	27,7	18,1	0,8	7,0	—
Тык-Кулак-92		142,9	44,6	23,9	12,2	0,1	3,6	—
Унгушет-24		116,6	20,0	25,5	18,0	1,3	6,5	—
92 × 24 — F ₁	1933	103,1	18,3	30,4	19,1	0,8	13,1	56
Тык-Кулак-92		105,9	44,5	29,3	11,5	0,3	7,9	64
Унгушет-24		104,4	16,3	22,2	20,5	1,5	14,0	52
92 × 24 — F ₁	1934	124	21	30,5	19,4	1,9	—	59
Тык-Кулак-92		111,2	34	25,5	17,1	0,4	—	60
Унгушет-24		113,7	18	32,0	22,5	4,3	—	58

Изучение гибридов табака первого поколения и их родительских форм
в различных условиях

Выборочные данные

№ ком- бинации	Комбинации и родители	Краснодар				ст. Абинская			
		высота растения	число листьев	размер среднего листа (см)		высота растения	число листьев	размер среднего листа (см)	
				длина	ширина			длина	ширина
1	F ₁ Трапезонд-55 × Дюбек-44 Р Трапезонд-55	132,3	28,7	31,1	17,5	148,2	27,5	32,3	18,6
	Р Дюбек-44	104,8	26,9	23,7	15,1	131,2	22,2	34,5	20,2
2	F ₁ Трапезонд-55 × Месак.-43 Р Трапезонд-55	136,4	33,3	28,6	14,4	140,3	27,3	29,5	16,1
	Р Месаксудн.-43	129,4	28,9	38,2	20,8	130,9	22,9	33,4	18,2
3	F ₁ Самсун-57 × Амер.-572 Р Самсун-57	104,8	26,9	23,7	15,1	131,2	22,2	34,5	20,2
	Р Американ-572	123,5	27,3	29,3	15,1	119,1	19,6	29,9	14,0
4	F ₁ Самсун-57 × Трапез.-1272 Р Самсун-57	111,4	22,3	31,5	19,4	116,2	20,0	30,8	18,5
	Р Трапезонд-1272	105,4	34,8	20,0	12,8	114,6	26,5	25,3	14,3
5	F ₁ Трап.-1272 × 572 Р Американ-572	101,3	21,1	33,6	17,7	110,6	21,1	31,1	17,0
	Р Трапезонд-1272	116,7	21,1	33,6	19,5	124,7	20,0	33,4	18,6
	Р Трапезонд-1272	116,2	22,6	27,0	15,1	119,9	22,9	28,9	16,5
	Р Трап.-1272 × 572	124,6	23,2	33,0	16,5	121,1	22,9	32,1	16,4
	Р Американ-572	128,5	21,2	37,3	19,5	126,9	21,1	35,6	19,7
	Р Трапезонд-1272	107,0	23,7	29,5	16,1	112,7	19,0	30,2	18,9
		118,8	25,4	31,4	17,7	121,1	27,9	32,1	16,4

Из данных таблиц 4 и 5 можно видеть, что выраженность отдельных признаков в F_1 генерации какого-либо гибрида табака в различные годы, то есть в различных условиях, сильно варьирует. Высота растений, число и размер листьев, длина вегетационного периода и другие важные признаки, определяющие продуктивность, переходят из промежуточного состояния в доминантное, по одному или другому родителю или трансгрессивное (гетерозис) и обратно. По-видимому, в течение трех лет систематического изучения не удалось охватить всего возможного разнообразия этих переходов. Чаще всего у одного гибрида в различные годы отдельные признаки колеблются в определенном направлении — от промежуточного до доминантного по одному из родителей. Так, рост растений колеблется от промежуточного до высокого (доминирование высокого роста); размер листьев — от промежуточного до большого размера и от промежуточного до доминирования малого размера (комбинации этого типа в таблице 5 не приведены); число листьев — от промежуточного до доминирования малого числа листьев (возможны комбинации обратного направления). Каждый признак трансгрессирует преимущественно в направлении его колебаний. У различных признаков и гибридов эти направления и величина колебаний могут быть различными.

Такая же значительная изменчивость имеет место и в гибридах при высеве их в разных географических пунктах (табл. 5).

Как видно из изложенного, гетерозис признаков, определяющих мощность, связан с их доминантным проявлением. У табака известны признаки, постоянно проявляющиеся доминантно (иммунитет к табачной мозаике, обыкновенной и ложной мучнистой росе, сидячая форма основания листа, красная окраска цветка и др.). Признаки же, непосредственно определяющие продуктивность — рост, размер и число листьев, материалность листовой ткани, — в условиях Краснодара у большинства изучавшихся гибридных комбинаций наследуются по более сложной схеме. В изменяющихся условиях среды (годов или пунктов) положительное их выражение (большое число листьев, крупный размер листа, высокая материалность) варьирует от промежуточного в сторону доминанта (и трансгрессии) или рецессива.

Имеется ряд гипотез, определяющих природу гетерозиса. Старые сводки взглядов на это явление, сделанные Фриммелем (1941) и Валло (1944), позволяют прийти к выводу, что для самоопылятелей наиболее вероятным объяснением гетерозиса является благоприятное сочетание доминантных признаков, определяющих продуктивность и мощность (теория Джонса, 1917).

Наши данные, изложенные выше, полностью подтверждают эту теорию.

К этому определению общего порядка необходимо, однако, сделать следующие дополнения.

Как мы видели, у некоторых гибридных комбинаций проявление признаков мощности весьма изменчиво по годам. В связи с этим и суммарный гетерозис по продуктивности у многих гибридов не-

устойчив. Он проявляется в одни годы и исчезает в другие. Это находится в соответствии с общей теорией Мичурина об определяющем влиянии внешней среды на проявление признаков у растений в онтогенезе.

Понятие благоприятного или неблагоприятного для проявления гетерозиса года следует рассматривать преимущественно с генетической точки зрения. Год, благоприятный для доминантного проявления признаков, определяющих мощност, и будет благоприятным для проявления гетерозиса.

ГЕТЕРОЗИС ВО ВТОРОМ ПОКОЛЕНИИ ГИБРИДОВ

Мысль о возможности проявления гетерозиса в F_2 и далее не является новой. Эти поколения изучались различными авторами (Джонс, 1927, Малиновский, 1928, 1933, Карпеченко, 1933 и др.).

На основе ряда исследований, подтверждаемых различными теоретическими положениями, установилось мнение, что удержание эффекта гетерозиса в F_2 и F_3 и далее невозможно.

В F_2 начинается расщепление, соответствующий комплекс благоприятных доминантных признаков распадается, и продуктивность массы растений понижается.

Однако возможна и другая точка зрения. В работах Джонса (1921), Малиновского (1928, 1933), Карпеченко (1933) были показаны случаи удержания благоприятного сочетания факторов, проявления трансгрессий и новообразований в F_2 и F_3 . К этому следует добавить, что процент деградирующих растений F_2 некоторых комбинаций может быть незначительным, а трансгрессии могут быть выражены более резко, чем в F_1 . Если учесть, что при элементарных теоретических расчетах совершенно не учитываются признаки физиологического порядка, то обоснования низкого уровня продуктивности F_2 представляются недостаточными. У табака, как самоопылителя, получение гибридных семян в массовом масштабе с применением ручного труда обходится очень дорого.

Опыты с естественным переопылением сортов табака, поставленные в различных вариантах и различных географических пунктах СССР, не дали удовлетворительного результата. Процент перекреста колеблется от 0 до 12—15% (по зарубежным данным — до 28%).

Если принять, что в F_2 происходит некоторое снижение продуктивности в сравнении с F_1 , то возникает необходимость определения конкретной величины этого снижения. При высоком эффекте гетерозиса в F_1 и незначительном снижении в F_2 вполне возможно его практическое использование.

У табака, при его большом коэффициенте размножения, семена первого поколения могут быть легко получены в количествах, обеспечивающих производственное использование F_2 .

Сравнительное испытание гибридов первого и второго поколения у табака проводилось на Абинском опытном поле и Крымской

опытной станции. Опыты ставились по методике сортоиспытания на площадь учетной делянки в 25—30 м², повторность четырехкратная.

В испытание включались гибриды, которые при предварительном изучении показали в F₁ хотя бы в течение одного года наличие гетерозиса по урожайности в сравнении с родительскими сортами. В сортоиспытании родительские формы не участвовали, так как нас интересовал только вопрос об относительной продуктивности различных поколений.

Таблица 6

Сравнительное испытание гибридов первого и второго поколений
(среднее за 2 года)

Абнское оп. поле 1950—1951 гг.

№ гибри- дов	Комбинации	Урожай		Рост (см)	Число ли- стьев	Длина листа (см)	Вегет. пе- риод в днях до цветения
		в ц/га	в %				
1	2633×438 (F ₁)	25,0	100,0	107,0	26,4	34,9	68
2	2633×438 (F ₂)	22,6	90,6	109,4	26,7	33,5	69
3	2386×2747 (F ₁)	21,8	100,0	125,8	29,5	33,1	62
4	2386×2747 (F ₂)	21,2	97,1	130,2	29,9	33,5	59
5	2747×2703 (F ₁)	26,9	107,0	104,0	28,0	38,0	69
6	2747×2703 (F ₂)	25,1	100,0	108,2	27,4	35,7	69
7	2518×2747 (F ₁)	24,9	100,0	119,1	27,3	35,1	64
8	2518×2747 (F ₂)	23,2	94,0	123,2	28,2	32,2	60
9	2747×2578 (F ₁)	24,4	100,0	113,6	28,3	38,1	65
10	2747×2578 (F ₂)	24,9	102,0	101,6	27,5	37,4	68
11	2736×2578 (F ₁)	25,1	100,0	98,5	23,7	35,2	66
12	2736×2578 (F ₂)	24,8	98,8	97,5	25,3	34,9	71
13	2578×2736 (F ₁)	24,0	100,0	97,0	25,6	33,8	71
14	2578×2736 (F ₂)	23,5	97,2	96,2	25,6	32,7	65
15	Собольский × ×2747 (F ₁)	22,4	100,0	103,5	25,0	38,5	63
16	Собольский × ×2747 (F ₂)	22,0	98,5	105,6	23,3	38,8	62

Из восьми испытывавшихся гибридов шесть гибридов F₂ по продуктивности равны или очень близки к F₁. В одном только случае F₂ (гибрид 2633 × 438) имеет урожайность ниже урожайности первого поколения на 9,4%. В гибриде 2747 × 2703 второе поколение даже несколько превысило по урожайности первое поколение.

Показатели урожайности, определенные взвешиванием фактически полученной сухой массы листьев, подтверждаются данными измерений растений, которые в большинстве случаев в F₂ не ниже, чем в F₁.

Объяснение этого для некоторых частных случаев можно искать в том, что в F₂ может происходить выпадение нежелательных доминантов. Примером этого является доминант малого числа ли-

ствев (табл. 6 и 7). Формы гомозиготные по рецессиву (большое число листьев) в F_2 и F_3 могут иметь продуктивность более высокую, чем гетерозиготы F_1 .

Таблица 7

Испытание гибрида 17 (F_2) 1955 — 1959 г. (ВИТИМ)

	Урожай		Высота выстиг. сор-тов (прог.)	Высота растен. (см)	Число листьев	Длина листа	Длина вет. пер-ва и длина до цвет.
	в ц/га	в %					
Остролист-2747 P_1	24,2	100,0	14,5	92,0	28	39,8	79
Американ-572 P_2	15,6	64,5	10,6	74,7	22	32,0	59
Гибрид-17 F_2	22,2	91,7	14,3	89,3	25	34,9	63

В опыте 1951 г. изучалась также и продуктивность третьего поколения. Семенной материал собирался с растений второго поколения массовым сбором (без отбора). Цифровых данных мы не приводим, но считаем нужным отметить, что по некоторым гибридам (2633×438 ; 2747×2578 ; 2736×2578) урожайность F_3 оказалась на уровне второго поколения. Это представляет интерес с точки зрения возможности проявления гетерозиса в последующих поколениях гибридов, о чем речь пойдет ниже. Если в F_3 , высаживаемом без отбора, продуктивность может оставаться на уровне F_1 — F_2 , то, применяя отбор, можно, по-видимому, получить константную трансгрессивную форму.

ДРУГИЕ СЛУЧАИ ПРАКТИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПЕРВОГО И ВТОРОГО ПОКОЛЕНИЯ ГИБРИДОВ

Кроме гибридов, дающих гетерозис, возможны некоторые другие случаи использования F_1 или F_2 с учетом промежуточного или доминантного наследования отдельных признаков.

Некоторые свойства устойчивости к болезням в табаке передаются при гибридизации в доминантном состоянии (устойчивость к ложной и обыкновенной мучнистой росе, к табачной мозаике).

Свойство устойчивости возможно передать от устойчивых сортов восприимчивым путем насыщающих скрещиваний. Но на этот процесс требуется от 4 до 6 генераций (сезонов). Однако, в случае срочной необходимости возможно использовать первое гибридное поколение от скрещивания устойчивого и восприимчивого сортов. При полном доминировании F_1 будет полностью устойчиво. При использовании второго поколения процент устойчивых растений понизится и будет находиться в пределах 60—80%, что тоже практически в ряде случаев достаточно.

В указанном направлении ведется работа с сигарными табаками (Брянская обл.) для борьбы с заболеванием ложной мучнистой росой. Промышленные восприимчивые сорта табака скрещиваются в массовом масштабе с устойчивыми (Хикс резистант)

№ F₁ (хотя и в ограниченном объеме) используется для промышленной культуры.

Промышленный сорт Американ-572 в Крымской области сравнительно малопродуктивен, но имеет высокие товарные и курительные достоинства. Его положительные свойства передаются при гибридизации в некоторых сочетаниях в состоянии доминантном или близком к нему. При скрещивании Американ-572 с высокопродуктивным Остролистом-2747 получается гибрид с промежуточной или близкой № 2747 продуктивностью и с высокими качественными показателями. Промежуточная продуктивность, однако, достаточно велика, урожай гибрида в F₁ превышает Американ-572 на 25—33%, а в F₂ — на 18—27%. Гибрид указанной комбинации под названием Американ № 17 в виде F₂ районирован в настоящее время в Крымской области на значительной площади и в перспективе должен полностью заменить основной промышленный сорт Американ-572. Кроме того, в Гибриде-17 в доминантном состоянии передаются скороспелость, высокая стойкость к подгару и иммунитет к табачной мозаике (которыми характеризуется Остролист-2747).

Безусловно, при использовании F₂ исходные формы не должны сильно отличаться одна от другой по морфологии и длине вегетационного периода. При этих условиях второе поколение будет практически однородно и не создаст существенных помех при уборке урожая.

ТРАНСГРЕССИИ В СТАРШИХ ПОКОЛЕНИЯХ

Нами было изучено поведение признаков, определяющих мощност (рост, число листьев и длина листа) в гибридах табака некоторых комбинаций с первого до седьмого поколения включительно. Данные по гибриду Дюбек-44 × Трапезонд-1272 приведены в таблице 8. Первое поколение и родительские сорта высаживались деланками по 100 — 150 растений, семьи F₃—F₇ — по 200 растений. Измерение F₁ и родителей в 1932 г. проведено на 25 растениях, взятых подряд (в таблице приведены средние величины). Второе поколение выращивалось в количестве 550 растений. Из них было отобрано 50 наиболее мощных. Для дальнейшего изучения было взято 4 лучших растения, показавших трансгрессию по росту и числу листьев. Измерения этих растений и приведены в таблице. В дальнейшем в семьях F₃—F₇ и родительских формах измерялось 15 лучших растений, отобранных по мощности. Семена с этих растений в смеси поступали на посев следующего года.

Четыре взятые линии доведены к F₇ до морфологической константности. Как видно из таблицы 8, трансгрессии по росту и числу листьев довольно часто проявлялись у различных семей почти во все годы испытаний. Трансгрессии иногда сменялись простым доминированием признаков высокого роста и большего числа листьев. Реже это наблюдалось по размеру листьев. По мере возрастания генераций увеличивается частота проявления трансгрессий, что является следствием отбора по мощности.

Ход закрепления трансгрессий в старших поколениях гибрида

Комбинации и потомства	1932—F ₁			1933—F ₂			1934—F ₃		
	рост (см)	число листьев	длина листа	рост (см)	число листьев	длина листа	рост (см)	число листьев	длина листа
Дюбек-44 P ₁	161	28,3	27,0	142	30,0	25,1	155	30,2	24,1
Трапезонд-1272 P ₂	146	27,5	31,1	138	26,3	32,3	160	28,3	30,5
44 × 1272 F ₁	179	29,6	30,2	—	—	—	—	—	—
Линия № 17 (по F ₂)	—	—	—	146	30	33,2	158	29,1	28,7
Линия № 24	—	—	—	158	32	27,5	157	30,0	29,4
Линия № 39	—	—	—	161	32	29,4	162	31,5	31,4
Линия № 68	—	—	—	163	33	32,5	166	31,0	30,8

Отдельные линии ведут себя по-разному. У линии 68 в течение 6 генераций (F₂—F₆) устойчиво проявлялся гетерозис по росту. Линия 24, начиная с четвертого поколения, прочно удерживала трансгрессию по росту и числу листьев. Эти два элемента впоследствии оказались закрепленными в трансгрессивном состоянии у сорта Красный Дар-2518.

Другая подобная комбинация — Остролист-2747 × Дюбек-566 изучалась нами в последние годы. Здесь трансгрессии по росту и числу листьев регистрировались на массовом материале.

Общая картина трансгрессий, показанная в таблице 9, совпадает с данными таблицы 8. Но здесь представлена картина поведения всего материала в целом. Посев во всех генерациях производился семенным материалом растений, индивидуально отобранных по мощности.

Характерно, что у обеих гибридных комбинаций сравнительно редко возникали трансгрессии по величине листа. Это связано с доминированием малого его размера, характерным в скрещиваниях с сортами типа Дюбек.

Возможно, что в гибридах другого типа можно было бы выделить линии с трансгрессией по всем трем признакам.

Можно ли назвать приведенные нами случаи «закреплением» гетерозиса? Конечно, здесь налицо обычный селекционный процесс, с отбором по намеченным признакам, в результате которого получена новая высокопродуктивная форма. Но она несет в себе элементы трансгрессий. Такие случаи принято объяснять новообразованием при биологически отдаленных скрещиваниях. Однако в наших примерах можно утверждать, что закономерности новообразований, наблюдаемые в F₂—F₇, имеют ту же генетическую природу, что и в F₁. Если исходить из теории гетерозиса, как комплекса благоприятных доминантных факторов, то линию 24 взятого гибрида

Таблица 8

Дюбек-44 × Трапезонд-1272

1935—F ₄			1936—F ₅			1937—F ₆			1938—F ₇		
рост (см)	число листьев	длина листа	рост (см)	число листьев	длина листа	рост (см)	число листьев	длина листа	рост (см)	число листьев	длина листа
133	28,5	27,6	121	28,0	20,1	146	29,0	25,1	139	29,8	24,3
140	23,1	35,2	136	25,1	30,0	148	26,5	32,6	139	25,7	32,0
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
145	30,4	35,7	141	28,1	31,0	140	30,1	30,1	141	30,4	27,2
142	32,3	30,1	154	31,8	30,5	162	30,9	32,0	144	31,6	31,5
156	29,0	36,9	140	29,4	29,4	158	33,9	29,4	140	31,2	30,8
158	25,4	32,3	149	27,6	32,8	176	37,0	33,1	135	30,1	33,7

(табл. 8) можно квалифицировать как закрепление гетерозиса в старших поколениях. К этой категории мы считаем возможным относить и случаи новообразований (возможно не все), полученные нами в табаке при межсортовых скрещиваниях.

Таблица 9

Проявление трансгрессий по росту и числу листьев в различных поколениях гибрида Остролист-2747 × Дюбек-566

Краснодар

Поколения и годы		Общее число по- томств	Трансгрессия				
			по росту		по числу листьев		по обо- им при- знакам число* №*
			число №№	в %	число №№	в %	
F ₃	(1959)	72	8	11,1	10	13,9	1
F ₄	(1960)	205	31	15,1	26	12,7	15
F ₅	(1961)	113	19	16,8	28	24,8	6
F ₆	(1962)	90	30	33,0	19	21,1	6
F ₇	(1963)	90	20	22,2	27	30	14
F ₈	(1964)	38	15	39,8	12	31,6	8

* Число номеров, трансгрессирующих по обоим признакам, входит в число учетных по росту и числу листьев.

Выводы

1. Изучение межсортовых гибридов первого поколения у табака показало, что трансгрессивная выраженность наблюдается у большинства доступных для изучения признаков: морфологических, физиологических и химических как связанных с мощностью, так и не связанных с ней непосредственно.

2. Характер проявления большинства количественных признаков в гибридах F₁ сильно варьирует по своей выраженности по от-

дельным годам или пунктам. Также варьируют и признаки, определяющие гетерозис урожайности, который может проявляться и исчезать вновь в зависимости от изменяющихся внешних условий.

3. Проявление положительных трансгрессий (гетерозиса) наблюдается преимущественно у тех количественных признаков, которые в различных условиях внешней среды или в различных гибридных комбинациях наследуются в состоянии промежуточном или приближающемся к родителю с максимальным его проявлением. Точно так же отрицательные трансгрессии наблюдаются у признаков, варьирующих в состоянии от промежуточного до выраженности его у родителя с минимальным значением.

4. Анализ характера проведения признаков в гибридах F_1 позволяет сделать вывод, что основой проявления гетерозиса (в смысле мощности) у табака является благоприятное сочетание доминантных признаков, определяющих продуктивность (теория Джонса).

Наблюдающаяся у многих гибридных комбинаций неустойчивость проявления гетерозиса в первом поколении по годам объясняется изменчивостью проявления отдельных признаков в изменяющихся условиях среды.

Устойчивый гетерозис продуктивности может быть найден у гибридной комбинации, которая в данных конкретных условиях наиболее часто обнаруживает доминирование признаков, определяющих ее (продуктивность).

5. Трансгрессии по продуктивности (а также и по другим признакам) могут проявляться также во втором и последующих поколениях. В связи с расщеплением, в F_2 процент растений, обладающих необходимым для поддержания гетерозиса продуктивности комплексом доминантных признаков, будет ниже, чем в F_1 . Но в некоторых комбинациях в F_2 можно ожидать появления растений, которые могут иметь продуктивность даже выше, чем в F_1 .

Общая продуктивность F_2 в таком случае будет приближаться к уровню продуктивности F_1 или отличаться незначительно. Учитывая трудности, связанные с массовым получением гибридных семян для использования их в F_1 , целесообразно подбор гетерозисных комбинаций у табака вести по их продуктивности не только в F_1 , но и в F_2 . При малых морфологических отличиях между исходными формами и достаточно высокой продуктивности в F_2 последнее целесообразно использовать в промышленных масштабах.

6. В поколениях F_3 и выше при посеве их семенами массового сбора наблюдаются те же общие закономерности, что и в F_2 , но соотношение растений, обладающих и не обладающих комплексом доминантных свойств, обуславливающих гетерозис, изменяется, продуктивность понижается. При посеве старших поколений до F_8 семенами растений, отобранных по продуктивности, показатель урожайности в массе или трансгрессии в отдельных семьях может удерживаться на уровне, близком к F_1 — F_2 . При правильном подборе гибридной комбинации, по-видимому, возможно относительное закрепление гетерозисного проявления отдельных признаков и даже комплекса их.

7. Явление доминирования полезных свойств можно использовать также и при отсутствии явно выраженного гетерозиса. При скрещивании двух сортов, обладающих разными, но полностью или частично доминантными полезными признаками, возможно получить гибрид с резко улучшенными хозяйственными свойствами.

Гибриды № 11 и 17, созданные на этой основе в ВИТИМе и используемые в виде второго поколения, с 1961 г. районированы в Крымской области.

ЛИТЕРАТУРА

1. Барсегян С. Г. и др. Использование гибридных семян табака, как способ повышения урожайности. Изв. АН Арм. ССР. Биологические и сельскохозяйственные науки, т. 8, № 6, 1956.
2. Барсегян С. Г. О закономерностях формирования некоторых признаков гибридных растений табака. Изв. АН Арм. ССР, т. 8, № 10, 1960.
3. Болсунов И. И. К изучению гетерозиса у Н. Рустика. I. Влияние внешних условий. Тр. ВИТИМа, вып. 132, 1936.
4. Деркембаев Г. Б. и Лукпанов Ж. Л. Некоторые физиологические особенности гетерозисной формы табака. Вестн. АН Каз. ССР, № 2, 1960.
5. Космодемьянский В. Н. Гетерозис, как фактор повышения урожайности табака. Тр. ВИТИМа, вып. 110, 1934.
6. Космодемьянский В. Н. Трансгрессии в различных поколениях гибридов табака. Тр. ВИТИМа, вып. 143, 1941.
7. Космодемьянский В. Н. Новый сорт табака — Гибрид № 11 и возможность использования гетерозиса в F_2 . Тр. ВИТИМа, вып. 162, 1961.
8. Осадчук Е. А. Гетерозис, как фактор повышения урожайности табака. Тр. Никит. Бот. сада, Бюл. 12, 1934.
9. Пушкарева К. В. Межсортные гибриды табака. «Табак» № 1, 1952.
10. Терновский М. Ф. Межсортная гибридизация табака. «Селекция и семеноводство» № 1, 1953.
11. Томаровский П. Ф. Межсортная гибридизация табака, как фактор повышения урожайности. «Селекция и семеноводство» № 4, 1950.
12. Яковук А. С. Вопросы теории и практики получения гибридных семян табака. Вестник сельскохозяйственной науки № 8, 1959 г.
13. East E. and Hayes H. Heterosis in evolution and in plant breeding. U. S. Dep. of Agr. Bul. 243, 1912.
14. East E. and Jones D. Inbreeding and outbreeding. Philad. and London, 1919.
15. Frimmel F. Die Bedeutung der Zuchtung von Heterosissorten. Z. Pflanzenz., 23, 1941.
16. Horowitz B. A Note on the interaction between heterosis photoperiodic response. Aust. J. Sci., 7, 1945.
17. Houser T. Comparison of yields of first generation tobacco hybrids with those of parent plants. Amer. Breeders Report, vol. 7, 1911.
18. Joan E., Ilie C. (на румын. яз), (Effect of Geterosis on oriental tobacco. Bul. Coresta, 3, 1958.
19. Jones D. Dominance of linked factors as means of accounting for heterosis. Genetics, 2, 1917.
20. Jones D. The indeterminate growth factor in tobacco and its effect upon development. Genetics, 6, 1921.
21. Jones D. The effect of inbreeding and crossbreeding upon development. Genetics, 6, 1921.
22. Malinowski E. Phenomenes de l'acroissement de la vigor chez les hybrides des phaseolus vulgaris. L. C. R. Biolog. Varsovie, 3, 1933.
23. Mann T. J., Weybrew J. A. Manifestation of hybrids vigor in crosses

between flue-cured varieties of *N. Tabacum* and *N. Sylvestris*. Tobacco U. S., Vol. 147, 13, 1958.

24. Perucci E. Gli ibridi di prima generazione. Il Tabacco, L., IV, 607, 1950.

25. Sicca L. C., Barta B. M. Studies of commercial feasibility of artificially produced hybrids vigor. in tobacco (*N. Rustica*). Indian Tobacco, Vol. 11, 2, 1961.

26. Whalley W. G. Heterosis. Bot. Rev. 10, 1944.

НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГЕТЕРОЗИСНЫХ ГИБРИДОВ ТАБАКА

Гетерозис, проявляющийся у гибридов первого поколения, уже довольно широко используется в сельскохозяйственной практике и, в частности, в селекции, с целью получения высокопродуктивных форм растений.

Гибридный организм, являясь сложным генотипом с обогащенной наследственностью, обладает повышенной жизненностью и несет в себе самые различные возможности роста и развития, значительно более широкие, чем у обоих родительских форм, иначе говоря, гибридный организм обладает «потенциальным гетерозисом», четкое проявление которого зависит не только от наследственной основы, но и, в неменьшей степени, от воздействия на него комплекса внешних условий. Это подтверждается рядом работ — Болсунова, Осадчего, Космодемьянского, Яковука — по табаку, Зеленского — по плодовым культурам, Нарбута и Харитоновой — по томатам, Согомояна — по кукурузе и др.

В основе же самого гетерозиса как биологического явления лежит, как уже удалось установить многим исследователям, определенным образом направленный обмен веществ как у исходных форм, так и у гибридов.

И все же физиологические и биохимические особенности гетерозисных гибридов I-го поколения изучены еще далеко не достаточно, а существующие данные часто разноречивы. По табаку же вообще очень мало исследований в этом направлении. Поэтому наша работа и имела целью дополнить исследования других авторов и по мере возможности способствовать выяснению особенностей обмена веществ гибридов и их исходных форм, чтобы найти пути к более планомерному подбору родительских пар, в результате скрещивания которых было бы максимально обеспечено проявление гетерозиса в гибридном потомстве.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В течение 1961 и 1962 гг. нами изучались три комбинации скрещивания различных сортов табака.

У гибрида I-й комбинации (Остролист-450 × Трапезонд-3036)