

ПРОФЕССОР Г. Д. КАРПЕЧЕНКО

ИЗУЧЕНИЕ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ РАСТЕНИЙ В СССР

В нашем Союзе за последние десять лет, в связи с рядом сложных задач, стоящих перед советской селекцией, ведется широкая и углубленная разработка проблем отдаленной гибридизации.

Овладеть последней с целью создания новых форм, совмещающих признаки, рассеянные по разным видам и родам, представляется весьма заманчивым. Какими бы сортами и совсем новыми культурами обогатились наши поля, сады и огороды, если бы мы могли например путем гибридизации пшеницы с пыреем получать пшеницу же, но зимостойкую и многолетнюю, как пырей, или получать гибриды между персиком и миндалем, у которых плод был бы персика, а косточка миндаля, и пр.

Практика подобных работ показывает однако, что создание новых форм путем отдаленной гибридизации встречает затруднения, с которыми в большинстве случаев как будто не удается справиться. Первое препятствие заключается в том, что многие виды и большинство родов совсем не скрещиваются друг с другом даже при весьма широких масштабах работы. А затем, если и получаются гибриды, то часто они или совершенно стерильны, или расщепляются, приближаясь с каждым поколением все более и более к тому или иному родительскому типу, а если оказываются константными, то не представляют нужной комбинации признаков. Разрабатываемая теория отдаленной гибридизации должна найти выход из этих затруднений или, по меньшей мере, ориентировать практиков во все сложности формообразовательных процессов при отдаленной гибридизации, чтобы можно было с большей уверенностью вести те или иные скрещивания и производить отбор тех или иных гибридов. Таким образом перед исследователями стоят задачи: 1) выяснить причины нескрещиваемости видов и родов и найти способы их преодоления; 2) исследовать причины бесплодия и неконстантности гибридов и разработать методы их преодоления; 3) выяснить закономерности расщепления гибридов, получаемых от скрещиваний различной степени отдаленности, механизм расщепления и определить возможности и кратчайшие пути создания тех или иных форм при разных типах скрещиваний.

Можно сказать, что за последние годы по всем этим направлениям советскими генетиками и селекционерами установлены факты первостепенного значения, разъяснены многие явления, и некоторыми критическими моментами отдаленной гибридизации мы нача-

ли уже овладевать, хотя полное разрешение указанных проблем потребует несомненно еще большой работы.

Начнем наш обзор с данных по скрещиваемости видов. Здесь ряд исследований показал, что неудача скрещивания может зависеть прежде всего от внешних условий или несовершенства техники кастрации и опыления. Например С. И. Ж е г а л о в (Москва) нашел, что неудавшиеся межвидовые скрещивания овсов дают хорошие результаты при проведении их в закрытом помещении; очевидно пестики овсов особо чувствительны к действию сухого и теплого воздуха. Г. С. З а й ц е в (Ташкент) показал, что при скрещивании некоторых видов хлопчатника наблюдается сильно замедленный рост пыльцевых трубок в чужих столбиках, а строение цветков здесь таково, что в определенной стадии их развития происходит разрыв столбиков; если применять обычную методику в межвидовых скрещиваниях, то столбик разрывается прежде, чем пыльцевые трубки совершат оплодотворение; для успеха скрещивания необходимо прибегать к особому оперированию цветка, предупреждающему указанный разрыв.

Затем было показано, что, по еще не вполне выясненным причинам, скрещивания в одном направлении могут быть безрезультатными, а при перемене мест родителей удаваться сравнительно легко. Г. К. М е й с т е р о м и его сотрудниками (Саратов) было установлено, что если скрещивать пшеницу ♀ на рожь ♂, нетрудно получить гибридные зерна; скрещивать же рожь ♀ на пшеницу ♂—очень трудно. Автором было показано, что редька на капусту скрещивается сравнительно легко, скрещивание же капусты на редьку не удается; в последнем случае как будто не прорастает пыльца на рыльцах.

Далее было обнаружено, что различные расы ведут себя по-разному в межвидовом или межродовом скрещивании: среди мягких пшениц Г. К. М е й с т е р о м были найдены формы, особенно легко скрещивающиеся с твердой пшеницей, а также и формы, скрещивающиеся легко с рожью. И. В. М и ч у р и н (Мичуринск) имел зимостойкий вид миндаля из Монголии, не скрещивающийся с персиком и легко скрещивающийся, на вымерзающий миндаль из Америки; путем гибридизации их он получил и зимостойкий и скрещивающийся с персиком миндаль «посредник», которым и воспользовался для скрещиваний с целью создания зимостойкого персика.

Наконец появились исследования и в направлении экспериментального изменения существующей способ-

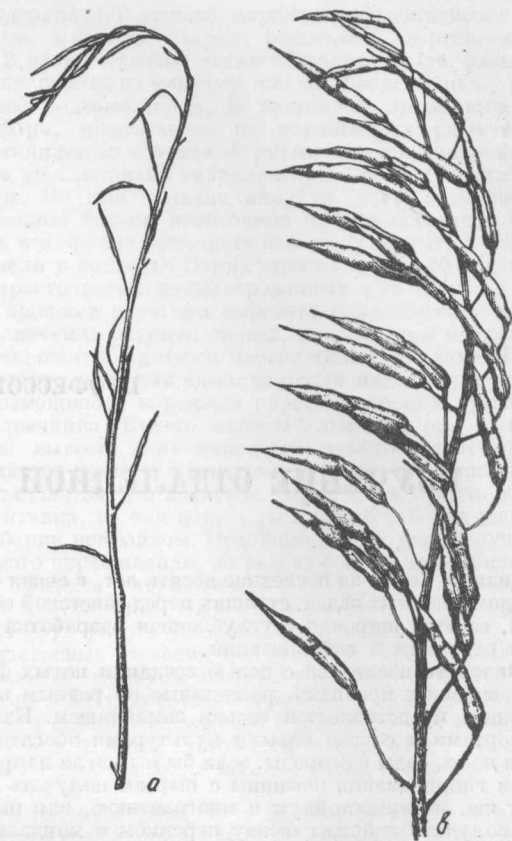
ности к скрещиванию у растения. И. В. Мичурин на основании своих многолетних работ по гибридизации пришел к заключению, что степень скрещиваемости каких-либо двух видов может быть повышена путем предварительной прививки их друг к другу. Предполагается, что при этом происходит некоторое физиологическое «выравнивание» компонентов прививки, в силу чего и увеличивается скрещиваемость.

Автором было установлено, что скрещиваемость вида по отношению к ряду других может быть поразительно увеличена путем удвоения набора хромосом. В нашей лаборатории была получена капуста с удвоенным набором хромосом, т. е. с 36 хромосомами вместо 18. Скрещивание этой и одновременно нормальной капусты с другими видами крестоцветных показало, что с некоторыми видами 36-хромосомная капуста скрещивается намного легче; например с абиссинской горчицей (*Brassica carinata*) 36-хромосомная капуста скрещивается в среднем за ряд лет в сто девять раз легче, чем 18-хромосомная, а с константными редечко-капустными гибридами (*Raphanobrassica*)—в 19 раз легче.

Так как у абиссинской горчицы 34 хромосомы, а у *Raphanobrassica* 36 хромосом, то можно было бы думать, что 36-хромосомная капуста легко скрещивается с ними вследствие близости хромосомного числа. Но эта капуста очень хорошо скрещивается еще и с 20-хромосомной *Brassica chinensis*, генетически очень близкой к репам, с которой обыкновенная капуста, с 18 хромосомами, совсем не гибридизует. Очевидно с удвоением хромосомного комплекса, растение становится качественно иным, и именно это качественное изменение и определяет его новую скрещиваемость.

Таким образом нахождение благоприятных внешних условий при производстве скрещивания, применение соответствующей техники кастрации и опыления, вовлечение различных форм в гибридизацию, проведение скрещиваний в прямом и обратном направлении, т. е. $A \times B$ и $B \times A$, изменение природы растений путем умножения хромосомного комплекса у них, а вероятно и другие воздействия на общее состояние родительских форм,—могут весьма существенно изменить результаты отдаленных скрещиваний.

Обратимся теперь к исследованию причин бесплодия отдаленных гибридов, а также их неконстантности. В течение ряда лет автором подробно изучалось в этом отношении скрещивание редьки на капусту. Цитологическое исследование редечко-капустных гибридов первого поколения, почти совершенно бесплодных, показало, что у них имеет место полное нарушение нормального процесса образования половых клеток. Родительские хромосомы (9 редечных и 9 капустных) оказываются неспособными к попарному соединению в стадии конъюгации и распределяются при делении клеток совершенно неправильно, вследствие чего гаметы получают самые разнообразные наборы их. Это, очевидно, и является причиной гибели огромного большинства гамет. Как показал цитологический анализ F_2 , жизнеспособными гаметами у первого поколения оказываются только такие, которые содержат редечный и капустный наборы хромосом полностью: все растения F_2 имеют 36 хромосом, т. е. происходят от соединения 18-хромосомных гамет. Исследование растений F_2 показало далее, что они все оказываются одного типа, такого же, как и F_1 , и отличаются от последнего только большими размерами. Редукционное деление у них идет нормально: редечные хромосомы одного набора соединяются с соответствующими из другого редечного набора, и то же имеет место между капустными хромосомами. Таким образом гаметы получают всегда по полному набору редечных и капустных хромосом. Отсюда гибриды второго поколения оказываются, как правило, совершенно плодовитыми, и так как произ-



1. Превращение бесплодных гибридов в плодовитые вследствие удвоения числа хромосом. Ветки с плодами гибридов *Raphanis sativus* × *Brassica oleracea* с 18 хромосомами (а) и с 36 хромосомами (б).

водимые ими гаметы такие же, какие дали начало им самим, то гибриды также константны, что было проверено на нескольких поколениях (см. рис. 1).

Если какое-нибудь растение F_2 в этом скрещивании происходило от соединения гамет от разных гибридов F_1 , имевших отличающиеся по каким-либо признакам материнские или отцовские формы, то по этим признакам и у гибридов с удвоенным набором хромосом могло итти расщепление, но общий тип, обусловливаемый соотношением редечных и капустных хромосом, всегда сохранялся.

Расщепление касалось очевидно и генов, влияющих на жизнеспособность гамет, так как некоторые 36-хромосомные растения, несмотря на их «цитологическое благополучие», оказывались слабо плодовитыми или стерильными.

Изложенным исследованием были таким образом выяснены цитологические условия бесплодия и неконстантности отдаленных гибридов. Основное здесь — несоответствие, вследствие отдаленности скрещивания, родительских хромосом. Оно может быть нейтрализовано путем удвоения хромосомного набора у гибрида, восстанавливающего попарную гомологичность хромосом.

Дальнейшие исследования доставили много других примеров подобного превращения гибридов от отдаленных скрещиваний в плодовитые и константно-промежуточные формы, причем эти исследования выяснили, что создание сбалансированной системы хромосом может происходить различными путями.

Исследования С. А. Эгиза и В. А. Рыбина (Детское Село) по межвидовым гибридам табаков показали например, что образование удвоенного набора хромосом у этих растений может идти путем соединения соматической гаметы одного вида с нормальной гаметой другого и затем соматической гаметы получаемого гибрида с нормальной гаметой того же второго вида. У некоторых растений повидимому нередко образование яйцеклеток с соматическим набором хромосом, и в этих случаях указанный процесс может легко осуществляться.

М. О. Сарана (Краснодар) и М. Ф. Терновский (Ялта), работая с табаками, обнаружили случаи удвоения хромосомного комплекса в отдельных ветках у стерильных межвидовых гибридов, что привело к плодovitости этих веток.

Г. К. Мейстером и Н. А. Тюмяковым (Саратов) были обнаружены плодovитые константно-промежуточные пшенично-ржаные гибриды, которые по исследованиям Г. А. Левитского и Г. К. Бенецкой (Детское Село) оказались имеющими удвоенный набор хромосом: растения F_1 этого скрещивания имеют 28 хромосом (21 пшеничную и 7 ржаных), указанные же растения—56. Ряд соображений говорил за то, что здесь удвоение происходило в зиготе F_1 . Более определенно это было установлено недавно В. Н. Лебедевым (Белая Церковь, Украина), который также получил константные пшенично-ржаные гибриды с удвоенным числом хромосом.

О. Н. Соркина (Детское Село) выделила четыре различных вполне плодovитых константно-промежуточных гибрида с удвоенным набором хромосом в скрещиваниях разных видов пшеницы и эгилопов; здесь, как и у редечно-капустных гибридов, растения с удвоенным числом хромосом появлялись в F_2 , вследствие образования соматических гамет у F_1 . В некоторых случаях, а именно при скрещивании многохромосомных видов, было показано, что плодovитые и стабильные гибриды могут получаться и при частичном умножении хромосомного комплекса или потере части хромосом.

Недавно В. Н. Лебедевым в скрещивании пшеницы с рожью было показано возникновение стабильного гибрида промежуточного между родителями характера, у которого соматический набор состоит из 14 ржаных и 14 пшеничных хромосом. У гибридов F_1 от скрещивания пшеницы с рожью вследствие нарушения процессов образования половых клеток возникают иногда соматические гаметы, т. е. имеющие 7 ржаных и 21 пшеничную хромосому. При скрещивании F_1 с рожью, соединении соматической гаметы гибрида с ржаной, было получено растение с 35 хромосомами, из которых очевидно 14 хромосом ржаных и 21 пшеничная. При образовании половых клеток у этого растения ржаные хромосомы конъюгировали между собой попарно, и то же делали два хромосомных набора пшеницы; третий же набор пшеницы оставался в виде одиночных хромосом, которые могли не попадать в гаметы. От самоопыления указанного растения, соединения двух 14-хромосомных гамет его, и возникла означенная форма с 28 хромосомами.

Также в нашей лаборатории в опытах О. Н. Соркиной возник совершенно плодovитый и константный гибрид с 42 хромосомами от скрещивания *Aegilops ventricosa* × *Triticum durum*—видов, имеющих по 28 хромосом. Гибрид этот чрезвычайно интересен своей высокой продуктивностью и легкой скрещиваемостью с мягкой пшеницей *Triticum vulgare*.

Все эти исследования с очевидностью показывают, насколько важно было бы научиться экспериментально удваивать у растений число хромосом. Тогда вероятно во многих случаях мы могли бы произвольно превра-

щать нескрещивающиеся формы в скрещивающиеся и бесплодные или расщепляющиеся гибриды в плодovитые и константные. Этим экспериментальным удвоением числа хромосом генетики начинают овладевать.

Упомянутая капуста с 36 хромосомами была получена экспериментально в нашей лаборатории С. А. Щавинской путем удаления верхушек у молодых растений и регенерации на месте среза придаточных побегов, небольшой процент которых, в силу неправильностей клеточного деления в тканях около среза, и оказывается с двойным хромосомным набором.

Эти методы нашли уже применение у гибридов. Путем хлороформирования веток гибрида *Nicotiana tabacum* × *N. sylvestris* С. А. Эгиз получил удвоение хромосомного комплекса в половых клетках этого растения: самоопыление последнего дало потомство с удвоенным набором хромосом. В нашей лаборатории В. В. Татариновыми и С. А. Щавинской были проведены опыты по удвоению методом регенерации числа хромосом у *Pelargonium roseum*—стерильного растения гибридной природы, с 72 хромосомами. С. А. Щавинской удалось выделить несколько побегов с удвоенным набором хромосом; полученная таким образом герань с 144 хромосомами оказалась больших размеров и вполне плодovитой; она имеет исключительное значение для селекции этой ценной эфиромасличной культуры.

Представлялось интересным удвоить число хромосом у какого-нибудь гибрида, уже имеющего хотя бы частичное удвоение хромосомного комплекса. Методом регенерации удалось удвоить набор хромосом у гибрида 36-хромосомной капусты с горчицей, т. е. получить растение, у которого 4 набора хромосом капусты и 2 горчицы. Этот гибрид оказался уже пониженной плодovитости и неконстантным, так как большое число одинаковых хромосом приводило у него к соединению их, при образовании гамет, не в пары, а в четверки и еще более сложные ассоциации, причем распределение хромосом по половым клеткам шло неравномерно. Таким образом было показано, что удвоение хромосомного комплекса у гибридов, уже имеющих умноженный набор, не дает эффекта первого удвоения.

Выращиванием регенеративных побегов было получено удвоение хромосомного комплекса также у свеклы (Ковалевская, Киев). Этот метод впервые был применен за границей (Винклером в Германии, Иоргенсеном в Дании), но у нас он значительно усовершенствован. Затем имеются данные, что для удвоения числа хромосом иногда с успехом можно пользоваться и влиянием ненормальных температур и всевозможных наркотиков на половые клетки в процессе их образования и на первые деления зигот.

Заметим кстати, что в некоторых случаях и первое удвоение набора хромосом может не привести к плодovитости и константности гибридов. О стерильных редечно-капустных гибридах с 36 хромосомами говорилось выше; как указывалось, у них причины бесплодия вероятно генетического порядка. Но они могут быть и чисто хромосомальные. И. Н. Свешникова (Москва) исследовала гибриды *Vicia sativa* × *V. macrocarpa* с удвоенным хромосомным комплексом. Оказалось, что у этих гибридов хромосомы при образовании половых клеток вступают не в пары, а в четверки, как хромосомы четырех капустных наборов в толькo что описанном гибриде капусты с горчицей, и вследствие этого нормальный ход редукции не восстанавливается, и гибриды частично бесплодны и неконстантны. Это образование четверок хромосом возможно, очевидно, при удвоении хромосомного набора у гибридов между очень близкими видами и при особых структурах хромосом.

Плодovитые константно-промежуточные гибриды между двумя видами могут далее скрещиваться с новыми видами, что дает «тройные гибриды». Если у них

удвоится хромосомный комплекс, то можно ожидать получения константного гибрида из трех видов и т. д. В этом направлении автором начаты работы и получены тройные гибриды—редька × капуста × горчица, редька × капуста × рапс, редька × капуста × репа и др., но еще стерильные—без удвоения хромосомного набора.

В некоторых случаях тройные гибриды могут получаться более скорым путем и быть сразу плодовитыми. Это происходит тогда, когда какой-нибудь гибрид между двумя видами производит нередуцированные гаметы и скрещивается с третьим видом, причем все три соединяющихся набора хромосом образуют некоторую гармоничную систему. Например Д. К. Костовым (Ленинград) был получен межвидовой гибрид между двумя видами табака, имеющими по 12 хромосом в половых клетках; у него образовывались соматические гаметы, и при скрещивании его с третьим видом, с 24 хромосомами, были получены плодовые растения с 48 хромосомами, у которых образование половых клеток шло нормально, так как 24 хромосомы первых двух видов конъюгировали с 24 хромосомами третьего вида. Дальнейшее поколение показало конечно расщепление этих гибридов по ряду признаков, но число хромосом оставалось без изменения. Указанным же путем Д. К. Костовым был получен тройной гибрид и между основными видами пшеницы (*Triticum dicosum* × *T. monosocum* × *T. vulgare*), который также оказался плодовитым. Также Л. И. Делоне (Масловка, Украина) удалось получить гибрид (твердая пшеница × рожь × мягкая пшеница), имеющий до 20% нормально развивающейся пыльцы, в то время как гибрид твердой пшеницы с рожью давал хорошей пыльцы менее одного процента.

Надо заметить, что все эти опыты освещают некоторые эволюционные процессы в природе. У близких видов часто наблюдается кратность по числу хромосом; например у видов щавеля хромосомные числа образуют следующий ряд: 20, 40, 60, 80, 100, 120, 200. В свете того что изложенного происхождение таких рядов представляется ясным; весьма вероятно, что виды с большим числом хромосом в них произошли от гибридизации видов с меньшим числом, с последующим удвоением у гибридов хромосомного комплекса или без него—при сложной гибридизации. В этом отношении имеются и прямые доказательства: М. В. Сенининой и К. О. Чагина (Детское Село), занявшись углубленным исследованием не только числа, но и морфологии хромосом у видов *Aegilops*, показала, что например 14-хромосомный набор *Aegilops persica* в самом деле представляет собой сумму 7-хромосомных наборов *Ae. caudata* и *Ae. umbellulata*, а О. Н. Сорокина (Детское Село), скрестив эти виды, действительно получила гибрид, морфологически сходный с *Ae. persica*.

Теперь обратимся к исследованиям по расщеплению отдаленных гибридов. Если у последних не происходит удвоения хромосомного комплекса или сходных процессов, подобных описанному В. Н. Лебедевым у пшенично-ржаных гибридов или О. Н. Сорокиной у эгилопно-пшеничных, то несоответствующие друг другу родительские хромосомы у гибридов дают при образовании половых клеток всевозможные сочетания между собой. Такие сочетания могут приводить или к бесплодию, как это указывалось уже выше для редечко-капустных гибридов первого поколения, или давать весьма разные по наследственному материалу, но жизнеспособные в той или иной степени половые клетки. В этом случае гибриды дают весьма сложно расщепляющееся потомство.

Первые цитолого-генетические исследования процессов расщепления отдаленных гибридов, проведенные в основном за границей, создавали впечатление, что

образующиеся здесь половые клетки и зиготы тем более жизнеспособны, чем более они приближаются по своему составу к половым клеткам и зиготам того или другого из родителей, в результате чего все большее и большее «выщепление» гибридов в родителей представлялось неизбежным. Отсюда распространилось даже мнение, что вообще от скрещивания видов или родов невозможно получить константные гибридные формы, если процесс расщепления идет обычным путем. Теперь эта точка зрения оставлена, в чем большую роль сыграли советские исследования.

Прежде всего было показано, что всегда находятся гены, а во многих случаях участки хромосом или целые хромосомы, которыми виды могут без вреда обмениваться между собой.

Н. И. Вавилов и О. В. Якушина (Ленинград) при изучении скрещивания *Triticum monosocum* × *T. persicum* показали выщепление ряда константных комбинационных типов.

При детальном анализе гибридов мягкой пшеницы с твердой А. А. и Л. А. Сапегины (Одесса) нашли, что хотя у этих гибридов и происходит восстановление родительских чисел хромосом (28 и 42) и вместе с тем общего характера соответствующего родителя, но при этом наблюдается большее число обменных факторов или групп их, например факторов, определяющих остистость, окраску колоса, величину и форму зерна, выполненность соломы, отношение к гессенке, ржавчине и пр., причем число комбинационных типов сравнительно ограничено и они быстро становятся константными; в результате этого удалось вывести мягкие пшеницы, стойкие против гессенки, твердые пшеницы без остей и пр. Как исключение в этом скрещивании было описано возникновение константной и плодовой формы и с небалансированным хромосомным комплексом, имеющей 16 парных и 4 непарных хромосомы.

Г. К. и Н. Г. Мейстер установили, что в потомстве гибридов мягкой пшеницы с рожью также появляются растения, с одной стороны, пшеничного, с другой—ржаного типа (очень редко), чему соответствуют и числа хромосом у них. Но все же по меньшей мере часть пшеничных растений сохраняет при этом некоторые свойства ржи, отличаясь например повышенной зимостойкостью, опущением под колосом, а затем расщепление дает еще плодовые формы, уклоняющиеся от обоих родительских типов, например пшеницы типа *rigidum*, *Spelta*, инфлятные, и даже была получена 28-хромосомная пшеница, близкая к *dicosum*. О. Н. Сорокина нашла целый ряд константно-промежуточных форм среди эгилопно-пшеничных гибридов с близким к родителям хромосомным комплексом. Например в скрещивании *Ae. ovata* × *T. persicum* при некотором увеличении числа хромосом у гибридов в течение уже пяти поколений не наблюдается расщепления с «возвратом» к родительским формам; гибриды сохраняют промежуточный характер и расщепляются только по мелким признакам.

Н. В. Цинциным (Омск) и С. М. Верхушкиным (Саратов) изучалось расщепление у гибридов между разными видами пырея и пшеницы, причем было показано весьма широкое комбинирование родительских признаков у них. Только что опубликованные исследования Б. А. Вакра (Омск) по цитологии этих гибридов, устанавливающие довольно большое число конъюгирующих хромосом у них, вполне объясняют такое поведение их.

Изучение расщепления во всех этих скрещиваниях со всей очевидностью демонстрирует, что здесь дело не ограничивается только обменом хромосомами между родителями, что вероятно имеют место и такие процессы, как замещение одних хромосом одного родителя дру-

гими его же, а может быть и структурные изменения хромосом и даже мутации.

Некоторые исследования доставляют в этом отношении еще более определенные данные.

Ф. И. Иванов (Москва) у межвидовых гибридов овса *Avena barbata* × *A. sativa* наблюдал целый ряд соматических мутаций, не замечавшихся у родителей.

М. С. Навашин (Москва) у некоторых межвидовых гибридов сложноцветного *Steris* описал константные изменения в морфологии родительских хромосом: исчезновение спутников с одновременным увеличением головок у единичных хромосом, а в одном случае укорочение плеча у одной хромосомы. Возможно, что часть этих явлений объясняется влиянием генотипа на морфологию хромосом, но последний случай является вероятно следствием перемещения участка хромосомы или транслокации.

И. Н. Свешникова описала случай явного изменения хромосом у гибридов *Vicia sativa* × *V. amphicarpa*. У *V. amphicarpa* в половых клетках 5 хромосом, среди которых имеется большая хромосома A_{am} . *V. sativa* имеет в гаметах 6 хромосом, причем указанной хромосоме первого вида A_{am} соответствуют две: A_{sat} , которая несколько меньше A_{am} , и еще маленькая хромосома F . У гибридов эти три хромосомы в стадии конъюгации соединяются вместе, причем A_{sat} и F могут, оказывается, измениться. В F_2 было найдено одно растение, имеющее уменьшенную хромосому F и соответственно увеличенную A_{sat} , т. е. хромосомы, которые могут быть обозначены как $F-x$ и $A_{sat}+x$. Это растение, как и полученные от него с такими же $F+x$ и $A_{sat}+x$ -хромосомами, характеризуется внешне рядом специфических признаков; по цветку они напоминают например *Vicia peregrina*. Представляется вероятным, что описанное изменение хромосом сопровождалось здесь мутациями.

Все эти исследования показывают, что если при расщеплении отдаленных гибридов и идет часто процесс «возврата» к родителям, то он все же сопровождается целым рядом таких явлений, которые приводят к новым формам.

Взамен упоминавшегося выше упрощенного, первого представления о расщеплении отдаленных гибридов советские генетики и селекционеры ищут теперь закономерности расщепления и явлений, его сопровождающих, чтобы на основе познания их определить возможность и указать кратчайшие пути синтеза тех или иных форм. Эти исследования только еще начинаются. Они разрабатывают вопросы о наследовании признаков комплексами у отдаленных гибридов, возможностях разрыва этих комплексов, влияния «генотипической среды» чужого вида на проявление того или иного гена, влияния плазмы, вопрос о том, как меняется формообразовательный процесс, если производить обратные скрещивания гибридов с родителями, или самоопылять их, или скрещивать их между собою и т. д. В исследовании по отдаленной гибридизации включены помимо указанных и другие объекты: виды картофеля—Т. Г. Нестерович (Минск), И. А. Веселовский (Хибины), Е. К. Эмме (Детское Село), Т. В. Асеева (Москва), хлопчатника—Н. А. Малиновский (Ганджа), К. А. Высоцкий и С. С. Канаши (Ташкент), А. С. Каспарян (Детское Село), эфиромасляных растений—В. И. Нилова и др. (Ялта), виды гороха—А. И. Лутков (Детское Село), эгилопса—Г. М. Попова (Ташкент), О. Н. Сорокина (Детское Село), люцерны—П. Н. Константинов (Самара), мака—М. А. Касаева (Киев), ячменя—В. Л. Менабде (Тифлис), гибриды сорго с суданской—А. С. Фаворов (Одесса), кукурузы с теозинтом—М. И. Хаджинов (Детское Село), большое число видов различных плодовых и ягодных

культур (Станция им. Мичурина. Никитский ботанический сад)—М. А. Розанова (Ленинград) и др. и пр.

Вместе с тем чрезвычайная сложность формообразовательного процесса при многих родо- и видовых скрещиваниях, гибель огромного числа гибридов, в силу слишком больших различий в зародышевой плазме родителей, направляют исследовательскую мысль и на искание более простых случаев отдаленной гибридизации, где бы родительские формы достаточно разнились между собою, чтобы давать богато расщепляющиеся гибриды, вместе с тем были бы не настолько далеки, чтобы у гибридов гибло большинство гамет и зигот.

Такую первую категорию отдаленной гибридизации представляют скрещивания некоторых равнохромосомных, близких видов. Опыты показали, что эти скрещивания практически особенно перспективны. Путем гибридизации двух близких видов овса—*Avena sativa* и *A. byzantina* Степной селекционер среди многообразных потомства гибридов выделил линии овса, отличающиеся устойчивостью к головне и ржавчине, а Шатилловская селекционная станция путем скрещивания близких видов *Triticum durum* и *T. dicosum* получила несколько линий пшениц, показывающих большую устойчивость против болезней (ржавчины и фузариоза) и вредителей (гессенки и шведки).

Такую же категорию отдаленной гибридизации, как показали наши исследования по ячменям, могут представлять скрещивания разновидностей из разных географических областей, различных экологических условий. Например при скрещивании японского ячменя (var. *Dundar-beyi* Zhuk) с афганским (var. *sublatiglumatum* Vav) первое поколение гибридов оказывается вполне плодотворным и более или менее промежуточным, а во втором появляются как очень низкие растения, так и такие, которые выше обоих родителей в два и более раза, и все переходы между ними; появляются растения с колосьями короткими, средними и длинными, иногда вдвое превышающими длину колоса у родителей, причем плотность колоса была также весьма различна. Наблюдается несколько типов по остистости и большое разнообразие по вегетационному периоду—от форм, колосающихся на неделю ранее, до запаздывающих с колошением до глубокой осени или совсем не выколашивающихся. Единично выщепляются и родительские формы или близкие к ним. В F_3 некоторые типы обнаруживают константность, но большинство в части признаков или по всем признакам расщепляется, причем наблюдается дальнейшее увеличение или уменьшение длины растения, колоса, числа колосков и т. д., т. е. усиление многообразия. При всем этом только единичные растения оказываются стерильными.

Ряд других разновидностей ячменя, собранных в той же местности, где произрастал *sublatiglumatum*, дает при скрещивании с *Dundar-beyi* подобное же разнообразие в расщеплении. И то же наблюдается при замене *Dundar-beyi* другими японскими разновидностями. Вероятно возможны общегенетические характеристики по ряду признаков для целых групп форм, обитающих в определенных районах, в определенных экологических условиях.

Такого же рода явления, правда менее ярко, наблюдались и в ряде скрещиваний разновидностей ячменя, эндемичных для других стран, географически отдаленных друг от друга. В скрещиваниях географически отдаленных форм чечевицы, проводимых сейчас Е. И. Барулиной и Е. А. Домбровской (Детское Село) наблюдается в основном та же картина. При скрещивании например испанских чечевиц с абиссинскими или афганскими, F_1 обычно промежуточное, в F_2 же и F_3 являются самые разнообразные растения: высокие, мощ-

ные, нормальные, карликовые. От скрещивания абиссинских черносемянных форм с испанскими, имеющими зеленые семена без рисунка, в F_2 появляются все известные для чечевицы окраски семенной кожуры: розовая, красная, серая, зеленая, черная, и все разнообразие рисунка: мраморность, пятнистость, точечность. Здесь также появляется в F_2 и F_3 лишь некоторое число растений, стерильных в той или иной степени.

Для селекционеров подобные скрещивания могут иметь совершенно особое значение. От гибридизации географически отдаленных разновидностей ячменя, самих по себе практически неинтересных, мы имеем уже некоторые формы, представляющие селекционную ценность, как например высокие длинноколосые безостые ячмени, формы с длинным плотным колосом и пр. Скрещивание этих форм со стандартами представляется весьма обещающим для создания новых высокопродуктивных сортов ячменя.

Перед исследователем возникает теперь новая задача: уточнить те принципы, по которым можно заранее предугадать большую или меньшую генетическую отдаленность форм, чтобы овладеть подбором пар для получения гибридов с многообразно расщепляющимся, но плодовитым потомством. В этом направлении развертываются сейчас большие работы.

Заканчивая наш обзор, мы можем сказать, что за последние годы в Советском Союзе в области изучения отдаленной гибридизации имеются крупные достижения. Прежде всего рассеян старый пессимизм в отношении значения отдаленной гибридизации для создания новых сортов культурных растений, ибо в результате некоторых исследований по межвидовой и межродовой гибридизации получены практически ценные формы. Далее установлено, что такие казались бы серьезнейшие затруднения в отдаленной гибридизации, как нескрещиваемость и стерильность или расщепление гибридов, могут быть преодолены экспериментальным путем. Показано, что расщепление гибридов не идет только по линии «возврата» к родительским типам, а сопровождается целым рядом других формообразовательных процессов. Наконец, указан путь, где искать формы первой стадии отдаленности, скрещивание которых дает гибриды с чрезвычайно расщепляющимся, но плодовитым потомством.

Эти достижения—еще только первые плоды развернувшейся исследовательской работы, но и они дают уже многое практике выведения сортов для социалистического земледелия. Они ориентируют селекционера в материале, процессах расщепления, указывают ему конкретные пути преодоления некоторых затруднений, создают правильную перспективу работ.