

Н. Г. СИМОНГУЛЯН

П
ПРОБЛЕМА
СКОРОСПЕЛОСТИ
В СЕЛЕКЦИИ
ХЛОПЧАТНИКА



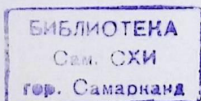
МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА СССР
ТАШКЕНТСКИЙ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫЙ ИНСТИТУТ
ИНСТИТУТ СЕЛЕКЦИИ И СЕМЕНОВОДСТВА
ХЛОПЧАТНИКА ВАСХНИЛ

Н. Г. СИМОНГУЛЯН

633.51
С - 345

ПРОБЛЕМА
СКОРОСПЕЛОСТИ
В СЕЛЕКЦИИ
ХЛОПЧАТНИКА

991508



ИЗДАТЕЛЬСТВО «ФАН» УЗБЕКСКОЙ ССР
ТАШКЕНТ—1971

К

В монографии рассматриваются биологические и генетические основы скороспелости хлопчатника.

Большое внимание уделяется количественной генетике и теории селекции, вопросам полигенного наследования, методам выведения сортов хлопчатника.

Книга рассчитана на научных работников — генетиков, селекционеров и семеноводов, ботаников и физиологов. Она может быть использована как дополнительное учебное пособие для преподавателей и студентов вузов биологического и сельскохозяйственного направления.

Ответственный редактор
доктор биологических наук
чл.-корр. АН УзССР А. Д. Дадабаев

ВВЕДЕНИЕ

Задача неуклонного роста производства хлопка-сырца в стране, повышения урожайности хлопчатника и расширения посевных площадей под этой культурой, предусмотренная в решениях ЦК КПСС и Советского правительства, теснейшим образом связана с проблемой скороспелости. Мировой хлопковый пояс простирается от 44° с. ш. (Китай) до 35° ю. ш. (Австралия), хлопковый пояс Советского Союза расположен между 37 и 44° с. ш., причем до 1957 г. достигал 47°. Географическое положение хлопкового пояса Советского Союза — самого северного в мире — выдвигает проблему скороспелости как ведущую для отечественного хлопководства.

Скороспелость во многом определяет размеры урожаев, качество хлопка-сырца и волокна, комплексную механизацию возделывания хлопчатника и особенно механизацию хлопкоуборочных работ, себестоимость хлопка-сырца и другие вопросы. Экономическое значение скороспелости особенно возрастает в неблагоприятные годы с низкой суммой эффективных температур за вегетационный период и ранними заморозками, когда скороспелость фактически решает судьбу урожая. В отдельные годы около половины урожая собирается вторыми, третьими и четвертыми сортами с пониженной крепостью волокна. Если учесть, что расценки за тонну хлопка-сырца первых сортов выше, чем за низкосортный сырец, станет ясно, что позднеспелость наносит урон хозяйству не только в результате недобора урожая, но и из-за низкой оплаты реализуемого сырца и высокой его себестоимости.

Скороспелость является важнейшей проблемой хлопководства не только в Советском Союзе. Во многих странах получение ранних урожаев вызывается необходимостью избежать повреждений от вредителей. Так, хлопковый пояс США заражен мексиканским долгоносиком, повреждающим коробочки поздних посевов вплоть до полной гибели урожая. В Египте розовый червь повреждает до 80% коробочек, созревающих в

октябрьские сроки; ранние посевы повреждаются гораздо слабее.

Скороспелость, как и другие количественные признаки, подвержена сильной паратипической изменчивости и может успешно регулироваться различными агротехническими мероприятиями. Многочисленными исследованиями доказано влияние на темпы развития хлопчатника водного режима, минерального питания, густоты стояния растений и т. п. (Сабинин и др., 1931; Цивинский, 1939; Еременко, 1949; Кудрин, 1941; 1948; Туева, 1937, 1946; Протасов и Эйдельмант, 1953; Протасов и Першин, 1956; Протасов, 1961; Тошевикова, 1950; Тодоров и Нешина, 1954; Меднис, 1953; Рыжов и Еременко, 1953; Шардаков, 1960; и др.). Онтогенетическая изменчивость хлопчатника в условиях различного водного режима, минерального питания и освещения лежит в основе современной агротехники выращивания хлопчатника.

Однако любая изменчивость под влиянием условий среды может регулироваться лишь в пределах нормы реакции той или иной выращиваемой формы, т. е. детерминирована наследственностью. Поэтому, как бы высок ни был уровень развития агротехники, как бы совершенны ни были способы управления скороспелостью и другими признаками в онтогенезе, значение селекции в повышении скороспелости хлопчатника и усовершенствовании комплекса его признаков никогда не будет потеряно.

Правильным выбором сорта, сочетающего скороспелость с комплексом других агрохозяйственных признаков, удовлетворяющих современным запросам сельскохозяйственного производства и текстильной промышленности, можно без дополнительных затрат труда и средств поднять доходность от хлопководства за счет повышения урожайности, механизации хлопкоуборочных работ, улучшения качества хлопкового волокна.

Мы изучали такие аспекты проблемы скороспелости, которые так или иначе связаны с селекцией, с возможностью генетического улучшения сортового потенциала хлопчатника, тогда как агротехника способствует проявлению в различной степени тех возможностей, которые заложены в сортах как сбалансированных в процессе селекции генетических системах.

Селекция хлопчатника в Советском Союзе достигла больших успехов. Современные высокоурожайные, крупнокоробочные сорта с высоким выходом и технологическими качествами волокна не сравнимы с первыми отечественными сортами, имевшими очень низкий комплекс хозяйственно ценных признаков.

Несмотря на очевидные достижения, селекционеры тем не менее не располагают цельной теорией и методикой создания скороспелых комплексных сортов, и изыскания в этом направ-

лении необходимы. В создании новых сортов навыки, опыт селекционера, его умение безошибочно находить наследственно лучших родоначальников подчас заменяют достоверные методы отбора и оценки селекционных материалов. Поэтому развитие селекции в соответствии с возрастающими потребностями сельскохозяйственного производства требует усовершенствования методики селекционной работы на базе современных достижений генетической теории, а также всестороннего изучения селектируемых признаков с точки зрения их эволюции, морфологии, физиологии, реакции на условия среды и т. д.

До настоящего времени не расшифрована сущность феномена скороспелости как особого конституционного типа, выработанного в процессе приспособительной эволюции, с присущими ему чертами морфологического строения и физиолого-биохимическими особенностями; много неясного во взаимодействии скороспелости и фотопериодической реакции в филогенезе и онтогенезе.

Мало изучена генетика скороспелости и ее составных элементов — закономерности их наследования и наследуемости в гибридных популяциях, генетически обусловленные коррелятивные связи скороспелости с другими количественными признаками, преимущественно полимерного характера. Требуют доработки и обсуждения вопросы методики селекционной работы — подбор исходного материала, размеры гибридных популяций, интенсивность и эффективность отбора по разным признакам и в разных генерациях и т. д.

В своей последней работе «Критический обзор современного состояния генетики» (1966) Н. И. Вавилов, останавливаясь на вопросе о значении генетического изучения физиологических свойств, в частности скороспелости, писал: «Генетические исследования должны быть связаны с познанием физиологической и биологической природы сортовых отличий ввиду их комплексности, исключительной зависимости от условий среды, условий развития».

Для правильной постановки генетических исследований нужно знание эволюции пород и сортов, роли условий среды в выработке определенных конструкций экотипов, нужен учет выявления свойств в развитии. Задачи весьма трудные, но логически неизбежные для выработки сильной и конкретной генетической теории».

В данной работе сделана попытка обобщить результаты многолетнего изучения морфологических основ скороспелости, зависимости скороспелости от фотопериодической реакции, генетических основ скороспелости и вопросов методики селекции на скороспелость, а также практической работы по селекции сортов советского хлопчатника.

Прежде чем перейти к основным разделам работы, считаем

необходимым рассмотреть составные элементы скороспелости как сложного биологического и хозяйственного признака. Это тем более необходимо, что элементы скороспелости имеют различную биологическую природу и генетическую обусловленность; практически скороспелость у разных материалов и в неодинаковых условиях может складываться за счет различных элементов. Неудачи многих исследователей проблемы скороспелости хлопчатника и других культур были связаны именно с тем, что они игнорировали сложную структуру этого признака. С вопросом о составных элементах скороспелости связан и другой важный вопрос о критериях скороспелости, используемых в практической селекции.

Составные элементы скороспелости. При обсуждении вопросов скороспелости хлопчатника, следует прежде всего выяснить, какой смысл вкладывается в это понятие. Для многолетних форм обычно выделяют и четко разграничивают свойства скороспелости и скороплодности. Под скороплодностью понимается свойство раннего вступления в генеративную фазу, или продолжительность вегетативной фазы растения. Под скороспелостью понимается свойство быстрого развития и созревания плодов. Поскольку у многолетних форм вегетативная фаза растения до первого репродуктивного периода может длиться годами, то понятие скороплодности у них выходит далеко за пределы одного вегетационного периода. Е. П. Корвин (1950) отмечает, что природа скороплодности, определяемая сезонными условиями нескольких лет, представляется более сложной, чем скороспелость. Н. П. Кренке (1935) по поводу этого биологического свойства растений пишет: «Скороплодность многолетних обусловлена не только характером развития в пределах каждого вегетационного года, но и в еще большей мере взаимным соотношением годовалых показателей развития индивидуума. Скороспелость же в большей мере зависит от абсолютных показателей развития в пределах каждого данного вегетационного периода».

Особенностью хлопчатника, отличающей его от большинства других многолетников, является способность перехода в генеративную фазу в течение первого года жизни. При благоприятных, главным образом оптимальных фотопериодических условиях, эта особенность свойственна почти всем формам дикого и культурного хлопчатника. Более того, по данным П. Н. Константинова (1967), у многих моноподиальных многолетников при благоприятном фотопериоде бутонизация наступает в те же сроки, что и у среднеспелых промышленных сортов типа «Навроцкий» (*G. peruvianum* Cav., *G. punctatum* Shum. et Thon., *G. brasiliense* Macf., *G. palmerii* Watt and oth.). П. Н. Константинов (1967) отрицает принципиальные различия в ритмах онтогенеза многолетних и од-

нолетних форм и относит их в основном к различной фотопериодической реакции. Таким образом, у хлопчатника, в отличие от многолетних форм других родов, понятия скороспелости и скороплодности более сближены — вегетативная и генеративная фазы могут укладываться в рамках одного вегетационного периода. Эта особенность биологии развития хлопчатника обусловила возможность его однолетней культуры.

Изучение природы скороспелости с точки зрения ее морфологического выражения, физиологической сущности и генетической обусловленности возможно лишь при условии расчленения ее на составные элементы.

Наиболее крупные конструктивные элементы скороспелости, определяемые основными интегральными процессами роста и развития растений — продолжительность вегетативной и генеративной фаз развития.

Продолжительность вегетативной фазы хлопчатника от наклевывания семян до образования генеративных органов (скороплодность) зависит от характера его ветвления, степени фотопериодической адаптации и в целом окультуренности изучаемой формы. Чем культурнее форма, чем проще структура куста, тем более сокращена вегетативная фаза. Большие коррективы в эту закономерность вносит степень фотопериодической адаптации формы — у форм с сильно выраженной фотопериодической реакцией в условиях неблагоприятных фотопериодов вегетативная фаза может быть сильно растянута, что создает превратное представление о ее истинной продолжительности. Степень окультуренности хлопчатника связана также с энергией прорастания и первоначального роста проростка. Дикие формы имеют каменистые семена и отличаются тугорослостью на начальных этапах.

В генеративную фазу происходит закладка генеративных органов и их развитие. Закладка генеративных органов (симподиальные ветви, плодовые органы) у хлопчатника как потенциального многолетника может продолжаться до наступления заморозков, прекращающих онтогенез. У более скороспелых форм в зависимости от сезонных условий и условий возделывания, влияющих на интенсивность старения растений, естественное прекращение вегетации может наступить раньше.

Важнейшие составные элементы скороспелости, связанные с генеративной фазой, — темпы закладки плодовых органов и продолжительность их развития. Темпы закладки плодовых органов, цветения и созревания у хлопчатника, продолжительность коротких и долгих очередей зависят от конструкции куста, характера ветвления и обуславливают во многом размеры урожая, особенно первых и доморозных сборов.

Продолжительность развития и созревания плодовых органов, или скороспелость, в узком понимании этого слова

определяется временем, необходимым для превращения бутона в цветок и однодневной завязи в раскрытую коробочку. Из-за специфики ветвления хлопчатника (метамерность в образовании генеративных органов) бутонизация, цветение и созревание как бы накладываются друг на друга и могут протекать одновременно. На одном и том же растении можно наблюдать важнейшие этапы жизненного цикла не только один после другого, но и один рядом с другим.

Все перечисленные элементы скороспелости наследственно обусловлены, но варьируют в зависимости от сезонных причин и условий возделывания. Из всех элементов скороспелости более всего подвержена паратипической изменчивости дата созревания как структурно наиболее сложный признак.

Элементы скороспелости — биологически разные признаки с неодинаковой генетической природой. Если продолжительность вегетативной фазы определяется во многом структурой куста и фотопериодической реакцией формы, то эти же факторы слабее влияют на продолжительность развития плодоземента, которая зависит главным образом от интенсивности физиолого-биохимических процессов растения. Еще О. Е. Соок (1932) писал: «Каждый признак, обуславливающий скороспелость, необходимо рассматривать отдельно, так как различные признаки скороспелости могут сильно варьировать в различных опытах и при разных стадиях развития в одном опыте».

В практической селекции используют несколько критериев скороспелости. О скороспелости можно судить по дате созревания, или длине вегетационного периода, равной числу дней от посева до начала или 50% созревания.

Показателем скороспелости служит размер первого сбора хлопка-сырца, который зависит от даты созревания и темпов отдачи урожая.

Хорошим критерием скороспелости является также размер доморозного сбора сырца, однако при поздних заморозках этот показатель становится ненадежным. Кроме того, на размер доморозного сбора влияет не только скороспелость, но и потенциальная продуктивность растений — его плодоношение и крупность коробочки.

Ни один из показателей скороспелости, используемых в практической селекции, не будет полноценен, если игнорировать другие. Поэтому при оценке селекционных линий и сортов материал характеризуется по всем вышеперечисленным показателям.

Различия по скороспелости и напряженности физиологических процессов сопряжены с морфологическими признаками, с которыми имеет дело селекционер. Важнейший морфологический индикатор скороспелости — высота закладки первого симподия. Количество листьев или узлов до первого соцветия

тия — весьма важный признак для раннего диагностирования скороспелости и у многих других растений — томатов, клевера, огурца, гороха и др. (Тараканов, 1961; Jeager, 1933; Тотмаков, 1937). Высота закладки первого симподия у хлопчатника больше коррелирует с датой наступления генеративной фазы и датой цветения, чем датой раскрытия коробочек, поскольку последняя зависит от продолжительности развития коробочки. Этот показатель особенно важен при оценке скороспелости моноподиальных форм и гибридов с ними, у которых лимитирующим скороспелость фактором служит продолжительность вегетативной фазы.

Зарубежные, в частности американские селекционеры, как важнейший критерий скороспелости используют среднюю дату созревания. Вычисление средней даты созревания сводится к определению числа дней от даты первого сбора до дат каждого очередного сбора, которые умножаются на абсолютный урожай каждого сбора (Кристидис и Гаррисон, 1959). Сумма этих произведений, разделенная на общий урожай, показывает число дней, которые, будучи добавлены к исходной дате, определяют среднюю дату созревания, которая не дает представления о размерах урожая; кроме того, эта величина изменяется в зависимости от условий и взятая в отдельности не может служить надежным критерием скороспелости.

Часть I. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СКОРОСПЕЛОСТИ

Глава 1.

ЭВОЛЮЦИЯ НАДЗЕМНЫХ ОСЕВЫХ ОРГАНОВ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СКОРОСПЕЛЫХ ХЛОПЧАТНИКОВ КАК ОСОБОГО КОНСТИТУЦИОННОГО ТИПА

Эволюцию хлопчатника, одной из наиболее древнейших сельскохозяйственных культур, можно рассматривать как результат совместного влияния условий среды, естественного и искусственного отбора, который осуществлялся человеком начиная с седой древности (15—30 тыс. лет назад) вначале бессознательно, а затем как систематический и закономерный процесс все большего приспособления хлопчатника к нуждам человека. При этом генеральным направлением эволюции, связанным с введением его в культуру и продвижением из первичных ареалов в высокогорные зоны тропиков и более северные широты, надо считать сокращение жизненного цикла растений, что привело в конечном итоге к дифференциации скороспелых хлопчатников.

Сокращение жизненного цикла и образование скороспелых форм в результате приспособительной эволюции хлопчатника тесно связано с эволюцией надземных осевых органов.

В настоящее время род *Gossypium* по структуре осевых вегетативных органов представлен большим разнообразием форм от деревьев до мелких кустарничков. Согласно принятой среди ботаников концепции одним из главных направлений эволюции надземных вегетативных органов является эволюция деревьев через кустарники к травянистым формам путем прекращения вторичного роста стебля в результате уменьшения деятельности камбия. Параллельно многолетние долговечные формы превращались в формы с более коротким жизненным циклом, крайнее выражение которых — однолетние формы травянистого типа. В общих чертах некоторые исследователи (Hallier, 1905; Алехин, 1935; Тахтаджян, 1964; Культиасов, 1950; Селянинова-Корчагина, 1949; Серебряков, 1955) различают следующие основные этапные формы в эволюции надземных осевых органов покрытосемянных: деревья, ку-

старники, полукустарники, многолетние травы, однолетние травы.

Однолетние травянистые формы считаются эволюционно более молодыми и совершенными. Если наиболее примитивные покрытосемянные *Magnoliaceae* представлены древесными формами, то у эволюционно наиболее молодой группы сложноцветных травы занимают господствующее положение. У травянистых форм резко изменено соотношение генеративной и вегетативной части в пользу первой, что обеспечивает более высокую семенную продуктивность при сравнительно небольших расходах органических веществ на построение вегетативных органов. Высокая пластичность и приспособляемость травянистых форм, быстрая смена генераций способствовали ускоренной эволюции и завоеванию ими огромных пространств на земном шаре (Тахтаджян, 1964).

Эволюция хлопчатника в направлении превращения многолетних древесных форм в менее долговечные кустарники и кустарнички протекала совершенно независимо в различных систематических единицах и географических условиях. Решающее значение при этом имел отбор в условиях, мало благоприятных для развития долговечных древесных форм из-за похолодания климата и аридизации.

У хлопчатника превращение в мелкие кустарники произошло первоначально в связи с аридизацией ряда областей тропической зоны (Мауер, 1954). Кустарники как жизненная форма более соответствовали ксерофитным условиям, чем деревья. По мере продвижения на север долговечные кустарники превращаются в менее долговечные кустарнички, выращиваемые сейчас как однолетняя культура. Этот процесс завершен у четырех видов: *G. hirsutum* L., *G. barbadense* L., *G. arboreum* L., *G. herbaceum* L. Несмотря на длительное возделывание хлопчатника в виде однолетней культуры, мы не располагаем достоверными материалами, доказывающими существование истинно однолетних форм его. Даже наиболее скороспелые, рано стареющие формы при благоприятной осени способны вновь отрастать; причем регенерация наступает главным образом за счет развития адвентивных почек, расположенных в вегетативной зоне, которые дают начало моноподиям и в дальнейшем бутонируют. Тем не менее эволюция хлопчатника в сторону образования однолетних форм неоспорима. Интересна и сближает хлопчатники с однолетними культурами их способность цвести и обильно плодоносить в первый год жизни.

Эволюция долговечных древесных форм в менее долговечные формы сопровождалась изменением типа ветвления. В литературе долгое время господствовало мнение о независимом происхождении моноподиального и симподиального типа

ветвления, видимо, в связи с тем, что взаимопереходы этих групп растений совершаются относительно легко. Однако, как отмечает И. Г. Серебряков (1955), господство моноподиального ветвления у папоротников и голосемянных и симподиального у покрытосемянных свидетельствует в пользу того, что симподиальные формы более молодые. По его мнению, отмирание терминальных почек верхушки побегов при симподиальном нарастании обеспечивает более раннее «созревание» побегов, переход в состояние покоя и усиление зимостойкости деревьев и кустарников.

П. М. Жуковский (1949) рассматривает симподиальное ветвление как полезное эволюционное приспособление к развитию большой фотосинтезирующей поверхности в связи с массовым заложением пазушных почек и отмиранием верхушечных. Симподиальное ветвление он сравнивает с чеканкой растений, повышающей урожайность и скороспелость. А. Л. Тахтаджян (1964) считает, что «возникновение симподиального ветвления из моноподиального осуществляется в самых разных филогенетических линиях и на разных уровнях специализации». Такое самостоятельное образование симподиальных форм из моноподиальных, наблюдаемое у четырех видов рода *Gossypium*, подтверждает закон гомологических рядов наследственной изменчивости.

Направление эволюции в сторону образования симподиальных форм объясняется тем, что симподиальный тип ветвления эволюционно более прогрессивен и биологически выгоден. Он обеспечивает высокую скороплодность растений, повышение семенной продуктивности в результате деятельности большого числа генеративных почек и большой фотосинтетической поверхности; в связи с измененным соотношением генеративной и вегетативной сферы растения в пользу первой растения симподиального типа неприхотливее и экономичнее в смысле выноса питательных веществ из почвы.

У большинства хлопчатников нет резкой качественной разницы между формами симподиального и моноподиального типа. Хлопчатнику больше, чем какой-либо другой культуре свойствен диморфизм ветвления, т. е. в пределах растения наблюдаются оба типа ветвления — внизу моноподиальное, вверху симподиальное. Следовательно, речь идет лишь о резком выражении (преобладании) у растения моноподиального или симподиального ветвления, что было использовано человеком при создании скороспелых симподиальных форм. У крайне моноподиальных форм (все дикие виды) почти все ветви первого порядка ростовые; слабые плодовые ветви возникают очень высоко, на 30—40-м узле и верхушках ростовых ветвей (Мауер, 1960). У типично симподиальных форм в пределах куста дифференцируется нижняя вегетативная зона, занимаю-

щая от 3 до 10 узлов в зависимости от скороспелости сорта и условий произрастания, и верхняя генеративная зона с симподиальными ветвями; ростовые ветви в этой зоне возникают лишь в порядке исключения при искусственном удлинении дня, избирательном питании азотом и т. д.

Превращение моноподиальных форм в симподиальные, выражающееся в резком снижении закладки первой ветви, объясняется особенностью развития почек хлопчатника и тем, что любая почка в генеративной и, как выясняется, вегетативной зоне растения на разной стадии дифференциации под влиянием определенных условий может развиваться по типу вегетативной или генеративной (Мауер, 1960; Василевская, 1957). Доказательство тому — возможность образования моноподиальных ветвей в генеративной сфере, а также бутонов в пазухах первых и даже семядольных листьев у неотенических форм хлопчатника. Формы с симподиальной структурой также сохраняют большую лабильность, т. е. приспособляемость к условиям среды благодаря сохранению почками генеративной зоны способности к диморфному развитию. По мере уменьшения долговечности вегетативных органов и главной оси растения, ослабления интенсивности роста побегов, перехода от моноподиального ветвления к симподиальному сокращался жизненный цикл растений в целом и в особенности продолжительность вегетативной фазы, т. е. ускорялось плодоношение.

Возникновение типичных симподиальных форм хлопчатника в виде недолговечных кустарничков с резко сниженной закладкой первой плодовой ветви и высокой скороплодностью явилось крупнейшим событием в эволюции хлопчатника, создавшим предпосылку для расширения ареалов возделывания этого растения уже в виде однолетней культуры. Дальнейшая интенсификация сельского хозяйства могла базироваться только на однолетней культуре, способствующей получению высоких урожаев, внедрению агротехнических приемов возделывания, борьбе с многочисленными вредителями и т. п.

Внутриродовые и внутривидовые различия по скороплодности и скороспелости, коррелирующие с архитектурой растений, свойственны вообще всем многолетним растениям, в том числе и роду *Gossypium*, и представляют собою результат приспособительной эволюции структур и функций организмов к экологическим условиям. Однако изменчивость в сторону скороспелости и дифференциация скороспелых симподиальных кустарничков как особой жизненной формы в корне отличается от других более узких направлений экологического приспособления, как например галофильная, ксерофильная и другие специализированные жизненные формы, тип которых определяется тем или иным доминирующим фактором среды. Отличие скороспелых форм (симподиальные, скороспелые кустар-

нички) от перечисленных специализированных жизненных форм заключается в том, что первые органически связаны с основным эволюционным рядом жизненных форм. Строго специализированные жизненные формы развились уже на базе основных жизненных форм, различающихся по долговечности надземных осей растения и скороплодности. Такие специализированные жизненные формы являются «дериватами основного эволюционного ряда» (Серебряков, 1955). По сравнению с ними жизненные формы основного эволюционного ряда представляют собою приспособление более высокого порядка, более выгодное и прогрессивное для видов, способствующее их широкому расселению и завоеванию новых жизненных ареалов.

Для расшифровки сущности феномена скороспелости на примере рода *Gossypium*, определившего основные направления эволюции этого рода, нам кажется полезной попытка проанализировать этот важнейший признак с точки зрения учения Северцова (1939) о морфологических закономерностях эволюционного процесса, учения, широко отраженного в работах зоологов-дарвинистов, но недостаточно использованного в изучении филогении растительного мира (Толмачев, 1951; Тахтаджян, 1951). Большой заслугой Северцова является разграничение понятий биологического и морфофизиологического прогресса.

Биологический прогресс может осуществляться за счет изменений, которые для самой изменяющейся формы, уровня ее организации, способности к дальнейшему эволюционированию могут быть прогрессивными, безразличными или даже регрессивными (упрощения, редукции).

В первом случае речь идет об изменениях типа ароморфозов, под которыми Северцов подразумевал приспособительные морфологические изменения, ведущие к повышению жизнедеятельности организмов, уровня их организации, степени приспособляемости, т. е. способности к дальнейшей прогрессивной эволюции. Возникающие при ароморфозах преимущества в борьбе за существование приводят к расширению ареалов жизни измененных форм, «прогрессирующему» расселению вида. Северцов подчеркивает, что ароморфозы морфологических структур обязательно должны влиять на обмен веществ, что повышает жизнедеятельность измененных организмов. Таким образом, ароморфозы представляют изменения не только морфологических структур, но и физиологических отклонений и биохимизма организмов, происходящих либо одновременно, либо последовательно, причем изменение органа вызывает изменения функции и других органов вследствие их взаимоприспособляемости (коадаптации).

Наиболее частым и обычным типом эволюции, свойственным всем без исключения формам, Северцов считает идио-

адаптации (алломорфоз, по Шмальгаузену, 1939), или приспособления к более частной среде; преимущества, получаемые при этом, также носят более частный, специализированный характер. Одни органы могут при этом усложняться, другие терять свое значение и редуцировать. Специализация по Северцову — это еще более узкое приспособление организма к своеобразным строго ограниченными и постоянным условиям существования. При этом может наблюдаться одностороннее развитие органов; организация нередко испытывает упрощение, дегенерацию. С повышением приспособленности к определенным условиям организм теряет пластичность или приспособляемость при изменении этих условий. В связи с этим специализированные организмы вымирают и нередко большими группами непосредственно после, казалось бы, блестящего расцвета (Шмальгаузен, 1940). Специализация, будучи прогрессом в смысле приспособления к определенным условиям, в широком эволюционном плане может быть регрессом.

Применяя северцовские закономерности к эволюции растительных форм, А. Л. Тахтаджян (1951) относит к узким специализациям различные жизненные формы растений, возникающие в зависимости от того или другого доминирующего фактора среды. Существование таких специализированных форм строго ограничено определенными почвенно-климатическими условиями, и трудно сказать, оказались бы они способны к переспециализации при изменении этих условий.

Скороплодные симподиальные кустарниковые формы хлопчатника, обособившиеся в пределах разных видов рода *Gossypium*, не являются строго специализированными, хотя они также возникли под влиянием определенных экологических условий — в аридных областях тропического пояса, а также во внутритропических областях с иным комплексом почвенно-климатических условий и главным образом температурного и светового режимов. Дифференциация симподиальных кустарничков в результате естественного и искусственного отбора не только не ограничила зону существования хлопчатника, что обычно при приспособлениях типа специализации, но, напротив, способствовала завоеванию новых жизненных ареалов, образованию новых экологических рас.

На наш взгляд, дифференциация в роде *Gossypium* скороспелых кустарничковых форм с четко выраженным симподиальным ветвлением представляет изменение прогрессивного порядка, влекущее за собой ряд других полезных приспособлений, как увеличение ассимиляционной поверхности, семенной продуктивности, способствующее повышению общей энергии жизнедеятельности организмов. Скороспелость этих форм связана с изменением биохимизма и физиологии хлопкового растения, его энергетических реакций.

Исследования А. В. Благовещенского (1950), А. Г. Тошевиковой (1950), А. А. Бородулиной и Э. А. Пашенко (1965), К. М. Малышевой (1965), В. Ф. Герасимовой (1965), Н. Н. Назирова (1965) и др. различных по скороспелости и степени симподиальности форм показали, что по мере увеличения скороспелости возрастает уровень обменных процессов (превращение белков, обмен РНК и активность ферментативных реакций, в частности активность протеолитических ферментов). У скороспелых сортов гидролитические процессы превалируют над синтетическими. Скороспелые формы в целом отличаются большой скоростью поступления, передвижения и превращения веществ, что ускоряет физиологическое старение и созревание коробочек. Различный метаболизм наблюдается с момента прорастания семян. В процессе прорастания семян скороспелых сортов образуется больше органического фосфора. А. А. Бородулина и Э. А. Пашенко (1965) предлагают скорость поступления радиоактивного фосфора в корни молодых растений считать критерием скороспелости. У скороспелых сортов быстрее накапливается общий и белковый азот. К. М. Малышева (1965) у скороспелых сортов в формирующихся генеративных органах цветка отмечает максимальное накопление РНК и ДНК, т. е. более интенсивный обмен и синтез РНК, что, видимо, способствует активному превращению белков и развитию зародыша.

По данным В. Ф. Герасимовой (1965), активность протеолитических ферментов зависит от сортовой принадлежности. У скороспелых сортов накопление белка перед оплодотворением сопровождается интенсивным распадом его под действием протеаз, что способствует быстрому росту зародыша и созреванию семян. Эмбриологические исследования З. М. Пашенко подтверждают, что различная степень скороспелости сортов, относящихся к одному виду, проявляется уже на ранних этапах развития растения, начиная с зародыша.

А. В. Благовещенский (1950), Т. В. Добрунова (1959), В. К. Гриненко (1958) установили, что симподиальные скороспелые формы хлопчатника отличаются более высокой интенсивностью и продуктивностью фотосинтеза, компенсирующей небольшие размеры ассимиляционной поверхности. Таким формам присущи измененное соотношение генеративной и вегетативной сферы растения в пользу первой и специфический тип обмена, направленный в первую очередь на обеспечение генеративных органов, тем самым скороспелые симподиальные формы могут дать максимум семенной продукции при минимуме затрат органических веществ и выносе питательных веществ из почвы (Дадабаев, Симонгулян, 1963). Отмеченная особенность имеет исключительно важное биологическое значение, обеспечивая большую пластичность, приспособляемость

вида, возможность его существования в относительно неблагоприятных естественных условиях или условиях культуры.

Высокая фотосинтетическая активность листьев скороспелых сортов в сочетании со спецификой распределения ассимилятов в пользу генеративных органов, повышением уровня обменных процессов служит физиологической основой скороспелости.

Отмеченные изменения в физиологии сугубо симподиальных форм хлопчатника свидетельствуют об общем повышении энергии жизнедеятельности этих форм, о том, что путь превращения моноподиальных форм в скороспелые симподиальные формы является путем прогрессивной эволюции. Следует отметить, что прогрессивные изменения могут быть масштаба ароморфозов, универсальные без специализации, вызывающие образование новых систематических групп и прогрессивные изменения отдельных структур (меньшие по масштабу), также без специализации, повышающие приспособленность без потери приспособляемости, приводящие к образованию новых таксонов, но более низкого порядка. Именно к такой группе изменений можно отнести, на наш взгляд, образование симподиального ветвления со всеми последующими изменениями конституционного типа.

Глава 2.

МОРФОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ХЛОПЧАТНИКОВ С ПРЕДЕЛЬНО УПРОЩЕННОЙ СТРУКТУРОЙ КУСТА

Типичные симподиальные формы эволюционировали в различных направлениях, дав начало формам более специализированным, в частности, еще более скороплодным.

Эволюция типа ветвления происходила путем выпадения целых структурных элементов. Если у крайне моноподиальных форм ветвление идет по схеме: главный стебель — моноподий — симподий — цветок, а у типично симподиальных форм в генеративной зоне куста выпадает одно структурное звено — моноподий, то у так называемых в практике «нулевок», или форм без плодовых ветвей, выпадает сразу два звена — моноподий и симподий — и схема получает крайне упрощенный вид: главный стебель — цветок. Появление и широкое распространение в посевах хлопчатников без плодовых ветвей с пазушным плодоношением позволяет выделить их в новую группу по типу ветвления, сохранившую только ось первого и последнего порядка. Процесс редукции отчетливо наблюдается не только во всех видах рода *Gossypium*, но и у родственных родов; в частности у *Thespesia*, как отмечает Hutshinson

(1958) редукция зашла еще дальше, и верхушечные побеги, несущие пазушные цветки, оказались сжатыми в метелки.

Таким образом, эволюция надземных осевых органов хлопчатника в направлении упрощения структуры куста привела к дифференциации трех крупных групп по типу ветвления, качественно различающихся по комплексу морфобиологических признаков:

1. Хлопчатники моноподиального типа ветвления
(четырёхосная система)
2. Хлопчатники симподиального типа ветвления
(трехосная система)
3. Хлопчатники без симподиальных ветвей, или «нулевки»
(двухосная система)

Среди отмеченных групп всегда есть переходные формы; наглядным примером могут служить хлопчатники со смешанным типом ветвления, совмещающие плодовые ветви предельного и неопредельного типа с пазушным плодоношением; такие формы встречаются при гибридизации хлопчатников симподиального и нулевого типа; чаще они расщепляются на исходные формы, но существуют и константные; таким путем И. К. Максименко создал сорт Аш-8.

Разделение хлопчатников по типу ветвления на моноподиальные и симподиальные, а также симподиальных хлопчатников на формы с неопредельным и предельным типом плодовых ветвей предложил Г. С. Зайцев (1925).

Между симподиальными формами с неопредельным типом плодовых ветвей, развивающими несколько междоузлий, и «нулевками», не имеющими вовсе симподиальных ветвей, есть промежуточные формы хлопчатника с предельным типом плодовых ветвей, у которых происходит торможение в развитии второго междоузлия плодовой ветви, в результате чего она приобретает одноколенчатую структуру. Такие формы встречаются главным образом у *G. hirsutum* L. Описаны они и у *G. arboreum* L. Эти формы обычно совмещают одноколенчатые симподии с пазушным плодоношением.

У формы без плодовых ветвей («нулевок») тормозится развитие первого междоузлия плодовой ветви. Все почки, находящиеся в пазухе листа главного стебля, развиваются непосредственно по типу цветочных. В данном случае в результате последовательной терминальной аббревации происходит полное исчезновение органа (ветви). Формы только с пазушным плодоношением («нулевки») встречаются лишь у вида *G. barbadense* L. Именно у этого вида редукция ветвей доведена до предела. Тем не менее изменчивость в сторону крайнего упрощения структуры куста встречается у всех видов хлопчатника

и близких родов и служит прекрасной иллюстрацией закона гомологических рядов наследственной изменчивости.

Характерная особенность форм нулевого типа — очень низкая закладка первого плодового узла, расположенного в пазухе 1—3-го настоящего листа и даже семядольных листьев, т. е.

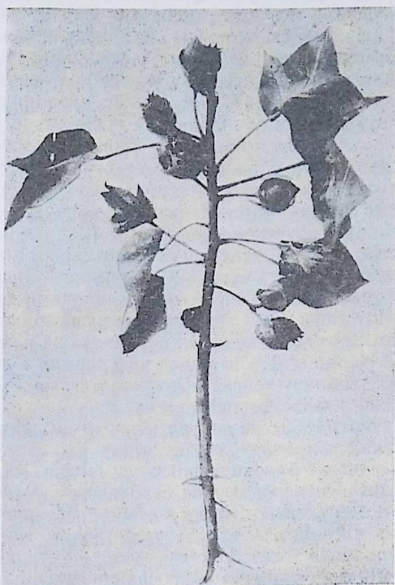


Рис. 1. Закладка плодового узла в пазухе первого настоящего листа у *G. barbadense*.

в той зоне куста, которая у всех прочих хлопчатников вегетативная (рис. 1). Такая низкая и ранняя закладка репродуктивных органов свидетельствует о возникновении этих форм хлопчатника в результате последовательного неотенического преобразования, поскольку превращение моноподиальных хлопчатников в симподиальные с резким сокращением вегетативной зоны и вегетативной фазы также можно рассматривать как неотению. Неотении в эволюции растительного мира имеют большое значение: этим путем возникли многие преобразования растительного мира, в частности, эволюция древесных в

травянистые формы. Стебли травянистых по существу представляют первые годичные кольца соответствующих древесных форм. Простое строение неотенической формы вторично, или, по выражению Б. М. Козо-Полянского (1937), является «простотой упрощения». То же отмечают И. И. Шмальгаузен, А. Л. Тахтаджян и др. Формы нулевого типа хлопчатника служат прекрасной иллюстрацией роли неотении в эволюции.

Эволюционное значение неотении определяется тем, что упрощение органа приводит к его деспециализации. Всякая наследственная неотения представляет собою некоторую деспециализацию организма, что, несомненно, расширяет возможности эволюции в новых направлениях (Тахтаджян, 1964).

Прежде чем перейти к вопросу о происхождении и биологии форм с предельно упрощенной структурой куста, следует вкратце остановиться на вопросе о правильности используемой терминологии. Названия «предельный» и «нулевой» тип ветвления часто применяются как синонимы (Зайцев, 1925, Кокуев, 1935). В. И. Кокуев, уделивший много внимания вопросу о наследовании типа ветвления у *G. hirsutum* L., использует в отношении форм с одноколенчатыми симподиями термин «нулевой» тип. Harland (1932) аналогичные разновидности уplants с предельным типом плодовых ветвей также называет «нулевыми» (от слова zero). Он и ввел этот термин в литературу. Kearney (1930) обнаруженный им мутант с пазушным плодоношением назвал «short branch type».

Ф. М. Мауер (1960) не считал нужным выделять формы «нулевого» типа и предлагал объединить их в одну группу с сортами, имеющими одноколенчатые симподии, ссылаясь на то, что все сорта «нулевого» типа сохраняют способность формировать ветви предельного типа в особо благоприятных условиях. Однако, на наш взгляд, следует отличать главные и характерные признаки от второстепенных и нетипичных. Для форм нулевого типа типично образование пазушных коробочек, а не симподиев предельного типа, которые могут быть, могут и не быть. Формы с предельным и непредельным типом симподиев также образуют пазушные коробочки, однако это свойство для них не характерно.

А. И. Шлейхер и Ф. С. Сагдуллаев (1962) предлагают называть «нулевки» вида *G. barbadense* L. хлопчатниками без плодовых ветвей. Термин «нулевой» тип, впервые предложенный Харландом, действительно, нельзя считать вполне удачным с точки зрения лингвистики, но, имея в виду, что он уже утвердился в литературе, а также то, что он характеризует определенную группу хлопчатников, отличающуюся от хлопчатников с моноподиальным и симподиальным ветвлением, сохранение его в литературе целесообразно. В дальнейшем в отношении хлопчатников с плодовыми

ветвями предельного типа (вида *G. hirsutum* L.) и без плодовых ветвей (вида *G. barbadense* L.), имеющих много общих биологических особенностей, мы будем пользоваться выражением «хлопчатники с предельно сжатой конструкцией куста».

Описываемые хлопчатники представляют эволюционно более молодую группу, возникшую в результате спонтанного мутагенеза. В 1930 г. Kearney среди посевов сорта Пима (*G. barbadense* L.) описал мутант без плодовых ветвей. В скрещиваниях этот признак наследовался как рецессив. Он полагал, что этот признак контролируется одной парой генов. Ф. М. Мауер в 1940 г. выделил форму нулевого типа среди самоопыляемого в течение нескольких лет сорта Аз-48 (*G. barbadense* L.) в Азербайджане.

Мутации типа ветвления были получены А. И. Автономовым, В. Г. Кулебяевым, В. П. Красичковым под воздействием резко пониженных температур. У этих авторов посевы гибридов симподиального типа ветвления в фазе проросших семян (возможно, проростков более старшего возраста) попали под снег. Впоследствии среди гибридных посевов были обнаружены растения без плодовых ветвей, только с пазушным плодоношением. Из этих материалов В. Г. Кулебяев в 1936 г. отселектировал впервые в мировой практике сорт 3169-И, от скрещивания с которым получено затем все разнообразие существующих сортов нулевого типа, в том числе широко районированный сорт 5904-И. А. И. Автономов (1948) вывел из спонтанных мутантов сорт 2525 без плодовых ветвей, также использованный как исходный материал для дальнейшей селекции.

Мутация типа ветвления в описанных случаях возникла скорее всего в результате воздействия длительных пониженных температур на делящиеся клетки.

Мутагенное действие низких температур описано в литературе. По данным Tischler (1937), Hagerup (1938), в условиях крайнего Севера резко повышается образование полиплоидных мутантов. Некоторые исследователи выдвигают температурный фактор как важнейший в объяснении смены флор, например, Гондванское оледенение в эволюции покрытосемянных. При этом температуре приписывается не только роль фона отбора, но и мутагенного фактора (Sahni, 1938). Температурный фон — одно из условий, определяющих мутагенный эффект и других факторов (например, облучения). Отмечено, что при облучении рентгеновскими лучами низкие температуры вызывают большее число хромосомных aberrаций. Все это свидетельствует в пользу того, что спонтанные мутации типа ветвления действительно могли возникнуть как результат действия низких температур на клетки проростков хлопчатника.

Нами (Дадабаев, Симонгулян, 1966) были получены от-

дельные растения с предельным типом плодовых ветвей вида *G. hirsutum* L. среди гибридной популяции F₁ сортов С-3381××С-3424 (оба с непредельным типом плодовых ветвей) путем помещения проростков в фазе подсемядольного колена в условия переменных низких (0—3°) температур в течение 10 дней. Вообще нулевой тип ветвления у хлопчатника как эволюционно молодой признак часто возникает в виде аллельной мутации под влиянием мутагенных факторов, например ионизирующей радиации.

Повышение скороспелости в связи с мутацией типа ветвления описано у томатов; это так называемые детерминантные мутанты, которые впервые обнаружил в 1914 г. Соорег и которые дали начало детерминантным сортам со слабой ремонтантностью и высокой отдачей урожая (Тараканов, 1961).

Формы с предельно сжатой конструкцией куста представляют большой хозяйственный интерес благодаря ряду ценных агробиологических и хозяйственных свойств и прежде всего высокой скороспелости. Эти формы — рекордно скороплодные среди всех прочих хлопчатников, т. е. переход в генеративную фазу происходит у них в кратчайшие сроки (табл. 1).

Таблица 1

Наступление генеративной фазы у сортов хлопчатника с различными типом плодовых ветвей и скороспелостью

Год наблюдения	Сорт	Тип плодовых ветвей	Высота закладки 1-й плодовой ветви (узла) $M \pm m$	Дата бутонизации $M \pm m$
1959	С-8230	Предельный	$4,6 \pm 0,45$	$10. VI \pm 0,69$
	С-8234	Предельный	$4,0 \pm 0,35$	$9. VI \pm 0,67$
	С-3381	III	$4,0 \pm 0,28$	$9. VI \pm 0,60$
	С-8233	II	$6,2 \pm 0,31$	$15. VI \pm 0,74$
	С-1225	II—III	$6,8 \pm 0,34$	$20. VI \pm 0,68$
	С-8017	Нулевой	$3,7 \pm 0,41$	$8. VI \pm 0,59$
	5904-И	Нулевой	$3,6 \pm 0,41$	$9. VI \pm 0,9$
1966	С-8257	Предельный	$4,1 \pm 0,08$	$8. VI \pm 0,25$
	С-8255	Предельный	$4,0 \pm 0,044$	$10. VI \pm 0,19$
	С-3506	II—III	$4,3 \pm 0,05$	$10. VI \pm 0,18$
	24	II—III	$4,8 \pm 0,065$	$13. VI \pm 0,21$
	149-Ф	II	$6,06 \pm 0,05$	$17. VI \pm 0,18$
	137-Ф	II	$6,3 \pm 0,051$	$17. VI \pm 0,25$
	С-8260	II	$6,5 \pm 0,06$	$19. VI \pm 0,11$

У хлопчатников без плодовых ветвей вида *G. barbadense* L. (сорта 5904-И, С-8017 и др.) фаза бутонизации наступает даже раньше, чем у наиболее скороспелых сортов вида *G. hirsutum* L. Высокая скороплодность наблюдается и у сортов с предельным типом ветвей. Бутонизация у сортов С-8230, С-8234, С-8257 наступает одновременно с ультраскороспелыми сортами С-3381, С-3506.

Короткая вегетативная фаза у форм с предельно сжатой конструкцией куста, особенно у хлопчатников нулевого типа, объясняется низкой закладкой первого симподия или первого плодового узла. Отмечено, что хлопчатники нулевого типа способны закладывать плодовые узлы в пазухе второго, первого и даже семядольных листьев (рис. 1). При очень ранней закладке бутоны часто опадают из-за неразвитости ассимиляционной поверхности (Дадабаев и Симонгулян, 1966). Аналогичное явление наблюдалось у томатов; встречающиеся ультраскороспелые формы томатов, образующие первые соцветия над третьим и четвертым листом, очень рано зацветают, но ассимиляционный аппарат не обеспечивает образования плодов первой кисти (Тараканов, 1961; Шуин, 1954). Тем не менее подобное сокращение вегетативной зоны куста и ювенильной фазы свидетельствует об очень высоких потенциальных возможностях этих форм в отношении скороспелости, поскольку различия в наступлении генеративной фазы отражаются на дальнейшем темпе развития растений и в конечном счете на дате созревания.

Другая отличительная особенность сортов с предельно сжатым кустом, связанная с особенностями их конструкции, — форсированные темпы накопления бутонов, цветения и созревания, что имеет огромное практическое значение, определяя темпы отдачи урожая. В литературе отмечена эта особенность хлопчатника с предельно сжатой конструкцией куста (Зайцев, 1922; Мауер, 1960; Куртгельдыев, 1964; Шлейхер, 1959; и др.). Однако отдельные моменты освещены названными исследователями неполно и не всегда правильно.

Последовательность образования бутонов, цветков и раскрытия коробочек у симподиальных форм хлопчатника с предельным типом ветвей описана Г. С. Зайцевым (1922) и многократно подтверждена впоследствии. Ниже мы остановимся только на формах с предельным типом симподиев, формах нулевого и смешанного типа ветвления, мало изученных до последнего времени.

В течение нескольких лет мы изучали последовательность цветения и созревания у сортов с предельным и нулевым типом. Однако опадение плодоземелентов до цветения маскировало закономерности этого процесса, особенно когда сбрасывание бутонов происходило в ранний период, спустя несколь-

ко дней после их появления, видимого глазом. Лишь детальные наблюдения за динамикой закладки бутонов начиная от первого позволили вскрыть закономерную картину их образования, а также последовательность цветения и созревания (Дадабаев и Симонгулян, 1962).

Даты образования бутонов по двум типичным растениям сорта С-8230 вида *G. hirsutum* L. с предельным типом плодовых ветвей приведены в табл. 2.

Таблица 2

Короткие и длинные очереди бутонизации у сортов
с предельно сжатой структурой куста

Номер плодовой ветви	Сорт С-8230 (G. hirsutum L.)			Сорт С-8017 (G. barbadense L.)		
	номер места в плодовом узле					
	1	2	3	1	2	3

Растение 1

1	18.VI	21.VI	26.VI	6.VI	—	—
2	20.VI	22.VI	28.VI	9.VI	12.VI	—
3	22.VI	25.VI	30.VI	12.VI	15.VI	—
4	25.VI	28.VI	3.VII	15.VI	17.VI	23.VI
5	28.VI	30.VI	—	17.VI	19.VI	24.VI
6	28.VI	3.VII	7.VII	19.VI	22.VI	26.VI
7	3.VII	5.VII	9.VII	22.VI	24.VI	28.VI
8	5.VII	7.VII	—	24.VI	26.VI	1.VII
9	7.VII	10.VII	—	26.VI	28.VI	3.VII
10	10.VII	—	—	27.VI	30.VI	—
11	—	—	—	1.VII	—	—

Растение 2

1	15.VI	18.VI	23.VI	—	—	—
2	17.VI	19.VI	25.VI	8.VI	10.VI	—
3	19.VI	22.VI	28.VI	11.VI	14.VI	—
4	22.VI	25.VI	1.VII	14.VI	17.VI	—
5	25.VI	28.VI	5.VII	17.VI	19.VI	26.VI
6	28.VI	30.VI	8.VI	19.VI	22.VI	27.VI
7	1.VII	4.VI	—	21.VI	24.VI	—
8	4.VII	8.VI	14.VI	23.VI	26.VI	2.VII
9	7.VII	—	—	26.VI	29.VI	4.VII
10	10.VII	11.VII	—	28.VI	1.VII	6.VII
—	—	—	—	29.VI	3.VII	—

Мы установили, что у хлопчатников с одноколенчатыми симподиями очередные бутоны вверх по стеблю образуются через каждые 2—3 дня (короткая очередь). В пределах одной плодовой ветви промежуток между закладкой первого и второго бутона равен 2—3 дням, т. е. длинной очереди в отношении второго места не наблюдается. Но между закладкой второго и третьего бутонов в подавляющем большинстве случаев проходит время, равное двум коротким очередям (табл. 2).

Бутоны относительно друг друга закладываются в следующем порядке: первый бутон на первой плодовой ветви, затем первый бутон на второй плодовой ветви и второй — на первой одновременно; дальше — первый бутон на третьей ветви и второй — на второй. Одновременно с появлением первого бутона на четвертой плодовой ветви появляются второй на третьей и третий на первой плодовой ветви; с появлением первого бутона на пятой плодовой ветви закладывается второй бутон на четвертой и третий на второй плодовой ветви и т. д. Схематично последовательность появления бутонов изображена на рис. 2.

Третий бутон на плодовой ветви все время образуется с отставанием на один узел, или на одну очередь, от второго бутона на предыдущей плодовой ветви. Таким образом, у сортов с предельным типом плодовых ветвей долгая очередь существует только в отношении третьего места в плодовом узле. Различий в последовательности закладки бутонов между сортами с предельным типом плодовых ветвей (*G. hirsutum* L.) и нулевого типа (*G. barbadense* L.) мы не наблюдали (табл. 2). Однако у форм нулевого типа бывают случаи, когда третье место в узле закладывается после второго через такой же интервал времени, как между первым и вторым бутонем. Таким образом, мнение, что у сортов с предельным типом плодовых ветвей и без плодовых ветвей «долгой» очереди вообще не существует, ошибочно.

У описываемых форм иногда образуются бутоны со сросшимися плодоножками (фасциации) и общими или отдельными прицветниками. Такие бутоны могут развиваться синхронно и одновременно подходить к цветению и созреванию, но не-

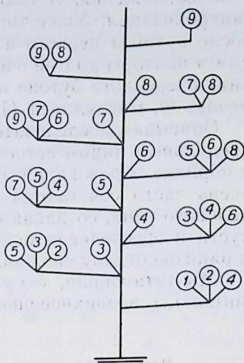


Рис. 2. Последовательность закладки пазушных бутонов у форм с предельным типом плодовых ветвей.

редко наблюдается отставание в несколько дней. Следует различать такие сдвоенные бутоны с теми случаями, когда из одного узла непредельной плодовой ветви развивается два плодозлемента. Сдвоенные бутоны встречаются у гибридов смешанного типа ветвления, полученных от скрещивания предельных форм с непредельными в условиях обильного питания и водоснабжения. В таких случаях почти всегда отсутствует синхронизация; более того, бутоны второго места образуются после бутонов первого и цветут преимущественно с интервалом в полторы долгие очереди, т. е. после образования (цветения) очередного бутона на той же плодовой ветви, как это отмечает Ф. Сагдуллаев (1968) у *G. barbadense* L.

Описывая последовательность закладки бутонов у форм с предельным типом ветвей, нельзя не остановиться на вопросе о порядке образования пазушных плодозлементов, которые очень часто сочетаются с одноколенчатыми веточками предельного типа, создавая своего рода смешанную структуру куста и обеспечивая более высокую продуктивность растений и раннюю отдачу урожая.

Мы установили, что у форм предельного типа (вида *G. hirsutum* L.) возникновение пазушных плодозлементов и цвете-

Таблица 3

Последовательность раскрытия пазушных бутонов у форм с предельным типом плодовых ветвей (сорт С-8230)

Номер пло- довой ветви	Растение № 1				Растение № 2			
	номер места в плодовом узле							
	0	1	2	3	0	1	2	3
1	—	7.VII	9.VII	—	—	9.VII	11.VII	—
2	11.VI	9.VII	12.VII	—	13.VII	11.VII	13.VII	—
3	14.VII	12.VII	15.VII	21.VII	16.VII	14.VII	17.VII	23.VII
4	—	14.VII	16.VII	22.VII	—	16.VII	18.VII	—
5	18.VII	16.VII	18.VII	24.VII	—	18.VII	20.VII	—
6	21.VII	19.VII	21.VII	23.VII	23.VII	28.VII	23.VII	27.VII
7	—	22.VII	24.VII	—	—	24.VII	26.VII	—
8	26.VII	24.VII	—	29.VII	28.VII	26.VII	—	3.VIII
9	—	27.VII	29.VII	—	1.VIII	29.VIII	1.VIII	—
10	2.VIII	30.VII	2.VIII	7.VIII	4.VIII	2.VIII	4.VIII	9.VIII
11	2.VIII	30.VIII	—	—	—	7.VIII	9.VIII	14.VIII
12	—	7.VIII	—	—	—	9.VIII	12.VIII	—
13	—	—	—	—	—	12.VIII	—	—

ние также происходит очередно. Бутоны в пазухе листа главного стебля возникают обычно одновременно со вторым местом в плодовом узле или на день раньше, т. е. между образованием первого и второго бутона той же плодовой веточки, в пазухе которой они образуются (табл. 3, рис. 2).

Порядок появления пазушных бутонов у форм с плодовыми ветвями неопредельного типа вида *G. hirsutum* L. несколько иной (табл. 4): цветок в пазухе неопредельной плодовой ветви образуется одновременно со вторым местом предыдущей пло-

Таблица 4

Последовательность раскрытия сдвоенных бутонов и пазушных плодоземелентов у форм симподиального типа вида *G. barbadense* L. (сорт № 8017)

Номер плодовой ветви	Номер места на плодовой ветви						
	0	1	1a	2	2a	3	4
Растение № 1							
1	—	10	—	17	26	25	3
2	—	14	24	22	—	27	4
3	22	17	—	23	—	30	—
4	24	21	30	28	—	3	—
5	27	24	2	30	—	6	—
6	29	27	9	3	12	10	—
7	—	29	—	—	—	—	—
8	3	1	15	8	—	—	—
9	6	5	—	—	—	—	—
Растение № 2							
1	—	11	—	18	27	26	—
2	20	15	25	22	—	28	—
3	23	18	27	24	—	1	—
4	25	22	—	29	8	4	—
5	28	25	3	31	—	7	—
6	30	28	10	4	13	11	—
7	—	30	—	—	—	—	—
8	4	2	—	9	—	—	—
9	—	6	—	—	—	—	—

Примечание. 0 — пазушное плодonoшение;
1a — сдвоенные бутоны первого плодового места;
2a — сдвоенные бутоны второго плодового места.

довой ветви с небольшими отклонениями, не превышающими одного дня. Относительно друг друга пазушные бутоны по главному стеблю у форм с предельным и непредельным типом ветвей возникают по короткой очереди.

Если образование бутонов относительно друг друга у описанных форм строго выдержано и наследственно обусловлено, то промежутки времени между образованием чередующихся бутонов, т. е. протяженность очереди, модифицирует в зависимости от ряда факторов: температуры воздуха, агротехники возделывания и др. В одном из наших опытов удаление листьев главного стебля на кусте хлопчатника сорта С-8230 привело к резкому удлинению продолжительности короткой очереди, видимо, из-за ослабления питания генеративных органов.

Выше мы рассмотрели динамику появления бутонов и цветения у форм с предельно сжатой конструкцией куста. Созревание коробочек у изучаемых форм хлопчатника протекает согласно отмеченным закономерностям, но протяженность очередей несколько дольше, что объясняется низкими осенними температурами. Таким образом, рассматриваемые формы хлопчатника с предельно сжатой конструкцией куста отличаются исключительно дружными темпами созревания коробочек. Подсчет показывает, что за единицу времени (15 дней) у форм с предельно сжатой конструкцией куста созревает на 5—6 коробочек больше, чем у сортов с непредельным типом плодовых ветвей, что определяет быструю отдачу урожая и размеры доморозных сборов. Следует иметь в виду, что дружные темпы отдачи урожая могут быть и не связаны с изменением коротких и долгих очередей, т. е. с последовательностью раскрытия коробочек. У скороспелых и ультраскороспелых сортов хлопчатника с непредельным типом плодовых ветвей короткие и долгие очереди не изменяются, а протекают по схеме, описанной Г. С. Зайцевым. Дружное накопление плодовых органов, раскрытие коробочек и отдача урожая у этих сортов происходят за счет сокращения числа дней между раскрытием коробочек по короткой и долгой очереди. Более того, подобное явление не всегда коррелирует с ранним наступлением созревания. Нередко сорта, у которых не отмечено раннего начала созревания, имеют высокие темпы созревания и обеспечивают высокие доморозные сборы именно за счет сокращения числа дней между раскрытием очередных коробочек. Этот факт хорошо известен селекционерам и учитывается при оценке сортов в различных типах сортоиспытания. Сокращение времени между раскрытием очередных коробочек наблюдается и у сортов с предельно сжатой конструкцией куста.

Высокие скороплодность, темпы образования генеративных органов и отдачи урожая у форм с предельно упрощенной

структурой свидетельствуют о больших потенциальных возможностях этих форм в повышении скороспелости, урожайности хлопчатника. В связи с ценными агробиологическими свойствами и прежде всего высокой скороспелостью и продуктивностью в условиях высокого загущения (по многолетним данным Госсортиспытания) сорта нулевого типа за короткое время получили широкое распространение.

С 1950 по 1968 г. площади под посевами сортов нулевого типа возросли: по Узбекистану с 10 до 48,8 тыс. га, или 88,7% площадей по республике, отведенных под посевы тонковолокнистого хлопчатника; по Таджикистану — с 54 до 80,78 тыс. га, достигнув 99,8% общей площади; по Союзу — с 182 до 140,28 тыс. га, что составляет 62,3% общей площади, занятой под тонковолокнистым хлопчатником.

Формы с предельным типом плодовых ветвей вида *G. hirsutum* L. известны в практике давно, но до сих пор не получили широкого распространения. В условиях высокой густоты стояния, обеспечивающей оптимальную ассимиляционную поверхность на единицу площади, и при нормальных агротехнических условиях эти формы вполне конкурентоспособны с лучшими сортами симподиального типа, но они очень требовательны к условиям возделывания. Повышенная сухость воздуха, меньшая водообеспеченность, ослабленное минеральное питание вызывают у них резко отрицательную реакцию и массовое сбрасывание плодозлементов.

Будучи высокоспециализированными к условиям культуры, формы с предельным типом плодовых ветвей, видимо, обладают несколько меньшей приспособляемостью к измененным условиям, меньшей способностью к дальнейшему эволюционированию, что вообще является характерной чертой преобразований типа специализации. Такие специализированные формы могут стать, по выражению А. Н. Криштофовича (1950), «слепыми ветвями» с точки зрения перспективности их в широком эволюционном аспекте, хотя в конкретных условиях они могут обладать ценнейшими приспособительными качествами.

Обсуждая вопрос о специализации культурных форм в более широком плане, Hutchinson (1958) пишет о «прогрессивной утрате промышленными хлопчатниками отличительных признаков, необходимых для успешного выживания в естественных условиях» и дальше: «можно доказать, что специализация до степени элиминации всех возможностей возвращения в дикое состояние является тупиком эволюции. Тем не менее, по-видимому, нет оснований рассматривать специализацию как прелюдию эволюционного бедствия культурных растений». К этому мнению Хетчинсона в отношении крайне специализированных форм можно добавить, что повышение культу-

ры земледелия, уровня агротехмероприятий, разработка и выполнение сортовой агротехники — обязательное условие для проявления их потенциальных возможностей и использования ценных биологических свойств для нужд человека.

Глава 3.

СООТНОШЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО И ХОЗЯЙСТВЕННОГО УРОЖАЯ КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ ОСНОВА СКОРОСПЕЛОСТИ

По мере упрощения структуры куста хлопчатника и системы его ветвления изменялось соотношение генеративных и вегетативных органов растения, а вместе с тем хозяйственного и биологического урожая в пользу первого. Измененное соотношение генеративной и вегетативной части растений — одна из наиболее характерных особенностей скороспелых форм вообще, позволяющих при небольших размерах биологического урожая обеспечить достаточно высокую семенную продуктивность растений, следовательно, их выживаемость в естественных ценозах и условиях культуры.

Разбираемый вопрос весьма важен для хлопчатника по сравнению с другими однолетними культурами, поскольку в онтогенезе хлопчатника как потенциального многолетника нет четкого хронологического и топографического обособления вегетативной сферы от генеративной; развитие тех и других органов тесно связано. Как отмечает Е. П. Коровин (1950), «формирование собственно вегетативной сферы и плодовых органов у хлопчатника протекает одновременно, оба процесса связаны друг с другом, взаимно протекают друг в друге».

Обычно соотношение между вегетативной и генеративной частью растения или (что то же самое для хлопчатника) между биологическим и хозяйственным урожаем не представляет постоянной величины. По данным П. В. Протасова (1961), при современном уровне урожаев в 25—40 ц/га соотношение между хозяйственным урожаем и вегетативной массой растения колеблется в пределах 1 : 1,5. Он полагает, что с ростом урожайности соотношение между хозяйственным урожаем (хлопок-сырец) и другими органами уменьшается до 1:1,4 и 1:1,2. По С. А. Кудрину (1948), соотношение между хлопком-сырцом и вегетативными органами растения колеблется в пределах 1:3—1:0,7. Протасов и Кудрин основной причиной, определяющей то или иное соотношение хозяйственного и биологического урожая, считают агротехнические условия, в том числе систему удобрений. Однако это соотношение, варьирующее в зависимости от агротехники, наследственно детерминировано и во многом определяется сортовой спецификацией.

В селекции зерновых культур создание сортов интенсив-

ного типа с близким отношением зерна к соломе представляет ведущее направление. Примером могут служить сорта пшеницы Безостая 1, Аврора, Кавказ, созданные акад. Н. В. Лукьяненко, и наиболее соответствующие требованиям современного интенсивного земледелия. Благоприятному соотношению между темпами образования вегетативных и репродуктивных органов, или степени ремонтантности сортов, уделяется большое внимание и в селекции томатов, скороспелость которых во многом определяется именно этим фактором. В эволюции томатов так же, как и в их селекции, отбор на скороспелость осуществлялся в направлении ослабления ремонтантности сортов, т. е. выделения форм с ослабленными ростовыми тенденциями при высокой хозяйственной продуктивности и раннем плодоношении. Проблема создания сортов хлопчатника со слабым развитием вегетативной массы, с измененным соотношением хозяйственного и биологического урожая в пользу первого еще более заманчива, так как вегетативная масса у хлопчатника не имеет серьезного хозяйственного значения.

При создании форм с измененной структурой куста с доминированием репродуктивной части наблюдается как бы интенсификация в пределах самого растения, т. е. увеличение хозяйственно полезной продукции при сниженном расходовании питательных веществ растением. Целесообразность возделывания таких сортов очевидна, так как они более эффективно используют питательные вещества из почвы, направляя их в первую очередь на построение плодовых органов.

Некоторые авторы отмечают положительную корреляцию между скороспелостью и слабым развитием вегетативной массы растений. П. В. Добрунов (1959) установил, что у обычной пшеницы Эритроспермум 82 (*Fr. vulgare*) по содержанию подвижных пластических веществ колос доминирует над стеблем и листовыми пластинками, а у более позднеспелой Кахетинской ветвистой пшеницы (*Fr. turgidum*) — наоборот. В. К. Гриненко (1958), изучая взаимосвязь между скороспелостью и соотношением вегетативного и хозяйственного урожая у хлопчатника, нашел прямую корреляцию между этими величинами. Е. И. Мокеева (1960), М. И. Иванова-Паройская и З. С. Савно (1954) отмечали, что скороспелые симподиальные формы и формы с предельным типом плодовых ветвей обладают меньшими размерами площади листовой поверхности, чем скороспелые и позднеспелые сорта.

Многолетнее изучение нами сортов хлопчатника с различной структурой куста и скороспелостью подтвердило, что скороспелые компактные сорта имеют небольшую площадь листовой поверхности при относительно высокой хозяйственной продуктивности с куста (Дадабаев, Симонгулян, 1966).

Мы предположили, что создание слабооблиственными сортами со сжатой структурой куста относительно высоких урожаев обуславливается высокой работоспособностью листьев, а также спецификой распределения в пределах растения ассимилятов, направляемых главным образом на производство репродуктивных органов, а не на воспроизводство листьев. В связи с этим были заложены опыты по изучению соотношения биологического и хозяйственного урожая и продуктивности фотосинтеза у форм хлопчатника с различным типом ветвления и скороспелостью.

В 1961 г. опыт провели на сортах советского хлопчатника С-8234, С-8230, С-8232, С-8228, 149-Ф, 108-Ф, С-460 вида *G. hirsutum* L., а также на сортах тонковолокнистого хлопчатника С-6002 вида *G. barbadense* L. В 1962 г. в опыт дополнительно включили сорта С-3445, С-1944. В 1964 г. опыт проводили с сортом 108-Ф и двумя моноподиальными формами *G. hirsutum* ssp. *mexicanum* (Tod.) Maueг и *G. barbadense* ssp. *vitifolium* (Lam.) Maueг. Обе формы — многолетние и строго фотопериодичные, поэтому опыт шел на коротком дне.

Сорта комплектовали в группы по скороспелости, в каждую включали сорта с различным типом куста.

Сорта С-8228, С-8234, С-3445 относятся к скороспелой группе сортов, причем С-8234 — наиболее компактный, с предельным типом плодовых ветвей, сорт С-8228 — с плодовыми ветвями первого типа, а С-3445 — наиболее раскидистый с плодовыми ветвями второго-третьего типа. Сорта С-8230, 149-Ф относятся к среднескороспелой группе; сорт 149-Ф отстает по скороспелости от сорта С-8230 на 2—4 дня и имеет широкий куст с плодовыми ветвями второго типа; сорт С-8230 имеет плодовые ветви предельного типа. Сорта 108-Ф, С-1944 относятся к среднеспелой группе; С-8232 имеет предельно сжатую структуру куста, 108-Ф — компактный, с плодовыми ветвями полуторного типа, С-1944 имеет более широкий куст с плодовыми ветвями второго типа. Позднеспелый сорт С-460 имеет плодовые ветви второго типа.

Сорта тонковолокнистого хлопчатника С-8017 и 5904-И «нулевого» типа, т. е. не имеют плодовых ветвей, плодоножки развиваются непосредственно из пазух листьев главного стебля. Сорт С-6002 — раскидистый, с плодовыми ветвями второго-третьего типа.

Указанными сортами засеивали делянки по 54 м² в 4-кратной повторности. В 1961 г. посев проводили по схеме 60×45×2, а в 1962 г. — при двух вариантах густоты — 60×45×2 и 60×45×3. На участке выдерживали оптимальный агрофон и схему полива 2:4:1.

Для определения соотношения биологического и хозяйственного урожая абсолютно сухой вес валового урожая хлоп-

ка-сырца десяти растений (в 4 повторениях) процентируют к абсолютно сухому весу биологического урожая, в который включали все вегетативные органы растений в период их максимального развития (25 августа).

В 1961 г. отношение веса органов плодоношения к весу всего растения определяли по данным на конец августа.

Из табл. 5 видно, что более позднеспелые сорта С-460 и 149-Ф имели наибольшую площадь листовой поверхности, биологический урожай и менее выгодное соотношение веса генеративных и вегетативных органов. Наоборот, у скороспелого сорта симподиального типа С-8228 и двух сортов с предельным типом плодовых ветвей С-8230 и С-8232 отмечено самое выгодное соотношение веса органов плодоношения и общего веса растения.

Таблица 5

Вес вегетативных и генеративных органов и их соотношение у разных по скороспелости и типу плодовых ветвей сортов хлопчатника (на 25.VIII 1961 г.)

Сорт	Площадь листовой поверхности на 1 растение, см ²	Общий вес сухого вещества 1 растения, г	Вес генеративных органов в пересчете на сухое вещество, г	Отношение веса органов плодоношения к весу сухой массы всего растения, %
С-8228	2860	109,4	66,12	60,4
С-8230	2469	96,8	54,6	56,4
149-Ф	3969	122,2	62,53	51,2
С-8232	2514	103,56	63,1	60,8
С-460	3613	127,78	56,9	44,5

В табл. 6 приводятся данные 1962 г. по площади листовой поверхности, весу сухого вещества различных органов и растения в целом на конец августа, а также валовому урожаю хлопка-сырца в пересчете на сухое вещество. При сравнении сортов, близких по скороспелости, видно, что наименьшую листовую поверхность и вегетативную массу имеют сорта с предельно сжатым кустом: С-8230, С-8234, С-8017, а также скороспелый С-8228 с плодовыми ветвями неопредельного типа. Максимальную листовую поверхность и урожай вегетативной массы имеют более поздние сорта симподиального типа: 108-Ф, С-1944, 149-Ф, С-6002.

Величины хозяйственного урожая дифференцируются в зависимости от густоты стояния. При двойном стоянии самый высокий урожай сырца отмечен у сортов 108-Ф, С-1944, 149-Ф, С-8228, минимальный — у сорта с предельно сжатым кустом — С-8230.

Биологический и хозяйственный урожай различных по скороспелости и типу ветвления сортов хлопчатника (1962 г.)

Сорт	Кол-во растений в лунке	Площадь листьев на 1 растение, см ²	Абсолютно сухой вес вегетативной массы, г	Абсолютно сухой вес сырца, г	Биологический урожай, г	Отношение хозяйственного урожая к биологическому, %
C-8017	2	2609	64,81	48,0	112,81	42,5
	3	1673	51,55	38,1	89,65	42,5
C-6002	2	3465	72,10	40,0	112,10	35,7
	3	3037	49,71	32,2	81,91	39,3
C-8234	2	2750	68,14	68,8	135,94	50,0
	3	1938	49,64	58,1	87,74	43,5
C-8228	2	2706	71,70	69,2	140,90	49,0
	3	1797	48,20	46,0	94,20	48,9
C-8230	2	2175	59,32	57,9	116,20	50,0
	3	1850	49,90	48,3	98,20	49,9
149-Ф	2	3790	82,77	74,5	157,27	47,4
	3	3106	59,77	43,7	103,47	42,0
C-8232	2	2471	66,19	62,5	128,69	48,1
	3	2286	47,06	49,2	96,26	51,0
C-1944	2	3473	85,09	67,0	152,09	44,1
	3	3125	52,37	40,4	96,77	43,5
108-Ф	2	3975	105,24	73,9	179,14	41,0
	3	3035	89,13	45,1	134,23	33,7

При загущении до трех растений в гнезде урожай на одно растение снижается у всех сортов, однако резкое падение продуктивности наблюдается у более позднеспелых сортов с неопредельным типом плодовых ветвей, что, видимо, объясняется нарушением воздушного питания из-за самозатенения растений и снижения интенсивности фотосинтеза. Такие же данные получил Ф. У. Абдуллаев (1966), изучивший влияние загущения на продуктивность сортов с различным типом куста. Отсюда — большое значение правильного выбора густоты стояния для практики возделывания различных сортов, в особенности сортов с предельно сжатым типом куста.

В табл. 6 представлено соотношение биологического и хозяйственного урожая у всех анализируемых сортов. Наилучшим соотношением этих величин отличается скороспелый

С-8228 и сорта С-8230 и С-8234 с предельным типом симподиев. Самое невыгодное соотношение наблюдалось у относительно поздних С-1944 и 108-Ф. Исключением, как и в опыте 1961 г., является сорт С-8232, близкий к двум предыдущим по длине вегетационного периода, что связано с предельно сжатой структурой его куста.

Среди тонковолокнистых сортов (*G. barbadense* L.) наилучшее соотношение биологического и хозяйственного урожая отмечено у скороспелого сорта нулевого типа С-8017.

При изучении моноподиальных форм хлопчатника *ssp. mexicanum* и *ssp. vitifolium* обнаружили, что при одиночном стоянии в условиях короткого дня хозяйственный урожай этих форм составляет небольшую часть общего биологического урожая. Это объясняется мощным развитием вегетативной массы растений. Отношение хозяйственного урожая к биологическому при одиночном стоянии примерно в 4 раза ниже, чем у сорта 108-Ф с симподиальным типом ветвления (табл. 7).

Таблица 7

Биологический и хозяйственный урожай у моноподиальных форм хлопчатника

Сорт	Площадь листьев на 1 растение, см ²	Абсолютно сухой вес вегетативной массы, г	Абсолютно сухой вес сырца, г	Биологический урожай, г	Отношение хозяйственного урожая к биологическому, %
<i>G. hirsutum ssp. mexicanum</i>	4500	160	22	192	11,4
<i>G. barbadense ssp. vitifolium</i>	6800	240	52	292	17,8
108-Ф	3820	92	65,7	157	41,8

Анализ полученных в разные годы экспериментальных данных показывает, что у сортов без плодовых ветвей и с плодовыми ветвями предельного типа, а также у скороспелых сортов симподиального типа доля хозяйственного урожая в общем биологическом урожае наиболее высокая. Самое невыгодное соотношение урожаев установлено у моноподиальных позднеспелых форм хлопчатника, развивающих мощную вегетативную массу.

Выгодное соотношение вегетативной и генеративной части растения и специфическое распределение питательных веществ в пределах растения в пользу генеративных органов — биоло-

гическая основа высокой хозяйственной продуктивности скороспелых сортов, что позволяет им при меньшем синтезе органического вещества (биологический урожай) по сравнению с более поздними сортами обеспечить относительно высокие хозяйственные урожаи и высокий выход хозяйственной продукции с единицы площади. Из производственного опыта и данных Госсортосети известно, что многие сорта с высокой скороспелостью способны давать урожаи, приближающиеся к урожаям наиболее продуктивных среднеспелых сортов, хотя средне- и позднеспелые сорта за счет более длинного вегетационного периода и лучше развитой листовой поверхности синтезируют больше органического вещества, чем скороспелые.

Превалирование генеративных органов над вегетативными у скороспелых форм приводит к тому, что они расходуют меньше питательных веществ на создание единицы продукции, а это ставит их в выгодное положение как в естественных ценозах, определяя их неприхотливость, так и в условиях культуры, делая их экономически более выгодными. Эта особенность скороспелых форм, свойственная, видимо, всем видам растений, должна была выработаться в процессе эволюции как приспособительная реакция к условиям более северных широт с коротким вегетационным периодом и меньшей суммой эффективных температур. В этих условиях в результате естественного и искусственного отбора сохранились только те формы, у которых все ресурсы мобилизовались на сохранение потомства, т. е. на создание семенной продукции. По этому поводу М. В. Культиасов (1950) отмечает, что «способность растений достигать наибольшей продукции в данных экологических условиях представляет основу исторического сложения и развития растительных покровов».

Таким образом, слабое развитие вегетативной массы и высокая доля хозяйственного урожая в общем биологическом урожае — наиболее характерная черта всех скороспелых форм хлопчатника.

Другой важнейшей (биологической) особенностью сортов, приспособленных к произрастанию в условиях короткого вегетационного периода, является присущая им большая активность обменных процессов и ферментативной деятельности, а также высокая работоспособность (фотосинтетическая активность) листьев.

Физиолого-биохимические основы скороспелости хлопчатника рассмотрены в работах А. В. Благовещенского, А. Г. Тощевиковой, И. М. Курбанова (1929), А. Г. Тощевиковой (1950), А. А. Бородулиной (1965), Н. Н. Назирова (1960) и др. Поэтому ниже мы остановимся на особенностях фотосинтеза скороспелых форм. В ряде исследований выяснено, что у скороспелых форм и вообще у форм, приспособившихся к край-

ним условиям существования, интенсивность фотосинтеза выше, что позволяет им полнее использовать ресурсы тепла для образования органического вещества и компенсировать недостаточно развитую ассимиляционную поверхность

Л. Г. Добрунов (1959), изучивший различные по скороспелости сорта в условиях Южно-Казахстанской области, обнаружил наибольшую продуктивность фотосинтеза у ультраскороспелого сорта С-3381; высокая продуктивность фотосинтеза этого сорта в сравнении с 108-Ф сочеталась с небольшой листовой поверхностью, выгодной в отношении водопотребления. В упомянутой работе А. В. Благовещенского скороспелые сорта также отличались повышенной работоспособностью листьев.

Исследования интенсивности фотосинтеза у разных по скороспелости сортов хлопчатника имеют большую давность, поэтому мы задались целью изучить ее у современных сортов. Работоспособность листьев определяли методом учета чистой продуктивности фотосинтеза. Пробы брали, начиная с I декады июля до конца августа через каждые 14 дней. В каждую пробу включали по 10 растений, равных по росту и развитию, 10 таких же растений этикетировали для взятия следующей пробы.

В табл. 8 приведены данные по продуктивности фотосинтеза.

Таблица 8

Чистая продуктивность фотосинтеза
различных по скороспелости сортов
хлопчатника (1961 г.)

Сорт	Фотосинтез, г/м ² сутки			
	с 28.VI по 12.VII	с 12 по 26.VII	с 26.VII по 9.VIII	с 9 по 23.VIII
С-8234	14,3	11,3	9,5	5,7
С-8228	12,1	8,3	11,2	4,08
С-8230	12,6	12,7	10,3	7,04
149-Ф	10,9	8,0	5,2	6,5
С-460	10,3	8,3	6,1	8,7

На все даты промеров скороспелые сорта С-8228, С-8234, С-8230 имели более высокую продуктивность фотосинтеза, чем 149-Ф и С-460; лишь к середине августа, т. е. непосредственно к началу созревания продуктивность фотосинтеза скороспелых сортов резко снизилась.

Таблица 9

Чистая продуктивность фотосинтеза у сортов,
различных по скороспелости и типу куста
(1962 г.)

Сорт	Число растений в лунке	Фотосинтез, г/м ² ·сутки, на		
		10—24.VII	24.VII—9.VIII	9—29.VIII
С-3445	2	13,5	11,3	—
	3	11,9	8,0	—
С-8228	2	14,6	7,1	7,7
	3	13,0	6,1	5,2
С-8234	2	14,1	14,3	2,5
	3	12,8	10,9	4,2
С-8230	2	14,8	12,2	7,3
	3	11,8	12,3	7,1
149-Ф	2	14,3	8,9	6,7
	3	13,6	9,7	8,4
С-8232	2	11,6	14,2	4,3
	3	10,7	11,8	4,0
С-1944	2	6,3	11,9	5,6
	3	8,8	8,9	6,0
108-Ф	2	7,3	7,7	5,4
	3	8,9	9,2	5,5
5904-И	2	9,7	5,9	14,1
	3	12,0	7,0	14,1
С-8017	2	9,9	7,6	14,1
	3	10,1	8,3	8,8
С-6002	2	8,2	7,5	9,9
	3	8,3	5,2	7,7

В табл. 9 сорта распределены в группы по скороспелости и сравнение продуктивности фотосинтеза проведено между сортами каждой группы. В группе сортов тонковолокнистого хлопчатника у скороспелых сортов 5904-И и С-8017 (нулевой тип ветвления), за небольшим исключением, отмечена более высокая продуктивность фотосинтеза в течение всего сезона, чем у сорта С-6002 симподиального типа. Все сорта тонковолокнистого хлопчатника снижали продуктивность фотосинтеза в конце июля и вновь его повышали в конце августа, в период активного роста растения и увеличения числа коробочек.

В пределах вида *G. hirsutum* L. превосходство по интенсивности фотосинтеза скороспелых сортов в начале цветения четко выражено в сравнении со среднеспелыми сортами С-1944 и 108-Ф; довольно высокая интенсивность фотосинтеза в этот период была у среднескороспелого 149-Ф. В разгар цветения отмеченная закономерность сохранялась; исключение составлял наиболее скороспелый сорт С-8228, который в этот период приостанавливал ростовые процессы; к концу цветения различия между сортами сглаживались.

Таким образом, за два года картина принципиально не изменилась — скороспелые сорта симподиального типа и с предельно сжатым кустом имели в целом более высокую продуктивность фотосинтеза на единицу листовой поверхности. Эта связь биологически вполне закономерна — растения с ограниченной площадью листовой поверхности компенсируют ее высокой работоспособностью листьев.

Результаты опытов свидетельствуют о прямой корреляции скороспелости с высокой работоспособностью листьев и близким соотношением биологического и хозяйственного урожая: чем выше продуктивность фотосинтеза, тем выше выход хозяйственного урожая. Ю. Насыров (1956) также отмечает, что рост продуктивности фотосинтеза у хлопчатника сопровождается увеличением выхода полезной части урожая. Следовательно, вопрос о создании скороспелых сортов с высокой продуктивностью листьев и высоким выходом хозяйственной части урожая вследствие корреляции этих величин может быть сведен к одной проблеме.

Исходя из приведенных соображений и данных опыта, можно считать, что при выведении скороспелых высокопродуктивных форм хлопчатника надо уделять внимание отбору растений с высокой интенсивностью фотосинтеза и большим выходом хозяйственной части урожая. Такие сорта, слабо обедняя почву, будут создавать максимум самой ценной части урожая хлопчатника — хлопка-сырца. Работу по выведению таких форм надо начинать с ранних гибридных поколений, отбирая скороспелые высокопродуктивные компактные слабо облиственные растения.

Характер облиственности можно установить на глаз; кроме того, простой и ускоренный метод для хлопчатника — определение в полевых условиях площади листовой поверхности при помощи фоллиометра Ф. И. Мауера. Несложно вычисление соотношения биологического и хозяйственного урожая весовым методом в пересчете на абсолютно сухое вещество. Был бы целесообразно вводить в сортоиспытания этот показатель как дополнительный при сравнительной оценке сортов, тем более, что сорта создаются с учетом будущих из-

менений в культуре земледелия, с учетом дальнейшей интенсификации сельскохозяйственного производства.

При внедрении новых сортов в производство (особенно это касается скороспелых форм и форм с предельно сжатой конструкцией куста) решающее значение имеет разработка правильной сортовой агротехники.

Отмечалось, что рассматриваемые формы имеют ограниченные размеры листовой поверхности и высокую интенсивность фотосинтеза. Дальнейшее повышение продуктивности

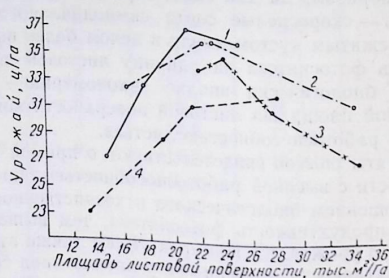


Рис. 3. Зависимость величины урожая от площади листовой поверхности:
1 — сорт С-8230; 2 — С-4727; 3 — 108-Ф; 4 — С-8232.

этих форм может идти по пути загущения количества растеньиц с тем, чтобы получить оптимальную ассимиляционную поверхность на единицу площади и максимальную продуктивность фотосинтеза. А. А. Ничипорович (1954, 1956, 1959), А. А. Ничипорович и др. (1961) в результате исследований других культур установили высокую эффективность работ в этом направлении. В наших опытах наиболее высокая продуктивность с единицы площади наблюдалась независимо от сортового максимального развития достигала 20—26 тыс. м²/га. Зависимость продуктивности хлопчатника от размеров площади листовой поверхности изображена на рис. 3. Для получения такой и структурой куста должны выращиваться при различной густоте стояния.

Ф. Н. Абдуллаев (1966) изучал поведение сортов с разной структурой куста и скороспелостью при различных вариантах густоты стояния. С загущением растений урожай на 1 растение снижался у всех без исключения сортов из-за нарушения почвенного и воздушного питания, снижения интенсивности и

продуктивности фотосинтеза при затенении средних и нижних ярусов растений. Слабооблиственные сорта с предельным типом плодовых ветвей страдали при этом гораздо меньше. При меньших размерах площади листовой поверхности самозатенение нижних ярусов растений у этих форм менее выражено, что подтверждено опытами по измерению освещенности. Без сомнения, слабое развитие вегетативных органов растения, и следовательно, более экономное расходование элементов почвенного питания у сортов с предельным типом плодовых ветвей также объясняет, почему растения этих сортов меньше страдают от загущения.

В пересчете на гектар у сортов с предельным типом плодовых ветвей по мере увеличения густоты стояния возрастал урожай доморозного и общего сбора с единицы площади, что объясняется главным образом созданием при такой густоте оптимальных размеров ассимиляционной поверхности на гектар, обеспечивающей более высокую продуктивность фотосинтеза (табл. 10). У сортов 108-Ф и С-4727 увеличение числа растений в гнезде до 5 приводило к снижению продуктивности. Больше всего страдал от загущения сорт 108-Ф (1960 г.). У него с загущением настолько уменьшилось число коробочек на 1 растение, что оно не могло быть компенсировано увеличением количества растений на единицу площади, как это наблюдалось у сортов типа С-8230.

Необходимость загущения посевов по сортам нулевого типа тонковолокнистого хлопчатника хорошо известна и доказана как проверкой в системе Госсортосети, так и производственным опытом.

Для получения высоких и ранних урожаев скороспелых сортов требуется не только обеспечение высокой густоты стояния, но и особый режим поливов и подкормок, особенно в начальный период развития в связи с ранним переходом в генеративную фазу, высокой интенсивностью обменных процессов и напряженностью в работе ассимиляционного аппарата. Развитие оптимальной площади листовой поверхности как основного ассимиляционного аппарата в период бутонизации — важнейшее условие высокого и раннего урожая. Правильная агротехника скороспелых сортов прежде всего должна способствовать интенсивным ростовым процессам в первую половину вегетации, когда между ростом и развитием наблюдается прямая корреляция. Известно, что разные сорта вступают в репродуктивную фазу при разной площади листовой поверхности. Но в пределах сорта совершенно четко проявляется другая закономерность: раньше бутонизируют растения с большей площадью ассимиляционной поверхности. Жесткий режим поливов, запаздывание с подкормками, прореживание, удалением сорняков, борьбой с сельхозвредителями,

Зависимость урожая сортов с разным типом куста
от густоты стояния растений

Сорт	Размещение растений	Теоретическое число растений на 1 га	Урожай, ц/га			Среднеарифметическая ошибка E, ц/га	Точность опыта P, %
			доморозный	из раскрытых коробочек	общий		
1959 г.							
C-8230	60 × 45 × 2	74 000	—	28,3	36,3	1,18	3,41
C-8232			—	28,0	37,7		
108-Ф			—	31,1	41,2		
C-4727			—	31,0	39,7		
C-8230	60 × 45 × 3	111 000	—	30,2	38,8	0,72	1,78
C-8232			—	29,0	39,5		
108-Ф			—	32,5	42,7		
C-4727			—	31,2	40,9		
C-8230	60 × 45 × 4	148 000	—	33,7	42,3	1,21	3,28
C-8232			—	31,4	40,9		
108-Ф			—	29,0	38,8		
C-4727			—	27,0	36,3		
1960 г.							
C-8230	60 × 60 × 2	54 000	19,4	22,6	27,3	0,47	1,6
C-8232			13,0	19,2	23,3		
C-4727			23,6	27,3	32,5		
108-Ф			16,0	20,27	33,5		
C-1225	60 × 60 × 3	81 000	10,84	13,74	29,9	2,0	6,2
C-8230			22,6	26,9	32,7		
C-8232			16,4	20,3	28,7		
C-4727			23,9	28,5	36,0		
108-Ф	60 × 60 × 4	108 000	17,5	25,4	34,5	1,8	5,6
C-1225			11,0	14,4	27,7		
C-8230			24,9	30,12	35,1		
C-8232			19,5	24,2	31,2		
C-4727	60 × 60 × 5	135 000	25,7	31,0	36,2	0,35	3,9
108-Ф			16,7	19,8	30,8		
C-1225			8,09	11,6	24,4		
C-8230			28,3	33,6	36,0		
C-8232	60 × 60 × 5	135 000	20,3	26,9	32,1	0,35	3,9
C-4727			21,2	26,8	31,4		
108-Ф			14,1	21,0	27,0		
C-1225			7,27	9,97	21,4		

сдерживают развитие листовой поверхности и корневой системы, приводят к повышению высоты закладки первой плодовой ветви, позднему наступлению бутонизации, опадению нижних бутонов и общей задержке развития, что особенно часто наблюдается у сортов вида *G. barbadense* L.

Ускоренные темпы накопления плодозлементов (бутонов и цветков) делают скороспелые сорта чувствительными к поливному режиму в период бутонизации и цветения. Затяжка междоульевых периодов также приводит к массовому опадению бутонов и завязей, что особенно наглядно выражено у сортов предельного типа вида *G. hirsutum* L. Повышенная потребность к воде является их биологической особенностью, связанной с интенсивным характером всех обменных процессов и компенсируемой ранней отдачей урожая.

Если учесть, что в республике испытывается большое разнообразие сортов, в том числе новых, высеваемых иногда в одинаковых почвенно-климатических условиях, вопросы сортовой агротехники приобретают исключительное значение.

Правильной сортовой агротехникой, способствующей проявлению потенциальных возможностей сортов, можно добиться успешного внедрения их в производство, объективной и всесторонней оценки. Уместны здесь слова акад. Н. И. Вавилова: «Основная задача агрономии — создать для выявления генотипа, его потенциальных возможностей оптимум условий» (1966, стр. 39).

Однако очень часто новые сорта возделываются в производственных условиях без учета их биологических особенностей по шаблонной агротехнике, в результате чего не находят своего места в жизни. Сказанное особенно относится к скороспелым сортам как формам высокоспециализированным к условиям культуры, условиям интенсивного сельскохозяйственного производства.

Обсудив вопрос о морфологических основах скороспелости, связанной с физиологией скороспелых форм, с общим направлением эволюции рода *Gossypium*, приходим к следующим выводам.

Снижение долговечности надземных осевых органов, упрощение структуры куста и типа ветвления как основное направление в эволюции хлопчатника привело к дифференциации типично симподиальных скороспелых форм с характерным конституционным типом, высокой интенсивностью обменных процессов, что создало возможность однолетней культуры хлопчатника и расширения ареалов ее возделывания.

Путь превращения многолетних моноподиальных форм в скороспелые симподиальные формы можно рассматривать как путь прогрессивной эволюции, способствующий повышению уровня жизнедеятельности организмов, их приспособленности

и приспособляемости, способности к дальнейшему эволюционированию, завоеванию новых ареалов и в целом биологическому прогрессу видов.

На базе симподиальной структуры ветвления произошли дальнейшие морфологические преобразования, в частности, выделились ультраскороплодные неотенические формы с предельно сжатой конструкцией куста — плодовыми ветвями предельного типа и без плодовых ветвей (пазушное плодоношение) и резким сокращением вегетативной зоны куста.

Характерная особенность хлопчатников с предельно сжатой конструкцией куста — их скороплодность, т. е. раннее наступление генеративной фазы, а также дружные темпы накопления и отдачи урожая.

Всем скороспелым формам, в том числе формам с предельно сжатой конструкцией куста, присуще измененное соотношение вегетативных и генеративных органов, биологического и хозяйственного урожая. У скороспелых форм доля хозяйственного урожая в общем биологическом урожае выше за счет специфического распределения ассимилятов в пределах растения в пользу генеративных органов.

Выгодное соотношение вегетативных и генеративных органов растения позволяет скороспелым сортам при меньшем синтезе органического вещества обеспечивать высокие хозяйственные урожаи и высокий выход хозяйственной продукции с единицы площади. Превалирование генеративных органов над вегетативными определяет меньший расход питательных веществ на создание единицы продукции, что делает их экономически более выгодными в условиях культуры.

Прямыми опытами выяснено, что у скороспелых сортов слабая облиственность сочетается с высокой продуктивностью фотосинтеза. Высокая работоспособность листьев как бы компенсирует небольшие размеры ассимиляционной поверхности. Создание таким сортам оптимальной листовой поверхности на единицу площади путем загущения посевов — серьезный резерв повышения урожайности хлопчатника.

Большая напряженность в работе ассимиляционного аппарата, интенсивность обменных процессов скороспелых сортов обуславливают их высокую требовательность к условиям возделывания — водоснабжению, минеральному питанию, густоте стояния. Следовательно, высокая культура земледелия, разработка и выполнение сортовой агротехники — обязательные условия, обеспечивающие объективную и всестороннюю оценку сортов и успех их внедрения в производство.

Часть II. СКОРОСПЕЛОСТЬ И ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕАКЦИЯ ХЛОПЧАТНИКА

Одним из выдающихся и плодотворных открытий биологической науки XX века является открытие фотопериодизма растений, что позволило управлять рядом биологических свойств растительных организмов и главным образом свойством скороспелости, позволило расширить границы возделывания многих сельскохозяйственных культур. Хронологически влияние дня на рост и развитие растений впервые отметил G. Bonnier в 1895 г., затем G. Klebs в 1913 г. Но лишь после открытия явлений фотопериодизма (Garner and Allard, 1923) стало ясно, что фотопериодизм играет большую роль в жизни многих растений, определяя время цветения и многие другие процессы, и появилась возможность классифицировать растения по фотопериодической реакции на растения короткого, длинного дня и условно нейтральные к длине дня; в дальнейшем установили, что существует группа растений, требующих для нормального генеративного развития чередования коротких и длинных дней.

Из обширных опытов ВИР, проведенных в 1920 г. под руководством Н. И. Вавилова, выяснилось, что все короткодневные растения при продвижении на Север становятся позднеспелыми, а длиннодневные — скороспелыми. Такое выяснение причин позднеспелости в условиях неблагоприятного фотопериода имело не только теоретическое, но и практическое значение, так как стало возможно регулировать длину вегетационного периода растений в любых условиях. Путем регулирования длины светового дня удалось заставить плодоносить и вовлечь в селекционную работу многолетние тропические короткодневные хлопчатники, многие из которых обладают ценнейшими хозяйственными признаками.

В связи со значительным влиянием фотопериодических условий на скороспелость оценка форм хлопчатника по этому признаку возможна лишь в увязке с фотопериодической реакцией растения. Такой подход к проблеме скороспелости пра-

вилен в отношении любой культуры, реагирующей на фотопериодическое воздействие.

Практически скороспелость фотопериодичных форм в сильной степени, а иногда и полностью определяется фотопериодическими условиями в зоне возделывания. Игнорирование фактора фотопериодизма может совершенно исказить представление о характере и скороспелости той или иной формы. Так, Е. П. Коровин и С. Ю. Рожановский (1947) отмечают, что многолетние деревянистые растения не способны зацвести в первый год жизни, так же как и тропические формы хлопчатника. Результаты многочисленных наблюдений и в частности данные Н. Н. Константинова (1967) свидетельствуют о том, что большинство многолетних форм хлопчатника строением куста и продолжительностью онтогенеза принципиально не отличается от промышленных хлопчатников. При благоприятном фотопериоде большинство многолетних хлопчатников переходит к плодоношению в первый год жизни, чем они качественно отличаются от других многолетников. Растянутасть онтогенеза этих форм в условиях Средней Азии — прежде всего результат несоответствующей длины дня. Изучение поведения многолетних форм хлопчатника при нормальном и длинном дне, например, *G. peruvianum* Cav., *G. punctatum* Shum. et Thon., *G. brasiliense* Macf., *G. palmerii* Watt. и некоторых других, показало, что если в условиях естественного дня от посева до бутонизации у них проходит более 100 дней, то на коротком дне бутонизация наступает примерно в те же сроки или несколько позже, чем у среднеспелых промышленных сортов хлопчатника (Константинов, 1967).

Таким образом, в условиях благоприятной длины дня, когда фотопериодический фактор снят, представления о скороспелости многолетних форм могут быть совершенно иными; то же касается и однолетних фотопериодичных форм и гибридов. Фотопериодическая реакция при неблагоприятном фотопериоде может полностью замаскировать истинную скороспелость или создать совершенно превратное представление о ней.

При изучении гибридов первого поколения от скрещивания культурных сортов однолетнего типа с дикой моноподиальной формой *ssp. texianum* на коротком 10-часовом дне и при естественной продолжительности дневного освещения в Ташкенте выяснилось, что по продолжительности межфазных периодов, высоте закладки первого симподия и комплексу морфобиологических признаков гибриды первого поколения в условиях естественной длины дня сильно уклоняются в сторону дикого родителя, тогда как на коротком дне совершенно четко доминирует скороспелый культурный родительский сорт (табл. II). Такая разница в поведении гибридов первого поколения объясняется их сильной фотопериодической реакцией,

Таблица 11

Влияние фотопериодической реакции на элементы скороспелости

Комбинация	Вариант опыта	Число дней $M \pm m$		Высота закладки 1-й плодовой ветви, см ($M \pm m$)
		от посева до бутонизации	от посева до созревания	
Ssp. mexicanum × 133	Короткий день	48,0 ± 1,22	135,0 ± 0,60	5,3 ± 0,20
	Длинный день	64,0 ± 0,60	—	12,9 ± 0,35
Ssp. mexicanum × 149-Ф	Короткий день	57,0 ± 3,00	151,0 ± 0,22	8,0 ± 0,30
	Длинный день	71,0 ± 2,23	—	13,5 ± 1,10
Ssp. mexicanum × 108-Ф	Короткий день	63,0 ± 0,22	145,0 ± 9,00	9,0 ± 0,40
	Длинный день	67,0 ± 7,76	—	13,3 ± 0,22
Ssp. mexicanum 133	Короткий день	65,0 ± 2,00	97,0 ± 0,22	13,8 ± 0,80
	Длинный день	—	—	—
108-Ф	Короткий день	41,0 ± 1,20	125,0 ± 1,60	5,2 ± 0,11
	Длинный день	44,0 ± 0,80	136,0 ± 2,14	5,4 ± 0,20
149-Ф	Короткий день	46,0 ± 0,22	122,0 ± 1,50	5,4 ± 0,42
	Длинный день	46,0 ± 0,50	132,0 ± 1,50	5,7 ± 0,50
	Короткий день	47,0 ± 0,60	123,0 ± 1,67	5,3 ± 0,22
	Длинный день	49,0 ± 0,80	137,0 ± 1,41	6,2 ± 0,70

которая на длинном дне определяет позднеспелость растений. На коротком же дне, когда фотопериодический фактор не действует, скороспелость культурной родительской формы доминирует во всех ее элементах.

Зависимость длины вегетативного периода от фотопериодической реакции нисколько не означает, что нет качественной определенности этого признака. Оба признака — скороспелость и фотопериодическая реакция — совершенно самостоятельны и имеют свою генетическую обусловленность. Скороспелость есть наследственное свойство растений, определяемое в первую очередь интенсивностью и направленностью физиолого-биохимических процессов, конструкцией куста, соотношением вегетативной и генеративной сферы. Фотопериодическая же реакция растения, выработанная в процессе приспособительной эволюции, оказывает решающее влияние на скороспелость лишь в условиях неблагоприятного фотопериода.

Как уже отмечалось, относительно скороспелые формы могут иметь сильно выраженную фотопериодическую реакцию, а многие позднеспелые моноподиальные многолетники являются слабо фотопериодичными формами, например, *G. stocksii*

Macf., G. klotzschianum Andres, *G. armourianum* Kern., *G. paniculatum* Blais и др. Ф. М. Мауер отмечал, что среди экваториальных многолетников встречаются формы с очень слабо выраженной фотопериодичностью. Все эти факты подтверждают, что оба признака самостоятельны и имеют свою качественную определенность. Тем не менее изучение фотопериодической реакции в филогенезе и онтогенезе хлопчатника необходимо в связи с указанной зависимостью скороспелости растений от фотопериодических условий. При рассмотрении явления фотопериодизма прежде всего бросается в глаза приуроченность фотопериодической реакции к географическому происхождению растений. W. W. Garner и H. A. Allard (1920), открывшие явление фотопериодизма, связывали его с географическим происхождением. Впервые на приспособительный характер фотопериодической реакции указали В. Н. Любименко и О. А. Щеглова (1927), предложившие термин «фотопериодическая адаптация». В дальнейшем такое же мнение высказали А. В. Дорошенко и В. И. Разумов (1929), H. A. Allard (1932), Н. Н. Константинов (1934, 1967).

Говоря о зависимости фотопериодической реакции от географического происхождения, следует иметь в виду, что речь идет лишь об общей тенденции ослабления фотопериодической реакции у короткодневных растений более северного происхождения и наоборот. Строгого соответствия между географическим происхождением и фотопериодической реакцией не существует, что отмечают многие исследователи (Самыгин, 1946; Мошков, 1961; Мауер, 1954; и др.). В ряде случаев культуры, произрастающие в южных широтах или южного происхождения, имеют четко выраженную длиннодневную реакцию, хотя и количественного характера. Подобное несоответствие объясняется иногда предшествующей филогенетической историей, т. е. тем, что фотопериодическая реакция выработалась в первичных очагах происхождения формы, откуда данная форма в дальнейшем мигрировала в другие ареалы, не изменив по тем или иным причинам фотопериодическую реакцию. По данным Ф. М. Мауера (1954), целый ряд тропических форм хлопчатника имеет очень слабую фотопериодическую реакцию (образцы 0877 из Баготы, 0904 и 0904 из Колумбии, 0998 с о-ва Ява, 02082 с о-ва Гнам, 01258 из Перу). Следует учесть также, что длина дня меняется не только с географической широтой, но и с долготой и высотой над уровнем моря, в результате чего фотопериодическая реакция растений из одной и той же географической широты может быть различна (Разумов, 1961). В дальнейшем такие факты, как нейтральность к длине дня для многих экваториальных тропических форм, а также явная нецелесообразность прямого приспособления к длине дня, не дающая каких-либо биологических преимуществ строго

фотопериодичным формам, позволили В. М. Катунскому (1940) выдвинуть гипотезу о фотопериодической реакции как косвенном приспособлении к сезонному изменению других экологических факторов (температура, влажность и т. п.). Прямое приспособление к этим факторам не могло закрепиться из-за больших колебаний в их сезонной изменчивости. В то же время годичный ритм изменения длины дня, как известно, — один из наиболее постоянных факторов. Поэтому косвенное приспособление к сезонной изменчивости других факторов через длину дня было биологически выгодно и давало растениям преимущество в борьбе за существование, хотя в определенной мере сдерживало ареал их распространения.

В экваториальной полосе, где нет резкой сезонной изменчивости температуры, влажности и других факторов, не было необходимости приспособления путем естественного отбора к определенной длине дня; именно этим объясняется нейтральность многих экваториальных форм, на которую указал еще Н. А. Allard (1932). Эта гипотеза была в дальнейшем поддержана Г. А. Самыгиным (1946), Б. С. Мошковым (1961), Скрипчинским (1965) и др. Хетчинсон, Силу, Стефенс (1947) отмечают, что у разновидности *marie-galante* основным фактором, регулирующим плодоношение, является фактор фотопериода. В течение периода длинных дней, совпадающего с влажным периодом в Карибской области, происходит вегетативный рост, и плодоносящие ветви не развиваются до тех пор, пока дни не станут короче. Фотопериодическая реакция, возникающая как результат приспособительной эволюции, в дальнейшем по мере продвижения хлопчатника на Север теряла приспособительное значение и, более того, препятствовала дальнейшей миграции видов, завоеванию новых жизненных ареалов. Формы строго фотопериодичные в условиях неблагоприятной длины дня оказывались позднеспелыми, биологически не приспособленными и не оставляли потомства. Поэтому дальнейшая эволюция по мере продвижения хлопчатника в условия длинного дня шла по пути ослабления фотопериодической реакции.

Вопрос об эволюционных отношениях различных фотопериодических групп и первичном характере фотопериодической реакции мало разработан. Н. А. Allard (1938) считает короткодневные формы первичными, полагая, что в меловой период, когда были распространены теплолюбивые формы, климат отличался слабой сезонностью и преимущественной короткодневностью. М. Х. Чайлахян (1958a) к первичной относит группу нейтральных по фотопериодической реакции растений, от которых произошли длиннопериодические и короткодневные формы в зависимости от экологических условий. В. Н. Ворошилов (1960) считает, что нейтральность к длине дня может быть первичной, когда косвенные приспособления к длине дня не

рова (1967) при внесении небольших доз радиофосфора через листья полудикого короткодневного хлопчатника очень высокий процент растений мутировал по признаку фотопериодической реакции. Таким образом, образование скороспелых форм с ослабленной фотопериодической реакцией или почти нейтральных к длине дня при продвижении хлопчатника в более северные широты происходило принципиально тем же путем, каким вообще образуются любые экологические расы, т. е. на основе сложной и гетерогенной структуры популяции и действия отбора.

В литературе по хлопчатнику при объяснении эволюции этой культуры в сторону скороспелости до последнего времени бытовала гипотеза прямого приспособления к длинному дню или световой адаптации (Коровин, 1950б; Пудовкина, 1954, 1964; Мауер, 1954; Бахрамов, 1960; и др.). Поэтому мы считаем необходимым несколько подробнее остановиться на этом вопросе. Е. П. Коровин, разбирая вопрос о происхождении скороспелых хлопчатников, отрицает возможность отбора из гетерогенных популяций на том основании, что хлопчатники «никак не могли дифференцироваться на родине их предков», т. е. в условиях короткого дня по признаку фотопериодической реакции. Процесс акклиматизации вида представляется следующим образом: «...поколения вида, попадая в новые условия существования, в нашем случае в иную световую зону, меняют норму своей реакции и вырабатывают новые требования к окружающим условиям. Остается непонятной интимная сторона этого приспособления, в частности, встает вопрос, каким путем хлопчатник, приспособляясь к длинному дню более высоких широт, перешел на скороспелый тип» и дальше: «это свойство (скороспелость) у культурного хлопчатника могло и должно возникнуть в порядке естественной акклиматизации, независимо от деятельности отбора» (Коровин, 1950б). В этих высказываниях эволюция хлопчатника рассматривается с позиций непосредственной адаптации к новым экологическим условиям.

Непосредственная адаптивная изменчивость, несомненно, имеет место при перенесении любой популяции в новые условия. Онтогенетическая адаптация была объектом изучения многих физиологов (Максимов, 1952; Генкель, 1950; и др.). Непосредственная адекватная изменчивость популяции в отношении морфофизиологических признаков при перенесении их в условия более северных широт отмечена и на хлопчатнике (Лысков, 1954, 1955; Карагезян, 1956). Видимо, именно факты онтогенетической адаптации послужили отправной точкой для обоснования гипотезы о наследственной адаптации при допущении перехода ненаследственной изменчивости в наследственную. Вопрос о соотношении онтогенетической адаптации,

обусловленной нормой реакции организма и наследственной изменчивости, разобран подробно в работах акад. И. И. Шмальгаузена (1939, 1940) и Н. П. Дубинина (1966). Отмечая безусловный параллелизм модификационной и мутационной изменчивости, И. И. Шмальгаузен считает, что «модификации представляют собой обусловленные наследственным строением организма реакции его на известные факторы среды. Каждая конкретная модификация, будучи новой для особи, не является новой для вида, если она определяется его генотипом».

Таким образом, способность высших организмов адаптивно реагировать на изменение внешней среды представляет собою «наиболее высокий и сложный результат эволюционного процесса и она никак не может считаться его предпосылкой» (Шмальгаузен, 1939). Характерная особенность адаптивных модификаций, в отличие от наследственной изменчивости, — их обратимость при изменении условий и возвращение организма в исходное состояние. Тем самым адаптивные модификации можно рассматривать как своего рода регулирующие механизмы, защищающие процессы индивидуального развития от возможных нарушений их со стороны изменчивых влияний внешней среды. В этом смысле необходимо четкое разграничение адаптивных модификаций от морфозов как наследственной и неадаптивной изменчивости, характер которой не обусловлен предшествующей историей. Примером могут служить морфозы, возникающие под воздействием ионизирующей радиации, которые И. И. Шмальгаузен обозначает как элементарные модификации.

Н. П. Дубинин по этому поводу пишет, что «мутанты, имея свою норму реакции, вместе с тем могут терять способность к адаптивным реакциям, что является доказательством того, что адаптивные реакции есть результат эволюции, результат действия отбора». Несмотря на то что модификационная ненаследственная изменчивость обусловлена нормой реакции организма и связана с наследственной изменчивостью, тем не менее не она является исходным материалом эволюции.

Как уже говорилось, адаптивные модификации не предпосылка, а результат эволюции. Неоднократно отмечено, что адаптивные модификации происходят параллельно с наследственной изменчивостью (Келлер, 1948) и являются как бы индикатором появления новой экологической расы, образование которой — всегда результат естественного или искусственного отбора ненаправленной изменчивости (мутации). «Процесс мутационной изменчивости — неотъемлемое свойство всякой живой формы — является тем исходным и постоянно идущим процессом, без которого невозможна эволюция» (Дубинин, 1966).

При обсуждении вопроса об изменчивости хлопчатника в сторону скороспелости из-за ослабления фотопериодической реакции исследователи часто отмечают, что в филогенезе рода *Gossypium* эволюция в сторону скороспелости шла по пути приспособления хлопчатника к длинному дню, а в онтогенезе повышение скороспелости наблюдалось в условиях короткого дня.

«Наиболее трудным моментом,— пишет Е. И. Коровин (1950б),— является тот вышеустановленный факт, что скороспелость в роде хлопчатника закономерно возрастет в высоких широтах более длинного дня, то есть обратно онтогенетической зависимости. Экспериментальные факты оказываются в противоречии с географическими соображениями» и далее «...встает вопрос, каким путем хлопчатник, приспособляясь к длинному дню более высоких широт, перешел на скороспелый тип». Разбираемый вопрос ошибочен в самой своей постановке. Повышение скороспелости в онтогенезе в условиях короткого дня — обычное явление для всех короткодневных форм; наблюдавшееся при этом ускорение темпов физиологических процессов в организме, приводящее к скороспелости, ни в коей мере не может быть увязано с наследственной изменчивостью.

Многие исследователи полагают, что выращивание растений в условиях короткого дня повышает скороспелость не только в онтогенезе, но и в потомстве. С. А. Эгиз (1928) впервые отметил большую скороспелость в потомстве растений, выращенных на коротком дне. Он считал, что фотопериодическая индукция сохраняется не только в год воздействия, но и в последующие годы. Аналогичные данные по ускорению цветения пшеницы и ячменя приводят В. И. Разумов (1961), В. Е. Майорова (1953), М. Г. Агеев (1958). З. М. Пудовкина и А. Н. Трибунский (1954) установили, что выращивание сортов и гибридов хлопчатника ранних генераций в условиях короткого дня способствует изменению их наследственности в направлении повышения скороспелости. При выращивании же растений в условиях круглосуточного освещения наследственность изменяется в сторону позднеспелости. В опытах упомянутых исследователей, если не проводился отбор, могла иметь место длящаяся модификационная изменчивость. И. И. Шмальгаузен отмечает как наиболее характерные особенности длительной модификации изменчивость всех членов популяции в одном направлении, слитный, а не дискретный характер наследования и быстрое затухание от поколения к поколению. При внимательном рассмотрении указанных работ обнаруживается, что изменчивость в популяции, выращенной при различной длине дня, имеет именно такой характер, какой свойствен длящейся изменчивости. В опытах А. И. Автономова (1948), где наблюдалась наследственная изменчивость в сторону скороспелости

при выращивании растений на коротком дне, исходный материал был недостаточно выровнен и полученный результат объясняется действием отбора. Эти опыты, хотя и представляют большой интерес с эволюционной точки зрения познания путей происхождения современных хлопчатников, тем не менее не могут служить доказательством направленной изменчивости скороспелости. В работах Н. Н. Константинова еще в 1930—1934 гг. доказывалось, что хлопчатники, четко реагирующие на продолжительность дня в год воздействия, не изменяют каких-либо признаков в последующих поколениях, т. е. фотопериодическое последствие у потомства отсутствует.

Таким образом, мнение о непосредственном приспособлении хлопчатника к условиям длинного дня в ходе естественной акклиматизации не имеет экспериментального и теоретического подтверждения. Изменчивость фотопериодической реакции, так же как скороспелости и любого другого признака, происходила обычным путем отбора в гетерогенных популяциях в варьирующих условиях среды. При этом эволюция скороспелости и фотопериодической реакции шла в противоположных направлениях — ослабления фотопериодической реакции (потери ее качественного характера) и усиления скороспелости или темпов развития растений, в результате чего дифференцировались скороспелые слабифотопериодичные формы.

Сопряженность фотопериодической реакции и скороспелости в онтогенезе хлопчатника

Ниже мы остановимся на некоторых, на наш взгляд, наиболее важных особенностях фотопериодической реакции хлопчатника в онтогенезе в связи с проблемой скороспелости. Вопросам фотопериодической реакции хлопчатника посвящено много исследований с точки зрения филогении, экологии и систематики (Hutchinson, Silow and Stephens, 1947; Mayer, 1954; Константинов, 1934, 1936, 1960а, б, 1967), возможности использования фотопериодизма в целях создания новых форм.

Однако много узловых вопросов фотопериодизма хлопчатника в связи с проблемой скороспелости остаются не выясненными, в частности, влияние фотопериодизма на темпы развития хлопчатника в разных фазах онтогенеза, объяснение фактов «обратимости» развития при изменении фотопериодов, вопросы фотопериодической индукции в год воздействия и в последствии и др. Для их решения требовалась измененная методика постановки опытов. Обычно у однолетних монокарпических культур исследователи ограничиваются изучением фотопериодической реакции зацветания, и это в некоторой степени оправдано, ибо условия светового режима до перехода

растений к репродуктивному имеют для монокарпических культур решающее значение.

Подобный подход к изучению фотопериодизма в дальнейшем был перенесен и на многолетние поликарпические растения, в частности на хлопчатник, без учета его многолетней природы, специфики ветвления, что не позволяло вскрыть особенности фотопериодической реакции растений, уже вступивших в генеративную фазу. Считалось, что условия прохождения световой стадии растений определяют все их дальнейшее развитие и скороспелость в порядке фотопериодической индукции безотносительно фотопериодических условий в последующем (Пудовкина, 1954; Кружилин, Назиров, 1956). В связи с этим ни в одном из экспериментов фотопериодическое воздействие не осуществлялось дробно на разных фазах онтогенетического развития. Единичные эксперименты в этом направлении выявили, что многолетние короткодневные формы, перешедшие к симподиальному ветвлению и начавшие бутонизировать в условиях короткого дня, при изменении фотопериодических условий, т. е. перенесении в условия естественно длинного дня, сбрасывают бутоны и вновь переходят к монодиальному ветвлению (Константинов, 1934). В опытах Ю. В. Ракитина (1937) у бутонизирующих растений сортов однолетнего типа в условиях Москвы при помещении их на круглосуточное освещение происходило массовое сбрасывание плодозлементов. Таким образом, в описанных выше опытах наблюдается как бы обратимость процессов развития. Однако в этих исследованиях не был вскрыт механизм специфического поведения хлопчатников в отличие от однолетних монокарпических растений.

Экспериментальное изучение взаимосвязи скороспелости с фотопериодической реакцией может идти в двух направлениях: изучение генетически обусловленной фотопериодической реакции различных по скороспелости форм, определяемой их происхождением, и изучение фотопериодической реакции хлопчатника на разных фазах онтогенетического развития. По второму вопросу экспериментальных данных по культуре хлопчатника почти нет. В литературе утвердилась и до сих пор экспериментально не оспаривалась точка зрения, согласно которой скороспелость определяется главным образом фотопериодическими условиями до перехода в генеративную фазу, т. е. на «световой стадии развития». Для изучения поставленных вопросов был заложен многолетний опыт, в котором фотопериодическое воздействие на разные по скороспелости сорта осуществлялось дробно до перехода растений в генеративную фазу (до бутонизации) и в генеративной фазе (на уже бутонирующие растения).

Основные варианты опыта 1963—1964 гг.

1. Короткий 10-часовой день от всходов до бутонизации.
2. Короткий 10-часовой день от бутонизации до созревания.
3. Круглосуточное освещение от всходов до бутонизации.
4. Круглосуточное освещение от бутонизации до созревания.
5. Контроль.

Основные варианты опыта 1965—1967 гг.

1. Короткий 10-часовой день от всходов до бутонизации.
2. Короткий 10-часовой день от всходов до бутонизации + воздействие гиббереллином.
3. Короткий 10-часовой день от бутонизации до созревания.
4. Короткий 10-часовой день от бутонизации до «созревания» + воздействие гиббереллином.
5. Круглосуточное освещение от всходов до бутонизации.
6. Круглосуточное освещение от бутонизации до созревания.
7. Круглосуточное освещение от бутонизации до созревания + чеканка растений.
8. Круглосуточное освещение от бутонизации до созревания + воздействие ретардантом ССС.
9. Круглосуточное освещение от бутонизации до созревания + локальное воздействие коротким днем на верхушки растений.
10. Естественный день + локальное воздействие коротким днем на верхушки растений.
11. Контроль.*
12. Короткий день от всходов до созревания (только для *G. hirsutum* ssp. *mexicanum*).

Круглосуточное освещение осуществлялось лампами накаливания из расчета 400 вт/м^2 ; температура, по многолетним данным, была выше температуры окружающего воздуха на $2-3^\circ$.

Укороченный 10-часовой день создавали затемнением растений в утренние и вечерние часы передвижными фанерными вагончиками. Температура под вагончиками превышала температуру окружающего воздуха на $2,5-3^\circ$. Дальше будет разъяснена методика создания укороченного дня для верхушечных листьев, а также методика обработки растений гиббереллином и ретардантом ССС.

В течение 6 лет опыта проводили со следующими сортами и гибридами вида *G. hirsutum* L: 108-Ф, 149-Ф, 152-Ф, С-8233,

* Опыт 1965—1967 гг. проводился совместно с С. Ю. Узаковым.

С-8230, КК-1543, гибридами первого и третьего поколения: 149-Ф×152-Ф, 152-Ф×КК-1543, 149-Ф×С-8233, строго короткодневными формами *G. hirsutum* ssp. *mexicanum* и *G. barbadense* ssp. *vitifolium*, а также гибридами культурных сортов с дикой формой ssp. *mexicanum*. Опыты с дикой формой особенно интересны, поскольку она является строго фотопериодичной и короткодневной. В условиях естественной длины дня для г. Ташкента эта форма начинает образовывать бутоны в конце сентября. Такие формы, как отмечают Ван Дер Вин и Мейер (1962), реагируют на фотопериодическое воздействие «качественно» в противоположность формам, которые реагируют «количественно», т. е. цветут и на неблагоприятном фотопериоде, хотя и с задержкой. За последние годы эта форма широко используется селекционерами в скрещиваниях благодаря ее высокой устойчивости к вертициллезному вилту.

Таблица 12

Рост и развитие хлопчатника в условиях укороченного дня на разных фазах онтогенеза (данные 1963 г.)

Номер варианта	На 15.VI		На 15.IX			Кол-во дней			Длина вегета- ционного перио- да $M \pm m$
	высота рас- тений, см	к-во буто- нов	высота рас- тений, см	к-во коро- бочек	% раскры- тия	от всходов до бутониза- ции	от бутониза- ции до цветения	от цветения до созрева- ния	
F ₁ (152-Φ × КК-1543)									
1	38	11	118,0 ± 10,20	20,0 ± 1,66	22,0	36	29	64	129 ± 2,75
2	42	10	73,3 ± 6,7	19,0 ± 1,2	38,5	38	27	53	118 ± 4,25
5	45	9	128,0 ± 9,75	25,0 ± 1,75	4,4	38	29	68	135 ± 3,80
F ₁ (149-Φ × 152-Φ)									
1	35	79	122 ± 11,7	14,2 ± 0,45	21,4	34	30	68	132 ± 7,20
2	42	99	99 ± 0,85	14,3 ± 0,65	45,1	35	30	63	128 ± 5,80
5	44	7,0	134 ± 8,85	18,0 ± 1,20	9,0	35	31	69	135 ± 2,88
152-Φ									
1	36	9,4	126,7 ± 9,9	9,4 ± 0,28	21,3	31	32	67	130 ± 6,62
2	46	6,5	89,3 ± 6,79	12,0 ± 0,54	33,0	36	30	58	124 ± 5,22
5	44	6,7	136,0 ± 10,5	15,0 ± 0,71	6,6	34	32	69	135 ± 2,77
149-Φ									
1	33	7,9	99,3 ± 12,4	7,4 ± 0,35	54,0	32	31	65	128 ± 8,21
2	37	6,8	77,0 ± 7,11	8,0 ± 0,40	68,5	34	29	59	122 ± 4,92
5	40	6,5	129,0 ± 7,55	10,0 ± 0,37	15,0	34	30	68	132 ± 3,88

Таблица 13

Рост и развитие растений при круглосуточном освещении на разных фазах онтогенеза (15.IX 1963 г.)

Номер варианта	Кол-во растений	Высота растений, см	К-во плодовых ветвей	К-во коробо-чек
152-Ф × КК-1543				
3	9	163,6 ± 5,20	25,4	8,6 ± 0,65
4	10	145,4 ± 3,85	26,3	1,3 ± 0,10
5	10	100,8 ± 2,55	24,4	17,4 ± 0,90
С-8230				
3	10	165,3 ± 7,25	20,8	7,0 ± 0,72
4	9	173,4 ± 4,40	25,3	4,2 ± 0,25
5	10	137,4 ± 2,95	20,3	14,3 ± 1,45
С-8017				
3	9	158,0 ± 8,25	20,9	5,8 ± 0,15
4	9	167,2 ± 7,70	25,6	1,1 ± 0,06
5	8	130,0 ± 4,90	20,5	18,6 ± 1,55
108-Ф				
3	8	133,4 ± 7,15	20,2	5,0 ± 0,30
4	7	125,3 ± 6,85	20,2	2,1 ± 0,11
5	9	107,0 ± 4,55	17,6	13,5 ± 1,45

В каждом варианте и по каждому сорту изучали 6—10 опытных растений и 10 контрольных.

В табл. 12 и 13 приводятся данные за 1963—1964 гг. по росту и развитию различных по скороспелости сортов при разных вариантах укороченного дня и круглосуточного освещения. Реакция всех среднеспелых сортов и гибридов была однотипной. У растений, выращиваемых до вступления в генеративную фазу при естественной длине и затем помещаемых в условия укороченного дня (вар. 2), наблюдалось раннее торможение ростовых процессов, снижалось накопление плодовых органов и повышалась скороспелость за счет сокращения фазы созревания. В 1-м варианте, где растения находились в условиях укороченного дня до бутонизации, генеративная фаза наступала раньше, чем в других вариантах; после прекращения воздействия забор в развитии усиливался в порядке фотопериоди-

ческой индукции; депрессия ростовых процессов была слабее, чем в варианте 2. Таким образом, короткий день только в генеративную фазу (вар. 2) привел к такой же или большей скороспелости, чем короткий день до перехода растений в генеративную фазу (рис. 4).

Круглосуточное освещение растений только в генеративной фазе приводило к усилению ростовых процессов, особенно



Рис. 4. Рост и развитие хлопчатника в различных вариантах укороченного дня:

1 — контроль; 2 — короткий день от всходов до бутонизации; 3 — короткий день от бутонизации до созревания.

главного стебля, увеличению площади листьев, появлению дополнительных моноподиев в генеративной зоне куста. У сорта С-8230 с предельным типом плодовых ветвей наблюдалось израстание симподиев предельного типа в симподии непредельного типа. Все эти изменения сопровождались массовым сбрасыванием бутонов и завязей.

При круглосуточном освещении до перехода растений в генеративную фазу повышалась закладка первого симподия, увеличивались число моноподиальных ветвей, рост растений, площадь листьев (табл. 13). Усиленному накоплению вегетативной массы сопутствовало меньшее накопление коробочек. Все отмеченные изменения были гораздо сильнее выражены в

4-м варианте при воздействии круглосуточным освещением только в генеративную фазу.

Следует иметь в виду, что активация ростовых процессов при круглосуточном освещении в условиях Ташкента может быть обусловлена не только длиной дня, но сочетанием этого фактора с высокой температурой. Это предположение тем более вероятно, что в условиях естественно длинного дня и низкой суммы эффективных температур крайних северных границ хлопкосеяния (Северный Кавказ, Украина, Болгария) хлопчатник весьма ограничен в росте. (Вопрос этот требует экспериментальной проверки в контролируемых условиях фито-трона).

При сопоставлении поведения разных сортов на коротком дне выясняется, что скороспелые сорта КК-1543, С-8230 в 1- и 2-м вариантах слабее реагировали на укороченный день изменением ростовых процессов и темпов развития. Таким образом, наши данные подтверждают существующее мнение о слабой фотопериодической реакции скороспелых сортов. При круглосуточном освещении до перехода растений в генеративную фазу скороспелый сорт КК-1543 даже накопил больше плодоеlementов; однако, когда круглосуточное освещение создавалось только в генеративной фазе, накопление урожая у этого сорта тоже было слабым. Сорт С-8230 в этом варианте сбросил плодоеlementы, и, что очень интересно, часть плодовых ветвей предельного типа изросла, образовались обычные ветви неопредельного типа. Сильная реакция хлопчатника на изменение фотопериодических условий в вегетативной фазе, выражающаяся в изменении темпов развития и ростовых процессов, наблюдалась во все последующие годы.

В табл. 14 и 15 приводятся результаты экспериментов за 1965—1967 гг. Они подтверждают сильную фотопериодическую реакцию хлопчатника в генеративной фазе. Депрессия в варианте укороченного дня в генеративной фазе выражена во всех случаях сильнее, чем тогда, когда короткий день создавался только до бутонизации. Растения в обоих вариантах укороченного дня за 1966 г. оказались намного скороспелее контрольных. По данным 1967 г., разница с контролем была выражена слабее.

Во всех случаях круглосуточное освещение в генеративную фазу заметнее влияло на рост растения и опадение плодовых органов, чем в том случае, когда оно осуществлялось только до бутонизации. При мощном росте и облиственности на растениях сохранялись единичные коробочки.

Таким образом, у форм с количественной реакцией на фотопериодическое воздействие неблагоприятные фотопериодические условия в генеративной фазе могут полностью изменить ход развития растения.

Рост, развитие и плодоношение хлопчатника в различных вариантах укороченного дня

Номер варианта	На 1.1X			Число дней M±m			
	высота растений, см	к-во плодовых ветвей	к-во коробочек	от посева до бутонизации	от бутонизации до цветения	от цветения до созревания	от посева до созревания
1965 г.							
149-Ф							
1	96,7±4,82	17,7±0,90	13,0±2,88	47,0±0,50	28,0±0,60	53,0±1,00	128,0±1,75
3	75,6±3,50	15,1±0,30	12,1±1,20	47,0±0,60	29,0±0,70	47,0±1,10	123,0±1,67
11	8,55±2,84	15,4±0,40	13,5±1,15	49,0±0,80	31,0±0,40	57,0±1,65	137,0±1,41
C-8233							
1	93,0±2,14	20,0±0,10	22,3±2,76	45,0±0,40	27,0±0,22	50,0±0,80	122,0±1,30
3	74,0±5,43	14,8±0,90	10,6±1,66	49,0±0,80	30,0±0,60	47,0±0,60	126,0±1,30
11	97,2±3,58	17,6±1,66	18,9±1,05	48,0±0,70	30,0±0,60	55,0±1,20	133,0±2,24
F ₁ (149-Ф × 152-Ф)							
1	79,0±3,78	16,7±0,90	17,3±3,20	46,0±0,40	27,0±0,40	46,0±1,66	119,0±2,00
3	78,4±2,10	15,6±0,14	12,5±0,90	45,0±0,40	27,0±0,14	49,0±1,84	121,0±2,28
11	92,7±2,72	16,9±0,20	14,8±1,06	46,0±0,09	29,0±0,90	55,0±1,47	130,0±1,81
F ₁ (149-Ф × C-8233)							
1	94,5±3,53	18,0±0,00	23,0±1,00	—	—	—	—
3	88,6±0,90	15,4±0,10	14,6±1,20	45,0±0,40	29,0±0,17	49,0±0,80	123,0±1,10
11	10,7±2,60	18,7±0,10	22,8±1,20	47,0±0,20	29,0±0,70	54,0±0,70	130,0±1,47
1966 г.							
108-Ф							
3	91,8±2,55	17,1±0,09	12,4±1,36	43,0±0,40	28,0±0,40	53,0±2,10	124,0±1,52
11	108,6±3,25	18,4±0,50	17,3±1,45	43,0±0,90	28,0±0,50	55,0±1,52	126,0±1,88
C-8233							
3	91,4±3,34	17,1±0,60	10,0±1,20	43,0±0,15	28,0±0,17	53,0±1,90	124,0±1,36
11	102,7±2,89	18,0±0,80	12,1±1,11	40,0±0,80	30,0±0,70	57,0±1,40	127,0±1,00
F ₃ (149-Ф × C-8233)							
1	91,5±3,53	18,5±0,22	9,0±1,00	40,0±1,67	28,0±0,24	52,0±2,80	120,0±2,20
11	96,7±4,34	19,7±0,09	16,4±1,22	40,0±1,20	28,0±0,80	54,0±0,40	122,0±1,90

Рост и развитие хлопчатника в различных вариантах круглосуточного освещения (1967 г.)

Номер варианта	На I.IX			Число дней $M \pm m$		
	высота растений, см	число плодовых ветвей	число коробочек	от посева до цветения	от цветения до созревания	от посева до созревания
149-Ф						
5	115,3 $\pm$ 6,50	18,5 $\pm$ 0,40	15,3 $\pm$ 1,80	83,0 $\pm$ 0,90	57,0 $\pm$ 1,47	140,0 $\pm$ 1,66
6	157,8 $\pm$ 3,20	23,5 $\pm$ 1,35	3,7 $\pm$ 1,16	82,0 $\pm$ 1,50	56,0 $\pm$ 1,47	138,0 $\pm$ 2,70
11	104,0 $\pm$ 2,91	16,5 $\pm$ 0,80	14,0 $\pm$ 2,35	82,0 $\pm$ 1,10	55,0 $\pm$ 1,52	137,0 $\pm$ 2,48
C-8233						
5	88,0 $\pm$ 3,16	16,5 $\pm$ 0,22	13,0 $\pm$ 2,00	85,0 $\pm$ 0,80	57,0 $\pm$ 1,75	142,0 $\pm$ 1,33
6	144,5 $\pm$ 6,60	24,0 $\pm$ 1,20	8,8 $\pm$ 1,94	82,0 $\pm$ 1,60	62,0 $\pm$ 1,94	144,0 $\pm$ 0,60
11	78,0 $\pm$ 8,64	16,3 $\pm$ 1,65	20,0 $\pm$ 1,87	77,0 $\pm$ 1,30	50,0 $\pm$ 1,59	127,0 $\pm$ 1,20
$F_1(149-Ф \times 152-Ф)$						
5	100,0 $\pm$ 0,00	19,0 $\pm$ 0,00	13,0 $\pm$ 0,00	83,0 $\pm$ 0,80	59,0 $\pm$ 0,22	142,0 $\pm$ 1,40
6	136,4 $\pm$ 11,8	21,2 $\pm$ 1,77	6,0 $\pm$ 0,26	78,0 $\pm$ 1,36	51,0 $\pm$ 1,57	129,0 $\pm$ 2,73
11	103,3 $\pm$ 7,96	19,3 $\pm$ 1,88	21,5 $\pm$ 4,68	85,0 $\pm$ 1,58	58,0 $\pm$ 0,50	133,0 $\pm$ 1,10
$F_1(149-Ф \times C-8233)$						
5	105,5 $\pm$ 2,55	19,5 $\pm$ 0,22	10,0 $\pm$ 1,00	83,0 $\pm$ 1,24	59,0 $\pm$ 2,30	142,0 $\pm$ 2,00
6	170,0 $\pm$ 3,27	24,6 $\pm$ 0,30	2,2 $\pm$ 0,60	77,0 $\pm$ 0,90	55,0 $\pm$ 2,10	132,0 $\pm$ 1,10
11	110,0 $\pm$ 5,40	17,8 $\pm$ 0,70	15,3 $\pm$ 2,41	83,0 $\pm$ 2,94	56,0 $\pm$ 2,86	139,0 $\pm$ 3,12

Н. Н. Константинов (1967) отмечает, что «различия в биологии развития хлопчатников однолетнего типа и многолетних заключается в их требованиях к продолжительности дня не только в процессе подготовки растения к переходу в генеративную фазу, но и в последующий период. Если однолетние хлопчатники обычного типа после наступления бутонизации нормально проходят весь цикл генеративного развития при обычной агротехнике, то требования многолетних хлопчатников в этот период к условиям внешней среды более многообразны». Приведенные выше данные о поведении однолетних хлопчатников при изменении фотопериодических условий в генеративной фазе не позволяют нам согласиться с мнением Н. Н. Константинова. Сорта хлопчатника однолетней культуры, за исключением ультраскороспелых, требовательны к продолжительности дня на протяжении всего онтогенеза. Результаты опытов показывают, что выделение «световой стадии» развития хлопчатника, якобы завершающейся до вступления растений в генеративную фазу (Пудовкина, 1954, 1964), совершенно не обосновано. Подобное мнение — следствие прямой экстраполяции фактов, наблюдаемых у типично однолетних культур, на хлопчатник, у которого любая, даже самая скороспелая форма — потенциально многолетняя и не прекращает вегетации после образования первых плодовых форм.

Различие между формами хлопчатника, реагирующими на фотопериодическое воздействие количественно и качественно, сводится к тому, что первые, приступив к симподиальному ветвлению, продолжают образовывать симподии независимо от длины дня, почти все бутоны и завязи на них опадают при неблагоприятном фотопериоде. Для многолетних же короткодневных хлопчатников тип ветвления зависит только от длины дня. По нашим наблюдениям, многолетние формы *ssp. mexicanum* и *ssp. vitifolium*, перешедшие к симподиальному ветвлению на коротком дне, при перенесении в условия естественно длинного дня вновь перешли к моноподиальному ветвлению, т. е. полностью подтвердились результаты опытов Н. Н. Константинова.

В одном из вариантов нашего опыта (Симонгулян и Узakov, 1967) растения после вступления в генеративную фазу помещали в чередующиеся условия длинного и короткого дня с интервалом через 10 дней. В этом случае наблюдалась четкая смена ветвления сначала на моноподиальное, затем вновь на симподиальное.

На коротком дне поведение многолетних форм также несколько иное. Если у форм однолетнего типа 10-часовой день ведет к депрессии роста, то у изученных нами многолетних форм этого не наблюдается. Образование генеративных органов сопровождается интенсивными ростовыми процессами.

Учитывая, что фотопериодические условия влияют на интенсивность ростовых процессов и темпы развития растений, было интересно выяснить взаимодействие этих процессов, их причинно-следственную связь. Вначале мы предположили, что ускорение развития растений на коротком дне и сбрасывание лодозлементов на длинном дне у среднеспелых сортов с количественной фотопериодической реакцией в определенной мере — результат депрессии ростовых процессов в первом случае и усиления их во втором. Чтобы изучить влияние фотопериодизма на развитие растений в чистом виде без тех изменений, которые накладываются усилением или ослаблением ростовых процессов, в 1965 г. часть растений на коротком дне была обработана 0,05 %-ным раствором гиббереллина как сильно действующего вещества, усиливающего ростовые процессы коротко- и длиннопериодических видов. Установлено, что воздействие гиббереллином на длиннопериодические виды в условиях короткого дня способствует их зацветанию. Согласно гипотезе М. Х. Чайлахяна (1964) о двухфазности цветения растений, у длиннопериодических критической является первая фаза образования цветочных стеблей; на коротком дне недостаточно интенсивный обмен гиббереллинов не дает осуществиться этой фазе, а впоследствии ведет к неспособности растений образовать стебли. У короткодневных растений к критической относится вторая фаза образования цветков. Отсутствие цветения короткодневных растений на длинном дне обусловлено недостаточным интенсивным обменом гипотетических веществ — антезинов. Одной из причин задержки цветения короткодневных растений на длинном дне можно считать избыточное образование гиббереллиноподобных веществ в растениях (на длинном дне). Во всяком случае, гиббереллины на длинном дне не способны вызвать цветение короткодневных растений. На коротком дне они задерживают цветение из-за повышения интенсивности ростовых процессов. Лишь в опытах В. И. Разумова (1960) наблюдалась стимуляция цветения на коротком дне.

В наших опытах 1965—1966 гг. (табл. 16) при нанесении 0,05 %-ного гиббереллина на растения в условиях короткого дня ускорялись ростовые процессы и задерживалось развитие в сравнении с растениями, получившими короткий день без гиббереллина, но тем не менее опытные растения были скорее спелее контрольных.

Активизация ростовых процессов под влиянием гиббереллина приводит к удлинению всех органов растения, однако стебель и ветви становятся очень тонкими и слабыми в результате растяжения клеток. Отмеченные изменения объясняются тем, что гиббереллин, способствуя усилению ростовых процессов в надземной части, мало влияет на корневую систему хлопчатника, что нарушает нормальное соотношение в раз-

Влияние ростактивирующих веществ на коротком дне на рост и развитие хлопчатника

Номер варианта	I.IX			Число дней $M \pm m$			
	высота растения, см	к-во плодовых ветвей	к-во коробочек	от посева до бутонизации	от бутонизации до цветения	от цветения до созревания	от посева до созревания
1966 г.							
149-Ф							
1	96,7 ± 4,82	17,7 ± 0,90	13,0 ± 2,88	47,0 ± 0,50	28,0 ± 0,60	53,0 ± 1,00	128,0 ± 1,73
2	117,0 ± 2,00	20,5 ± 0,22	18,0 ± 2,00	41,0 ± 0,22	34,0 ± 0,00	60,0 ± 3,00	135,0 ± 2,55
11	85,5 ± 2,84	15,4 ± 0,40	13,5 ± 1,15	49,0 ± 0,80	31,0 ± 0,40	57,0 ± 0,60	137,0 ± 1,41
С-8233							
1	97,0 ± 2,14	20,0 ± 0,14	22,3 ± 2,76	45,0 ± 0,40	27,0 ± 0,22	50,0 ± 0,80	122,0 ± 1,30
2	93,0 ± 7,00	19,0 ± 2,00	19,0 ± 2,00	43,0 ± 1,00	30,0 ± 0,60	55,0 ± 4,00	128,0 ± 3,00
11	97,2 ± 3,58	17,6 ± 1,66	18,9 ± 1,85	48,0 ± 0,70	30,0 ± 0,60	55,0 ± 1,20	133,0 ± 2,24
$F_3(149-Ф \times C-8233)$							
1	94,5 ± 3,53	18,0 ± 0,00	23,0 ± 1,00	45,0 ± 0,22	27,0 ± 1,00	49,0 ± 4,00	121,0 ± 4,51
2	112,0 ± 7,00	18,0 ± 0,00	17,5 ± 1,22	43,0 ± 0,00	29,0 ± 1,00	56,0 ± 0,60	128,0 ± 8,00
3	88,6 ± 0,90	15,0 ± 0,10	14,6 ± 1,20	45,0 ± 0,40	29,0 ± 0,17	49,0 ± 0,80	123,0 ± 1,10
4	84,7 ± 16,22	16,3 ± 3,32	17,7 ± 3,17	45,0 ± 1,30	29,0 ± 0,22	51,0 ± 2,78	127,0 ± 2,97
11	107,0 ± 2,60	18,0 ± 0,10	22,8 ± 1,20	47,0 ± 0,20	29,0 ± 0,70	54,0 ± 0,70	130,0 ± 1,47

Номер варианта	I. IX			Число дней $M \pm m$			
	высота растения, см	к-во плодовых ветвей	к-во коробочек	от посева до бутонизации	от бутонизации до цветения	от цветения до созревания	от посева до созревания
$F_1 (149-\Phi \times 152-\Phi)$							
1	79,0 $\pm$ 3,78	16,7 $\pm$ 8,90	17,3 $\pm$ 3,20	46,0 $\pm$ 0,40	27,0 $\pm$ 0,40	46,0 $\pm$ 1,66	119,0 $\pm$ 2,00
2	83,0 $\pm$ 0,00	16,0 $\pm$ 0,00	13,0 $\pm$ 0,00	43,0 $\pm$ 0,22	34,0 $\pm$ 0,11	54,0 $\pm$ 2,00	131,0 $\pm$ 1,49
3	78,4 $\pm$ 2,10	15,6 $\pm$ 0,14	12,5 $\pm$ 0,90	45,0 $\pm$ 0,40	27,0 $\pm$ 0,14	49,0 $\pm$ 1,84	121,0 $\pm$ 2,28
4	110,8 $\pm$ 4,98	24,4 $\pm$ 1,21	13,2 $\pm$ 1,80	47,0 $\pm$ 0,10	29,0 $\pm$ 0,50	54,0 $\pm$ 1,77	127,0 $\pm$ 2,78
11	99,7 $\pm$ 2,72	169,0 $\pm$ 0,20	14,8 $\pm$ 1,66	46,0 $\pm$ 0,09	29,0 $\pm$ 0,90	55,0 $\pm$ 1,47	130,0 $\pm$ 1,81
1967 г.							
149- Φ							
3	91,8 $\pm$ 2,55	17,1 $\pm$ 0,50	12,4 $\pm$ 1,36	43,0 $\pm$ 0,40	28,0 $\pm$ 0,40	53,0 $\pm$ 2,10	120,0 $\pm$ 1,52
4	137,7 $\pm$ 6,10	26,0 $\pm$ 0,00	14,7 $\pm$ 2,34	41,0 $\pm$ 1,40	27,0 $\pm$ 0,70	48,0 $\pm$ 2,10	116,0 $\pm$ 2,38
11	108,6 $\pm$ 3,25	18,4 $\pm$ 0,70	17,3 $\pm$ 1,45	43,0 $\pm$ 0,90	28,0 $\pm$ 0,50	55,0 $\pm$ 1,52	126,0 $\pm$ 1,88
C-8233							
3	98,4 $\pm$ 5,34	17,1 $\pm$ 0,50	10,0 $\pm$ 1,20	43,0 $\pm$ 0,15	28,0 $\pm$ 0,17	53,0 $\pm$ 1,90	124,0 $\pm$ 1,36
4	133,2 $\pm$ 8,84	25,6 $\pm$ 0,24	9,8 $\pm$ 1,66	42,0 $\pm$ 0,60	27,0 $\pm$ 1,26	54,0 $\pm$ 2,34	123,0 $\pm$ 1,36
11	102,7 $\pm$ 2,89	19,0 $\pm$ 0,80	12,0 $\pm$ 1,11	40,0 $\pm$ 0,80	30,0 $\pm$ 0,70	57,0 $\pm$ 0,40	127,0 $\pm$ 1,00
$F_3 (149-\Phi \times C-8233)$							
3	91,5 $\pm$ 3,53	18,5 $\pm$ 0,22	9,0 $\pm$ 1,00	40,0 $\pm$ 1,67	28,0 $\pm$ 0,24	52,0 $\pm$ 2,80	120,0 $\pm$ 2,20
4	99,0 $\pm$ 2,45	17,6 $\pm$ 0,22	10,8 $\pm$ 2,08	41,0 $\pm$ 0,00	24,0 $\pm$ 0,14	49,0 $\pm$ 2,74	114,0 $\pm$ 2,61
11	102,5 $\pm$ 4,34	20,3 $\pm$ 0,22	12,5 $\pm$ 1,22	40,0 $\pm$ 1,23	28,0 $\pm$ 0,80	54,0 $\pm$ 0,40	112,0 $\pm$ 1,90

витии различных частей растения и минеральное питание. В 1967 г. гиббереллин наносился совместно с гетероауксином, активно действующим на развитие корневой системы хлопчатника. Гетероауксин использовали в концентрации 0,001%. В этом случае наблюдался несколько иной эффект — усиление ростовых процессов сочеталось с высокой скороспелостью растений. Сочетание интенсивного роста и развития наблюдается и в начальный период развития растений на коротком дне. Эти данные наводят на мысль, что депрессия роста — не первопричина ускорения развития, а скорее следствие, вызываемое ранним старением растений.

В другой серии опытов часть растений, находящихся в условиях круглосуточного освещения, была прочеканена. Чеканку верхушки главного стебля и моноподиев провели через 10 дней после начала воздействия коротким днем; в дальнейшем удаляли по мере появления все дополнительные ростовые побеги. Чеканка в некоторой степени способствовала сохранению первых нижних коробочек на растениях, которые завязались еще до начала воздействия (табл. 17). Все плодоземеленты, образованные после начала воздействия круглосуточным освещением, тем не менее опадали.

В 1966—1967 гг. часть растений в варианте круглосуточного освещения была обработана ингибитором роста — препаратом ССС (хлорхолинхлоридом). Ретарданты типа ССС, которые впервые открыл Н. Е. Tolbert (1960), в дальнейшем привлекли большое внимание как активные ингибиторы роста в борьбе с полеганием растений. По тормозящему действию на ростовые процессы ретарданты противоположны гиббереллинам. Tolbert обнаружил, что гиббереллины снимают действие ретардантов, а это позволило некоторым ученым считать последние антигиббереллинами. Однако М. Х. Чайлахян и В. Г. Коченков (1967) пишут, что хотя по действию ретарданты противоположны гиббереллинам, тем не менее их нельзя отнести к антигиббереллинам и цветообразующим веществам нормального порядка, поскольку они не способны вызывать цветение короткодневных растений на длинном дне.

В наших опытах воздействие на хлопчатник, росший при круглосуточном освещении и при естественной длине дня (контроль), препаратом ССС даже при однократной его обработке в концентрации 0,01% вызвало сильную депрессию роста. Вновь образующиеся междоузлия главного стебля и симподии после обработки были резко укорочены, листья приобрели темно-зеленый оттенок и стали более утолщенными. Следует отметить, что концентрация ССС выше 0,1%, рекомендуемая для других культур (пшеница), совершенно не приемлема для хлопчатника и вызывает ожог. Результаты опытов Ю. Узаква показали, что наиболее оптимальны кон-

Таблица 17

Регуляция роста при круглосуточном освещении

Номер варианта	Высота растения, см	Количество	
		плодовых ветвей	коробочек
1966 г.			
149-Ф			
6	157,8±3,20	23,5±1,35	3,7±1,16
7	73,4±3,61	11,2±1,37	6,0±1,84
11	104,0±2,91	16,5±0,80	14,0±2,35
С-8233			
6	144,5±6,60	24,0±1,20	8,8±1,94
7	77,7±3,93	14,3±1,35	16,0±0,54
11	78,0±8,64	16,3±1,65	20,0±1,87
F ₃ (149-Ф × С-8233)			
6	170,0±3,27	24,6±0,30	2,2±0,60
7	89,5±2,41	12,0±0,40	4,8±0,90
11	110,0±5,46	17,8±0,70	15,3±2,41
F ₁ (149-Ф × 152-Ф)			
6	136,4±11,86	31,2±1,77	6,0±0,26
7	71,7± 3,34	13,3±1,68	11,3±2,83
11	103,3± 7,96	19,3±1,88	21,5±4,68
1967 г.			
С-8233			
6	143,0±5,00	25,0±0,60	2,7±0,90
7	75,0±0,00	11,0±1,00	5,5±2,55
8	95,0±0,00	19,5±0,00	4,0±0,00
11	122,3±5,32	21,0±0,70	21,6±2,20
F ₁ (149-Ф × С-8233)			
6	126,3±9,76	26,5±0,40	4,0±0,20
8	79,7±5,06	18,7±1,44	2,0±0,50
11	119,2±5,32	18,8±1,66	16,6±2,99

центрации 0,005—0,01%, когда даже круглосуточное освещение растений не активизировало ростовые процессы у растений, обработанных препаратом ССС в последнюю декаду июля. Как видно из табл. 17, обработанные растения на круглосуточном освещении сохранили несколько большее число наиболее ранних коробочек, чем необработанные растения; в средней и верхней части куста бутоны продолжали опадать и

коробочек не было, из-за чего они резко отставали от контрольных растений по набору плодозэлементов.

Ssp. mexicanum, обработанный ретардантом CCC, реагировал на воздействие торможением роста даже сильнее культурных форм. Ни одно из обработанных растений не забутовало на естественной длине дня, что не позволяет считать хлорхлинхлорид антигиббереллином. В то же время у гибри-

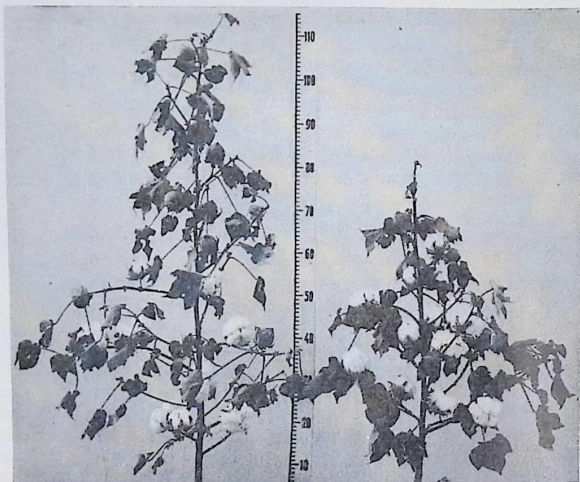


Рис. 5. Действие хлорхлинхлорида на хлопчатник. Слева — контроль, справа — обработанный куст сорта С-8233.

дов с короткодневной формой при обработке ретардантом в начале августа задержка ростовых процессов сопровождалась ускорением созревания коробочек; так же реагировали культурные сорта однолетнего типа (рис. 5). Видимо, опыты в этом направлении следует продолжать в широком масштабе для выяснения возможности использования ретардантов как средства химической чеканки хлопчатника.

Результаты наших опытов свидетельствуют, что способы регулирования ростовых процессов на коротком и особенно длинном дне могут ослаблять фотопериодический эффект, но никоим образом не способны снять его; тем самым реакция хлопчатника на фотопериодическое воздействие в генератив-

ной фазе не может рассматриваться как результат обратной корреляции роста и развития в этот период. Под влиянием фотопериодических условий изменчивость обоих процессов происходит как бы параллельно, хотя взаимовлияние, без сомнения, есть.

Вышеописанные опыты не дали ответа на вопрос о причинах сильной реакции хлопчатника на фотопериодическое



Рис. 6. Локальное воздействие коротким днем на верхушки растений *ssp. mexicanum*. Справа — контроль.

воздействие в генеративной фазе развития. Мы предположили, что причиной тому — особенности ветвления хлопчатника: последовательное образование в течение длительного промежутка времени метамерных органов — плодовых ветвей, каждая из которых, а не только первая, нуждается в оптимальных фотопериодических условиях.

Выяснение этого вопроса требовало введения в опыт дополнительного варианта локального воздействия коротким днем на верхушечные листья. Для этого точку роста растений с прилегающими 4—5 молодыми листьями помещали в светонепроницаемые камеры (мешочки из однослойного черного сатина) с 6 час. вечера до 8 час. утра.

Подобный вариант был введен для сортов и гибридов однолетнего типа, росших в условиях круглосуточного освещения, а также для дикой формы *ssp. mexicanum* и гибридов F_1 с

Рост и развитие хлопчатника при воздействии коротким днем на верхушки растений на фоне длинного дня (1966—1967 гг.)

Номер варианта	I.VII			I.IX		
	высота растений, см	к-во плодовых ветвей	к-во коробочек	высота растений, см $M \pm m$	к-во плодовых ветвей, $M \pm m$	к-во коробочек, $M \pm m$
C-8233						
6	97,3	16,3	1,0	$143,0 \pm 5,00$	$25,0 \pm 0,60$	$2,7 \pm 0,09$
9	98,3	17,3	5,7	$117,0 \pm 14,1$	$21,7 \pm 2,34$	$13,0 \pm 0,37$
11	95,8	16,7	6,4	$122,3 \pm 5,32$	$21,1 \pm 0,70$	$21,6 \pm 2,20$
133						
6	77,0	14,6	2,6	$101,8 \pm 9,27$	$21,2 \pm 0,80$	$5,4 \pm 1,95$
9	92,3	17,7	8,0	$92,3 \pm 5,76$	$17,7 \pm 0,22$	$13,3 \pm 0,54$
11	91,5	16,9	9,4	$112,2 \pm 2,00$	$20,1 \pm 1,00$	$18,4 \pm 0,34$
$F_1 (149-\Phi \times 152-\Phi)$						
6	89,7	17,0	2,3	$125,0 \pm 9,56$	$25,0 \pm 0,60$	$2,3 \pm 0,09$
9	101,5	18,0	8,5	$99,0 \pm 12,0$	$19,0 \pm 1,00$	$13,0 \pm 0,90$
11	89,4	16,8	8,7	$105,0 \pm 5,47$	$20,2 \pm 0,40$	$15,3 \pm 0,20$
$F_3 (149-\Phi \times 152-\Phi)$						
6	98,8	18,5	4,2	$126,3 \pm 9,79$	$26,5 \pm 0,40$	$4,0 \pm 0,40$
9	99,3	16,0	6,0	$101,7 \pm 4,41$	$19,3 \pm 0,90$	$9,7 \pm 1,44$
11	103,3	16,0	7,5	$119,2 \pm 5,32$	$18,8 \pm 1,66$	$16,6 \pm 2,99$
Ssp. mexicanum						
12	78,1	13,6	—	$145,0 \pm 7,32$	$23,5 \pm 1,00$	$12,3 \pm 2,20$
10	78,1	11,8	—	$130,6 \pm 5,68$	$18,3 \pm 1,22$	$32,4 \pm 5,68$
11	738	—	—	$127,5 \pm 2,45$	—	—
Ssp. mexicanum $\times$ 108- Φ						
10	115,0	12,0	—	$145,0 \pm 7,32$	$22,3 \pm 0,22$	$26,0 \pm 2,00$
11	93,5	9,8	—	$163,2 \pm 3,47$	$19,1 \pm 0,50$	$19,3 \pm 2,23$
Ssp. mexicanum $\times$ 149- Φ						
10	108,8	11,8	—	$134,0 \pm 9,22$	$19,8 \pm 2,33$	$54,8 \pm 1,35$
11	109,8	12,4	—	$178,8 \pm 9,50$	$23,0 \pm 0,22$	$22,4 \pm 1,58$
C-8233 $\times$ ssp. mexicanum						
10	71,5	14,5	2,5	$110,0 \pm 12,20$	$20,0 \pm 1,82$	$23,5 \pm 1,74$
11	78,0	10,3	—	$141,5 \pm 9,85$	$20,2 \pm 1,25$	$15,3 \pm 1,10$
153- $\Phi \times$ ssp. mexicanum						
10	82,3	17,3	7,7	$100,0 \pm 7,20$	$19,3 \pm 0,95$	$30,0 \pm 2,10$
11	71,0	8,0	—	$123,0 \pm 9,90$	$20,0 \pm 0,84$	$4,3 \pm 0,28$

этой формой, росших в условиях естественной длины дня. Из результатов опыта, сведенных в табл. 18 и рис. 6, видно, что локальное воздействие коротким днем на верхушечные листья строго фотопериодичной дикой формы *ssp. texicanum* полностью обеспечивает эффект короткого дня. Интересно отметить, что локальное воздействие коротким днем способствует большему накоплению плодозементов, лучшему развитию

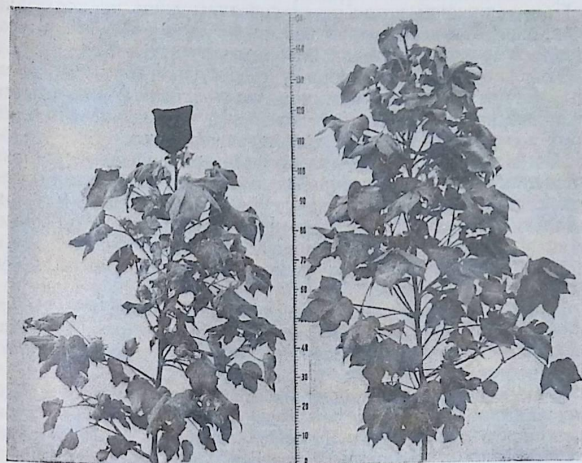


Рис. 7. Локальное воздействие коротким днем на фоне круглосуточного освещения. Справа — контроль (сорт С-8233).

растений, чем в том случае, когда в условия короткого дня помещается все растение. Это объясняется нормальными условиями роста и развития растений, фотосинтезирующих в течение всего естественного дня. Под «вагончиками» резко ухудшаются условия воздушного питания и аэрации почвы; в связи с повышенными ночными температурами ($+2 - +3^{\circ}$) активизируется процесс дыхания, что ведет к усиленной трате органических веществ.

Локальное воздействие укороченным днем на верхушечные листья в наших опытах имело столь сильный эффект, что даже в условиях круглосуточного освещения способствовало сохранению плодозементов у сортов и гибридов однолетнего типа (табл. 18, рис. 7). Растения этого варианта по накопле-

нию урожая, росту и развитию не отличались от контрольных. Гибриды от скрещивания культурных сортов с дикой формой *ssp. mexicanum* при локальном воздействии коротким днем на верхушки при более ограниченном росте накопили несравненно большее число коробочек, чем при естественной длине дня. Ни в одной комбинации гибриды на естественном дне не дошли до созревания, а в комбинациях *ssp. mexicanum* × 149-Ф, *ssp. mexicanum* × 133 растения даже не зацвели.

При локальном воздействии коротким днем на верхушки созревание отмечено у всех без исключения растений, в том числе и у оригинальной дикой формы *ssp. mexicanum*.

Эффективность локального воздействия коротким днем объясняется тем обстоятельством, что в условия короткого дня попадают все ветви в самый начальный период развития, видимо, в состоянии недифференцированной почки.

У многолетних форм именно фотопериодические условия определяют развитие пазушных почек (в пазухах листьев главного стебля) по типу плодовых или ростовых. У форм однолетней культуры (менее фотопериодичных) плодовые ветви в генеративной зоне образуются в любых условиях, однако в неблагоприятных фотопериодических условиях бутоны в массе опадают.

У форм, аналогичных хлопчатнику, с образованием метамерных побегов в течение всего онтогенеза каждая ветвь представляет собою как бы отдельный индивид, имеет некоторую автономию.

Вопрос о том, что следует называть индивидуумом у высших растений,— весьма сложный вопрос, многократно обсуждавшийся в литературе (Козо-Полянский, 1937; Тахтаджян, 1948; Мирзоян, 1963; и др.). Еще Ч. Дарвин (1952) писал, что у растений каждая точка представляет собою в некотором смысле новую самостоятельную особь. Б. М. Козо-Полянский (1928) из всех трактовок понятия «индивид» у высших растений наиболее правильной считал трактовку Эрнста Геккеля, согласно которой индивидом высших растений является побег как «многостепенная и подчиненная относительная индивидуальность». Опыт с локальным воздействием коротким днем на верхушки растений убедительно подтверждает, что у хлопчатников в отношении восприятия фотопериодического воздействия каждая ветвь обладает автономией. Факты «обратимости» фотопериодического последствия, ее «снятия» при переносе в неблагоприятные условия объясняются появлением на растении все новых ветвей, находящихся под воздействием близлежащих листьев, которые не получили оптимальных фотопериодов. Для тех же ветвей, которые в начальный период развивались при оптимальных фотопериодических условиях, этот процесс необратим, т. е. дальнейшее помещение этих вет-

вей в условия неблагоприятного фотопериода не меняет положения, и они нормально растут и плодоносят и на длинном дне.

Таким образом, говорить о «световой стадии» хлопчатника можно только в разрезе каждой ветви, развитие которой зависит от фотопериодических условий в самый начальный период развития. Для всего же растения в целом выделение «световой» стадии, как это мыслилось согласно теории стадийного развития, не имеет экспериментального подтверждения, ибо оптимальные фотопериодические условия требуются на протяжении всей вегетации хлопчатника, пока растение образует очередные побеги. Воздействие длинным днем после вступления растений в генеративную фазу приводит к четким отрицательным результатам именно потому, что все последующие ветви развиваются при неблагоприятном фотопериоде.

Эффективность варианта локального воздействия коротким днем на верхушки растений указывает на важную роль молодых листьев хлопчатника в восприятии фотопериодического эффекта. Площадь верхушечных листьев, подвергнутых действию короткого дня, примерно в 10 раз меньше общей площади листовой поверхности растения, находящейся в условиях длинного дня, тем не менее эффект короткого дня на растения был полным. Б. С. Мошков (1961) отмечает, что в силу коррелятивных закономерностей верхние или вообще топографически ближайшие к верхушке листья оказывают наибольшее влияние на морфогенез точки роста. Этим объясняется у хризантемы «уход» стеблей от фотопериодического воздействия листьев, находящихся на коротком дне, если вершина с развивающимися на ней молодыми листьями находится в противоположных фотопериодических условиях. Мошков считает, что лишь при удалении этих листьев возможно сохранить связь конуса нарастания с нижележащей короткодневной зоной. Таким образом, зависимость конуса нарастания только от молодых близлежащих листьев, определяющих развитие каждой ветви, объясняет, почему у хлопчатника и некоторых других поликарпических растений с неограниченным ростом главного стебля при переносе в неблагоприятные фотопериодические условия наблюдается «снятие» фотопериодического последствия и почему хлопчатник четко реагирует на длину дня на протяжении всего онтогенеза.

Когда речь идет о фотопериодическом последствии у хлопчатника или другой аналогичной культуры, то это касается только той зоны, которая находится под контролем листьев, подвергшихся фотопериодическому влиянию; для этой зоны дальнейшее изменение фотопериодических условий никак не может влиять на развитие побегов. Описанное выше опадение бутонов и завязей на самых нижних симподиях у растений,

помещавшихся в генеративной фазе в условия круглосуточного освещения, объясняется обратной корреляцией роста и развития, очень интенсивным ростом растения, лишаящим плодэлементы нормального питания; при своевременном торможении роста чеканкой или ретардантом коробочки нижележащей зоны сохранились, а все вновь образующиеся, попадающие под контроль новых листьев, опадали.

Вариант локального воздействия коротким днем на верхушки растений с прилегающими листьями, введенный в опыт для изучения фотопериодизма хлопчатника, имеет практическое значение и может быть с успехом рекомендован для использования в селекционной практике при работе со строго короткодневными формами и гибридами с ними. Этот способ интересен тем, что позволяет рассматривать действие короткого дня на развитие растений в чистом виде без дополнительного влияния тех моментов, которые накладываются при проведении опытов под передвижными вагончиками. Растут и развиваются растения при этом способе гораздо лучше благодаря тому, что все растение находится в нормальных условиях почвенного и воздушного питания. Наконец, этот метод очень прост, дешев и доступен в любых условиях эксперимента.

При изучении фотопериодизма хлопчатника в связи с проблемой скороспелости представляет большой интерес рассмотрение вопроса о возможности наследственной изменчивости скороспелости при выращивании сортообразцов и гибридов хлопчатника в различных условиях.

Уже отмечалось, что мнения исследователей по этому вопросу расходятся. Некоторые авторы без достаточно убедительного фактического материала рекомендуют выращивание гибридов на коротком дне, как метод формирования скороспелости; при этом предполагается, что изменчивость, вызываемая длиной дня, имеет наследственный характер, хотя, на наш взгляд, имеет место обычное смешение понятий наследственной изменчивости и длящейся модификации, имитирующей наследственную изменчивость.

Выше отмечалось, что при выращивании растений на коротком дне в год воздействия ускоряется развитие растений, в результате чего наблюдается раннее созревание; на длинном дне дата созревания оттягивается. Потомство растений (сорта С-8233 и гибрида 149-Ф × С-8233), выращенных на разных фотопериодах, изучалось в многоповторном опыте в течение одного и двух лет. Урожай собирали без отбора со всех растений исходной популяции, выращенной на коротком дне и круглосуточном освещении. Результаты опыта, сведенные в табл. 19, показывают, что изменение скороспелости, наблюдавшиеся во всех случаях в год воздействия, не сохранилось

Влияние фотопериодических условий на скороспелость потомства

Вариант опыта	I.IX			Число дней	
	высота растения, см	к-во плодовых ветвей	к-во коробо- чек	от посева до цветения	от посева до созрева- ния

С-8233

Последствие одного года выращивания на коротком дне	108.3	15.6	13.3	79.0	139.0
Последствие двух лет вы- ращивания на коротком дне	100.0	13.0	12.7	78.0	142.0
Контроль	102.5	17.8	12.5	77.0	135.0

F₄ (149-Ф × С-8233)

Последствие одного года выращивания на коротком дне	87.1	18.5	14.4	72.0	125.0
Последствие двух лет вы- ращивания на коротком дне	79.0	17.0	10.0	74.0	124.0
Контроль	78.4	16.7	10.2	73.0	125.0

С-8233

Последствие одного года выращивания при круглосу- точном освещении	82.0	18.0	10.0	77.0	126.0
Последствие двух лет вы- ращивания при круглосу- точном освещении	84.0	15.6	7.0	79.0	126.0
Контроль	102.5	17.8	12.5	77.0	135.0

F₄ (149-Ф × С-8233)

Последствие одного года выращивания при круглосу- точном освещении	78.0	18.6	12.0	71.0	124.0
Последствие двух лет вы- ращивания при круглосу- точном освещении	83.0	18.1	10.4	71.0	126.0
Контроль	78.4	16.7	10.2	73.0	125.0
				ε = 1,0	ε = 1,5
				P% = 1,28	P% = 1,07

даже в первой год пересева, т. е. оно имело явно ненаследственный характер.

Более того, потомство растений сорта С-8233, выращенных при круглосуточном освещении, оказалось более скороспелым.

В другом опыте гибриды между многолетними и однолетними формами в F_1 и F_2 выращивали в условиях короткого 10-часового дня и естественной длины дня г. Ташкента.

Изменения в год воздействия были четкими и сводились к ускорению развития на коротком дне и задержке его на длинном. Однако изменчивость под влиянием фотопериодических условий также не передавалась потомству. В двух комбинациях скрещивания дикой формы с сортами 149-Ф и С-8233 потомство гибридов, росших на длинном дне, обладало большей скороспелостью. В данном случае, видимо, имел место непреднамеренный отбор наследственно скороспелых гибридов, поскольку позднеспелые растения просто не дали потомства. Наследуемость показателей скороспелости при выращивании одноименных материалов при различной длине дня, подсчитанная корреляционным методом, оказалась очень слабой и несущественной.

Дифференцирующее влияние длинного дня на генотип гибридной популяции хлопчатников, особенно по признаку скороспелости, — хорошо известный факт (Хетчинсон, Силоу, Стефенс, 1947; Константинов, 1967; Садыков, 1959а) и, на наш взгляд, может успешно применяться в селекционной практике. При многолетнем выращивании среднеспелых сортов и гибридов хлопчатника в условиях круглосуточного освещения мы неоднократно сталкивались с фактами такого биологического расщепления материалов; отдельные растения слабо израстали и сохраняли довольно большое число плодозлементов; при изучении их потомства выяснилось, что в большинстве случаев эти растения оказывались наследственно более скороспелыми, чем другие растения той же комбинации.

* * *

Скороспелость и фотопериодическая реакция — генетически различные свойства. Однако в условиях неблагоприятных фотопериодов скороспелость различных форм хлопчатника практически определяется их фотопериодической реакцией. Поэтому изучение скороспелости фотопериодических форм возможно лишь в условиях благоприятных фотопериодов, когда снят фактор фотопериодической реакции. На неблагоприятном фотопериоде представления о скороспелости могут быть совершенно превратными.

По мере продвижения хлопчатника на Север в условия длинного дня и короткого периода вегетации фотопериодиче-

ская реакция теряла приспособительную ценность. Дальнейшая эволюция скороспелости и фотопериодической реакции шла параллельно, но в противоположных направлениях — ослабления фотопериодической реакции и повышения скороспелости (темпов развития растения, связанных с интенсивностью обменных реакций). Дифференциация скороспелых хлопчатников с ослабленной фотопериодической реакцией осуществлялась на основе гетерогенной структуры популяций хлопчатников и действия естественного и искусственного отбора. Среди современных хлопчатников дифференцировались 3 группы:

- а) реагирующие качественно на фотопериодическое воздействие;
- б) реагирующие количественно;
- в) почти не реагирующие на фотопериодические условия.

Установили, что скороспелость хлопчатника определяется фотопериодическими условиями на протяжении всего онтогенеза (в вегетативную и генеративную фазы), что не характерно для большинства других типично однолетних культур. Помещение бутонирующих растений в условия укороченного дня приводит к резкому сокращению фаз развития и торможению ростовых процессов.

При помещении бутонирующих растений хлопчатника в условия длинного дня наблюдается массовое сбрасывание бутонов и ускорение ростовых процессов. У многолетних строго фотопериодичных форм симподиальное ветвление сменяется на моноподиальное.

Регулирование ростовых процессов при различной длине дня (воздействие растактивирующими веществами на коротком дне, чеканка и обработка ингибитором роста на длинном дне) несколько ослабляет результаты фотопериодического воздействия, но не снимает его. Сопряженность в изменчивости процессов роста и развития хотя и влияет на фотопериодический эффект, но не является решающим фактором.

Удалось выяснить, что для получения полного эффекта короткого дня нет необходимости помещать все растения в эти условия; вполне достаточно создавать условия короткого дня для верхушечных листьев на главном стебле, помещая их в светонепроницаемые камеры. Эффективность локального воздействия коротким днем на хлопчатники однолетнего и многолетнего типа дает полное основание считать, что причина сильной реакции хлопчатников на фотопериодическое воздействие в генеративной фазе сводится к специфике ветвления этого растения, образующего метамерные побеги в течение длительного времени. При этом оптимальные фотопериодические условия необходимы в начальный период развития каждой плодовой ветви.

Образование первой плодовой ветви не является решаю-

щим моментом, предопределяющим последующее развитие как однолетних, так и особенно многолетних форм. В этом смысле выделение «световой стадии» развития у хлопчатника не имеет теоретического экспериментального обоснования. Однако, на наш взгляд, это не позволяет говорить об «обратимости» процессов развития у хлопчатника (Константинов, 1967), поскольку для любой ветви, которая в начальный период развивалась при оптимальных фотопериодических условиях, этот процесс необратим.

Разработанный нами способ локального воздействия коротким днем имеет практическую ценность при работе с многолетними фотопериодичными формами и гибридами. Этот способ прост, доступен в любых условиях, дешевле и эффективнее, чем использование для той же цели вегетационных домиков (вагончиков), ухудшающих условия воздушного и почвенного питания растений.

Выращивание гибридных популяций хлопчатника на коротком дне без отбора вызывает ненаследственную изменчивость растений (скороспелость) типа длящейся модификации.

Круглосуточное освещение (неблагоприятный фотопериод) приводит к биологическому расщеплению селекционных материалов по длине вегетационного периода и может быть использовано в селекционной работе для выделения слабо фотопериодичных наследственно скороспелых форм.

Часть III. ГЕНЕТИКА СКОРОСПЕЛОСТИ И ВОПРОСЫ МЕТОДИКИ СЕЛЕКЦИОННОЙ РАБОТЫ

«Выведение большинства лучших селекционных сортов культурных растений, как это можно проследить на истории селекции XX века, представляет собой применение на практике принципов современной генетики».

(Н. И. Вавилов)

Практические успехи селекции хлопчатника при рассмотрении их в историческом аспекте представляют неуклонно восходящую прямую. Сопоставление первых отечественных скороспелых сортов с очень низкими хозяйственными показателями типа 182, 169, 1306, 3173, 3210 и др. с современными комплексными скороспелыми сортами показывает, что в селекции за короткий промежуток времени были достигнуты поистине огромные успехи. Достаточно отметить, что если у первых отечественных скороспелых сортов выход волокна колебался в пределах 29—32%, длина волокна равнялась 24—30 м, а крупность коробочки 3—4 г, то сейчас все материалы с выходом волокна ниже 35—36%, с волокном короче 30—31 мм и крупностью коробочки менее 5,5—6 г бракуются на первых же этапах селекционной работы.

Столь большие успехи свидетельствуют о том, что применявшиеся к хлопчатнику классические методы селекции в общих чертах базировались на правильной научной основе. Однако постоянно растущие запросы производства, усовершенствование приемов агротехники и механизации ставят вопрос о непрерывной сортосмене, что в свою очередь требует не только использования в селекции новых эффективных методов, но и усовершенствования классических методов гибридизации и отбора в соответствии с новейшими достижениями генетической науки.

Аналитический и синтетический методы селекции основываются на двух фундаментальных принципах, разработанных генетической наукой XX в., — положении о наследуемой и ненаследуемой изменчивости и закономерностях наследования признаков в гибридных популяциях, впервые вскрытых Гр. Менделем (1965).

Н. И. Вавилов (1966а), рассматривая вопрос о взаимосвязи генетики и селекции в историческом аспекте, писал: «Исто-

рия селекции последних десятилетий наглядно показывает исключительную значимость в практике селекции основных генетических установок, как понятия генотипа и фенотипа, то есть различения наследственной и ненаследственной изменчивости, обоснованного исследованиями Иоганнсена, понятия гомозиготности и гетерозиготности, доминантности и рецессивности признаков. Без этих понятий трудно представить себе в наше время селекционную работу.

Правильное понимание соотношения наследуемых и ненаследуемых изменений имело и имеет первостепенное значение для разработки научно-обоснованной методики селекционной работы, основывающейся на методе индивидуального отбора. Метод индивидуального отбора и оценки растений по потомству, позволяющий дифференцировать наследственную изменчивость от ненаследственной, впервые получил теоретическое обоснование в классической работе В. Л. Иоганнсена (1935) «О наследовании в популяциях и чистых линиях», где он отмечает, что изменчивость в популяциях зависит от варьирования наследственной основы и условий среды, а в «чистых линиях» наблюдается главным образом ненаследуемая паратипическая изменчивость, что и определяет низкую эффективность отбора в них.

Однако от работы Иоганнсена было еще далеко до четкого теоретического объяснения различий между адаптивными модификациями и наследственной изменчивостью (мутации, комбинации) как исходным материалом для селекции и эволюции в целом. Детальная трактовка этих понятий была дана позднее И. И. Шмальгаузен (1940) и Н. П. Дубининым (1966), рассматривавшими адаптивные модификации как своего рода регулирующие механизмы, защищающие процессы индивидуального развития от возможных нарушений со стороны изменчивых условий среды. Однако будучи детерминированы наследственностью, адаптивные модификации, с которыми постоянно сталкивается селекционер, ненаследуемы и не могут служить исходным материалом для отбора. К сожалению, факты онтогенетической адаптивной изменчивости долгое время служили обоснованием для гипотезы об адаптивном характере всякой изменчивости, что серьезно тормозило дальнейшее развитие теории селекции и усовершенствование методики селекционной работы.

Научная разработка методики селекционной работы была бы невозможна и без другого фундаментального научного открытия — закономерностей наследования признаков в гибридных популяциях, «ставших по существу отправным пунктом всей гибридизационной работы в применении к растениям, размножающимся семенами, и к животным» (Вавилов, 1966б).

W. L. Bolls (цит. по Watkins, 1934), подчеркивая значение принципов менделизма для практической селекции, писал: «Мое воспоминание о ранней работе, когда я пытался применить закон Менделя к хлопчатнику, было таково, как бы в темный погреб внесли факел, освещающий путь. Работники почувствовали, что, хотя они шли еще ощупью и были в темноте, но во всяком случае имели перед собой путеводную звезду, и эта разница в устремлениях вперед продолжается и до настоящего времени».

Однако вскрытые Менделем и многократно подтвержденные впоследствии закономерности наследования признаков в гибридных популяциях, лежащие в основе методики селекционной работы с культурами самоопылителями, были разработаны на альтернативных признаках с простой генетической структурой, т. е. на относительно простых моделях действия и взаимодействия генов, и дальнейшая их экстраполяция на признаки количественного характера, преимущественно полигенной природы, далеко не безупречна.

Справедливо будет отметить, что в области количественных признаков, к которым относится большинство хозяйственных признаков хлопчатника, и в том числе скороспелость, генетическая теория еще не оказала существенной помощи практической селекции.

Н. И. Вавилов (1966б) отмечал, что «серьезным дефектом в развитии генетической теории селекции является самоотстранение генетики от изучения сложных количественных признаков». Резкое отставание количественной генетики подчеркивают R. Mather, (1949), T. M. Lerner (1958), H. R. Hayes, F. R. Immer, D. C. Smith и другие зарубежные исследователи.

Трудности в генетическом изучении количественных признаков, к которым относится большинство хозяйственно ценных признаков, объясняются их сложной полигенной природой, характерными для полигенных систем типами взаимодействия генов, плейотропизмом, сильной паратипической изменчивостью, генетическими корреляциями. При этом наибольшие затруднения в генетическом анализе вызываются изменчивостью под влиянием условий среды, маскирующей наследственную изменчивость. В частности, ни один из методов селекции, например, метод педигри, массово-популяционные методы и т. п., не предусматривают дифференциации при работе с альтернативными и количественными признаками, хотя априори можно предполагать, что стабилизация признаков с разной генетической структурой происходит не одновременно: одни стабилизируются раньше, другие, более сложные, — в более высоких генерациях по мере подбора всех ген-модификаторов, определяющих признак. Следовательно, начало и интенсивность отбора разных признаков в положе-

ниях, например скороспелости, урожайности или голосемянности, должны быть дифференцированы, что не предусматривается в действующих селекционных схемах.

Наиболее реальным путем совершенствования методов селекции полигенных признаков на настоящем уровне является разработка и применение генетико-статистических методов исследования структуры популяций, приспособленных хотя и не в совершенстве к полигенным системам. На этом вопросе мы остановимся подробнее в главе о наследуемости признаков.

Переходя к генетике скороспелости как главного объекта нашего исследования, отметим, что наследование этого признака изучалось многими исследователями. Однако для большинства их характерен односторонний подход к изучению этого признака (без учета его сложной структуры), отдельные элементы которого имеют различную генетическую природу. Отдавалась дань господствовавшей в те годы тенденции сводить наследование всех признаков к простому менделированию. Поэтому вопрос и в настоящее время остается открытым.

Изучение генетики скороспелости сопряжено с обычными трудностями, связанными с генетическим анализом количественных признаков, которые сводятся в основном к трем моментам: полигенной природе этих признаков, контролируемых большим числом локусов, сильной подверженности их паратипической изменчивости, маскирующей наследственную изменчивость, и, наконец, взаимной корреляции признаков, определяемой сцеплением генов или их плейотропным эффектом. Поэтому обычные методы генетического анализа не могут быть использованы в отношении полимерных признаков и дальнейшее развитие количественной генетики, равно как усовершенствование методики селекционной работы, находится в зависимости от разработки методов генетико-статистического анализа популяций.

В связи с отмеченным мы считаем целесообразным генетику скороспелости рассмотреть в следующих аспектах.

1. Наследование (inheritance) элементов скороспелости путем расчленения сложного признака на составные элементы, выявление в расщепляющих популяциях соотношения фенотипических групп, характера доминирования и на основании этого суждения о числе пар факторов, контролирующих признак, и характере их взаимодействия.

2. Наследуемость (heritability) элементов скороспелости в различных поколениях гибридных популяций, позволяющая судить о сравнительной доле генетической и паратипической изменчивости, влияющей на общую фенотипическую изменчивость популяции, об эффективности отбора в разных популяциях, о степени генетической выровненности сортов и т. д.

3. Сопряженность, или корреляция элементов скороспелости с другими хозяйственными признаками. Характер корреляции определяет выбор схемы селекционной проработки материалов, размеры гибридной популяции, использование дополнительных приемов, способствующих нарушению корреляций, когда это необходимо.

Разработка рассматриваемых вопросов представляется нам совершенно необходимой и актуальной как с точки зрения расширения наших представлений о генетике количественных признаков, так и с точки зрения усовершенствования методики селекционной работы по созданию комплексных скороспелых сортов методом синтетической и аналитической селекции.

Глава 1.

НАСЛЕДОВАНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ СКОРОСПЕЛОСТИ

Изучение генетики скороспелости как признака со сложной структурой возможно лишь при расчленении на составные элементы и раздельном их анализе.

Подход такой справедлив и к любому другому сложному количественному признаку. У хлопчатника почти все хозяйственные признаки (скороспелость, урожайность, выход волокна, крупность коробочки) имеют сложную структуру.

При раздельном изучении наследования структурных элементов сложных количественных признаков может оказаться, что некоторые из них имеют относительно простую генетическую обусловленность и контролируются одним или несколькими парами генов, что позволяет применить к ним обычные методы генетического анализа. Как мы увидим в дальнейшем, хотя все элементы скороспелости имеют количественный характер, наследственная обусловленность их неодинакова, что определяет и различный методический подход к их изучению.

Наследование скороспелости и элементов этого сложного признака было объектом исследований с начала XX в. Следует иметь в виду, что в генетических исследованиях первой четверти XX в. господствовала тенденция сводить наследование всех признаков к простому менделированию. Кроме того, в большинстве работ изучалось наследование отдельных элементов скороспелости (даты колошения, цветения) и гораздо меньше изучалось наследование длины вегетационного периода в целом.

Tschermak (1900) первый опубликовал работу по наследованию фазы цветения у гороха и пытался определить взаимодействие факторов, определяющих этот признак. На основании анализа поведения гибридов в разных комбинациях скре-

щивания он приходит к выводу, что генетическая природа даты цветения гороха определяется двумя неаллельными факторами А и В, причем В-фактор, не активный без А, сокращает время цветения, обусловливаемое фактором А.

Keeble and Pellow (1910), изучив второе поколение гибридов гороха от скрещивания очень скороспелых и позднеспелых сортов, приходят к выводу, что время цветения определяется одной парой факторов.

R. W. Biffen (1905) и Fruwirth (1910), исследовавшие наследование скороспелости в ранних генерациях пшениц, считают этот признак частично доминантным. Hoshino (1915) на основании обширных работ по наследованию даты цветения на горохе и рисе до четвертого поколения пришел к заключению, что дата цветения определяется двумя факторами А и В, но в отличие от Tschermak он дает другое толкование этим факторам. По его мнению, фактор А обеспечивает позднее цветение, а фактор В, обусловливающий скороспелость, гипостатичен к фактору А. S. Wellensick также считал, что две пары факторов управляют датой цветения гороха. W. P. Thompson (1918) провел многочисленные скрещивания между различными по скороспелости сортами пшеницы. В F_1 в подавляющем большинстве случаев растения по периоду созревания приближались к позднему родителю. В F_2 наряду с растениями, имеющими промежуточную наследственность, многие растения приближались к скороспелому родителю. Он нашел, как и Biffen, что скороспелость и позднеспелость наследуются независимо от других признаков. Thompson наблюдал, что наиболее скороспелые растения в F_2 могут сочетать этот признак с высокой продуктивностью. Farrer (1898), крупнейший австрийский селекционер пшениц, обнаружил в большинстве исследованных им комбинаций скрещиваний промежуточную наследственность в F_1 и сильное расщепление в F_2 ; различий в наследовании длины вегетационного периода в реципрочных скрещиваниях не было. Emerson and East (1913) отмечали, что время выбрасывания метелок у гибридов F_1 кукурузы от скрещивания позднеспелой формы *dent corn* со скороспелой *pop corn* было промежуточным. В F_2 часть растений была скороспелее скороспелого родителя, а часть — позднеспелее позднего, т. е. наблюдалась очень широкая вариация признака, подтверждающая относительно сложную генетическую природу. Изучение других особенностей для разработки этими авторами первой полигенной модели, действующей при большом числе локусов в отсутствие доминантности. Вryan and Pressley (1921) выявили у гибридов пшеницы промежуточный характер в F_1 по фазе колошения. В F_2 размах вариации был очень широк. Происходи-

ла трансгрессия за крайние варианты родительских рядов. В F_3 часть скороспелых растений была изолирована. Этот признак имел высокую наследуемость в F_4 , что указывает на его сложную генетическую структуру.

V. H. Florell (1924) изучал наследование фазы колошения при отдаленных скрещиваниях овса. Скрещивались сорта *Sunset* из Австралии — крайне скороспелая форма из всех известных и *Maguis* — поздняя форма из Калифорнии. В F_2 популяция распадалась на большую группу скороспелых и маленькую группу поздних форм в соотношении 3,07 : 0,93, что указывает на одну аллеломорфную пару факторов. Рецессивная поздняя группа оставалась такой же в F_3 , что подтверждало мысль автора об одной паре факторов, управляющей скороспелостью. В дальнейшем более чем половина популяции была гомозиготной по скороспелости.

Rasmussen (1933) приводит обзор работ по наследованию даты цветения у гороха; большинство исследователей данного вопроса отмечают, что две пары факторов, показывающих неполное доминирование в направлении позднеспелости, управляют этим признаком.

K. Kalton (1948), C. Weber (1950), изучавшие наследование длины вегетационного периода у сои, на основании характера трансгрессии вариационных рядов полагают, что признак этот полимерный, однако из всех изученных признаков созревание определяется наименьшим числом генов при аддитивном их взаимодействии.

По мнению R. J. Frey (1954), дата колошения у ячменя управляется двумя парами факторов, действие их типа комплементарного. Растения, имеющие в F_2 либо один, либо не имеющие доминантных генов, являются скороспелыми. Доминирование позднеспелости облегчает работу селекционера, так как скороспелые растения мало расщепляются в потомстве по этому признаку.

Singh and Anderson отмечали у гибридов сои доминантность скороспелости в одних комбинациях и рецессивность в других, а также промежуточный характер наследования. Авторы считают, что длина вегетационного периода определяется несколькими главными и большим числом второстепенных генов. Трансгрессия вариационного ряда в сторону позднеспелого родителя зависит от комплементарного действия генов позднеспелости.

Из зарубежных исследований по наследованию элементов скороспелости у хлопчатника известны ранние работы H. M. Leake and Rum-Prasad (1914), S. C. Harland (1932), C. D. Hintz and J. M. Green (1954), Z. Z. Ray and T. K. Richmond (1966). Leake and Rum-Prasad касаются наследования длины вегетационного периода и числа междоузлий до пер-

вого симподия у гибридов от скрещивания моноподиальных и симподиальных форм старосветских хлопчатников. О наследовании длины вегетационного периода они судили косвенно по количеству дней до открытия первого цветка и длине вегетативной зоны растения в процентах по отношению к главной оси. Но оба критерия оказались ненадежными, слабо коррелирующими с длиной вегетационного периода. Более надежным критерием была высота закладки первой плодовой ветви, коррелирующая, по их данным, с длиной вегетационного периода ($r = +0,66 - 0,86$). Первое поколение от скрещивания симподиальных и моноподиальных форм по анализируемым признакам было ближе к раннему родителю. В F_2 образовалась непрерывная серия переходных форм, причем моноподиальные формы или не встречались, или встречались крайне редко. Признак этот в поколениях F_2 и F_3 хорошо наследовался. Проведение факториального анализа не представлялось возможным.

S. C. Harland, анализируя потомство от скрещивания уп-ланда с моноподиальным перуанским хлопчатником Gassava или формой бурбон, обнаружил явное доминирование в F_2 симподиальных форм. Он так же, как и Leake (1914), отмечает сильную корреляцию между количеством междоузлий вегетативной зоны у родителей F_2 и средним их числом в F_3 . Harland предполагает три фактора, управляющие этим признаком. По его словам, «резкая тенденция симподиальных форм к доминированию представляет возможность легко комбинировать вместе с ним другие ценные признаки».

Ray и Richmond (1966) анализировали наследование высоты закладки первой плодовой ветви, тесно коррелирующей у хлопчатника с датой бутонизации. Авторы считают, что этот признак управляется несколькими генами. Средняя степень доминантности для узла первой плодовой ветви равна 0,54, что указывает на неполную доминантность генов, регулирующих этот признак.

C. D. Hintz и J. M. Green (1954), касаясь вопроса наследования периода созревания у хлопчатника (*G. hirsutum* L.), отмечают, что этот признак контролируется несколькими генами при аддитивном их взаимодействии либо двумя группами генов, одна из которых доминантна по скороспелости, а другая по позднеспелости. Конечный эффект — результат взаимодействия этих двух групп. Авторы придерживаются мнения о полимерной природе фазы цветение — созревание.

Таким образом, большинство зарубежных исследователей приходят к заключению, что у различных культур период ко-лошения (бутонизации) и цветения контролируется небольшим числом факторов, взаимодействие их в разных случаях может иметь аддитивный или комплементарный характер. То

же относится и к высоте закладки первой плодовой ветви у хлопчатника как важнейшему морфологическому показателю скороспелости. Гораздо меньше работ по наследованию длины вегетационного периода в целом (или даты созревания), причем авторы (Kalton, 1948; Singh and Andersson, 1949; Hintz and Green, 1954) считают, что длина вегетационного периода — генетически более сложный признак, чем продолжительность периода до бутонизации или до цветения, но в сравнении с другими хозяйственными признаками количественного характера он менее полимерный.

В отечественной литературе 30-х годов много исследований по генетике длины вегетационного периода. Одна из капитальных работ под руководством Н. В. Вавилова была выполнена Е. В. Эллади (1939) на обширной коллекции льнов. Работа замыслилась в широком плане с целью экспериментальной проверки выдвинутого Т. Д. Лысенко положения об обязательном доминировании скороспелости. Изучение наследования длины вегетационного периода 200 гибридных комбинаций в F_1 — F_2 позволило установить, что у гибридов первого поколения может наблюдаться:

- 1) промежуточный характер наследования даты цветения и созревания (50% комбинаций);
- 2) доминирование скороспелости;
- 3) превосходство гибридов по скороспелости по сравнению с родительскими формами;
- 4) доминирование позднеспелости как наиболее редкий вариант.

Сопоставление поведения гибридов первого поколения с гибридами второго поколения показывает, что F_1 в целом определяет характер вегетационного периода F_2 , однако наряду с этим в F_2 происходит выщепление более ранних форм. Количество растений F_2 , опередивших F_1 по скороспелости, достигало 38% от общего числа растений. По мнению Эллади, скороспелость F_1 не является пределом раннеспелости комбинации.

Н. И. Вавилов неоднократно останавливался на проблеме длины вегетационного периода. Обсуждая концепцию Т. Д. Лысенко о доминировании скороспелости в F_1 и возможности браковки гибридов первого поколения по длине вегетационного периода, Н. И. Вавилов (1936) пишет, что «...в общей форме это утверждение расходуется с обычными установлениями генетики и селекции» и дальше: «нам представляется необходимым при селекции на скороспелость проследивать второе и дальнейшие поколения, учитывая возможность появления более ранних форм в процессе расщепления. Это тем более необходимо, что селекция ведется всегда на

комплекс признаков, сочетание которых требует просмотра дальнейших поколений гибрида и отбора среди них».

Генетика длины вегетационного периода хлопчатника изучалась на обширном материале в АзНИХИ И. Г. Малиновским. Анализ 200 образцов упландов (*G. hirsutum* L.) по длине вегетационного периода и отдельным его периодам показал, что по фазам бутонизации и цветения наблюдается очень четкая корреляция; между фазой цветения и созревания корреляция гораздо слабее (в работе приведены необработанные корреляционные решетки по этим признакам). Малиновский рекомендует подбор пар для скрещивания проводить с учетом разности элементов его развития, т. е. периодов от бутонизации до цветения и от цветения до созревания, по которым продолжительность у сортов хлопчатника различна, и различия эти носят генотипический характер.

А. В. Алпатов, О. И. Ерина, Г. В. Бугаревич (1957), Ш. Г. Бексеев (1961), считают различия по продолжительности фенофаз у сортов томатов генетически обусловленными. У большинства гибридов длина первого и второго периодов промежуточная, приближается к скороспелому родителю, что и определяет более высокую скороспелость гибридов по сравнению с родителями. Эти авторы также предлагают подбор пар по продолжительности фаз развития как ведущий признак подбора исходного материала.

На культуре хлопчатника подбор пар по продолжительности основных фаз развития всходы — цветение и цветение — созревание рекомендовал В. П. Сенсодов (1967). На основании анализа большого числа гибридных комбинаций в пределах разных видов хлопчатника он утверждает, что подбор пар по продолжительности фаз развития обеспечивает доминирование скороспелости и выщепление в F_2 большого числа форм более скороспелых, чем в F_1 , сочетающих этот признак с некоторыми другими положительными признаками, в частности, крупной коробочкой. Наследование скороспелости F_1 изучали В. И. Кокуев (1948), Б. П. Страумал (1962), А. Т. Светашев (1953, 1955), А. З. Зайнишев (1967) и др. Б. П. Страумал (1962) отмечает, что при скрещивании сортов хлопчатника, близких по длине вегетационного периода, у гибридов первого поколения обычно проявляется гетерозис по скороспелости; когда родительские формы существенно различаются по этому признаку, гибриды F_1 наследуют промежуточную скороспелость.

Подобную закономерность отмечает и З. Ю. Максудов (1967) в опытах по изучению гибридов от скрещивания географически отдаленных форм советской и американской селекции. В F_2 наблюдается расщепление по длине вегетационного периода с трансгрессией за крайние пределы родитель-

ских форм. По высоте закладил первой ветви автор наблюдал расщепление в соотношении близком 3 : 1 с доминированием низкой закладки.

За последние 20 лет в отечественной литературе опубликовано много работ об управлении наследственностью гибридов, в частности скороспелостью, путем выращивания их в разных климатических условиях на разных фонах почвенного питания, поливов, длины дня и т. д. Детальный анализ этих исследований показывает, что выращивание гибридов, а равно и сортов хлопчатника в различных условиях вызывает в целом по популяции длящуюся модификационную изменчивость и вместе с тем действительно способствует формированию различных по скороспелости и комплексу признаков линий, что является результатом дифференцирующего действия отбора в разных условиях среды. Если в условиях более северных точек или сдержанного режима поливов и удобрений вся гибридная популяция модифицирует в сторону скороспелости, то одновременно это способствует выявлению скороспелых генотипов и в конечном счете выведению наследственно скороспелых материалов. Модификационная изменчивость в измененных условиях выращивания и наследственная изменчивость популяции (через естественный и искусственный отбор) идет в одном и том же направлении. Выращивание в измененных условиях может вызвать также изменение доминирования признаков в F_1 , которое, однако, не отражается на характере расщепления в F_2 и в этом смысле не имеет серьезной селекционной ценности. Как недостаток указанных работ следует отметить, что в подавляющем большинстве случаев в них отсутствуют гибридологические анализы, описание характера дисперсии гибридной популяции по длине вегетационного периода и другим количественным признакам, что в значительной степени обесценивает их с точки зрения развития генетических представлений о наследовании количественных признаков.

Обзор работ по генетике длины вегетационного периода у культур-самоопылителей показывает, что закономерности наследования этого признака, как и вообще полимерных количественных признаков, особенно на культуре хлопчатника, не выявлены. Исследования имеют отрывочный и как правило противоречивый характер; многие исследования проведены на недостаточно высоком научном уровне, не изучена генетика более простых структурных элементов скороспелости, не использованы статистические методы анализа структуры популяции. В области количественной генетики исследователи располагают самым широким полем деятельности.

Условия опыта, исходный материал и методика

Наследование элементов скороспелости хлопчатника изучали в 1963—1968 гг. на сортах и гибридах вида *G. hirsutum* L. Опыты ставили на севооборотном поле (1—5-й год после распахивания люцерны). Ежегодно проводили зяблевую пахоту с внесением 100 кг/га P_2O_5 , три подкормки в вегетацию из расчета 100 кг/га N, 100 кг/га P_2O_5 , 50 кг/га K, поливы по схеме 2—4—1, 3—4 культивации и мотыжения. Схема посева 60×25×1. Такая агротехника обеспечивала нормальный рост и развитие растений, урожай в 30—32 ц/га.

В качестве исходного материала использовали сорта 137-Ф, С-3506, 149-Ф, С-8255, Хор-10, 133, 24, С-8260 и дикую форму *G. hirsutum* ssp. *mexicanum* T. & G. v. *nervosum*.

Сорт 137-Ф. Выведен на Андиганской КЗОС отбором из длиноволокнистого сорта 2034. Районирован с 1952 г. Куст широкий, пирамидальный с плодовыми ветвями второго-третьего типа, первая плодовая ветвь закладывается на 6—8-м узле. Позднее сорта 108-Ф на 2—4 дня. Выход волокна 37—39%, вес сырца одной коробочки 6,6 г, длина волокна 32—33 мм, волокно V промышленного типа. Устойчивее к заболеванию вертициллезным вилтом, чем сорт 108-Ф. Имеет высокую комбинационную ценность при внутривидовых скрещиваниях.

Сорт С-3506. Выведен в Институте селекции и семеноводства хлопчатника отбором из скороспелого сорта С-3424. Сорт находится в производственном размножении. Куст широкий, с плодовыми ветвями второго-третьего типа. Первый симподий закладывается в пазухе 3—5-го листа. Скороспелее сорта 108-Ф на 8—12 дней. Выход волокна 36—37%, крупность коробочки 4,5—5,5 г, длина волокна 31 мм, волокно VI промышленного типа. По устойчивости к вилту близок сорту 108-Ф. Высокопродуктивен по зимостойкости и валовым урожаям.

Сорт 149-Ф. Выведен на Андиганской КЗОС отбором из материалов естественного переопыления сорта 108-Ф. Районирован с 1960 г. Куст компактный, с плодовыми ветвями полуторного-второго типа; первый плодовой узел закладывается в пазухе 6—7-го листа. Выход волокна 36—37%; крупность коробочки 6,5—7,5 г, длина волокна 34—35 мм; волокно тонкое, с метрическим номером 5900—6000; соответствует нормативам IV промышленного типа. По устойчивости к вилту близок сорту 108-Ф.

Сорт С-8255. Выведен в ИССХ отбором из сорта С-8232. Оба сорта имеют предельный тип плодовых ветвей, с высотой закладки первого симподия на 3—5-м узле. По скороспелости на несколько дней уступает сорту 108-Ф. Имеет короткую ве-

гетативную фазу и растянутую фазу созревания коробочек. Коробочка крупная, вес сырца коробочки 7—7,5 г; выход волокна 39—40%, длина 36—38 мм, чем сорт резко отличается от исходного С-8232. По технологическим показателям близок нормативам IV промышленного типа. Сорт недостаточно потенциален в отношении общей продуктивности, но представляет интерес как исходная форма, сочетающая высокий выход, длину волокна, крупную коробочку и предельный тип плодовых ветвей.

Сорт Хор-10. Выведен на Хорезмской КЗОС из материалов скрещивания 138-Ф×С-1225. Куст компактный, плодовые ветви полуторного типа, первый симподий закладывается в пазухе 5—7-го листа. По скороспелости равен сорту 108-Ф. Выход волокна 38—39%, что на 2% выше, чем у 108-Ф. Вес сырца одной коробочки 6,5—7 г, длина волокна 31—32 мм, технологические качества V промышленного типа. Сорт потенциален по продуктивности. По устойчивости к вилту близок сорту 108-Ф.

Сорт 133. Выведен отбором из гибридной популяции 138-Ф×С-5405. Районирован в 1966 г. Имеет раскидистый куст с плодовыми ветвями второго типа, листья крупные; коробочка преимущественно четырехстворчатая. Первый симподий закладывается в пазухе 7—8-го листа. Вес сырца 1 коробочки 5,0—6,2 г. Сорт 133 позднеспелее 108-Ф на 3—4 дня. Выход волокна низкий, 33—34% (на 2% ниже, чем у 108-Ф); волокно длинное, 36—37 мм, метрический номер 6280, крепость 5,2 г, разрывная длина 32,4 км; волокно соответствует нормативам III—IV промышленного типа. Сорт высевается в зоне возделывания тонковолокнистого хлопчатника.

Сорт 24. Выведен отбором из гибридной популяции 138-Ф×С-3374. Имеет раскидистый куст, устойчивый к полеганию, с плодовыми ветвями второго типа. Листья и коробочка мелкие. Первый симподий заложен в пазухе 5—6-го листа. Сорт 24 скороспелее 108-Ф на 6—8 дней. Вес сырца 1 коробочки 4,0—5,5 г, выход волокна 31—33%, длина 36—38 мм, метрический номер 6240, крепость 5,1 г, разрывная длина 31,0 км, что соответствует III промышленному типу. Сорт 24 высокоурожаен, многолетние испытания в системе Госсортосети подтвердили, что он не уступает по продуктивности сорту 108-Ф. Не был районирован из-за низкого выхода и мелкой коробочки, но представляет очень ценный исходный материал для селекции благодаря сочетанию высокой продуктивности и скороспелости с качеством волокна, близким виду *G. barbadense* L.

Сорт С-8260. Выведен в ИССХ отбором из сорта С-8233. Куст невысокий, с очень устойчивым стеблем, плодовые ветви полуторного типа, коробочки крупные; первая плодовая ветвь

заложена в пазухе 6—8-го листа. Созревает на 2—3 дня позже, чем сорт 108-Ф. Имеет очень высокий выход волокна (40—42%) и очень крупную коробочку. Вес сырца 1 коробочки колеблется в пределах 8—9 г, длина волокна 32—34 мм, технологические качества V промышленного типа. Более устойчив к заболеванию вертициллезным вилтом, чем сорт 108-Ф. Сорт испытывается в системе Госсортосети.

G. hirsutum ssp. mexicanum T. d. v. nervosum. Исконно дикая форма с качественной реакцией на фотопериодическое воздействие. По классификации Ф. М. Мауера относится к виду *G. hirsutum* L. Легко скрещивается с культурными формами этого вида и дает вполне фертильное потомство с широкой гаммой изменчивости по всем признакам. В условиях естественно длинного дня Ташкента представляет собою моноподиальный кустарник, не образующий симподиальных ветвей до сентября. Главный стебель и ветви не опушены. Листья мелкие. На коротком 10-часовом дне образует первые симподии в пазухе 12—14-го листа главного стебля. Симподиальные ветви тонкие; цветок мелкий, с антоциановым пятном у основания лепестков. Коробочка также очень мелкая, круглая; вес сырца 1 коробочки 1—1,5 г; волокно бурое, очень короткое и грубое. Семена каменистые, как у всех диких форм. Форма хотя и не иммунная, но высокоустойчива к заболеванию вертициллезным вилтом, и поэтому широко используется в скрещиваниях.

Методика опыта. В 1963 г. были проведены скрещивания с кастрацией и изоляцией бутонов по комбинации Хор-10×133, Хор-10×24. В 1964 г. были проведены скрещивания по следующим реципрокным комбинациям: 137-Ф×С-3506, С-3506×137-Ф, 149-Ф×С-8255, С-8255×149-Ф, 24×Хор-10. Родительские пары подбирали по принципу контрастности по скороспелости, длине волокна, выходу волокна, крупности коробочки. Данные по комбинации Хор-10×133 и Хор-10×24 получены по всем поколениям на один год раньше, чем по остальным.

В 1965 г. провели скрещивания с дикой моноподиальной формой *ssp. mexicanum* в следующих комбинациях: *ssp. mexicanum*×149-Ф; *ssp. mexicanum*×108-Ф; 153-Ф×*ssp. mexicanum*; С-8233×*ssp. mexicanum*.

Получить реципрокные комбинации с дикой формой не удалось, так как в 1965 г. в условиях короткого дня было только 4 растения, что ограничивало возможность большого числа скрещиваний. Коробочки завязались только в отмеченных выше комбинациях.

В 1966 г. были проведены скрещивания дополнительно по комбинации С-8260×С-3506, в 1968 г. изучали F₂ гибридов.

Для скрещивания использовали элиту родительских форм,

полученную непосредственно из элитных хозяйств, за исключением сорта С-8255, размноженного в ИССХ.

Генетическую однородность использованных элитных материалов проверяли заложением отдельного опыта по наследуемости признаков родительских форм. Забегая вперед, отметим, что по проанализированным признакам родительские формы были в достаточной степени генетически однородны.

В каждой комбинации опыляли по 50 цветков. Семена завязавшихся скрещенных коробочек в пределах комбинаций не объединяли, а высевали раздельно по семьям шестилуночными рядками. Рядом с каждой гибридной комбинацией высевали родительские формы. Гибридные комбинации F_1 и родительские формы оценивали в целом по наступлению основных фаз развития — бутонизации, цветения и созревания, а также высоте закладки первой плодовой ветви. Выход, длину волокна и крупность коробочки определяли на основании лабораторного анализа 25-коробочных пробных образцов, собранных с разных растений всей комбинации в целом. Кроме того, проводили индивидуальный анализ по всем перечисленным признакам.

Урожай с нормально развитых гибридных растений первого поколения собирали раздельно без отбора. Потомство этих растений высевали в виде гибридных семей F_2 . Каждая семья занимала делянку в 25 лунок по схеме $60 \times 45 \times 1$. По каждой комбинации в F_2 было посеяно около 50 семей. Гибриды F_2 подвергали индивидуальному анализу, для чего все полноценные растения этикетировали, на этикетках отмечали номер растения, высоту закладки первой плодовой ветви (h_s), дату появления первого бутона, первого цветка и раскрытия первой коробочки. Урожай со 100 растений каждой гибридной комбинации F_2 собирали раздельно и пересевали в питомнике гибридов F_3 в виде отдельных потомств, где также проводили индивидуальный анализ всех растений по элементам скороспелости.

Поскольку гибриды F_1 с дикой формой *ssp. mexicanum* наследуют сильную фотопериодическую реакцию, их выращивали параллельно в условиях естественной длины дня и на коротком дне (под вагончиками), чтобы снять дополнительное влияние фотопериодических условий на темпы развития растений. В F_2 гибриды выращивали в условиях естественной длины дня.

Индивидуальный анализ гибридных растений F_2 позволил составить вариационные ряды по высоте закладки первой плодовой ветви, датам бутонизации, цветения и созревания. По всем вариационным рядам были вычислены основные статистические показатели количественной изменчивости — средняя арифметическая M ; дисперсия δ^2 ; среднее квадратическое

отклонение δ ; ошибка средней арифметической m и коэффициент вариации V (%).

Аналогично изучали F_3 и F_4 гибридов.

Анализ гибридов первого поколения. Наиболее характерная черта гибридов первого поколения — их единообразие, определяемое генетической однородностью и четко проявляемое по альтернативным признакам.

По количественным признакам, подверженным модифицирующему влиянию среды, гибриды F_1 варьируют в разной степени, однако это варьирование обусловлено не генотипом, а условиями выращивания.

Среднее выражение полигенного признака у гибридов F_1 от скрещивания контрастных по данному признаку форм обычно бывает промежуточным между родителями. По общепринятой генетической модели полигенного наследования, промежуточное выражение признака у гибрида объясняется тем, что число активных аддитивно действующих аллелей у него также промежуточно. Однако действие этих аллелей может быть усложнено доминированием или явлением неалельного взаимодействия генов.

Для селекционных целей эффект доминирования не имеет непосредственной ценности (за исключением тех случаев, когда речь идет об использовании эффекта гетерозиса), тем не менее характеристика гибридной популяции первого поколения представляет большой интерес для суждения о характере генетической обусловленности признака и структуре гибридной популяции последующих генераций.

Учитывая, что вопрос о доминировании скороспелости у гибридов F_1 многократно обсуждался в литературе с самых разных позиций, рассмотрим полученные нами результаты.

При изучении наследования элементов скороспелости у гибридов первого поколения различных комбинаций скрещивания и сопоставлении их с теми же показателями родительских форм прежде всего бросается в глаза независимый характер наследования фенотипов (табл. 20). Установили, что нередко гибриды по продолжительности вегетативной фазы развития могут уклониться в сторону одной из родительских форм, а по фазе созревания — в сторону другой ($137\text{-Ф} \times \text{С-3506}$, $\text{С-3506} \times 137\text{-Ф}$, $\text{Хор-10} \times 24$). Наследование длины вегетационного периода есть конечный результат, определяемый характером наследования его составных элементов.

Гибриды, у которых доминировали короткие фазы обеих родительских форм, были скороспелее своих родителей. Наглядным примером может служить комбинация $149\text{-Ф} \times \text{С-8255}$. У сорта С-8255 , как и у всех сортов с предельным типом плодовых ветвей, очень рано наступает фаза бутонизации, однако весьма растянута фаза созревания. У второго родителя бутон-

Наследование элементов скороспелости гибридами F_1

Сорт и гибридная комбинация	Число дней						Высота закладки первого симподия		
	от всходов до бутониза- ции	от бутониза- ции до цве- тения	от цветения до созрева- ния	от всходов до созревания			М	$\pm m$	V%
				М	$\pm m$	V%			
149-Ф	34	32	65	131	2,04	15,57	6,6	0,045	6,82
C-8255	27	33	72	132	2,22	16,81	4,4	0,06	13,63
149-Ф $\times$ C-8255	29	33	65	127	2,05	16,14	4,8	0,059	12,30
C-8255 $\times$ 149-Ф	28	32	66	126	2,27	18,01	4,7	0,048	10,21
137-Ф	35	30	66	131	1,97	15,04	6,8	0,053	7,79
C-3506	28	29	61	119	2,48	20,84	4,2	0,065	15,47
137-Ф $\times$ C-3506	33	32	62	127	2,87	22,60	5,0	0,059	11,80
C-3506 $\times$ 137-Ф	32	31	61	124	1,86	15,00	4,7	0,048	14,46
Хор-10	35	32	67	134	2,36	17,61	7,0	0,073	10,43
24	28	28	60	116	2,32	20,00	5,1	0,061	11,96
Хор-10 $\times$ 24	29	30	65	124	2,50	20,16	5,0	0,049	9,80
24 $\times$ Хор-10	30	30	64	124	2,98	24,03	5,3	0,085	16,03
133	33	31	70	136	2,20	16,17	6,7	0,053	8,00
Хор-10 $\times$ 133	33	31	68	132	1,98	15,00	6,7	0,040	8,35

низация наступает позднее, однако период созревания короче. У гибрида доминировали обе короткие фазы и созревание наступило раньше, чем у родителей.

Независимое наследование отдельных фаз развития как составных элементов длины вегетационного периода определяется их различной биологической и генетической природой. Если наступление фазы бутонизации зависит прежде всего от структуры куста, его архитектоники, высоты h_s , а также фото-периодической реакции растения, то созревание плодозлементов в значительно меньшей степени обусловлено этими факторами и в большей — присущей данному сорту интенсивностью физиолого-биохимических процессов и спецификой распределения ассимилятов в пределах растения, которая находит внешнее выражение в соотношении вегетативной и генеративной сфер растения. Отмеченная нами независимость наследования фаз развития в F_1 позволяет более серьезно отнестись к вопросу подбора в скрещивание сортов, различающихся по их продолжительности (Малиновский; 1936; Тер-Аванесян, 1945, 1949). При этом из-за малой изменчивости

периода бутонизация — цветение достаточно руководствоваться показателями продолжительности периодов от посева до цветения и от цветения до созревания.

Сопоставление средних показателей продолжительности вегетативной фазы гибридов с родительскими формами показывает, что все гибриды (за исключением комбинации 137-Ф×С-3506) довольно четко уклоняются в сторону родителя с короткой продолжительностью этой фазы, однако ни в одной комбинации не наблюдалась меньшая продолжительность вегетативной фазы, чем у скороспелого родителя.

Продолжительность фазы бутонизация — цветение у хлопчатника наименее подвержена изменчивости в сортовом разрезе, что определяет и слабую вариабильность гибридов. Наследование этой фазы меньше всего отражается на скороспелости гибридной комбинации в целом.

В наследовании фазы цветение — созревание у гибридов F_1 не отмечено какой-либо определенной закономерности. В одних комбинациях (149-Ф×С-8255 и С-8255×149-Ф, 137-Ф×С-3506, С-3506×137-Ф) доминирует короткая фаза, в других (Хор-10×24) гибриды уклоняются в сторону родительской формы с длинной фазой либо имеет место промежуточная наследственность. Такое наследование, видимо, определяется более сложной генетической структурой этой фазы, в свою очередь распадающейся на два составных элемента — период роста коробочки и период физиологического созревания семян и волокна (Тер-Аванесян, 1954; Абдуллаев, 1966). Продолжительность обоих периодов генетически обусловлена, но довольно сильно варьирует под влиянием условий выращивания (Абдуллаев, 1966).

Особенно подвержен паратипической изменчивости второй период физиологического созревания элементов коробочки. Мы не изучали детально генетику обоих периодов, определяющих продолжительность фазы цветение — созревание, но, как отмечает Д. В. Тер-Аванесян (1949), возможна перекомбинация этих признаков в процессе гибридизации; это могло иметь место и в исследуемых нами комбинациях скрещивания, определяя тот различный характер наследования этой фазы, какой мы наблюдали в F_1 и последующих поколениях.

Различный и независимый характер наследования составных элементов длины вегетационного периода обуславливает наследование этого сложного комплексного признака в целом. В комбинациях 149-Ф×С-8255 и обратной, а также Хор-10×133 гибриды по средним показателям комбинации в целом оказались скороспелее родителей в результате доминирования короткой фазы бутонизации и созревания. В остальных комбинациях они занимали промежуточное положение за счет различного характера наследования отдельных фаз.

Заметного влияния материнской формы на длину вегетационного периода гибридов первого поколения в проанализированных реципрокных скрещиваниях мы не наблюдали, хотя на это обстоятельство часто указывали многие авторы.

По высоте закладки первой плодовой ветви во всех комбинациях совершенно определено, хотя и в различной степени, отмечалось отклонение гибридов в сторону родителя с низкой закладкой, а в реципрокных комбинациях Хор-10×24 и 149-Ф×С-8255 доминировала почти полностью родительская форма с низкой h_s .

Вариационные ряды продолжительности вегетационного периода в целом у гибридов и родительских форм демонстрируют более сильную изменчивость этого признака в сравнении с высотой закладки первого симподия, что выражается в коэффициенте изменчивости.

Наследование элементов скороспелости у гибридов первого поколения от скрещивания культурных сортов однолетнего типа с моноподиальной дикой формой *ssp. texicanum* имеет иной характер, и выявление его требует иного подхода.

Дело в том, что использованная в скрещиваниях дикая форма, как и другие многолетние дикири,— строго короткодневная, не репродуцирующая в условиях естественной длины летнего дня Ташкента.

Гибриды первого поколения с сортами однолетнего типа теряют качественную реакцию на фотопериодическое воздействие, свойственную дикому родителю (Бабаев, 1963). Фотопериодическая реакция у них имеет количественный характер, однако сильно выражена, и гибриды F_1 переходят в репродуктивную фазу в условиях естественной длины дня с большим запозданием по сравнению с культурным родителем.

Изучение поведения гибридов от скрещивания симподиальных и моноподиальных форм в условиях естественно длинного дня Ташкента позволило некоторым исследователям считать, что в первом поколении доминирует позднеспелость (Автономов, 1936).

На наш взгляд, условия длинного дня вообще не позволяют судить о наследовании скороспелости у гибридов F_1 с многолетними короткодневными формами, поскольку наследование скороспелости у них полностью маскируется наследованием фотопериодической реакции как совершенно самостоятельного признака, подавляющего на длинном дне фенотипическое проявление скороспелости и скороплодности.

Отступая от темы, отметим, что наследование фотопериодической реакции хлопчатника изучали и многие зарубежные исследователи (Lewis and Richmond, 1957, 1960; Kohel and Richmond, 1962). Авторы приходят к выводу, что фотопериодическая реакция у *G. hirsutum* L. многогенная, причем в F_1

на длинном дне доминирует цветение над нецветением (коэффициент доминирования, вычисленный по Матеру, равен 0,48). По этому признаку действует основная закономерность генетической непрерывности количественного наследования, но при определенных внешних условиях (критическая длина дня) фенотипическая непрерывность обрывается и наступает «качественный порог», или нецветение хлопчатника, что иногда может произвести ошибочное представление о качественном характере наследования этого признака.

Для выявления наследования элементов скороспелости без влияния фотопериодической реакции на этот признак гибриды F_1 выращивали параллельно при естественной длине дня и на коротком дне (табл. 21). Выяснилось, что на длинном дне гиб-

Таблица 21

Наследование элементов скороспелости гибридами F_1
на коротком и длинном дне

Сорт и комбина- ция	Число дней				
	от посева до бутони- зации	от бутони- зации до цве- тения	от цветения до созрева- ния	от посева до созрева- ния, $M \pm m$	высота за- кладки 1-ой плодовой ветви, $M \pm m$
F_1 ssp. mexi- canum $\times$ 133	$48,0 \pm 1,22$	30	$57,0 \pm 1,52$	$135,0 \pm 0,60$	$5,3 \pm 0,20$
	$64,0 \pm 0,00$	39	—	—	$12,8 \pm 0,35$
F_1 ssp. mexi- canum $\times$ $\times$ 149-Ф	$57,0 \pm 3,00$	32	$62,0 \pm 0,22$	$151,0 \pm 0,22$	$8,0 \pm 0,30$
	$71,0 \pm 2,23$	30	—	—	$13,5 \pm 1,10$
F_1 ssp. mexi- canum $\times$ $\times$ 108-Ф	$63,0 \pm 0,22$	26	$57,0 \pm 6,52$	$145,0 \pm 9,00$	$9,0 \pm 0,40$
	$67,0 \pm 7,76$	30	—	—	$13,3 \pm 0,22$
Ssp. mexi- canum 133	$63,0 \pm 0,00$	34	$66,0 \pm 0,00$	$163,0 \pm 0,22$	$13,8 \pm 0,80$
	$41,0 \pm 1,20$	30	$54,0 \pm 0,90$	$125,0 \pm 1,60$	$5,2 \pm 0,11$
108-Ф	$44,0 \pm 0,80$	31	$60,0 \pm 1,35$	$135,0 \pm 2,14$	$5,4 \pm 0,20$
	$46,0 \pm 0,22$	29	$47,0 \pm 1,22$	$122,0 \pm 1,50$	$5,4 \pm 0,42$
149-Ф	$46,0 \pm 0,50$	31	$55,0 \pm 1,28$	$132,0 \pm 1,50$	$5,7 \pm 0,50$
	$47,0 \pm 0,60$	29	$47,0 \pm 1,10$	$123,0 \pm 1,67$	$5,3 \pm 0,22$
	$49,0 \pm 0,80$	31	$57,0 \pm 1,65$	$137,0 \pm 1,41$	$6,2 \pm 0,70$

Примечание. Верхняя строка каждого сорта — короткий день, нижняя — длинный.

риды по h_s и продолжительности вегетативной фазы сильно уклоняются в сторону дикой родительской формы *ssp. texicana* на коротком дне. В условиях же короткого дня, т. е. благоприятного фотопериода, снимающего влияние фотопериодической реакции, гибриды по всем комбинациям скрещивания совершенно четко уклоняются в сторону культурного родителя по h_s и продолжительности вегетативной фазы. Таким образом, на коротком дне поведение гибридов противоположно тому, которое наблюдается на длинном дне, где фенотип гибридов определяется наследованием сразу двух факторов — скороплодности и фотопериодической реакции, причем решающее влияние на поведение гибридов в условиях длинного дня оказывает их фотопериодическая реакция.

S. C. Harland (1932), изучавший гибриды от скрещивания моноподиальных и симподиальных форм в Тринидаде (в условиях короткого дня), также подчеркивает доминирование симподиальной формы как в первом, так и во втором поколении.

Анализ гибридов второго и последующих поколений. Гибриды второго поколения по всем комбинациям скрещивания и их родительские формы подвергали индивидуальному анализу по высоте закладки первого симподия, дате наступления бутонизации, цветения и созревания, на основании чего были составлены вариационные ряды и вычислены основные статистические характеристики количественной изменчивости.

Наследование высоты закладки первой плодовой ветви (h_s). В табл. 22 представлены вариационные ряды по высоте закладки первого симподия.

Высоту закладки первого симподия мы рассматриваем как важнейший морфологический показатель скороспелости. Наследование этого признака имеет важное значение при работе с гибридами, полученными от скрещивания симподиальных форм с моноподиальными, скороспелость которых лимитируется главным образом продолжительностью вегетативной фазы, в свою очередь тесно коррелирующей с высотой закладки первой плодовой ветви.

Рассматриваемый признак имеет количественный характер, но относительно мало подвержен паратипической изменчивости.

При анализе вариационных рядов по указанному признаку у родительских форм, высеянных совместно с гибридами F₂, выявили 3—4 фенотипических группы, укладывающиеся в виде островершинных кривых, что подтверждает слабую вариативность этого признака под влиянием модифицирующих условий среды и косвенно их высокую генотипическую однородность по этому признаку.

У гибридов коэффициенты изменчивости высоты закладки первой плодовой ветви колеблются в пределах 17—22%; ва-

Статистические показатели изменчивости гибридов F_2 по высоте закладки первой плодовой ветви

Сорт и комбинация	n	M	σ	V%
149-Ф	150	6,06	0,75	12,4
C-8255	159	4,00	0,60	15,0
F_2 (C-8255 $\times$ 149-Ф)	301	4,54	1,17	25,8
F_2 (149-Ф $\times$ C-8255)	686	4,20	0,78	18,6
137-Ф	197	6,30	0,76	12,0
C-3506	148	4,36	0,72	16,5
C-3506 $\times$ 137-Ф	334	4,80	1,02	21,2
137-Ф $\times$ C-3506	305	4,39	0,77	17,5
Хор-10	137	6,00	0,79	13,2
24	134	4,85	0,64	13,2
24 $\times$ Хор-10	295	4,80	0,82	17,1
Хор-10 $\times$ 24	425	4,64	0,96	20,7
C-3506	135	4,22	0,74	17,5
C-8260	127	6,50	0,67	10,3
C-8260 $\times$ C-3506	322	5,50	1,30	23,6
Ssp. mexicanum $\times$ 149-Ф	90	8,10	2,70	33,3
153-Ф $\times$ ssp. mexicanum	139	9,10	3,04	33,4
149-Ф	70	5,70	0,80	14,0
153-Ф	90	6,80	1,00	14,7

риационные ряды во всех случаях трансгредируют до крайних вариант родительских форм (рис 8). Как было отмечено, гибриды F_1 от скрещивания форм с контрастным проявлением признака довольно четко уклонялись в сторону родителя с низкой закладкой, хотя ни в одном случае не повторяли его, что позволяет говорить о частичном доминировании этого признака в F_1 .

В F_2 во всех комбинациях скрещивания в различной степени доминирует родитель с низкой закладкой первого симподия.

Хотя кривые вариационных рядов на всех графиках захватывают крайние варианты родителей, однако они имеют островершинный характер и наибольшее число случаев приходится на высоту закладки, характерную для родителя с низкой закладкой. Число случаев с наиболее высокой закладкой (крайние варианты второго родителя) невелико.

В проанализированных комбинациях существенных различий в характеристике вариационных рядов реципрокных скрещиваний не наблюдалось.

Интересно отметить, что в комбинации 149-Ф×С-8255 и обратной одна из родительских форм (сорт С-8255) имеет низкую закладку первого симподия, что связано с конструкцией куста — предельным типом плодовых ветвей; оба эти признака при рассмотрении сортового разнообразия обнаружили тесную корреляцию. В F_2 как в прямой, так и обратной комбинации подавляющее большинство растений имело не предельный тип плодовых ветвей, который у хлопчатника является полным доминантом по отношению к предельному типу плодовых ветвей. Лишь третья часть растений имела рецессивный признак — предельный тип симподиев. Подавляющее большинство растений с не предельным типом симподиев унаследовали от родительской формы С-8255 низкую закладку первой плодовой ветви. Следовательно, корреляция между высотой закладки плодовой ветви и

типом плодовых ветвей может быть нарушена, в результате чего гибридизация с формами предельного типа может быть эффективно использована в селекции для получения скороспелого потомства с низкой закладкой плодовой ветви независимо от типа ветвления. На такую возможность с сортами тонковолокнистого хлопчатника указывает Ф. Сагдуллаев (1968).

У гибридов с дикой моноподиальной формой *ssp. mexicanum* в F_2 на естественном дне образуется непрерывный ряд с сильным доминированием низкой закладки и выщеплением самых крайних вариант культурного и дикого родителя (табл. 22).

Амплитуда изменчивости в F_2 широкая — встречаются растения с закладкой первого симподия в пазухе 5—6-го листа, как у культурного родителя, 17—18-го листа и выше. Растений

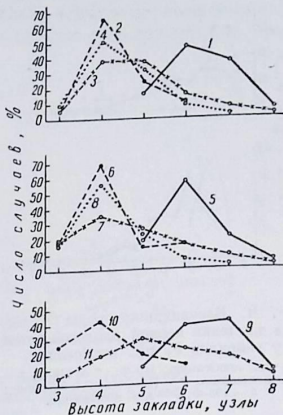


Рис. 8. Варьирование высоты закладки первого симподия у гибридов F_2 : 1 — сорт 137-Ф; 2 — С-3506; 3 — комбинация С-3506×137-Ф; 4 — 137-Ф×С-3506; 5 — сорт 149-Ф; 6 — С-8255; 7 — комбинация С-8255×149-Ф; 8 — 149-Ф×С-8255; 9 — сорт С-8260; 10 — С-3506; 11 — комбинация С-8260×С-3506.

с низкой закладкой типа культурного родителя значительно больше (табл. 22 и рис. 9).

Разумеется, растения с низкой закладкой плодовой ветви одновременно наследовали слабую фотопериодическую реакцию, в противном случае этот признак фенотипически не мог бы проявиться. Реально число скороплодных растений должно

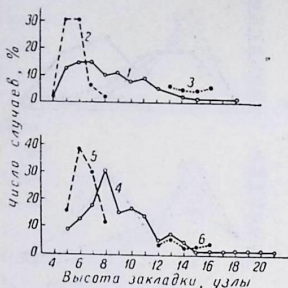


Рис. 9. Вариационные ряды по высоте закладки первой плодовой ветви у гибридов F_1 ssp. mexicanum:

1 — ssp. mexicanum $\times$ 149-Ф; 2 — 149-Ф; 3 — ssp. mexicanum; 4 — 153-Ф $\times$ ssp. mexicanum; 5 — 153-Ф; 6 — ssp. mexicanum,

быть еще больше, если учесть, что часть их унаследовала сильную фотопериодическую реакцию и по фенотипу не могла попасть в группу скороплодных растений. Резкую тенденцию симподиальных форм к доминированию в F_2 отмечали Leake and Rum-Prasad, (1914), J. C. Harland (1932).

В отношении фотопериодических форм, как в разбираемом примере, без сомнения, выращивание F_2 в условиях короткого дня, снимающего фактор фотопериодической реакции, дало бы более четкий ответ на вопрос о характере доминирования и

числовых соотношениях в потомстве; однако на коротком дне не представлялось возможным вырастить достаточно обширную популяцию.

При анализе вариационных рядов гибридов F_2 по h_s не наблюдается четких числовых соотношений различных фенотипических групп, характерных при моно- и полигибридных скрещиваниях, и нельзя провести точный факториальный анализ. Это объясняется следующими причинами: во-первых, количественным характером признака, варьирующего в определенных пределах в зависимости от микроусловий выращивания каждого растения; во-вторых, трансгрессией вариационных рядов родительских форм между собою во всех гибридных комбинациях, что влияло на числовые соотношения промежуточных групп.

У гибридов с дикой формой ssp. mexicanum, хотя вариационные ряды родителей и не трансгредируют, но действует другой дополнительный фактор — фотопериодическая реакция гибридов, также изменяющая истинные числовые соотношения различных по высоте закладки групп у гибридов F_2 .

Тем не менее, ряд моментов наводит на мысль, что признак этот относительно простой, регулируемый минимальным чис-

лом генов. На это указывают такие особенности поведения гибридов, как четкое проявление доминирования низкой закладки в F_1 и F_2 , выщепление в F_2 крайних вариантов родительских форм, что наблюдалось во всех без исключения гибридных комбинациях. При этом растения с высокой закладкой (условно рецессивный признак) выщеплялись в небольшом количестве. Относительно небольшая амплитуда варьирования признака у гибридов и родителей, невысокие коэффициенты изменчивости, указывающие на слабую подверженность при-

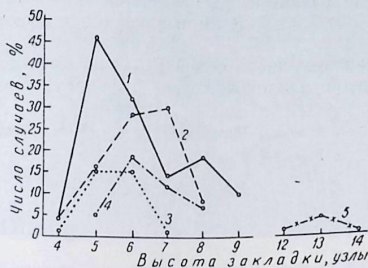


Рис. 10. Расщепление в семьях F_3 (потомство гибридов с наиболее низкой закладкой первого симподия):

1 — *ssp. mexicanum* × 149-Ф; 2 — *ssp. mexicanum* × 108-Ф;
3 — 149-Ф; 4 — 108-Ф; 5 — *ssp. mexicanum*.

нака паратипической изменчивости также характерны для генетически простых признаков.

Как показали дополнительные исследования, изложенные подробно в следующей главе, h_s имеет очень высокую наследуемость. Потомство гибридов F_2 с наиболее низкой и наиболее высокой закладкой при пересеве в F_3 большей частью повторяло показатели исходных растений при очень небольшой амплитуде варьирования (рис. 10).

На рис. 11 показано потомство F_3 крайне скороспелых растений гибридной популяции F_2 , полученной от скрещивания сортов 149-Ф и 108-Ф с дикой формой *ssp. mexicanum*. Вариационные ряды семей F_3 очень схожи с таковыми культурного родителя при несколько большей амплитуде варьирования, что указывает на высокую наследуемость признака.

Характер варьирования высоты закладки первой плодовой ветви и скороспелости у гибридов от скрещивания с дикой формой *ssp. mexicanum* в пределах семей F_3 , происходящих от наиболее контрастирующих растений популяции F_2 , отобра-

жен на рис. 11 и 12. Семьи F_3 резко различаются между собой, но внутри себя, т. е. в пределах гибридной семьи, растения довольно выровнены, что подтверждается сопоставлением крайних вариант.

Говоря об относительно простой генетической природе признака высоты закладки первой плодовой ветви, мы не склонны считать его монофакториальным, как это отмечает З. Ю. Максудов (1967). Анализ семей F_3 и F_4 , особенно у гибридов с дикой формой, выявил, что наряду с нерасщепляющимися семьями в потомстве крайних по скороспелости фракций растений F_2 в третьем поколении не расщепляется также часть семей с промежуточным выражением признака, т. е. с высотой закладки в 8—11-м узле.

Ниже приводим число семей F_3 , константных по высоте закладки первой плодовой ветви (*ssp. mexicanum* × 149-Ф):

Высота закладки Число семей Из них константных

в F_2	в F_3	
5—8	53	12
9—13	32	5
14 и выше	4	2

Приведенные данные свидетельствуют, что высота закладки первой плодовой ветви не может быть монофакториальным признаком. Такие нерасщепляющиеся семьи с промежуточным выражением признака в F_3 и F_4 могли возникнуть лишь в случае, когда исходные растения были гомозитными по всем генам, контролирующим признак, но по разным аллелям. Характер изменчивости высоты закладки первого симподия в гибридных популяциях F_1 — F_4 , а именно: четко выраженное явление доминирования, выщепление в F_2 крайних вариант родительских форм, слабая подверженность анализируемого признака паратипической изменчивости, высокая наследуемость и, наконец, получение в F_3 и F_4 нерасщепляющихся семей с промежуточным выражением признака — позволяет предполагать, что наследование высоты закладки первого симподия контролируется скорее всего двумя парами генов при частичном доминировании низкой закладки.

Наследование даты бутонизации, цветения и созревания. Из-за трудоемкости определения даты бутонизации мы были вынуждены ограничиться изучением этого признака на четырех гибридных комбинациях и соответствующих родительских формах. По дате цветения были проанализированы все гибридные комбинации.

Анализ представленных в табл. 23, 24 вариационных рядов родителей и гибридов по дате бутонизации и цветения показы-

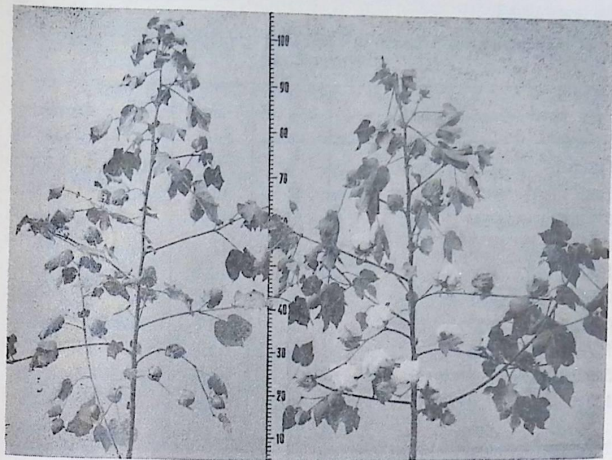


Рис. 11. Варьирование в потомстве гибридов с наиболее низкой закладкой первого симподия (F_3 153-Ф $\times$ ssp. *mexicanum*).

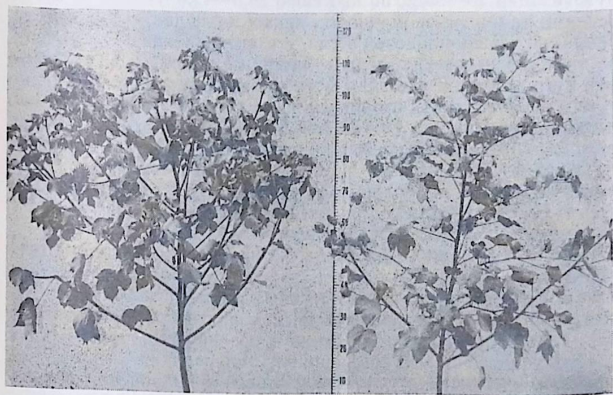


Рис. 12. Варьирование в потомстве гибридов с наиболее высокой закладкой первого симподия (F_3 153-Ф $\times$ ssp. *mexicanum*).

Статистические показатели изменчивости гибридов F_2 по дате бутонизации

Сорт и комбинация	n	M*	σ	V%
149-Ф	97	17,0	1,77	10,4
C-8255	100	10,7	1,86	17,4
149-Ф $\times$ C-8255	357	11,5	3,50	30,4
C-8255 $\times$ 149-Ф	300	11,3	3,64	32,2
137-Ф	93	16,9	2,40	14,2
C-3506	99	10,6	1,77	16,7
C-3506 $\times$ 137-Ф	300	12,5	3,24	25,9
137-Ф $\times$ C-3506	309	13,1	3,45	26,3
Ssp. mexicanum $\times$ 149-Ф	93	14,8	8,47	57,2
153-Ф $\times$ ssp. mexicanum	125	14,2	7,57	53,3

* Усредненная дата бутонизации на июнь.

вает, что при более высоких коэффициентах изменчивости (по бутонизации 25—30%, по цветению 28,5—41,6%) повторяются в целом те же закономерности, какие наблюдались по высоте закладки первой плодовой ветви, т. е. выщепление в F_2 крайних вариант родительских форм и частичное доминирование ранней бутонизации и цветения. У гибридов от скрещивания культурных форм с дикой амплитуда изменчивости по бутонизации и цветению шире ($V=53,3$ —57,2% — по бутонизации и $V=57,5$ —64,3% — по цветению). Скороспелая фракция обширна; однако у отдаленных гибридов и промежуточная фракция также представлена большим числом растений, что можно объяснить маскирующим влиянием фотопериодической реакции гибридов на характер расщепления (табл. 24).

Дата бутонизации и цветения, на наш взгляд, будучи количественным признаком с более широкой амплитудой изменчивости, чем высота закладки первой плодовой ветви, видимо, также обусловлена небольшим числом факторов. Это тем более вероятно, что все признаки тесно коррелируют друг с другом.

Вычисленные нами коэффициенты корреляции в гибридных популяциях F_2 между закладкой первой плодовой ветви и датой цветения положительные и очень высокие (от 0,7 до 0,89), тогда как корреляция с датой созревания гораздо слабее ($r=0,26$ —0,4).

Статистические показатели изменчивости даты цветения у гибридов F_2

Сорт и комбинация	n	M*	σ	V%
149-Ф	97	18,7	2,60	13,9
C-8255	100	10,3	2,00	19,4
C-8255 $\times$ 149-Ф	300	11,8	4,20	35,6
149-Ф $\times$ C-8255	403	11,6	4,20	36,2
C-3506	100	10,8	2,10	18,5
137-Ф	100	17,4	2,00	11,5
C-3506 $\times$ 137-Ф	312	13,5	5,40	40,0
137-Ф $\times$ C-3506	289	12,1	5,00	41,3
24	99	12,0	2,10	17,5
Хор-10	103	16,4	2,48	15,1
24 $\times$ Хор-10	300	13,2	4,57	34,6
Хор-10 $\times$ 24	380	12,0	4,57	38,0
Хор-10 $\times$ 133	430	16,0	4,58	28,6
133	97	19,0	2,20	11,6
C-8260 $\times$ C-3506	338	13,1	4,47	34,1
C-8260	101	19,4	2,00	10,3
Ssp. mexicanum $\times$ 149-Ф	83	15,4	9,90	64,3
153-Ф $\times$ ssp. mexicanum	108	16,0	9,23	57,7

* Усредненная дата цветения на июль.

Приводим сопряженность высоты закладки первой плодовой ветви с длиной вегетативной фазы и вегетационного периода:

Гибридная комбинация	Коэффициент корреляции с длиной	
	вегетативной фазы	вегетативного периода
F ₂ 149-Ф × С-8255	0,80	0,40
F ₂ С-8255 × 149-Ф	0,71	0,26
F ₂ 137-Ф × С-3506	0,72	0,28
F ₂ С-3506 × 137-Ф	0,89	0,36

Все представленные коэффициенты достоверны при уровне вероятности 0,999.

Подавляющее большинство исследователей разных культур приходит к выводу, что дата бутонизации и цветения, колосе-

ния регулируется двумя или несколькими парами генов при различном характере их взаимодействия, чаще аддитивном или комплементарном.

Совершенно иная картина наблюдается при анализе вариационных рядов по дате созревания, которые у родителей и особенно гибридов обширные, коэффициенты вариации достигают 54,5% (табл. 25). Кривые вариационных рядов имеют пологий характер, более близкий к кривой нормального распределения вариант (рис. 13). Комбинации с доминированием низкой h_s или раннего цветения не повторяют эту картину по созреванию.

Т а б л и ц а 25

Статистические показатели изменчивости признаков
по дате созревания

Сорт и комбинация	n	M*	σ	V%
149-Ф	97	16	3,34	20,9
C-8255	94	24	5,23	21,8
C-8255 $\times$ 149-Ф	293	17	5,00	29,4
149-Ф $\times$ C-8255	284	17	5,21	30,6
C-3506	97	—	—	—
137-Ф	100	18	3,68	20,4
C-3506 $\times$ 137-Ф	308	11	6,00	54,5
137-Ф $\times$ C-3506	283	12	5,70	47,5
24	96	9	3,65	40,5
Хор-10	93	21	3,46	16,5
24 $\times$ Хор-10	290	14	5,20	37,1
Хор-10 $\times$ 24	335	16	4,82	30,1
Хор-10 $\times$ 133	400	19	4,60	24,2
133	107	24	3,37	14,0
C-8260 $\times$ C-3506	414	11	5,60	50,9
C-8260	95	19	3,90	20,5

* Усредненная дата созревания на сентябрь.

В большинстве комбинаций гибриды занимают промежуточное положение в сравнении с родителями без выщепления крайних вариант. И только в трех комбинациях (C-8255 $\times$ 149-Ф, 149-Ф $\times$ C-8255, Хор-10 $\times$ 133), где родительские формы близки по длине вегетационного периода, но имеют разную

структуру, образуются трансгрессивные рекомбинанты, т. е. растения скороспелее обоих родителей. Иной характер варьирования по дате созревания по сравнению с датой бутонизации и цветения во многом определяется характером наследования периода от цветения до раскрытия коробочек, наиболее продолжительного у хлопчатника и сильно варьирующего в зависимости от сортовых особенностей и условий выращивания.

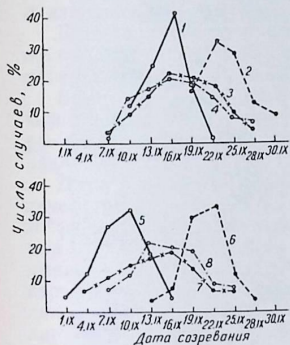


Рис. 13. Варьирование даты созревания у гибридов F_2 :

1 — 149-Ф; 2 — С-8255; 3 — С-8255×149-Ф;
4 — 149-Ф×С-8255; 5 — 24; 6 — Хор-10; 7 —
24×Хор-10; 8 — Хор-10×24.

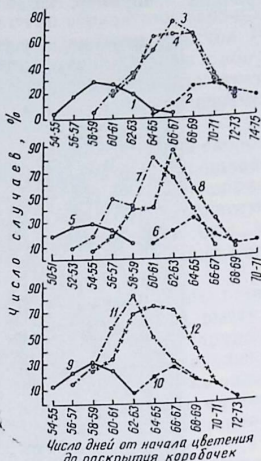


Рис. 14. Вариационные ряды по продолжительности периода от цветения до раскрытия коробочек у гибридов F_2 :

1 — 149-Ф; 2 — С-8255; 3 — 149-Ф×
С-8255; 4 — С-8255×149-Ф; 5 — С-3506;
6 — 137-Ф; 7 — С-3506×137-Ф; 8 —
137-Ф×С-3506; 9 — 24; 10 — Хор-10;
11 — 24×Хор-10; 12 — Хор-10×24.

Период от цветения до раскрытия коробочек по структуре — сложный признак и состоит, как это показано, в свою очередь, из двух периодов — роста коробочки и физиологического созревания волокна и семени (Лысенко, 1928; Тер-Аванесян, 1954; Абдуллаев, 1966; и др.), причем второй период более подвержен изменчивости как паратипической, так и в сортовом разрезе. Не удивительно поэтому, что кривые распределения вариант по продолжительности периода от цветения до раскрытия коробочек (рис. 14) не показывают доминирования, они обширны, но не достигают крайних вариант родителей, что характерно для полимерных признаков.

Более высокая скороспелость, чем у обоих родительских форм, наблюдается в случае сочетания у гибридов раннего цветения с коротким периодом от цветения до раскрытия коробочек (трансгрессивные рекомбинанты по скороспелости). Трансгрессивное расщепление может иметь, однако, и другие причины, например, когда скрещиваемые формы обладают

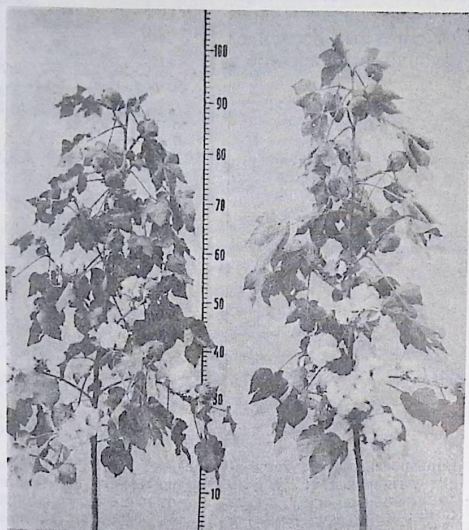


Рис. 15. Трансгрессия по скороспелости у гибридов F_3 *ssp. mexicanum* × 108-Ф. Справа — сорт 108-Ф; слева — F_3 гибрида.

доминантными или рецессивными аллелями в разных локусах. Выщепление таких трансгрессивных рекомбинантов возможно, когда ни один из родителей не обладает крайней степенью выражения фенотипа, которое может дать генетическая система.

Очень наглядно трансгрессивное расщепление у гибридов F_2 и F_3 от скрещивания культурных сортов с дикой формой *ssp. mexicanum*. На рис. 15 представлены трансгрессивные рекомбинанты по скороспелости, т. е. растения скороспелее скоропелого родителя (сорта 108-Ф).

Таким образом, варьирование в пределах гибридных популяций F_2 по дате созревания характерно для полигенных

признаков, что подтвердилось дальнейшими исследованиями по наследуемости этого признака. Дата созревания, а следовательно, и длина вегетационного периода в целом у хлопчатника сильно модифицируют под влиянием условий выращивания. Паратипическая изменчивость может полностью маскировать изменчивость наследственную, и сколько велики ни были бы различия между отдельными вариантами вариационного ряда, они могут не отражать различий генетических. Изучать поведение сложных количественных признаков в популяциях можно путем генетико-статистического анализа структуры гибридных популяций и определения наследуемости признака.

Данные по наследованию структурных элементов скороспелости в гибридных популяциях, полученных от скрещивания контрастных форм, можно резюмировать следующим образом.

Высота закладки первой плодовой ветви, имея количественный характер, контролируется небольшим числом генов, скорее всего двумя парами при неполном доминировании низкой закладки.

Дата бутонизации и цветения сильнее подвержены паратипической изменчивости, что подтверждается более высокими коэффициентами изменчивости. Однако характер вариационных рядов — выщепление в F_2 крайних вариант родителей, доминирование ранней бутонизации и цветения, а также сильная корреляция с высотой закладки первой плодовой ветви позволяют полагать, что эти признаки у хлопчатника также контролируются небольшим числом локусов.

Длина вегетационного периода и период от цветения до созревания у хлопчатника — структурно более сложные признаки полигенного типа наследования. Явление доминирования для них не характерно, кривые распределения имеют пологий характер, приближающийся к кривой нормального распределения вариант. В отдельных комбинациях, где родительские формы близки по длине вегетационного периода, но отличаются структурно, отмечается выщепление трансгрессивных рекомбинантов, что также характерно для полигенного наследования.

Глава 2.

НАСЛЕДУЕМОСТЬ ЭЛЕМЕНТОВ СКОРОСПЕЛОСТИ И СОПРЯЖЕННЫХ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Следует различать понятие наследования и наследуемости признака. При изучении наследования признака определяется соотношение различных фенотипических групп в расщепляющихся популяциях и на основании этого устанавлива-

ется число генов, контролирующих признак, их взаимодействие и локализация.

Изучение наследуемости признака предполагает определение соотношения наследуемой и ненаследуемой изменчивости популяции, степени участия генотипа в ее фенотипическом разнообразии по изучаемому признаку и эффективности отбора.

Разработка вопроса наследуемости признаков — необходимый и наиболее плодотворный путь расширения наших представлений в области генетики количественных признаков и усовершенствования на этой основе методики селекции, первоначально разработанной на альтернативных признаках без учета специфики и усложнений в действии полигенов.

В селекционной работе дифференциация наследуемой и ненаследуемой изменчивости достигается методом индивидуального отбора и проверки по потомству.

В 1949 г. Харланд писал: «...тот принцип, что селекционную ценность растения можно установить только по средним признакам потомства, является основным принципом всей селекционной техники при работе с растениями, размножающимися семенами».

До работ Вильморена и Я. Нильсона, впервые предложивших метод индивидуального отбора и проверки по потомству для выявления наследственной изменчивости, большинство исследователей придерживалось мнения о наследуемости любой изменчивости; это мнение особенно пропагандировали Галлет и математическая школа Гальтона и Пирсона.

Теоретическое обоснование метода индивидуального отбора и проверки по потомству впервые дал В. Л. Иоганнсен (1935), установивший эффективность отбора только в гетерогенных популяциях и неэффективность его в чистых линиях, гомозиготных по селектируемому признаку, изменчивость которых носит паратипический ненаследуемый характер. Он писал: «Главным результатом моей маленькой работы является то, что я считаю селекцию модификации совершенно безрезультатной». Таким образом, Иоганнсен впервые ввел понятие о наследуемой, или генотипической и паратипической изменчивости, что имело принципиальное значение для развития теории и практики селекции.

Однако метод индивидуального отбора и проверки по потомству — по существу метод эмпирический, не позволяющий судить об изменчивости структуры гибридной популяции в целом в различных генерациях и по различным признакам. В то же время только на основании изучения этих вопросов можно было рассчитывать на обобщения, дающие возможность критически подходить к методам селекционной работы в части сложных количественных признаков.

С этой целью начиная с 30-х годов стали разрабатываться особые методы генетико-статистического анализа популяций по количественным признакам, с помощью которых можно было расчленить фенотипическую изменчивость популяции на составные компоненты и выявить наследуемость количественных признаков в популяциях.

В исследованиях по количественной генетике R. Mather (1949) разделяет фенотипическую изменчивость на три компонента:

1) ненаследуемая паратипическая изменчивость, возникающая в результате действия измененных условий среды;

2) наследуемая изменчивость, сводящаяся к различию между средним выражением признака двух гомозигот по каждой паре факторов. Наследуемые различия между двумя чистыми линиями могут считаться в этом смысле фиксируемой изменчивостью (fixable variation);

3) последний компонент изменчивости вызывается доминантным действием генов. Поскольку этот тип изменчивости не может быть использован в селекции, Mather (1949) описывает его как нефиксируемую генетическую изменчивость (unfixable variation).

Впервые метод расчленения фенотипической дисперсии популяции на генотипический и паратипический компоненты и генотипической дисперсии на фиксируемую и нефиксируемую (обусловленную эффектом доминирования) разработали R. A. Fisher, F. R. Immer and O. Tedin (1932) и в дальнейшем усовершенствовали R. Mather (1949), S. N. Warner (1952), C. Weber (1950), C. R. Weber, B. R. Moorthy (1952), S. Falconer (1960).

Фенотипическая изменчивость популяции представляет собою результат взаимодействия генотипической (наследственной) и паратипической (ненаследственной) изменчивости, и если общую фенотипическую дисперсию, или вариансу популяции, обозначить δ_{PH}^2 (phenotype), то она будет равняться

$$\delta_{PH}^2 = \delta_H^2 + \delta_e^2,$$

где δ_H^2 — дисперсия, обусловленная наследственными факторами (h-heredity);

δ_e^2 — дисперсия, обусловленная влиянием факторов среды (E-environmental).

Если дисперсию δ_{PH}^2 обозначить через v_{PH} , то уравнение принимает следующий вид:

$$v_{PH} = v_H + v_e.$$

Генотипическая дисперсия (варианса) в свою очередь определяется аддитивным эффектом генов, отклонением от аддитивной схемы, обусловленным доминантностью, и отклонением,

которое можно приписать взаимодействию неаллельных генов, т. е. эпистатическим взаимодействием.

В связи с этим к трем главным компонентам генетической дисперсии, впервые предложенным Wrighte (1952), относятся аддитивный, доминантный и неаллельный компоненты:

$$v_G = v_a + v_d + v_N.$$

При этом аддитивная генотипическая вариация — главная причина сходства между родителями и потомками, как это предполагали R. Emerson and E. East (1913), составившие первую простую модель действия полигенов при различном числе локусов, действующих в отсутствие доминантности.

Для выявления эффективности отбора необходимо выявление общей генетической вариации и ее отношения к фенотипической вариации. Lush (1945) впервые предложил общую формулу для выражения отношения между наследственной и паратипической частями фенотипической изменчивости признака.

Отношение генотипической дисперсии к фенотипической $\left(\frac{\delta_N^2}{\delta_N^2 + \delta_\varepsilon^2} \right)$ Lush и предложил назвать наследуемостью (heritability), которая выражается в процентах и отражает степень участия генотипа в фенотипическом разнообразии популяции.

Понятие наследуемости признаков имеет фундаментальное значение для генетики, селекции, семеноводства. Чем выше наследуемость признака, тем сильнее степень наследственной обусловленности его, тем выше эффективность работы методом отбора. Генетически простые признаки, слабо варьирующие под влиянием условий выращивания, имеют высокую наследуемость и, наоборот, полигенные признаки, связанные многочисленными связями с условиями среды, обычно имеют низкую наследуемость, что и обуславливает невысокую эффективность отбора. Поэтому характер наследуемости — дополнительный фактор, по которому можно судить о генетической обусловленности признака. У одного и того же признака наследуемость в разных популяциях может быть различной. Характер наследуемости признака в популяции — показатель ее генетической структуры.

Чем выше наследуемость, тем больше генетическая гетерогенность популяции, ее генотипическое разнообразие и, наоборот, если коэффициент наследуемости низок или приближается к нулю, то это свидетельствует о гомозиготности данного признака в популяции, о том, что все наблюдаемое фенотипическое разнообразие представляет паратипическую ненаследуемую изменчивость, обусловленную факторами среды. У генетических границ отбора (в генетически однородном материале типа «чистых линий») генотипическая вариация, а следовательно,

и наследуемость теоретически близки нулю. Отсюда понятно, что показатели наследуемости могут быть использованы также для изучения генетической однородности сортов в семеноводстве.

В селекционной работе значение показателей наследуемости трудно переоценить. Наследуемость — это главный, наиболее точный показатель генетической эффективности отбора по разным признакам, в различных гибридных поколениях и сортопопуляциях, позволяющий селекционеру определять интенсивность отбора.

Для эффективного отбора должно быть два условия: достаточная генотипическая изменчивость исходной популяции и достаточно высокая наследуемость признака.

Н. П. Дубинин (1966) приводит схему по эффективности отбора в популяциях в случае полной 100%-ной наследуемости признака и если признак только на 20% обусловлен наследственностью. Итоги отбора растений с максимальным выражением признака в течение 4 лет резко различались.

Для выявления генетической эффективности отбора определяют наследуемость признака и фенотипическую изменчивость селекционируемого признака. Генетический эффект отбора выражается при этом произведением

$$in \sqrt{v_p},$$

где n — наследуемость;

v_{pn} — среднее квадратическое отклонение;

i — интенсивность отбора, зависящая от процента особей популяции, допускаемых к репродукции.

Генетическая эффективность отбора (реакция на отбор) может быть выражена также формулой

$$h^2 S,$$

где h^2 — наследуемость;

S — селекционный дифференциал, выраженный в единицах среднего квадратического отклонения.

Нетрудно убедиться, что при любом способе определения эффективности отбора наследуемость — наиболее интегральный показатель. Имея достоверные оценки наследуемости и среднего квадратического отклонения популяции, можно предсказывать реакцию на отбор в следующем поколении. Но поскольку наследуемость изменяется по мере отбора из поколения в поколение, необходимо определять ее в каждом поколении.

Определение наследуемости лежит в основе индексных методов селекции, которые, несмотря на трудоемкость в отношении статистических исследований, можно считать наилучшими в смысле обеспечения контролируемого отбора (Hazel, 1943;

Manning, 1956). При использовании индексных методов создается возможность вести отбор в семьях, сохранивших наибольшую генетическую изменчивость по селективируемому признаку и тем самым повышать генетическую эффективность отбора. Н. L. Manning, используя индексы урожайности, сумел достоверно повышать урожайность хлопчатника сорта ВР-52 в условиях Уганды ежегодно на 4%. Известный метод селекции педигри, который разработали I. B. Hutchinson и V. G. Panse (1937) для хлопчатника и при котором потомства с самых ранних стадий испытываются в рандомизированных блоках и в повторности, также основывается на определении наследуемости как отношения генотипической дисперсии семей к общей фенотипической дисперсии популяции.

Более подробное описание этих и других методов селекции дано в IV части.

Существуют различные методы определения наследуемости. Прежде всего это корреляционно-регрессионный метод, впервые предложенный Lush, (1945) для определения наследуемости у животных. При этом вычисляются коэффициенты корреляции или регрессии между показателями исходных индивидуумов и их потомств, которые затем удваиваются по схеме Райта (Wrighte, 1952).

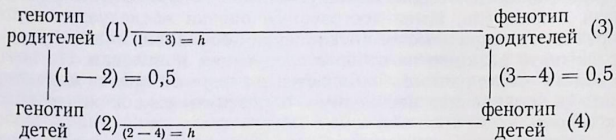
Согласно схеме корреляций между генотипами и фенотипами родителей и детей коэффициент наследуемости равен удвоенному коэффициенту корреляции $h^2 = 2r$. Wrighte считал, что корреляция между генотипами родителей и детей (1—2) равна половине (0,5). Корреляции между генотипами и фенотипами у детей и родителей (1—3) и (2—4) равны между собой, а коэффициент корреляции между фенотипами родителей и детей считался равным произведению всех промежуточных коэффициентов:

$$r(3-4) = h \times 0,5 \times h = 0,5h^2$$

или

$$h^2 = 2r.$$

Ниже приводим схему корреляции между родственными группами по Wrighte:



На культурах-самоопылителях удвоения коэффициентов корреляции не требуется, так как коэффициенты корреляции между генотипами и фенотипами родителей и детей равны еди-

нице. Корреляционный метод довольно широко используется и сейчас зарубежными исследователями, причем некоторые из них дают ему довольно высокую оценку.

Н. К. Hayes, F. R. Immer and D. C. Smith (1955) пишут: «Оценка эффективности отбора по отдельным признакам в расщепляющихся популяциях может быть произведена со значительной точностью путем использования коэффициентов корреляции или регрессии...» и «...новейшие статистические методы выглядят имеющими значительную ценность как особые инструменты для более точного разделения изменчивости, вызванной наследственностью и переменами в окружающей среде. Однако они не имеют практических преимуществ в сравнении с прежними методами корреляции с точки зрения оценки эффективности селекции по отдельным признакам».

Н. А. Плохинский (1964) отмечает, что более точные сравнения силы наследственного влияния на структуру разнообразия потомков можно получить, если брать коэффициент корреляции в квадрате.

Другой метод, который разработал R. Mather (1949) и усовершенствовал S. N. Warner (1952), основывается на сопоставлении дисперсий (вариансы) инбредных родителей P_1 и P_2 , популяции F_1 , двух беккроссов B_1 и B_2 , популяции F_2 , которые высеваются в рандомизированных блоках в повторности.

За паратипическую дисперсию принимается усредненная дисперсия двух родителей и F_1 (генетически однородных систем). Зная v_p (фенотипическая вариация) и v_e (паратипическая вариация), а также соответствующие теоретически рассчитанные уравнения каждой из вариантов F_2 и беккроссов

$$\left(\text{для } F_2 \ v_p = \frac{1}{2} a^2 + \frac{1}{4} d^2 + v_e, \text{ для } B \ v_p = \frac{1}{4} a^2 + \frac{1}{4} d^2 + v_e \right)$$

вычисляются доминантная и аддитивная вариации. Наследуемость определяется как отношение аддитивной вариации к общей фенотипической. Н. Е. Robinson, R. E. Comstock and P. H. Harvey, изучавшие наследуемость и доминантность кукурузы разными методами, сообщают, что оценки наследуемости, основанные на компонентах дисперсии, точнее, чем вычисленные из регрессий родитель — потомок.

Неудобство этого метода для хлопчатника заключается в том, что он требует совершенно однородных (инбредных) родителей и отдельного полевого опыта.

Н. А. Плохинский (1964) разработал метод определения наследуемости для животных на основании дисперсионного анализа, назначение которого заключается в измерении силы и достоверности влияний вообще и в том числе различных наследственных влияний.

Для определения показателя наследуемости составляется однофакторный дисперсионный комплекс, где за градации

фактора принимаются группы отцов или матерей с одинаковым выражением признака, за градации комплекса — группы детей по классам родителей или отдельным родителям, а результативным признаком — изучаемый признак, измеренный у каждого потомка.

Разнообразие частных средних (межгрупповое разнообразие — факториальное варьирование) характеризует генотипическое разнообразие родителей по этому признаку, разнообразие индивидуальных значений результативного признака в пределах отдельных градаций (случайное разнообразие) — паратипическую изменчивость данной группы.

Наследуемость вычисляется как отношение факториального варьирования (межгрупповое варьирование) к общему. Существенность коэффициента наследуемости определяется по критерию Фишера.

На растениях этот метод не применяли. Наша попытка — первая в этом направлении. Как мы увидим дальше, в применении к культурам-самоопылителям этот метод имеет определенные перспективы, обеспечивая более высокую точность показателей наследуемости, чем корреляционный метод.

Ниже приводится обзор работ по наследуемости признаков у растений. В основном это работы зарубежных авторов, так как в отечественной литературе вопрос наследуемости признаков у растений-самоопылителей совершенно не изучен. Дело в том, что статистические методы, связанные с развитием генетики популяций и генетики количественных признаков были разработаны и стали практически использоваться последние 20—25 лет, т. е. именно в те годы, когда сложившаяся у нас в биологической науке ситуация не способствовала глубокому исследованию целого ряда ведущих проблем генетики.

Основное внимание ниже будет уделено работам, где анализируется наследуемость длины вегетационного периода и отдельных его элементов в сопоставлении с другими признаками количественного характера.

C. Weber (1950) изучал наследование и корреляции некоторых хозяйственных признаков, в том числе даты созревания у межвидовых гибридов сои. Наследуемость определяли по Mather на основании дисперсии F_2 , двух беккроссов и родителей. По сравнению с другими признаками дата созревания имела высокую наследуемость, поэтому, по мнению автора, селекция на скороспелость была эффективной. Созревание не коррелировало с какими-либо другими признаками.

I. Mahmud and H. H. Cramer (1951) изучали наследуемость урожая, высоты растений и созревания у гибридов сои. Они обнаружили расщепление по изученным признакам до F_6 — F_8 . При этом наследуемость F_3 , F_4 была очень высокая и колебалась по созреванию в пределах 92—100%, по урожаю

69—77%, когда обе генерации выращивались в один год и влияние условий среды на изменчивость было незначительным. При выращивании же генераций F_3 и F_4 в разные годы наследуемость по созреванию колебалась в пределах 35—50%, а по продуктивности была незначительной.

C. R. Weber, B. R. Moorthy (1952) исследовали наследуемую и ненаследуемую изменчивость хозяйственных признаков у гибридов гороха. Обработку материала проводили по Матеру. В каждом варианте изучали около 300 растений. Фенотипическую, генотипическую и ненаследуемую варианты и ковариансы каждой пары признаков использовали для оценки наследуемости признаков и генотипических корреляций. По полученным данным наиболее высокая наследуемость наблюдалась по дате цветения (75,6%), меньшая—по периоду созревания плодов (55,7%) и весу семян (54,3), наименьшая—по урожаю семян (1,7%).

K. Kalton (1948) изучал гибриды F_2 — F_4 сои 25 комбинаций скрещивания по урожаю семян, скороспелости, высоте растений. Среди всех прочих хозяйственных признаков созревание показало наиболее высокую наследуемость при наименьшем числе генов, что определялось по характеру трансгрессии вариационных рядов. Создавалось впечатление аддитивного взаимодействия генов. Созревание не коррелировало с другими признаками.

B. G. Bartley and C. K. Weber (1952) также определяли наследуемость гибридов сои. Разделение фенотипической вариации на компоненты проводили по Матеру. По созреванию и урожаю семян вычисляли коэффициенты корреляции между растениями F_2 и потомством F_3 и коэффициенты регрессии, принимаемые непосредственно за показатели наследуемости.

При обоих методах наиболее высокие коэффициенты получены по дате цветения, наиболее низкие—по урожаю. Так, коэффициент корреляции F_3 — F_4 по урожаю равен 0,34, по цветению 0,83, наследуемость, вычисленная по коэффициентам регрессии, соответственно 18,1 и 75,3%. Указанные авторы считают метод оценки наследуемости по коэффициентам регрессии эффективным. Они подчеркивают важность знания наследуемости для усовершенствования методики селекционной работы.

R. J. Frey (1954) изучал наследование и наследуемость даты колошения у ячменя. По дисперсии вариационного ряда он полагает, что две пары факторов управляют этим признаком, действие их комплементарного типа, причем доминировала позднеспелость, что, по его мнению, облегчает работу селекционера, так как скороспелые растения мало расщеплялись в потомстве по этому признаку. Растения, имеющие в F_2 один либо не имеющие доминантных генов, являются скороспелыми.

Наследуемость определяли как коэффициент регрессии между растениями F_2 — F_3 . Этот метод для растений, по мнению Frey, наиболее приближен к методу, описанному Лашем. Наследуемость колебалась от 47 до 92% в различных комбинациях, из чего видно, что дата колошения незначительно зависит от условий среды, тогда как урожай имеет очень низкую наследуемость.

C. D. Hintz and J. M. Green (1954) исследовали наследование и наследуемость периода созревания коробочек гибридов хлопчатника *G. hirsutum* L. Наследуемость изучали по методу Mather. В качестве родителей взяли промышленные, не самоопыленные сорта. Поскольку родители были гетерозиготны, не было возможности расчленить общую фенотипическую вариацию на составные элементы. Наследуемость периода созревания коробочек признака равнялась 50,6%.

G. A. Kemp (1963) занимался наследуемостью гибридов скороспелых и позднеспелых сортов томата. Он выявил положительную корреляцию между растениями F_2 и F_3 по скороспелости и размеру плодов. Вычисленные коэффициенты корреляции по скороспелости существенны (достигают 0,665); по размеру плодов — менее значительны. Выравнивание материала по скороспелости в F_4 — F_5 свидетельствует о возможности браковки по длине вегетационного периода нежелательных форм в ранних генерациях. Предлагается испытание линии F_3 в повторностях для обоснованной браковки по скороспелости.

G. Walkof (1961) сообщает, что у томатов наследуемость размеров плода равнялось 40,53%, по созреванию — 37,38%.

Z. Z. Ray and T. K. Richmond (1966), изучавшие генетику высоты закладки первой плодовой ветви у хлопчатника как морфологического индикатора скороспелости, отмечают, что из всех прочих элементов скороспелости высота закладки первой плодовой ветви менее подвержена влиянию факторов окружающей среды, чем другие исследованные индикаторы. Это подтверждается его большей способностью к передаче по наследству и меньшей дисперсией в расщепляющихся популяциях. McNamara (1940) получил аналогичные результаты по этому признаку.

Все перечисленные авторы считают, что такие элементы скороспелости, как фаза колошения или цветения, а в отдельных случаях и длина вегетационного периода однолетних культур, имеют более высокую наследуемость по сравнению с другими хозяйственными признаками, особенно продуктивностью. Характерно также, что у разных культур показатели наследуемости одних и тех же признаков существенно различаются.

Большинство авторов приходят к выводу, что селекция по таким элементам скороспелости, как фаза колошения — цветения, в F_2 высоко эффективна, но нельзя это распространять

на более сложные комплексные признаки, как длина вегетационного периода, продуктивность и др., стабилизация которых происходит в более высоких генерациях, пока все гены, обуславливающие данный признак, не перейдут в гомозиготное состояние.

При существующей методике селекционной работы с культурами самоопылителями, в частности с хлопчатником, не предусматривается дифференциация в работе с расщепляющимися популяциями по признакам с различной генетической структурой.

Игнорируется тот факт, что полимерные признаки, контролируемые многими локусами, имеют совершенно иной характер расщепления, в частности, в ранних поколениях процент гомозиготных форм ничтожно мал. Мерные признаки сильно подвержены модификациям, что очень затрудняет расчленение двух типов изменчивости в полевых условиях.

Уже исходя из этих моментов априори можно предполагать, что одинаковая методика работы с разными по генетической сложности признаками в гибридных популяциях не только не оправдана, но может снижать результативность селекционной работы.

Мы задались целью изучить наследуемость по элементам скороспелости и некоторым другим сопряженным количественным признакам в различных гибридных поколениях и сортопопуляциях, имея в виду, что наследуемость — наиболее интегральный и ценный критерий генетической эффективности отбора.

Учитывали также, что генетический анализ количественных признаков, в том числе длины вегетационного периода, возможен только при использовании биометрических методов, основанных на изучении усредненного действия всех генов на фенотип.

Методика опыта. Вычисление коэффициента наследуемости — трудоемкая работа, мы лишены были возможности определить ее по всем элементам скороспелости и решили остановиться на двух показателях — высоте закладки первой плодовой ветви и длине вегетационного периода (число дней от всходов до раскрытия первой коробочки). Эти количественные признаки представляют особый интерес вследствие различной генетической структуры. Высота закладки первой плодовой ветви, по нашим данным, — относительно простой дифакториальный признак, мало варьирующий при различных условиях выращивания, тогда как длина вегетационного периода — более сложный полимерный признак, значительно модифицирующий.

Для сопоставления определяли наследуемость длины волокна, крупности коробочки и урожайности как полигенных

признаков, из которых урожайность — наиболее изменчивый признак. Оценка их наследуемости — серьезный критерий, позволяющий косвенно судить о степени полимерности признака.

Наследуемость высоты закладки первой плодовой ветви и длины вегетационного периода выявляли в четырех гибридных комбинациях, две из которых (Хор-10×133 и Хор-10×24) были заложены в 1963 г., две другие — годом позже (137-Ф×С-3506 и 149-Ф×С-8255), а также у всех родительских форм. Кроме того, определяли наследуемость высоты закладки первой плодовой ветви в двух гибридных комбинациях с дикой формой *ssp. mexicanum*. В комбинациях Хор-10×133 и Хор-10×24 коэффициенты наследуемости h_s и длины вегетационного периода вычисляли в гибридных поколениях F_1 , F_2 , F_3 , F_4 .

В комбинациях 149-Ф×С-8255 и 137-Ф×С-3506 коэффициент наследуемости h_s вычисляли для F_2 и F_3 . Наследуемость длины вегетационного периода в комбинации 137-Ф×С-3506 вычисляли в генерациях F_2 и F_3 , а в комбинации 149-Ф×С-8255 — только в генерации F_2 , так как посевы 1968 г. (F_4) были сильно поражены вилтом и сопоставление показателей F_3 и F_4 не представлялось возможным.

В работе приводятся коэффициенты наследуемости длины волокна, крупности коробочки и урожайности по двум комбинациям Хор-10×133 и Хор-10×24 в F_1 , F_2 , F_3 . Все включенные в опыт сорта были описаны в предыдущей главе.

О наследуемости первоначально судили по коэффициентам корреляции между показателями исходных растений и развернутыми показателями вариационного ряда в потомстве. При этом число исходных растений в F_1 по каждой комбинации равнялось 30; брали наиболее контрастные по каждому признаку растения, в потомстве проводили индивидуальный анализ всех растений по анализируемым признакам.

Число исходных растений в F_2 равнялось 100. На все эти растения, взятые без выборки, навешивали этикетки, на которых указывали высоту закладки первой плодовой ветви, дату цветения и созревания, и брали 5-коробочные пробные образцы для определения крупности коробочки, длины и выхода волокна. Семена с этих пробных коробочек шли на пересев. Потомство было посеяно отдельными 25-луночными рядками. Учет в потомстве F_3 проводили индивидуально по каждому растению во всех полноценных по числу растений и не больных вертициллезным вилтом семьях. Опять на каждое растение-потомок навешивалась этикетка с указанием высоты закладки первого симподия, даты цветения и созревания и собирались 5-коробочные пробы на анализ и пересев.

Таким образом, по каждой комбинации 100 исходных растений обеспечивало не менее 800—1000 растений в потомстве

и, следовательно, высокую существенность коэффициентов корреляции.

В F_3 по каждой комбинации намечали 3—6 семей (при выборе семей учитывали нормальную густоту стояния растений и их развитие). Крайние по скороспелости семьи отбрасывали.

В намеченных семьях все без исключения растения подвергали индивидуальному анализу описанным выше способом и урожай собирали в виде 5-коробочных проб с каждого растения. Все пробные образцы пересевали в последующем году; потомство каждого растения было представлено 20-луночным рядом; потомство каждой семьи в F_4 занимало от 20 до 30 рядков, что обеспечивало 300—600 и более растений в потомстве каждой семьи. При таком числе случаев коэффициенты корреляции между поколениями F_3 и F_4 были существенны даже при очень небольших значениях. Аналогичным образом прорабатывали материал в F_4 и F_5 . При определении наследуемости признаков у элитных материалов — родительских сортов число исходных растений равнялось 100, показатели этих растений коррелировали со средними показателями семьи в потомстве.

Как было отмечено, наследуемость признаков у сортов, гибридов F_1 , F_2 и F_3 по длине волокна, крупности коробочек и урожайности вычислялась корреляционным методом для больших выборок по способу произведений, с определением существенности полученных коэффициентов при уровне вероятности 0,999.

Наследуемость высоты закладки первой плодовой ветви и длины вегетационного периода выявляли двумя методами — корреляционным и методом дисперсионного анализа. Для вычисления показателей наследуемости составляли и анализировали дисперсионный комплекс, где за градации фактора принимали классы родителей с одинаковым выражением признака, за градации комплекса группы — потомки по классам родителей, а результативным признаком был изучаемый признак, измеренный у каждого растения в потомстве.

Коэффициент наследуемости представляет отношение факториального варьирования (т. е. отклонение частных средних от общей средней), которое принимается за генетическое варьирование к общему фенотипическому варьированию (отклонению всех дат от общей средней).

Критерий существенности Фишера определяли по следующей формуле, предложенной Н. А. Плохинским (1964):

$$F = \frac{h^2(N-r)}{(1-h^2)(r-1)} \geq F_{st} \begin{cases} v_1 = r - 1 \\ v_2 = N - r \end{cases}$$

В связи с высоким значением v_2 фактически полученные значения критерия F (показателя существенности) намного

превосходили стандартные значения при доверительной вероятности 0,99, что обеспечивало высокую достоверность полученных коэффициентов наследуемости.

Результаты опытов

В 1964 г. был заложен опыт по изучению наследуемости комплекса признаков у гибридов первого поколения по следующим соображениям. В селекции хлопчатника до самого последнего времени, а многими селекционерами и сейчас проводится жесткая браковка гибридов F_1 ; сохраняется и переводится в F_2 не более 10% растений из всей гибридной популяции.

Подобная методика селекционной проработки гибридных материалов хлопчатника была внедрена в практику с 40-х годов в связи с утвердившейся тогда в науке концепцией об обязательном доминировании скороспелости в F_1 ; в дальнейшем такой подход был распространен и на другие хозяйственно ценные признаки, вопреки известным и тогда многочисленным фактам о преимущественно промежуточном характере наследования скороспелости и других количественных признаков. Кроме того, какова бы ни была скороспелость комбинации в F_1 , вызываемая эффектом доминирования, в F_2 в результате рекомбинации составных элементов скороспелости, а также трансгрессивной рекомбинации обычно выклиниваются еще более скороспелые формы (Вавилов, 1937; Эллади, 1939; и др.).

Отрицательный эффект жесткой браковки гибридов в F_1 в пределах гибридных комбинаций усугублялся очень малыми размерами гибридных популяций в связи с большим числом закладываемых комбинаций скрещивания (до 200 и более). При такой методике резко уменьшались размеры гибридных популяций F_2 , которые по большинству комбинаций были представлены несколькими семьями.

Вопрос о целесообразности браковки гибридов F_1 был объектом широкого обсуждения еще в 30-х годах. Следует отметить, что Н. И. Вавилов до конца не придерживался этой концепции, о чем свидетельствуют его высказывания (1966б, стр. 161). Проведение браковки в F_1 противоречит основным принципам генетики. Любопытно в этом отношении мнение крупного генетика Д. Костова (1936): «Если такой отбор имеет обоснование, то он должен знаменовать новую эру в генетике, в противном случае он означает регресс на 35 лет».

Сохранившаяся до сих пор практика браковки гибридных материалов в F_1 не только бесполезна из-за незначительной наследуемости признаков у гибридов первого поколения, но приносит вред, уменьшая размеры гибридной популяции F_2 и снижая вероятность обнаружения редких экземпляров растений с удачной рекомбинацией признаков. Это особенно ка-

сается культуры хлопчатника, у которого ведущие хозяйственные признаки связаны обратной корреляцией.

Значение размеров гибридной популяции F_1 и F_2 в селекционной работе неоднократно подчеркивали крупные селекционеры. Ф. Эллиот (1961) отмечает, что процесс кроссинговера, осуществляемый в мейозе гибридов F_1 , — единственный период, когда наблюдается попарное сближение всех хромосом одного родителя с хромосомами другого, что создает максимальные возможности для рекомбинации признаков каждого из родителей, поэтому увеличение числа особей F_1 облегчает вероятность осуществления редких рекомбинаций. «Таким образом, существует прямая зависимость между численностью популяции F_1 и шансами получения зигот, в которых были бы соединены все желательные гены, вносимые обоими родителями».

О. Окерман и Дж. Мак-Кей (1955) считают, что ограниченные численности популяции F_1 «делает невозможным, чтобы в F_2 полностью осуществились все комбинации генов. Как бы ни проводилась селекция в дальнейшем, уменьшение числа возможных вариантов при скрещивании будет неизменно сказываться». Все отмеченное особенно касается селекции количественных признаков, обусловленных большим числом генов с разным различным характером их взаимодействия. П. П. Лукьяненко (1963) при селекции пшениц начинает отбор со второго поколения, обеспечивая по каждой комбинации около 1000 растений.

Особая обстановка по данному вопросу в селекции хлопчатника, где до самого последнего времени практиковалась жесткая браковка гибридного материала, вызвала необходимость экспериментальной проверки целесообразности браковки гибридов в F_1 на этой культуре. С этой целью в отдельных семьях отбирали крайние варианты растений по длине вегетационного периода, высоте закладки первого симподия, длине волокна, крупности коробочки и продуктивности в количестве 30—50 растений по комбинации. Сопоставляя показатели исходных растений и развернутого вариационного ряда F_2 вычисляли коэффициенты корреляции между показателями растений в F_1 и F_2 . В комбинациях Хор-10×133 и Хор-10×24 коэффициенты были следующими: по высоте закладки первого симподия 0,11 и 0,04; длине вегетации (в днях)—0,09 и 0,06; урожаю (в г) — 0,07 и 0,152; длине волокна (в мм) — 0,169 и 0,08; по выходу волокна (в %) — 0,23 и 0,05.

Как и следовало ожидать, коэффициенты корреляции между смежными генерациями оказались очень малы и иногда не достоверны (когда $r < 0,06$), хотя число измерений всегда было выше 500.

Незначительные коэффициенты корреляции между показа-

телями исходных растений и их потомства в F_2 по высоте закладки первой плодовой ветви, дате созревания, длине, выходу волокна и продуктивности в приведенных комбинациях скрещивания показывают, что изменчивость признака в F_1 фактически не наследуется, в результате чего браковка материалов гибридов F_1 бесперспективна. Наблюдаемое фенотипическое разнообразие среди гибридов F_1 — обычно ненаследуемая паратипическая изменчивость.

Низкая наследуемость признаков при проведении отборов в F_1 — следствие их генетической идентичности, обнаруженной впервые Менделем и сформулированной в последующем как закон единообразия гибридов первого поколения. Следует отметить, однако, что эта закономерность, многократно проверенная и подтвержденная многими исследователями, справедлива лишь для тех случаев, когда в скрещивании в качестве родительских форм берется генетически чистый материал. В тех же случаях, когда родительские формы по тому или иному признаку не вполне однородные или в скрещивания вовлекаются линии гибридного происхождения, гибриды F_1 в пределах комбинаций также будут генетически неоднородными и абсолютная генетическая однородность гибридного материала будет распространяться лишь на особи, относящиеся к одной семье (потомство отдельной скрещенной коробочки). В нашем опыте потомство длинноволокнистых и коротковолокнистых растений из разных семей комбинации Хор-10 $\times$ 133 в отдельных случаях наследовало этот признак (семья 784, 789), в пределах же семьи различия всегда были ненаследуемы (табл. 26).

Таблица 26

Наследуемость признаков у гибридов первого поколения (комбинация Хор-10 $\times$ 133)

Номер ряда		Длина волокна, мм		Выход	
1964 г. F_1	1965 г. F_2	у исходных растений F_1	у семей F_2 ($M \pm m$)	у исходных растений F_1	у семей F_2 ($M \pm m$)
2047	784	35,4	33,1 $\pm$ 0,6	35,6	38,3 $\pm$ 0,6
2049	785	39,2	34,4 $\pm$ 0,4	37,3	37,0 $\pm$ 0,7
—	786	37,0	33,3 $\pm$ 0,6	40,0	37,0 $\pm$ 0,9
—	787	36,2	35,0 $\pm$ 0,3	36,0	38,0 $\pm$ 0,6
2050	789	39,6	37,6 $\pm$ 0,3	37,0	36,2 $\pm$ 1,2
1965	1022	33,0	34,3 $\pm$ 0,6	35,7	37,7 $\pm$ 0,9
—	1019	35,8	33,9 $\pm$ 0,8	42,5	36,0 $\pm$ 1,0
—	1009	37,8	35,5 $\pm$ 0,6	37,1	37,7 $\pm$ 0,9

Во всех остальных случаях различия среди гибридов F_1 обусловлены нормой реакции организмов, не наследуются и в этом смысле не могут служить материалом для отбора.

Расщепление признаков наиболее выражено во втором гибридном поколении, в связи с высокой генетической неоднородностью популяции F_2 . Выше указывалось, что полигены очень чувствительны к воздействию условий среды и модификационная изменчивость очень напоминает генетически обусловленную количественную изменчивость. Поэтому и в F_2 (наиболее генетически неоднородной популяции) фенотипическая изменчивость не является отражением наследственной изменчивости. Последняя может быть замаскирована или представление о ней даже полностью извращено влиянием условий выращивания. Кардинальная разница между этими двумя типами изменчивости, их соотношением в расщепляющихся гибридных популяциях, может быть установлена различными путями генетико-статистического анализа популяции и определением наследуемости признаков.

Наследуемость высоты закладки первой плодовой ветви и длины вегетационного периода в расщепляющихся популяциях определяли параллельно корреляционным и дисперсионным анализом по методу Н. А. Плохинского. В табл. 27 и 28 иллюстрируется на одном и том же материале вычисление показателей наследуемости обоими методами.

Полученные коэффициенты корреляции r и наследуемости h^2 обобщены в табл. 29. Все приведенные коэффициенты существенны при уровне вероятности 0,999, а фактическое значение критерия Фишера во всех случаях выше стандартных значений F . Достоверность полученных коэффициентов, как было отмечено при изложении методики опыта, объясняется большими объемами выборок.

Прежде чем обсуждать вопрос степени наследуемости анализируемых признаков в различных комбинациях и поколениях, следует сопоставить и провести сравнительную оценку двух использованных нами методов определения наследуемости. Это особенно важно, во-первых, потому, что исследований по наследуемости признаков у растений недостаточно, а отечественные работы по самоопылителям почти отсутствуют, а во-вторых, потому, что метод дисперсионного анализа для определения наследуемости разработан Н. А. Плохинским специально для животных объектов и к растениям не применялся.

Сопоставление коэффициентов корреляции и коэффициентов наследуемости в табл. 29. показывает, что во всех случаях коэффициенты наследуемости ниже и приближаются к квадратам коэффициентов корреляции: некоторые расхождения могут быть связаны с неизбежными ошибками, допускаемыми при округлениях.

Определение наследуемости высоты закладки первой плодовой ветви методом дисперсионного анализа (137-Ф × С-3506)

Кол-во растений в семьях F_4 с h_s в узле	Кол-во растений в F_3 с h_s в узле						г-б
	3	4	5	6	7	8	
8	—	—	—	—	2—	8	—
7	—	—	13	10	13	20	—
6	12	20	28	50	42	20	—
5	32	60	67	36	30	12	—
4	18	32	30	27	10	—	—
3	13	15	13	2	—	—	—
n	75	127	151	125	97	60	635 — N
fv	343	593	753	664	549	384	3286
M_i	4,57	4,67	4,99	5,31	5,66	6,40	5,17 — M_0
$M_i - M_0$	0,60	0,50	0,18	0,14	0,49	1,23	
$(M_i - M_0)^2$	0,36	0,25	0,03	0,02	0,24	1,51	
$n(M_i - M_0)^2$	27,00	31,75	4,53	2,50	23,28	90,60	179,66
$\Sigma (v - M_0)^2$	755,61			$n \Sigma (M_i - M_0)^2 = 179,66$			

$$h^2 = \frac{179,66}{755,61} = 0,2377$$

Учитывая, что степень сопряженности в вариации двух величин более точно измеряется квадратом коэффициента корреляции, следует полагать, что коэффициенты наследуемости, вычисленные дисперсионным методом, более точно отражают сопряженность вариации признака в двух смежных генерациях и дают более точное сравнение силы наследственного влияния родителей на структуру разнообразия потомков. Большой фактический материал, которым мы располагаем, достоверность полученных нами коэффициентов позволяют рекомендовать метод оценки наследуемости по отношению факториального варьирования к общему варьированию в специальных дисперсионных комплексах как приемлемый и достаточно точный для растительных объектов.

Заслуживает предварительного обсуждения еще один вопрос, касающийся возможности использования показателей наследуемости, полученных на конкретных материалах для более широких обобщений.

Т. М. Lerner (1958), П. Ф. Рокицкий (1961), З. С. Никоро (1965) отмечают сугубо конкретное значение коэффициентов наследуемости для той группы родителей, по которой они по-

Таблица 28

Определение наследуемости высоты закладки первой плодовой ветви корреляционным методом (137-Ф × С-3506)

К-во растений в семьях $F_4(y)$ с h_3 в узле	Кол-во растений в $F_2(x)$ с h_3 в узле								fY ($Y - AY$)	fY ($Y - AY$) ²	fY ($Y - AY$) ³
	3	4	5	6	7	8					
8	—	—	—	—	—	2 ⁺⁶	8 ⁺⁹	10	+3	+30	+90
7	—	—	13	10 ⁺²	13 ⁺⁴	20 ⁺⁶	20 ⁺⁶	56	+2	+112	224
6	12 ⁻²	20 ⁻¹	28	50 ⁺¹	42 ⁺²	20 ⁺³	20 ⁺³	172	+1	+172	+172
5	32	60	67	36	30	12	12	237	0	—	—
4	18 ⁺²	32 ⁺¹	30	27 ⁻¹	10 ⁻²	—	—	117	-1	-117	117
3	13 ⁺⁴	15 ⁺²	13	2 ⁻²	—	—	—	43	-2	-86	+172
f_x	75	127	151	125	97	60	60	635	—	+111	+775
$(x - Ax)$	-2	-1	0	+1	+2	+3	+3	—	—	—	—
$f_x(x - Ax)$	-150	-127	—	+125	+194	+180	+180	+222	—	—	—
$f_x(x - Ax)^2$	+300	+127	—	+125	388	540	540	1480	—	—	—
$\Sigma f(x - Ax) \times x(y - Ay)$	64	42	—	39	128	252	252	525	—	—	—

$$b_x = \frac{222}{635} = 0,35$$

$$b_y = \frac{111}{635} = 0,17$$

$$\sigma_x = \frac{1480}{634} - (0,35)^2 = 2,21 = 1,49$$

$$\sigma_y = \frac{775}{634} - (0,17)^2 = 1,19 = 1,09$$

$$r = \frac{525 - (635 \cdot 0,35 \cdot 0,17)}{635 \cdot 1,49 \cdot 1,09} = \frac{487,22}{1031,30} = 0,47$$

Наследуемость высоты закладки первой плодовой ветви

Гибридная комбинация	F_2/F_3		F_3/F_4		F_4/F_5	
	r	h ²	r	h ²	r	h ²
Хор-10 × 133	0,71	0,47	0,484	0,219	0,14	0,018
			0,403	0,185	0,157	0,024
			0,44	0,208	0,09	0,008
			—	—	0,157	0,025
			—	—	0,18	0,043
Хор-10 × 24	0,85	0,713	—	—	—	—
			0,367	0,126	0,177	0,032
			0,48	0,159	0,027	0,001
			0,39	0,16	—	—
			0,35	0,142	0,076	0,014
137-Ф × С-3506	0,647	0,422	0,434	0,197	—	—
			0,45	0,216	—	—
			0,48	0,213	—	—
			0,49	0,21	—	—
			0,47	0,237	—	—
149-Ф × С-8266	0,75	0,52	0,41	0,255	—	—
			0,393	0,152	—	—
			0,57	0,31	—	—
			0,53	0,23	—	—
			0,52	0,28	—	—
Ssp. mexicanum × × 149-Ф	0,56	0,327	0,477	0,254	—	—
			0,58	0,282	—	—
			0,38	0,144	—	—
С-8233 × × ssp. mexicanum	0,53	0,28				

лучены. Н. А. Плохинский (1964) также отмечает, что выводы по какой-то определенной группе «не могут быть распространены ни на какие другие группы родителей данного вида, сорта, породы, хозяйства...» При этом всегда имеется в виду, что группа родителей при изучении наследуемости подбирается не по принципу рандомизированной выборки, а как особая часть всей популяции, отобранная не случайно, а исходя из задач селекционной работы. Группа же исследованных родителей, на-

пример племенных производителей, не может считаться случайной выборкой из всей популяции производителя.

Такая интерпретация показателей наследуемости, будучи совершенно правильной в тех случаях, когда дисперсионный комплекс составляется на основе специального подбора исходных (родительских) форм с учетом задач селекционной работы, не может распространяться на те случаи, когда родители берутся по принципу рандомизированной выборки (подряд), как это делалось в нашем опыте. При таком подходе случайной выборки из генеральной совокупности мы находим возможным распространять полученные нами данные по наследуемости данного признака в данной гибридной генерации на всю генеральную совокупность данной или подобных гибридных комбинаций и делать более широкие обобщения.

Сопоставление коэффициентов корреляции и наследуемости по высоте закладки первой плодовой ветви в расщепляющихся поколениях F_2 , F_3 и F_4 (табл. 29), свидетельствует об их изменчивости в зависимости от возраста гибридной популяции.

Наследуемость высоты закладки первой плодовой ветви, выявленная при сопоставлении показателей смежных поколений F_2 и F_3 во всех комбинациях очень высока (около 50%), т. е. генотипическое варьирование примерно равно паратипическому. Во всех комбинациях изменчивость признака в смежных поколениях F_2/F_3 выражает высокую и достоверную сопряженность.

Наиболее низкая наследуемость наблюдалась у гибридов с дикой моноподиальной формой *ssp. texicanum*. У этих гибридов паратипическая изменчивость популяции выражена более сильно, видимо, за счет фотопериодической реакции как дополнительного фактора, влияющего на скороспелость.

Высокая наследуемость h_s , отмеченная во всех изученных комбинациях, относительно слабая подверженность ее модификационной изменчивости подтверждают наше мнение об относительно простой генетической структуре этого важного хозяйственного признака и эффективности интенсивного отбора в F_2 .

Показатели наследуемости в F_3 , полученные при сопоставлении варьирования третьей и четвертой гибридных поколений, гораздо ниже, чем в F_2 . Эти показатели относительно мало варьируют не только в пределах комбинаций, но и между ними.

Представленные в табл. 29 коэффициенты вычислены сопоставлением показателей признака у индивидуально проанализированных гибридов F_3 с развернутым вариационным рядом F_4 . В связи с большим объемом работы мы не могли проанализировать наследуемость в большом числе семей.

Был возможен и другой путь сопоставления показателей индивидуальных значений в семьях F_3 со средними показате-

лями потомства по семье в F_4 , что позволило бы охватить большее число семей в F_4 . Однако получаемые высокие коэффициенты корреляции при таком подходе указывали на неточность этого метода, что неизбежно в связи с использованием при коррелировании усредненных показателей.

Малое варьирование показателей наследуемости в пределах комбинаций и даже между ними показывает, что снижение в F_3 наследуемости по сравнению с F_2 не случайное, а закономерное явление, объясняемое повышением генетической однородности популяции F_3 по этому признаку.

В F_4 наследуемость высоты закладки первого симподия снижается еще более, достигая сотых долей процента (по дисперсионному методу), что зависит от дальнейшего повышения гомозиготности популяции. Поскольку популяции в F_4 достигают высокой генетической однородности по анализируемому признаку, последующий отбор по этому признаку оказывается не эффективным. Почти все различия по высоте закладки первой плодовой ветви в F_4 обусловлены паратипической изменчивостью и ненаследуемы.

В табл. 30 сопоставляются данные по наследуемости признаков у элитных материалов родительских форм.

Таблица 30

Наследуемость признаков у элиты родительских форм

Сорт	Коэффициент корреляции по				
	высоте закладки	длине вегетационного периода	длине волокна	крупности коробочки	урожаю
С-3506	0,11	0,09	—	—	—
149-Ф	0,04	0,11	0,11	0,11	0,06
137-Ф	0,12	0,06	—	—	—
С-8255	0,17	0,23	—	—	—
Хор-10	0,12	0,14	0,09	0,16	0,05
133	0,09	0,06	0,23	0,17	0,11
24	0,1	0,17	0,2	0,12	0,02
108-Ф	—	0,04	0,07	0,09	0,09

Таблица иллюстрирует высокую генетическую однородность элит, использованных в гибридизации по скороспелости. Исключение составляет сорт С-8255, с которым не проводилась семеноводческая работа.

Наследуемость гибридов F_4 приближается к таковой у элитных материалов. Это подтверждает нашу мысль, что при проведении индивидуальных отборов в F_2 и F_3 в гибридных семьях F_4 достигается высокая генетическая однородность по h_s .

Высокая наследуемость этого признака в F_2 , снижение ее в F_3 и особенно в F_4 указывают на быструю стабилизацию семей по этому признаку и эффективность отбора в ранних расщепляющихся поколениях F_2, F_3 .

Как было отмечено, высота закладки первого симподия имеет решающее значение при работе с гибридами от скрещивания симподиальных и моноподиальных форм, скороспелость которых лимитируется именно этим признаком. Возможность ранней дифференциации гибридных популяций по этому признаку, а следовательно, и в целом по скороспелости имеет важное значение в практической работе селекционера, усилия которого могут быть в дальнейшем направлены на доработку других количественных признаков, стабилизация которых при отдаленных скрещиваниях представляет очень трудную задачу из-за сильного расщепления в течение длительного времени.

Наследуемость более сложного признака — длины вегетационного периода, представленная в табл. 31, имеет иной ха-

Таблица 31

Наследуемость длины вегетационного периода

Гибридная комбинация	F_2/F_3		F_3/F_4		F_4/F_5	
	r	h^2	r	h^2	r	h^2
Хор-10 $\times$ 133	0,51	0,267	0,43	0,171	0,35	0,14
			0,42	0,194	0,29	0,09
			0,464	0,217	0,32	0,102
			0,46	0,187	—	—
			0,526	0,214	—	—
Хор-10 $\times$ 24	0,402	0,178	0,389	0,185	—	—
			0,433	0,242	—	—
			0,396	0,165	—	—
			0,47	0,185	—	—
			0,402	0,1617	—	—
137-Ф $\times$ С-3506	0,46	0,24	0,425	0,21	—	—
			0,5	0,253	—	—
			0,531	0,255	—	—
			0,47	0,237	—	—
149-Ф $\times$ С-8255	0,49	0,24	—	—	—	—

ракти. В популяции F_2 наследуемость этого признака во всех комбинациях слабее и колеблется в пределах 0,4—0,5. Как все полигенные сложные признаки, длина вегетационного периода подвержена изменчивости под влиянием условий среды, начиная с прорастания семени и кончая периодом физиологического созревания элементов коробочки, что и определяет более низкую наследуемость признака. Меньшая наследуемость обуславливает и меньшую эффективность отбора в F_2 . Особи с наследственной изменчивостью этого признака в F_2 труднее выявить из-за маскирующего влияния, которое оказывает паратипическая изменчивость.

В проанализированных нами комбинациях лишь около 20% изменчивости в F_2 носило наследственный характер, остальные 80% изменчивости имели паратипический характер и не подтвердились при проверке по потомству.

Представляет особый интерес то обстоятельство, что наследуемость длины вегетационного периода в F_3 мало отличается от наследуемости в F_2 ; она почти не снижалась, как это было в отношении высоты закладки первой плодовой ветви, и колебалась в пределах $g=0,39—0,53$; $h^2=0,161—0,255$, т. е. примерно в том же интервале, что в F_2 . Это наталкивает на мысль, что степень генетической однородности и эффективность отбора в популяции F_2 и в популяции F_3 принципиальных отличий не имеют. Генетическое разнообразие популяции в генерации F_3 сохраняется на высоком уровне.

Наследуемость длины вегетационного периода в F_4 удалось установить только по одной комбинации Хор-10×133. Растения в комбинации Хор-10×24 были поражены вертициллезным увяданием и созревание на них не было учтено, так как любая степень поражения неизменно отражалась на дате созревания, ускоряя его. Наследуемость длины вегетационного периода по обоим коэффициентам в F_4 заметно снижалась в сравнении с F_2 и F_3 и лишь около 10% изменчивости наследовалось. Семьи F_4 , видимо, становятся генетически более однородными по длине вегетационного периода. Низкая эффективность отбора и низкая наследуемость в F_4 , видимо, больше объясняются именно этим моментом, т. е. повышением однородности, хотя сильная подверженность признака паратипической изменчивости также, безусловно, является причиной невысоких показателей наследуемости. Всегда следует иметь в виду, что низкая наследуемость, с одной стороны, — показатель сильной подверженности признака паратипической изменчивости, с другой — показатель генетической однородности изучаемой популяции, линии, семьи. Тем не менее и по сильно варьирующему признаку, для которого в самой генетически неоднородной популяции F_2 получаются невысокие показатели, по мере достижения этой

популяцией однородности показатели наследуемости, видимо, должны снижаться еще более.

Сопоставление показателей наследуемости длины вегетационного периода в гибридных популяциях F_4 с наследуемостью этого признака у элитных материалов родительских форм показывает, что стабилизация этого признака в F_4 еще не достигнута. Элитные материалы, по полученным данным, обладают довольно высокой однородностью, за исключением сорта С-8255, который был генетически менее однороден и по высоте закладки первого симподия.

Для сопоставления определяли наследуемость некоторых других хозяйственных признаков: длину волокна, крупность корбочки и продуктивность.

Все эти признаки сложные и полимерные. Изучение наследования их обычными методами генетического анализа не представляется возможным и не проводилось. Наследуемость урожайности некоторые зарубежные исследователи изучали на других культурах; во всех случаях показатели наследуемости этого признака были малы и часто недостоверны (Mahmud and Cramer, 1951; Weber and Moorthy, 1952; Frey, 1954).

Б. Кристидис и Дж. Гаррисон (1959) сообщают, что в Миссисипи изучали корреляцию урожайности родителей к потомкам на трех сортах в течение шести лет. Установили, что между урожайностью родителей и потомства нет достоверной корреляции. По мнению Кристидиса, высокоурожайные линии не могут быть выявлены по показателям урожайности исходных растений. Для урожайности, как наиболее интегрального признака, обусловленного комплексом всех других признаков, более всего характерна ненаследуемая флюктуирующая изменчивость.

На наших материалах наследуемость урожайности как в гибридной популяции F_2 , так и в F_3 была наиболее низкой (табл. 32). Низкая наследуемость урожайности, сильная подверженность этого признака модификациям делает весьма ненадежным отбор растений по признаку продуктивности. Показатели продуктивности отдельных растений не являются отражением генетической потенции растения.

Проверка по потомству, осуществляемая по принципу парных стандартов без повторности, также не позволяет достоверно судить о продуктивности семей, поскольку достоверно лучшие семьи не удается выделить. Отбор растений, проводимый на следующий год, тоже во многом определяется случайностью, что затягивает цикл селекционных работ. Почти во всех используемых за рубежом методиках селекции хлопчатника, с самых ранних поколений предусматриваются повторность и система блоков по принципу рандомизации (Hutchinson and

Наследуемость длины волокна, крупности коробочки и урожайности

Комбинация	Коэффициент корреляции по					
	длине волокна		крупности коробочки		урожаю	
	F_2/F_3	F_3/F_4	F_2/F_3	F_3/F_4	F_2/F_3	F_3/F_4
Хор-10 × 133	0,44	0,57	0,61	0,63	0,26	0,19
	—	0,67	—	0,72	—	—
	—	0,61	—	0,32	—	—
Хор-10 × 24	0,6	0,42	0,65	0,47	0,25	0,18
	—	0,56	—	0,58	—	—
	—	0,31	—	0,53	—	—

Panse, 1937; Харланд, 1949; Richmond, 1950; Manning, 1956; Hutchinson, 1958).

Поэтому очень серьезного обсуждения требует вопрос о введении повторности в селекционные питомники с целью выделения с ранних этапов достоверно лучших по продуктивности потомств, что особенно важно, когда селекция идет на сочетание продуктивности со скороспелостью. Конечно, введение методов контролируемого отбора предполагает большую затрату труда, особенно в связи с необходимостью статистической обработки материалов. Однако можно полагать, что это будет окупаться сокращением селекционного цикла и повышением эффективности селекции.

Длина волокна и крупность коробочки у хлопчатника, хотя и являются полигенными признаками, но амплитуда их изменчивости (варьирования) в зависимости от условий выращивания меньше выражена, чем по урожайности и скороспелости.

Данные, приведенные в табл. 32, по длине волокна и крупности коробочки свидетельствуют, что их наследуемость в гибридной популяции F_2 довольно велика, колеблется в пределах 0,44—0,6 по длине волокна и 0,61—0,65 по крупности коробочки. В среднем выражении семьи F_3 подтвердили фенотипические различия гибридов F_2 . Однако разнообразие их в F_3 также очень высоко. Определение наследуемости этих признаков в последующем поколении показало, что гибридная популяция F_3 остается почти такой же гетерогенной, как F_2 .

Распределение растений в корреляционных решетках хорошо иллюстрирует одинаковый состав гибридных популяций F_3 и F_4 (табл. 33, 34).

Таблица 33

Наследуемость длины волокна у гибридов F_2 комбинации Хор-10 $\times$ 133

Длина волокна в семьях F_2	Кол-во растений F_2 с длиной волокна, мм										
	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
39	—	—	2	2	12	10	12	4	8	8	2
38	—	4	4	4	12	30	16	10	4	—	—
37	—	—	—	8	12	6	6	—	—	—	—
36	2	8	6	10	18	12	2	6	—	—	—
35	—	4	6	6	14	10	6	4	2	—	—
34	10	24	24	30	24	16	8	—			
33	6	8	10	2	—	—					
32	2	10	20	22	18	10	1	—			
31	2	4	6	14	1	—	—				
30	16	6	14	2	2	—	—				

$$n = 604 \quad r = +0,44$$

Таблица 34

Наследуемость длины волокна у гибридов F_3 комбинации Хор-10 $\times$ 133

Длина волокна в семьях F_4	Кол-во растений F_3 с длиной волокна, мм										
	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
39	—	—	1	1	6	5	6	2	4	4	1
38	—	2	2	2	6	15	8	5	2	—	—
37	—	—	—	4	6	3	3	—	1	—	—
36	1	4	3	5	9	6	1	3	—	—	—
35	—	2	3	3	7	5	3	2	1	3	—
34	5	12	12	15	12	8	4	—	—	—	—
33	—	3	4	5	1	—	—	—	—	—	—
32	1	5	10	11	9	5	1	—	—	—	—
31	1	2	3	7	1	—	—	—	—	—	—
30	8	3	7	1	1	—	—	—	—	—	—

$$n = 307 \quad r = +0,57$$

Генетическая неоднородность гибридной популяции F_3 и высокая наследуемость признаков показывают, что стабилизация по этим признакам, несмотря на их относительно слабую вариабельность под влиянием условий среды, наступает в более высоких гибридных генерациях, что вообще характерно для сложных полимерных признаков. Именно этим объясняется увеличение длины волокна из поколения в поколение и возможность выщепления в высоких генерациях более длинноволокнистых особей, чем в ранних генерациях. Такое увеличение длины волокна теоретически обусловлено накоплением многих генов, определяющих данный признак. Поэтому несмотря на высокую наследуемость по длине волокна и крупности коробочки жесткий отбор по этим признакам в F_2 также нецелесообразен. В семьях F_3 и F_4 материал еще сильно расщепляется и относительно коротковолокнистые по средним показателям семьи выщепляют отдельные длинноволокнистые экземпляры, что хорошо видно на тех же корреляционных решетках. Если учесть сложную корреляцию признаков у хлопчатника и невысокую вероятность сочетания в одном растении комплекса признаков, то нецелесообразность интенсивного отбора по полимерным признакам в ранних поколениях будет еще более очевидна. На примере одной комбинации скрещивания резко контрастных по ведущим признакам сортов Хор-10 и 24 показано, что ранняя браковка по длине волокна может привести к потере ценных материалов:

Длина волокна исходных растений F_2 , мм	38	35	33
Число растений в потомстве F_3	114	102	90
Из них:			
с длиной волокна 35 мм	90	67	27
с длиной 35 мм, выходом 37%	32	26	12
с длиной 35 мм, выходом 37%*, крупностью 6,5 г*	21	19	18
с длиной 35 мм, выходом 37%*, крупностью 6,5 г*, скороспелостью 122 дня**	2	4	2

* И выше.

** И ниже.

В потомстве гибридов, имевших в F_2 длину волокна 38 мм, в F_3 выщепилось больше длинноволокнистых экземпляров, чем в потомстве гибридов, имевших в F_2 длину волокна 35 мм и тем более 33 мм. Однако в конечном итоге длинноволокнистых растений с высоким комплексом других признаков в потомстве наиболее длинноволокнистой фракции оказалось даже меньше,

чем в потомстве более коротковолокнистой, что можно объяснить отрицательной сопряженностью длины волокна с большинством других хозяйственных признаков.

Вопрос о корреляциях будет разобран подробно в следующей главе, здесь же мы хотели акцентировать внимание на целесообразности ранней жесткой браковки по длине волокна, равно как и другим полимерным признакам.

Вопросы, изложенные в данной главе по наследуемости признаков в различных поколениях гибридов хлопчатника, могут быть обобщены следующим образом.

В связи с полигенной природой скороспелости и других количественных признаков, контролируемых большим числом локусов, сильной подверженности их паратипической изменчивости, а также сцеплением генов, обычные методы генетического анализа альтернативных признаков оказываются неприемлемыми в отношении признаков количественного характера. В связи с этим приобретает особый интерес использование генетико-статистических методов анализа популяций, позволяющих расчлнить фенотипическое варьирование популяции на генотипический и паратипический компоненты и выявить наследуемость признаков.

Наследуемость признаков имеет фундаментальное значение для теории и практики селекции. Определение наследуемости количественных признаков как отношения генотипической дисперсии популяции к общей фенотипической позволяет судить о генетической обусловленности признаков, о структуре популяции, т. е. степени участия генотипа в фенотипической изменчивости популяции, об эффективности отбора по разным признакам в разных гибридных поколениях и, наконец, о дифференциации методики селекции на количественные и качественные признаки.

О наследуемости признаков хлопчатника можно судить на основании коэффициентов корреляции r между показателями признаков смежных поколений, а также непосредственно по коэффициентам наследуемости h^2 , вычисляемым дисперсионным методом. Этот метод, использованный нами для хлопчатника, можно считать более точным, поскольку коэффициенты наследуемости приближаются к квадратам коэффициентов корреляции. Выяснено, что наследуемость всех изученных признаков хлопчатника у гибридов F_1 ничтожно мала из-за генетической однородности популяции, что определяет бесперспективность отборов в F_1 , если исходные родительские формы генетически однородны.

Высота закладки первой плодовой ветви имеет очень высокую наследуемость в F_2 . В F_3 наследуемость резко снижается, а в F_4 приближается к показателям наследуемости константных элитных материалов. Такая изменчивость показателей на-

следуемости подтверждает простую генетическую природу анализируемого признака. Снижение наследуемости в F_3 и F_4 указывает на раннюю стабилизацию признака и эффективность интенсивного отбора в ранних поколениях F_2 и F_3 .

Длина вегетационного периода как полигенный признак, сильно подверженный паратипической изменчивости, имеет невысокую наследуемость в F_2 . Достижение генетической однородности популяции по длине вегетационного периода происходит медленнее, чем по высоте закладки первой плодовой ветви, и отбор в F_2 следует проводить осторожно, повышая его интенсивность в F_3 и F_4 .

Наименьшая наследуемость как нами, так и другими исследователями в F_2 и F_3 отмечена по урожайности как наиболее сложному признаку, сильнее модифицирующему под влиянием условий выращивания.

Приведенные экспериментальные материалы по наследуемости количественных признаков (и сопряженности скороспелости с другими хозяйственными признаками полигенного характера) позволяют внести ряд важных коррективов в существующую методику селекционной работы.

Действующая методика селекции, основанная на закономерностях наследования альтернативных признаков, не располагает критериями достоверной оценки материала по количественным признакам (продуктивность и др.), а также генетической однородности популяций. В связи с этим в предварительное, затем и в Государственное сортоиспытание, а также в элитные хозяйства обычно передается неоднородный материал, продуктивность которого не закреплена генетически. Этим объясняется значительное и систематическое расхождение в оценке сорта при его испытании селекционером и в Государственной сортоиспытательной сети. Количество передаваемых на испытание в Госсортосеть и районированных сортов хлопчатника резко расходится. Поэтому обсуждение методики селекционной работы с хлопчатником является необходимым и своевременным.

Основные положения методики, требующие пересмотра, можно свести к следующим моментам.

В результате низкой наследуемости количественных и качественных признаков гибридов F_1 от скрещивания элитных материалов с высокой генетической однородностью следует решительно отказаться от браковки в пределах гибридных комбинаций F_1 ; следует стремиться к увеличению размеров гибридной популяции F_1 для получения в F_2 всех возможных вариантов сочетания признаков скрещиваемых форм. Неудачные комбинации в целом (неустойчивые к вилту, неурожайные и т. д.) можно выбраковывать.

Методика селекции при работе с признаками различной ге-

нетической обусловленности и наследуемости должна быть дифференцирована.

По генетически несложным признакам, как вилтоустойчивость, закладки первого симподия, голосемянность, тип ветвления, целесообразны интенсивный отбор и жесткая браковка начиная с гибридной популяции F_2 . Ранняя дифференциация популяции по генетически простым признакам позволяет селекционеру направить дальнейшие усилия на доработку более сложных признаков, стабилизация которых происходит в более высоких поколениях.

Более сложные полигенные признаки, сильно варьирующие в зависимости от условий выращивания, как длина вегетационного периода, урожайность, имеют низкую наследуемость в F_2 , из-за чего отбор по таким признакам мало эффективен; более того, интенсивный отбор и жесткая браковка в F_2 могут вести к неоправданной потере ценных материалов, выщепляющихся в более высоких генерациях. Сказанное относится в равной мере к таким полигенным признакам, как длина волокна, выход, крупность коробочки, стабилизация которых происходит в более высоких поколениях по мере подбора и перехода в гомозиготное состояние всех генов, контролирующих эти признаки. Нецелесообразность жесткой браковки в F_2 по скороспелости и другим полигенным признакам еще более очевидна, если учесть многочисленные отрицательные корреляции количественных признаков хлопчатника, в частности, между скороспелостью и другими хозяйственными признаками и в связи с этим невысокий выход ценных кроссоверных рекомбинантов с нарушенными связями.

Низкая наследуемость урожайности, сильная подверженность этого признака паратипической изменчивости делают весьма ненадежным отбор растений по признаку продуктивности.

Показатели продуктивности могут совершенно не отражать генетической потенции растений в этом отношении. Проверка по потомству без повторности, методом парных стандартов, как это принято по существующей схеме в гибридных и селекционных питомниках, также не обеспечивает статистически достоверной оценки семей и способствует биологическому засорению материала из-за частого расположения стандартов. Поэтому серьезного обсуждения требует вопрос о методах генетически контролируемого отбора и главным образом о введении повторности в гибридные селекционные питомники (начиная с F_3 и F_4).

Обработка урожайных данных методом дисперсионного анализа с определением существенности различий между вариантами (семьями) обеспечит получение точной информации о селектируемом материале (без введения стандартов). Это

особенно важно, когда селекция проводится на сочетании продуктивности со скороспелостью.

Высев селекционного материала в повторности позволяет не только достоверно оценить его по хозяйственно ценным признакам, но и выявить на всех этапах генетическую однородность семей, групп и линий, используя коэффициенты наследуемости. За генетическое варьирование можно принимать отклонение частных средних по семье от общей средней по родственной группе семей (блоку).

Такой подход позволит своевременно выделять и передавать в расширенное и конкурсное сортоиспытание достоверно лучшие по продуктивности и генетически однородные семьи. Трудоемкость статистической обработки материалов, надо полагать, будет полностью окупаться сокращением селекционного цикла и повышением эффективности селекции, т. е. передачей в Государственное сортоиспытание и предварительное размножение сортов, высокая продуктивность которых генетически закреплена, а не есть результат гетерозиса. Отмеченное ни в какой мере не противоречит принципам селекции на широкую генетическую основу, так как лучшие по продуктивности и генетически однородные семьи (группы семей), выделенные на ранних этапах селекции, можно в дальнейшем комбинировать любым образом (смешивать, скрещивать и т. п.).

Без сомнения, дифференциация в работе с количественными и качественными признаками, контролируемый отбор и более совершенные методы оценки селекционного материала, а также увеличение размеров гибридных популяций для повышения вероятности выделения рекомбинантов возможны при уменьшении числа проработанных гибридных комбинаций, т. е. в том случае, когда селекционер с самого начала задается совершенно определенной и ясной целью и исходя из нее намечает планы скрещивания и всю последующую работу.

Глава 3.

КОРРЕЛЯЦИЯ СКОРОСПЕЛОСТИ С ДРУГИМИ ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫМИ ПРИЗНАКАМИ ХЛОПЧАТНИКА

Вопрос о характере взаимосвязей между различными признаками интересовал ученых еще с додарвиновских времен, причем господствовало мнение о компенсации и несовместимости развития признаков и органов, согласно которому интенсивное развитие одних признаков (органов) влечет отставание в развитии других, или, говоря словами Гёте, «для того, чтобы расщедриться в одном направлении, природа вынуждена скупиться в другом».

Ч. Дарвин впоследствии доказал, что соотносительная (коррелятивная) изменчивость представляет весьма существенный элемент, влияющий на характер развития и эволюции в целом, причем существующие в организме корреляции не абсолютны, а управляются естественным и искусственным отбором. Дарвин допускал возможность изменения органов в порядке компенсации, но решительно высказывался против абсолютизации этого понятия. «Таким образом, я полагаю,— пишет Дарвин,— что естественный отбор с течением времени будет стремиться сокращать любую часть организации, как только она в силу изменившегося образа жизни делается излишней без того, чтобы какая-нибудь другая часть получала соответственно увеличенное развитие. И, наоборот, естественный отбор может вызвать значительное развитие какого-нибудь органа, не нуждаясь ради обязательной компенсации в соотношении какой-нибудь смежной с ним части» (Дарвин, 1952).

Большое внимание вопросу корреляций при отборе молодых сеянцев придавал И. В. Мичурин. Многолетний опыт позволил обнаружить, что размер семенодолей, их расцветка — показатели окраски плодов и колера цветков. «Крупные, круглой формы почки, граненная форма побегов, крутовинтовое расположение боковых почек являются показателем плотного строения мякоти будущих плодов, а размещение почек по отлогой линии обещает рыхлое строение мякоти. Более темная окраска коры побегов является признаком позднего зимнего созревания будущих плодов, и наоборот, светлая окраска сулит летнее созревание и т. д.» (Мичурин, 1948).

Н. И. Вавилов (1966б) проанализировал, как в зависимости от развития генетической мысли изменялось отношение биологов и селекционеров к учению о корреляциях. Если в конце XIX — начале XX в. «растениеводы и животноводы сознательно и бессознательно руководствовались идеями об огромном значении коррелятивных связей», то развитие менделизма, учение о свободной комбинаторике признаков и реальная возможность их перегруппировки при гибридизации серьезно поколебали учение о корреляциях.

«Как это не раз наблюдалось в развитии научных установлений,— пишет Н. И. Вавилов,— обобщающая мысль пошла к крайности. Учение о корреляциях исчезает из селекционных руководств, как устаревшее и опровергнутое. Генетическая, а за ней и селекционная мысль устремляется к упрощенному пониманию организма, как мозаики признаков, в которой можно заменить одни звенья другими».

Однако дальнейшее развитие генетики, открытие взаимодействия генов и особенно полимерии Нильсоном-Эле, разра-

ботка хромосомной теории наследственности школой Моргана и теории генетического сцепления признаков, открытие явления плейотропизма показали, что свободное комбинирование признаков имеет большие ограничения и организм в конечном итоге не мозаика признаков, а единое целое. «Учение о корреляциях,— пишет Н. И. Вавилов,— отодвинутое на задний план представлением об организме, как о мозаике, снова выходит на авансцену в результате установления генетических сцеплений и более углубленного понимания связанных функций и органов в организме и установления морфофизиологических корреляций.

Так диалектически сочетаются противоречивые явления: с одной стороны большие возможности перегруппировки свойств и признаков, различающих организмы, породы, сорта, а следовательно и большие возможности практической селекции, а с другой стороны несомненные факты существующих корреляционных связей».

Генетическое толкование корреляции признаков сводится сейчас в основном к сцеплению генов и их плейотропному эффекту, когда изменение одного гена может вызвать изменение целого ряда признаков.

Полигены, контролирующие количественные признаки, могут находиться в многочисленных группах сцепления и очень часто в обратных связях, что снижает частоту возникновения кроссоверных рекомбинантов в расщепляющихся популяциях. В связи с отмеченным отбором по отдельным признакам обычно приводят к ухудшению комплекса признаков популяции как в селекционной, так и в семеноводческой практике.

Очень интересные данные по этому вопросу приводят С. М. Woodworth, E. R. Leng, R. W. Ingenheimer (1952). В результате 50-летнего отбора кукурузы на химические признаки (содержание белка и масла) все полученные линии морфологически, а также по всем прочим хозяйственным признакам и скороспелости стали резко отличаться друг от друга, а урожай снизился на 50%. Авторы считают, что компенсация крайних проявлений химического состава снижением урожая и коррелятивно связанные реакции количественных признаков, на которые отбор не велся — представляют собой типичные эффекты для опытов по отбору.

R. Mather, B. I. Harrisson (1949) сообщают, что у *Drosophila melanogaster* отбор на низкое число щетинок на брюшных сегментах в течение 35 поколений привел к полной стерильности линии. При отборе на высокое число щетинок стерильность наступила на 20-м поколении. Эти примеры довольно четко демонстрируют изменчивость признаков, по которым отбор не велся.

Селекционерам и семеноводам, работающим с хозяйственно ценными количественными признаками, хорошо известно, что отбор по отдельным признакам чреват весьма неприятными последствиями и почти всегда ведет к ухудшению какого-либо другого или других признаков.

При сопряженности признаков методика проработки селекционных материалов гораздо сложнее, чем при дискретном наследовании. При наличии сильных обратных корреляций необходимы проработка больших размеров гибридных популяций, повторные скрещивания гибридов, использование ионизирующей радиации и другие методы, способствующие увеличению частоты кроссинговеров и повышению вероятности получения экземпляров с нужным селекционеру сочетанием признаков.

У хлопчатника большинство хозяйственно ценных и морфологических признаков сопряжены определенным образом. Исследователи придерживаются различных мнений о степени сопряженности признаков, однако эти мнения носят преимущественно субъективный характер. Экспериментальные данные отрывочны, не обобщены, поэтому продолжение опытов в этом направлении на ассортименте новых сортов необходимо, особенно если учесть значение этого вопроса для селекционной и семеноводческой практики.

Корреляциям количественных признаков у хлопчатника в свое время придавалось несколько преувеличенное значение (Зайцев, 1925). Действительно, характеристика первых отечественных сортов 20-х годов выявляет довольно сильные обратные связи между такими ведущими признаками, как скороспелость и урожайность, длина волокна, выход волокна, крупность коробочки. Н. Ф. Деревницкий (1933) обнаружил обратную связь между скороспелостью и урожайностью хлопчатника. Коэффициенты корреляции, вычисленные им для сортов Навроцкий и Батыр, равнялись $-0,375$ и $-0,43$.

В процессе длительной селекционной работы большинство отрицательных корреляций были преодолены, и современные скороспелые сорта с самым различным комплексом признаков в качестве исходного материала позволяют селекционерам более оптимистично относиться к перспективам дальнейшей селекции на скороспелость, чем это было раньше. История селекции хлопчатника свидетельствует, что биологической несовместимости признаков у хлопчатника не существует; корреляции между признаками, в частности, со скороспелостью могут быть преодолены действием отбора. Тем не менее знание характера корреляций между признаками в сортовом и видовом разрезе исключительно важно, так как в случаях даже слабой отрицательной корреляции между двумя признаками внимание селекционера и семеновода при улучшении

сорта методом отбора должно быть сосредоточено не на одном, а на нескольких признаках.

Как было отмечено, характер корреляции определяет и размеры гибридных популяций, прорабатываемых селекционером — при наличии сильной корреляции только при достаточно больших размерах популяции возможно обнаружить рекомбинанты с нарушенными связями.

Взаимосвязь признаков хлопчатника изучали многие зарубежные исследователи, главным образом в направлении выявления сопряженности урожая и элементов урожая с другими хозяйственно ценными признаками. По данным G. N. Stroman (1949), F. Griffiee, L. L. Zigon, L. H. Brannon (1929), Б. Кристидиса и Дж. Гаррисона (1959), урожай положительно коррелирует с весом коробочек и числом их и отрицательно — с длиной волокна (Griffiee, Zigon, Brannon, 1929; Killough and Hafner, 1927, Аууар, 1938).

Наблюдается высокая положительная корреляция урожая с индексом волокна и весом волокна в коробочке (Harland, 1932). Выход волокна обратно коррелирует с длиной (Patel and Patel, 1927; Sikka and Afzal, 1947; Humprey, 1940; Dunlavy, 1923; Killough and Hafner, 1927; Griffiee, Zigon, Brannon 1929; Stroman, 1949; Кристидис и Гаррисон, 1959). Высокая положительная корреляция выхода с индексом волокна описана Dunlavy (1923), Kearney (1926a); Stroman (1949).

Выход волокна обратно коррелирует с весом семян. Коэффициенты корреляции достигают $-0,9$ и выше (Dunlavy, 1923; Kearney, 1926a; Turner, 1929). Корреляция выражена очень слабо между длиной и качеством волокна (Nanjundayya, 1953; Panse, 1940; Stroman, 1949; Sikka and Afzal, 1947) Кристидис и Гаррисон (1959) сообщают, что выход волокна отрицательно коррелирует с содержанием масла. По данным большинства перечисленных исследователей, корреляция между любой парой признаков может быть различной в зависимости от комбинаций скрещивания.

Гораздо меньше изучена корреляция скороспелости хлопчатника с другими хозяйственно ценными признаками, т. е. вопрос, представляющий для нас наибольший интерес.

Brown (1951b) отмечает тесную связь скороспелости с урожаем, поскольку благодаря скороспелости сорта часто избегают действия вредителей или низких температур.

Б. Кристидис и Дж. Гаррисон (1959) сообщают, что по данным, полученным в Греции, между скороспелостью и выходом волокна, а также длиной волокна нет сильной корреляции, тогда как с урожайностью скороспелость сопряжена больше. При этом в пределах сорта корреляция положительная, т. е., чем позже наступает созревание, тем выше урожай, а между сортами отрицательная — скороспелые сорта на-

капливают больше урожая. Дата созревания тесно коррелирует с датой цветения и периодом созревания коробочек (Hutchinson, Gadkari and Ansari, 1938; Кристидис и Гаррисон, 1959).

Следует отметить, что большинство исследователей изучали сопряженность признаков в пределах сортов, тогда как генетическая корреляция может быть изучена только в гетерогенных гибридных популяциях с учетом характеристики исходных родительских форм.

В нашем опыте коэффициенты корреляции и корреляционные отношения между признаками определяли в гибридных популяциях. Число случаев колебалось в пределах 200—500, а при определении сопряженности с другими признаками 120—250. Такое число измерений обеспечивало высокую существенность всех коэффициентов при уровне вероятности 0,99.

Характеристика родительских форм по скороспелости, длине и выходу волокна и крупности коробочки показывает, что во всех комбинациях скрещивания родители почти по всем признакам довольно четко различались.

Вопрос сопряженности различных элементов скороспелости был уже рассмотрен (табл. 22). Наблюдалась очень высокая корреляция между высотой закладки первой плодовой ветви как морфологическим показателем скороспелости и продолжительностью вегетативной фазы. Между высотой закладки первой плодовой ветви и длиной вегетационного периода в целом корреляция была не столь сильной, как между первыми двумя признаками.

Сопряженность длины вегетационного периода с другими хозяйственно ценными признаками определяли в пределах гибридных популяций F_2 . Вычисленные коэффициенты корреляции между скороспелостью и некоторыми другими хозяйственными признаками сведены в табл. 35.

Положительные знаки перед коэффициентами корреляции указывают не на положительную корреляцию этих признаков со скороспелостью, а наоборот, на положительную корреляцию их с позднеспелостью, так как при построении корреляционной решетки показатели классов заносятся по левой грани снизу вверх. Таким образом, если в таблице корреляция между длиной вегетационного периода и длиной волокна в комбинации 137-Ф×3506 положительная (+0,362), то корреляцию скороспелости с этим признаком надо считать отрицательной.

Во всех комбинациях скрещивания родительские формы довольно четко различались по длине волокна. В двух комбинациях из четырех, где длинноволокнистый родитель был более позднеспелым (149-Ф×С-8255 и 137-Ф×С-3506), между

Сопряженность длины вегетационного периода с другими хозяйственными признаками у гибридов F₂

Комбинация	Коэффициент корреляции r между длиной вегетационного периода и			Корреляционное отношение между длиной вегетационного периода и урожаем с куста γ
	длиной волокна	выходом волокна	крупностью коробочки	
149-Ф $\times$ С-8255	+0,31	+0,05	+0,2	0,58
137-Ф $\times$ С-3506	+0,362	+0,29	+0,28	0,61
Хор-10 $\times$ 24	-0,2	+0,41	+0,36	0,46
Хор-10 $\times$ 133	+0,14	+0,06	+0,08	0,52

длиной вегетационного периода и длиной волокна наблюдалась выраженная положительная корреляция ($r = +0,31$; $r = +0,362$), т. е. в позднеспелой фракции содержание длинноволокнистых форм было выше, чем в скороспелой. Анализ корреляционной решетки подтверждает, что по мере увеличения длины вегетационного периода возрастает число растений с более длинным волокном (табл. 36).

Полученные коэффициенты корреляции относительно не высоки (корреляция ниже 0,33 считается слабой), однако это не значит, что легко получить растения, совмещающие крайнее выражение этих признаков. В пределах наиболее скороспелой фракции почти не встречалось растений с длиной волокна 35 мм (крайний правый класс) и, наоборот. Невысокие значения полученных коэффициентов объясняются тем, что в промежуточных по длине вегетационного периода классах встречаются все возможные варианты длины волокна. Если отбор вести на крайний правый по длине волокна класс, это неизбежно приведет к потере скороспелости и, наоборот, отбор крайне скороспелых форм будет сопровождаться потерей наиболее длинноволокнистых форм. Это утверждение не следует воспринимать в категорической форме, ибо совмещение обоих показателей (крайней скороспелости и длинноволокнистости) может быть достигнуто в последующих генерациях при расщеплении скороспелых гибридов по длине волокна (по представленной корреляционной решетке гибридов со скороспелостью 119—120 дней и длиной волокна 33—34 мм).

В комбинации Хор-10 $\times$ 133, где оба родителя близки по длине вегетационного периода, корреляция анализируемых признаков выражена слабее ($r = +0,14$), хотя по длине волокна оба родителя различаются весьма четко.

Корреляция длины вегетационного периода с длиной волокна
в F_2 137-Ф $\times$ С-3506

Длина вегетационного периода, дни	Кол-во растений с длиной волокна, мм									
	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37

137-Ф $\times$ С-3506										
129—130	—	—	2	1	3	4	3	2	—	—
127—128	—	5	3	5	5	5	3	2	—	—
125—126	—	1	4	6	7	3	2	2	—	—
123—124	2	3	7	8	4	—	3	2	—	—
121—122	2	4	7	6	3	2	2	—	—	—
119—120	1	5	4	4	3	4	4	—	—	—
117—118	2	4	4	3	2	—	—	—	—	—

Хор-10 $\times$ 24										
129—130	1	2	1	2	—	2	2	—	—	—
127—128	4	4	6	3	3	2	2	3	3	1
125—126	2	4	5	6	6	2	3	4	1	—
123—124	3	5	4	3	3	2	3	4	3	1
121—122	1	6	4	6	7	4	3	1	2	1
119—120	1	4	2	3	8	5	4	2	3	—
117—118	—	2	3	4	4	6	7	3	2	2
115—116	—	5	3	4	2	4	2	3	2	1

В комбинации Хор-10 $\times$ 24, где длинноволокнистый родитель сорт 24 более скороспелый, наблюдалась отрицательная корреляция длины вегетационного периода с длиной волокна ($r = -0,2$), т. е. по мере увеличения длины вегетационного периода (позднеспелости) число растений с длинным волокном не возрастало, как в комбинации 137-Ф $\times$ С-3506, а наоборот, уменьшалось. Распределение материалов в корреляционной решетке (табл. 36) подтверждает, что в скороспелой фракции содержание длинноволокнистых экземпляров выше.

Отмеченное обстоятельство, т. е. зависимость корреляции признаков гибрида от характеристики родительских форм, представляет закономерное явление, определяемое тем, что гены, контролирующие количественные признаки, находятся в многочисленных группах сцепления у каждой родительской формы и имеют тенденцию передаваться в комплексе.

Изучалась сопряженность длины вегетационного периода с выходом волокна. И в этом случае сопряженность призна-

ков в пределах гибридной популяции F_2 находилась в прямой зависимости от корреляции признаков у скрещиваемых форм.

Коэффициент корреляции длины вегетационного периода с выходом волокна в двух комбинациях 149-Ф×С-8255 и Хор-10×133 равнялся сотым долям процента (табл. 35). Высокий выход волокна встречался как у скороспелых, так и позднеспелых растений. Это становится понятным, если учесть, что родительские формы в указанных комбинациях более близки по скороспелости, чем в двух других комбинациях.

Таблица 37

Корреляция длины вегетационного периода с выходом волокна в F_2

Длина вегетационного периода, дни	Кол-во растений с выходом волокна, %									
	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
Хор-10 × 133										
133—134	—	2	1	4	3	4	2	2	1	—
131—132	—	3	2	2	2	5	3	2	1	—
129—130	—	1	3	8	5	7	1	—	1	—
127—129	1	2	3	7	7	3	2	3	—	—
125—126	—	2	4	7	5	3	3	2	—	—
123—124	1	3	6	6	6	2	2	—	—	—
121—122	2	3	4	7	8	4	2	1	—	—
119—120	—	2	5	6	3	1	—	—	—	—
Хор-10 × 24										
129—130	—	—	1	2	3	3	3	2	1	—
127—128	—	1	2	2	3	6	4	2	2	—
125—126	—	1	2	3	5	3	2	2	—	—
123—124	1	2	3	4	7	4	3	2	—	—
121—122	—	2	5	6	6	3	3	1	1	—
119—120	2	2	7	5	3	2	2	1	—	—
117—118	1	3	5	7	3	2	—	—	—	—
115—116	2	2	4	4	3	2	—	—	—	—

В комбинациях 137-Ф×С-3506 и Хор-10×24 скороспелые родители С-3506 и особенно сорт 24 имели выход волокна гораздо ниже, чем их более позднеспелые партнеры, в результате чего в обоих комбинациях наблюдалась довольно четкая положительная корреляция. Анализ прилагаемых корреляционных решеток (табл. 37) показывает, что среди более

позднеспелых гибридов экземпляров с высоким выходом волокна больше и, наоборот, наиболее низкий выход наблюдается у самой скороспелой фракции. Лишь при расщеплении в последующих поколениях появлялись растения, сочетающие высокую скороспелость с выходом волокна.

По крупности коробочек четкое различие между родительскими формами наблюдалось в комбинациях 137-Ф×С-3506 и Хор-10×24, где у скороспелых родителей вес сырца 1 коробочки был на 2—3 г меньше. Именно в этих комбинациях получили наиболее высокий коэффициент корреляции ($r = +0,28$ и $+0,36$). Растения с крупной коробочкой гораздо чаще были позднеспелыми; совмещения крайних вариантов обоих признаков почти не наблюдалось (табл. 38). Относительно невысокие коэффициенты корреляции объясняются тем, что растения с промежуточной длиной вегетационного периода совершенно свободно совмещают этот признак с любой крупностью коробочки. В комбинации 149-Ф×С-8255

Таблица 38

Корреляция длины вегетационного периода с крупностью коробочки F_2

Длина вегетационного периода, дни	Кол-во растений с крупностью коробочки, г								
	4,1— —4,5	4,6— —5,0	5,1— —5,5	5,6— —6,0	6,1— —6,5	6,6— —7,0	7,1— —7,5	7,6— —8,0	8,1— —8,5
137-Ф × С-3506									
129—130	—	1	2	2	2	4	—	2	1
127—128	—	1	2	1	3	—	3	3	2
125—126	—	4	4	2	4	3	2	—	1
123—124	1	4	2	7	4	3	2	1	—
121—122	—	2	3	3	8	2	1	—	—
119—120	1	3	2	5	3	2	2	—	—
117—118	2	3	5	5	2	3	3	—	—
115—116	1	4	8	2	—	2	—	—	—
Хор-10 × 24									
129—130	—	—	2	2	3	2	1	1	—
127—128	—	1	2	3	4	3	2	1	—
125—126	—	3	2	3	3	2	2	1	—
123—124	1	1	2	4	7	3	1	—	—
121—122	—	4	8	5	3	2	3	—	—
119—120	1	—	6	7	2	4	2	—	—
117—119	3	3	4	2	4	2	—	—	—
115—116	1	4	4	1	—	—	—	—	—

сопряженность обоих признаков менее выражена, а в комбинации Хор-10×133, где родители близки по скороспелости, признаки не коррелировали.

В связи с взаимовлиянием признаков, кроме простых коэффициентов между двумя признаками, определяли частные коэффициенты корреляции, выявляющие сопряженности между двумя признаками при устранении действия третьего, также коррелирующего с первыми двумя признаками.

Ниже приводим частные коэффициенты корреляции, причем индексом 1 обозначается длина вегетационного периода, индексом 2 — длина волокна, индексом 3 — выход волокна.

Комбинация F_2	Коэффициент частной корреляции между длиной вегетационного периода и	
	длиной волокна 12×3	выходом волокна 13×2
149-Ф×С-8215	+0,355	+0,145
137-Ф×С-3506	+0,5	+0,447
Хор-10×С-3506	-0,062	+0,373
Хор-10×133	+0,184	+0,13

Коэффициенты частной корреляции между признаками (при постоянной величине третьего, также коррелирующего с первыми двумя) во всех случаях отличались от простых коэффициентов.

В комбинациях 149-Ф×С-8255, 137-Ф×С-3506 и Хор-10×133 эти коэффициенты были выше простых коэффициентов; т. е. при устранении влияния выхода на сопряженность длины вегетационного периода с длиной волокна эта корреляция оказалась сильнее. Точно так же при устранении влияния длины волокна выяснилось, что корреляция между длиной вегетационного периода и выходом более тесная, чем при вычислении простых коэффициентов. В комбинации Хор-10×24, где корреляция между длиной вегетационного периода и длиной волокна отрицательна из-за того, что скороспелый родитель — сорт 24 — длинноволкнистый, частные коэффициенты корреляции оказались ниже, т. е. сопряженность между коррелируемыми величинами ослаблялась при устранении действия третьего признака (фактора).

Представляет особый интерес изучение корреляции между скороспелостью и урожайностью. Обычно считают, что скороспелые формы — менее урожайные, так как за более короткий вегетационный период они синтезируют меньше органического вещества. Однако, как было отмечено в части I, характерная особенность скороспелых форм — выгодное соот-

ношение генеративных и вегетативных органов, особый тип обмена веществ, направленный в первую очередь на обеспечение продуктами ассимиляции репродуктивных органов. Поэтому многие скороспелые сорта хлопчатника при меньшем общем синтезе органического вещества обеспечивают высокие хозяйственные урожаи и конкурентоспособны с лучшими среднеспелыми сортами.

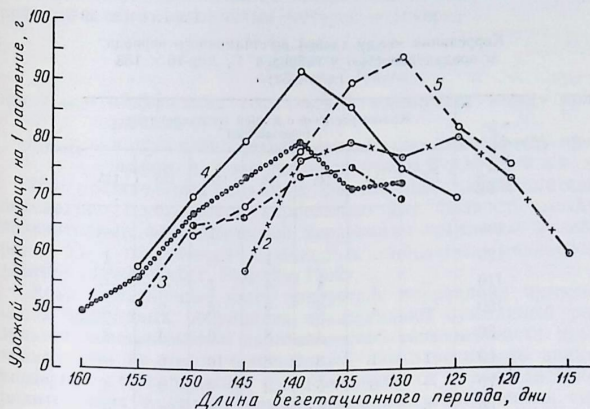


Рис. 16. Зависимость продуктивности хлопчатника от длины вегетационного периода;

1 — сорт 133; 2 — 24; 3 — Хор-10; 4 — F₂ Хор-10×133; 5 — F₂ Хор-10×24.

В наших исследованиях во всех проанализированных комбинациях между скороспелостью и общей продуктивностью растений установлена довольно четкая криволинейная корреляция. Корреляционное отношение η колеблется в пределах 0,46—0,62.

Графическое изображение связи между длиной вегетационного периода и урожаем с растений (рис. 16) показывает, что с увеличением длины вегетационного периода продуктивность растений повышается, но до определенного предела, после чего наблюдается снижение урожайности; таким образом, наиболее скороспелая и позднеспелая фракция гибридной популяции практически наименее продуктивны — в первом случае за счет того, что растения рано прекращают прирост и накопление плодоземента, во втором — за счет невызревания коробочек периферийной части куста. Однако,

как видно из корреляционной решетки (табл. 39), часть скороспелых растений накопила высокий урожай, что подтверждает возможность сочетания скороспелости с продуктивностью. Нильсон-Эле (1924) считает, что высокая урожайность не обязательно связана с позднеспелостью и в любом классе скороспелости могут встречаться как высокоурожайные, так и низкоурожайные формы.

Таблица 39

Корреляция между длиной вегетационного периода
и продуктивностью у гибридов F_3 Хор-10 $\times$ 133
($\eta = 0,52$)

Урожай, г на 1 расте- ние	Кол-во растений с длиной вегетационного периода, дни						
	155	150	145	140	135	130	125
130	—	—	—	1	1	—	—
120	—	—	—	1	—	—	1
110	—	2	4	4	1	—	—
100	—	1	2	2	6	2	2
90	—	—	4	8	6	4	2
80	1	1	8	6	10	6	—
70	—	6	5	2	4	8	4
60	5	—	6	—	2	7	2
50	2	4	—	—	—	1	6
40	1	1	—	—	—	—	1

Без сомнения, вычисленные коэффициенты корреляции и корреляционные отношения между скороспелостью и другими хозяйственными признаками представляют суммарное выражение паратипической и генетической корреляции. В первом случае изменение одного признака под влиянием измененных условий выращивания влечет изменение других физиологически связанных признаков; примером такой паратипической корреляции может служить хорошо известная семеноводам корреляция признаков в пределах однородного элитного материала промышленных сортов («внутрибиотипическая корреляция», по Ю. А. Филипченко, 1934). Наибольшая корреляция наблюдается, безусловно, между скороспелостью и продуктивностью, т. е. признаками, подверженными сильной паратипической изменчивости. Без сомнения, любая (паратипическая) физиологическая корреляция в конечном счете

также обусловлена генетически и определяется нормой реакции организма, тем не менее при изменении условий в последующих поколениях не проявляется.

Разработка генетико-математических методов, позволяющих достоверно расчленить паратипическую и генотипическую корреляции представляет большой интерес. На животных объектах с этой целью используется формула Хазеля (Hazel, 1943), основанная на показателях наследуемости корреляций между признаками матерей и дочерей:

$$r_{гАВ} = \frac{r_{рАмВд} + r_{рВмАд}}{2\sqrt{r_{рАмВд} \times r_{рВмАд}}},$$

где $r_{гАВ}$ — коэффициент генетической корреляции между признаками А и В,

$r_{рАмВд}$ — коэффициент фенотипической корреляции между признаком А у матерей и признаком В у дочерей и т. д.

На растительных объектах зарубежные исследователи определяют генетическую корреляцию как разность между показателями фенотипической корреляции признаков у гибридов F_2 и генетически однородных инбредных родителей (Mather, 1949; Weber, Moorthy, 1952).

Хотя вычисленные нами показатели корреляции признаков в гибридных популяциях представляют суммарный результат генетической и паратипической сопряженности признаков, тем не менее такие факты, как зависимость знака коэффициента корреляции и его величины от характеристики родительских форм как сбалансированных генетических систем, свидетельствуют о ведущем влиянии генетического фактора на сопряженность признаков.

В процессе рекомбинаций и кроссинговеров нарушаются корреляции и выплываются рекомбинанты с благоприятным сочетанием признаков. По нашим данным, скороспелость у хлопчатника, хотя и связана отрицательно с наиболее важными хозяйственно ценными признаками, однако связи эти преодолимы и постепенное нарушение их в процессе гибридизации и селекционной проработки материалов возможно. Однако преодоление корреляций нельзя представлять легким процессом; уже было доказано, что сочетания крайних вариант признаков, сопряженных обратной связью, встречаются редко и в некоторых случаях можно говорить о сильном сцеплении генов, контролирующих признаки, в частности длину, выход и прочность волокна. Несмотря на долголетнюю селекцию, ни одному из селекционеров по хлопчатнику не удалось выделить материала, который бы сочетал выход волокна выше 35—36% и качество волокна III промышленного типа.

Увеличению выхода гибридов с благоприятным сочетанием признаков способствует рост размеров прорабатываемой

гибридной популяции; число спонтанных кроссинговеров может быть увеличено также скрещиванием гибридов F_1 , воздействием на них ионизирующей радиации (Эллиот, 1961; Уильямс, 1968).

Как было отмечено в начале главы, доказательством возможности преодоления генетической корреляции признаков являются результаты долголетней селекции, что привело к созданию большой группы скороспелых комплексных сортов, облегчающих процесс дальнейшей селекции.

Сопряженность высоты закладки первой плодовой ветви с другими признаками у гибридов культурных форм с дикой формой *G. hirsutum* ssp. *mexicanum*. Из всех элементов скороспелости при определении характера сопряженности признаков у гибридов с дикой моноподиальной формой ssp. *mexicanum* мы остановились на высоте закладки первой плодовой ветви по той причине, что, во-первых, у отдаленных гибридов с моноподиальными формами именно этот признак и длина вегетативной фазы — наиболее характерные, решающие элементы их скороспелости; во-вторых, вся работа проводилась на фоне, сильно зараженном возбудителем вертикаллезного вилта, часть растений была поражена болезнью

Таблица 40

Корреляция высоты закладки первой плодовой ветви
с длиной волокна F_2

Длина волокна, мм	h_s												
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
153-Ф $\times$ ssp. <i>mexicanum</i>													
25—26	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—
27—28	—	1	2	2	1	1	1	1	1	—	—	—	—
29—30	—	—	4	1	7	2	1	4	—	—	—	—	—
31—32	—	1	1	4	6	2	3	—	—	—	—	—	—
33—34	—	6	2	5	6	1	1	—	—	—	—	—	—
35—36	—	1	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
37—38	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
C-8233 $\times$ ssp. <i>mexicanum</i>													
25—26	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—
27—28	—	2	4	2	2	—	—	—	—	2	—	—	—
29—30	—	—	4	2	6	2	—	4	—	—	—	2	—
31—32	—	2	2	2	6	4	—	—	—	—	—	—	—
33—34	2	2	2	8	4	2	—	—	—	—	—	—	—

и созревание их ускорилось, в связи с чем дата созревания оказалась очень ненадежным индикатором скороспелости.

Расщепление по элементам скороспелости — высоте закладки первого симподия, датам бутонизации, цветения и созревания у гибридов культурных сортов *G. texicanum* рассматривалось несколько выше (глава I, часть III). Установили, что у этих гибридов в F_2 образуются обширные вариационные ряды с явным доминированием низкой закладки культурного родителя и короткой длины вегетационного периода. По всем остальным морфо-хозяйственным признакам качественного и количественного характера наблюдается столь же обширая амплитуда изменчивости. Длина волокна в различных гибридных комбинациях популяции варьирует в пределах 25—38 мм; выход волокна 19—45%, а крупность коробочки 1—9 г. При отдаленной гибридизации с точки зрения генетической эффективности отбора представляет интерес изучение варьирования признаков в гибридной популяции в их взаимной связи или сопряженности.

Коэффициенты корреляции между высотой закладки первой плодовой ветви и длиной волокна у гибридов F_2 выявили достоверную отрицательную корреляцию между этими признаками (коэффициент корреляции незначителен только в комбинации *ssp. texicanum* × 149-Ф из-за недостаточного числа случаев):

Комбинация	Коэффициент корреляции с	
	длиной во- локна	крупностью ко- робочки
<i>Ssp. mexicanum</i> × 149-Ф	—0,197	—0,466
153-Ф × <i>ssp. mexicanum</i>	—0,324	—0,343
C-8233 × <i>ssp. mexicanum</i>	—0,29	—0,484

По мере увеличения высоты закладки первой плодовой ветви и приближения гибридов по этому признаку к дикой форме *ssp. texicanum* волокно становилось короче и, наоборот, у растений с низкой h_s длинное волокно встречалось чаще (табл. 40).

Между высотой закладки первой плодовой ветви и крупностью коробочек наблюдалась еще более высокая отрицательная корреляция (0,343—0,484); у растений с низкой h_s крупные коробочки встречались гораздо чаще, чем у растений с высокой h_s (табл. 41). У гибридов F_2 153-Ф × *ssp. mexicanum* коробочки крупнее 4 г (4—8 г) встречались только у растений с закладкой первого симподия ниже 8-го узла. Совершенно то же самое касается комбинации F_2 C-8233 × *ssp. mexicanum* (табл. 41).

Корреляция высоты закладки первой плодовой ветви
с крупностью коробочки F_2

Крупность коробочки, г	h _s													
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
153-Φ × ssp. mexicanum														
1—2	—	—	1	—	2	1	1	1	—	—	—	—	—	
2—3	—	—	1	2	5	2	2	3	—	—	—	—	—	
3—4	—	5	1	2	8	5	3	1	1	—	—	—	—	
4—5	—	4	5	5	1	1	—	—	—	—	—	—	—	
5—6	—	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	
6—7	—	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	
7—8	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
C-8233 × ssp. mexicanum														
1—2	—	—	2	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	
2—3	—	—	—	4	6	—	—	2	—	1	—	2	—	
3—4	4	4	2	2	10	10	—	—	—	—	—	—	—	
4—5	—	2	8	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
5—6	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	
6—7	—	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
7—8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
8—9	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

Таким образом, у гибридов высокая закладка первой плодовой ветви чаще совмещается с другими признаками дикой родительской формы (коротким волокном, мелкой коробочкой). Это подтверждает еще раз, что корреляция количественных признаков у гибридов зависит от сопряженности их у родительских форм, признаки которых имеют тенденцию передаваться в комплексе.

Сказанное несколько не означает, что гибриды, унаследовавшие низкую закладку, всегда или преимущественно совмещают ее с другими признаками культурного родителя, а гибриды, унаследовавшие высокую закладку — дикого родителя. Из тех же корреляционных решеток видно, что гибриды с низкой закладкой могут иметь длину волокна в 26—29 мм и, наоборот, у гибридов с высотой закладки плодовой ветви в 10-м узле волокно может быть длиной 34—35 мм. Даже наиболее скороспелые растения с высотой закладки в 4—5-м узле (трансгрессивные рекомбинанты по этому признаку)

могут быть типичными дикарями по остальным морфологическим и хозяйственным признакам — иметь мелкую коробочку, низкий выход, короткое и бурое волокно, пятно на лепестках. На рис. 17 показаны скороспелые гибриды F_3 , уклоняющиеся по остальным признакам в сторону культурной и дикой родительской форм.



Рис. 17. Скороспелые гибриды F_3 ssp. *mexicanum* $\times$ 108-Ф типа дикого вида слева, типа культурного родителя справа.

Надо отметить также, что хотя в F_2 растения с низкой закладкой часто совмещают этот признак с длинным волокном, высоким выходом или крупной коробочкой в отдельности, тем не менее, скороспелые растения с полным комплексом ведущих хозяйственных признаков культурного родителя в F_2 практически не встречаются. Они отмечены в продуктах расщепления F_3 и F_4 .

Если высота закладки первой плодовой ветви — хорошо наследуемый признак, то все остальные хозяйственные признаки наследуются гораздо хуже; расщепление по ним продолжается и стабилизация наступает в более высоких поколениях. Поэтому при работе с гибридами от скрещивания моноподиальных форм с симподиальными, на наш взгляд, в F_2 жесткий отбор по высоте закладки первого симподия и вилтоустойчивости не должен сопровождаться интенсивным

отбором по другим признакам; в отбор могут идти все скороспелые гибриды F_2 (разумеется, вилтоустойчивые), хотя и с невысокими остальными показателями, поскольку при последующем расщеплении в потомстве скороспелых растений вполне могут выщепляться нужные селекционеру рекомбинанты.

Наибольший интерес представляет корреляция скороспелости гибридов с вилтоустойчивостью, поскольку заимствование этого признака от диких форм — наиболее частая причина, заставляющая селекционеров обращаться к отдаленной гибридизации хлопчатника.

Существует мнение, что устойчивость к вертициллезному увяданию сопряжена со скороспелостью обратной связью. В основе этого мнения лежит известный факт, что заболевание хлопчатника происходит в генеративной фазе, и чем позже наступает эта фаза, тем позднее проявляется заболевание. Проявление болезни в период плодообразования хлопчатника объясняется активизацией гидролитических процессов и превращением углеводов, что делает растения более восприимчивыми к поражению (Губанов, 1969).

Подобная физиологическая корреляция скороспелости с поражаемостью не имеет никакого отношения к генетической корреляции обоих признаков, хотя подобная экстраполяция часто делается. В то же время отмеченная физиологическая корреляция скороспелости с поражаемостью затрудняет генетический анализ сопряженных признаков, поскольку позднее наступление плодоношения может создавать ложное впечатление устойчивости. При равной генетической устойчивости скороспелые гибриды будут сильнее поражаться вилтом, чем более поздние.

Дикая форма *ssp. texicanum*, на которую в последние годы селекционеры возлагают большие надежды, обладает повышенной устойчивостью к поражению вертициллезным увяданием, но эта форма очень позднеспелая из-за растянутости главным образом вегетативной фазы и не обладает хозяйственно ценными признаками. При скрещивании с этой формой обычно преследуют цель сочетания в гибриде вилтоустойчивости дикаря с полным комплексом признаков культурного сорта и в том числе скороспелостью. Поэтому выяснение генетической сопряженности вилтоустойчивости со скороспелостью в гибридных популяциях представляет несомненный интерес. Мы не вдаемся в подробное рассмотрение генетической природы признака устойчивости растений к поражению вертициллезным увяданием. Отметим лишь, что существуют мнения как о монофакториальной, так и полигенной природе этого признака у *G. hirsutum* L. (Мирахмедов, 1964; Войтенок, 1969).

Таблица 42

Корреляция высоты закладки первой
плодовой ветви с поражаемостью вилтом
у гибридов F_3

h_s	Поражаемость вилтом, балл		
	I	II	III
$153\text{-}\Phi \times \text{ssp. mexicanum}$			
13—14	28	24	12
11—12	32	32	32
9—10	132	80	84
7—8	152	120	148
5—6	60	40	56
$n = 1032 \quad r = +0,053$			
$\text{Sp. mexicanum} \times 149\text{-}\Phi$			
13—14 и выше	19	32	2
11—12	30	66	24
9—10	86	108	92
7—8	106	138	102
5—6	86	104	80
$n = 1075 \quad r = -0,11$			

На наш взгляд, устойчивость к вертициллезному вилту контролируется, по-видимому, не одним, а несколькими аддитивно действующими генами. Между крайне неустойчивыми к вилту формами типа сорта 8196 и высокоустойчивой формой *ssp. mexicanum* располагается ряд промежуточных по устойчивости групп сортов типа С-4727, 108- Φ , 152- Φ , Таш 1. Такие промежуточные группы с генетически закрепленным типом не могут наблюдаться при моногенности признака. Вместе с тем доказанная селекционерами возможность относительно легкого переноса гена устойчивости от дикой формы культурным указывает, что полимерность признака невысока, ибо гены, контролирующие высокополимерные признаки, обычно передаются сцепленно.

С целью изучения сопряженности вилтоустойчивости со скороспелостью в гибридных популяциях F_3 , высеянных на участке, зараженном возбудителем вертициллезного увядания, был проведен тотальный анализ всех растений популяции на все элементы скороспелости и степень поражения вилтом. Отметим, что в F_3 были переведены из F_2 все растения без исключения, т. е. вся популяция. Степень поражения вил-

том мы делили на три балла: I — здоровые, II — слабо пораженные (больные на излом без внешнего проявления болезни или с очень слабым проявлением в виде отсыхания краев у отдельных листьев), III — больные в сильной и очень сильной степени (с потерей всех плодозлементов).

Корреляцию определяли между степенью поражения и высотой закладки первой плодовой ветви. Другие элементы

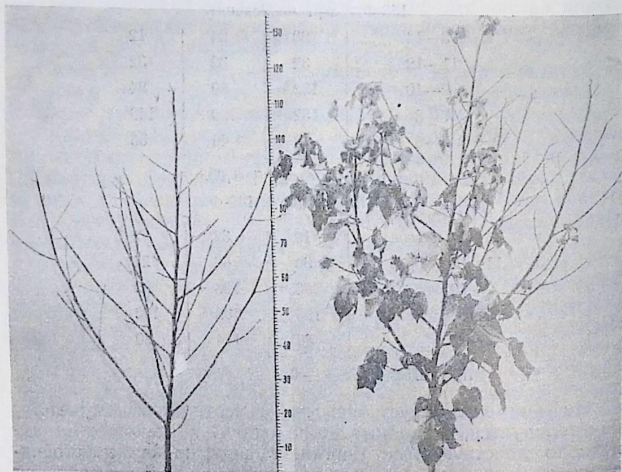


Рис. 18. Гибриды *ssp. mexicanum* × 108-Ф моноподиального типа ветвления, пораженные вертициллезным вилтом.

скороспелости, как дата цветения и созревания, не могли быть использованы и, более того, могли извратить действительную картину, поскольку поражение гибридов F_3 было высоким, а все пораженные растения в той или иной степени созревают раньше.

В обеих изученных комбинациях коэффициенты корреляции были ничтожно малы ($r = +0,053$ и $-0,11$). Анализ показывает, что распределение растений по степени поражения во всех классах высоты закладки существенно не изменяется при общем числе растений более двух тысяч (табл. 42). Действительно, заболели вилтом как наиболее скороспелые растения с низкой закладкой плодовой ветви, так и наиболее

позднеспелые, моноподиальные формы, всем габитусом схожие с диким родителем (рис. 18).

Вопрос о сопряженности вилтоустойчивости со скороспелостью требует дальнейшего изучения, тем не менее на основании материалов, которыми мы располагаем, можно считать, что бытующее мнение о положительной генетической связи позднеспелости с вилтоустойчивостью не обосновано.

Корреляция скороспелости с голосемянностью (использование беккроссметода для оценки корреляций)

Морфологический признак голосемянность имеет важное хозяйственное значение. Внедрение в производство машинного сева с точным высевом семян возможно при условии придачи семенам свойства сыпучести, что достигается механическим оголением семян; этот процесс приводит к дроблению семян, образованию незаметных трещин, вызывающих, особенно при ранних сроках сева, внедрение инфекции и гниение семян. В этой связи использование сортов с естественно голыми семенами имеет практическое значение и экономически выгодно. Наследование голосемянности изучали многие исследователи (Harland, 1933; Thadani, 1925; Kearney, 1926b; Кокуев, 1935; Бордаков, 1937; Саттаров, 1965), пришедшие к выводу, что у тетраплоидных хлопчатников наблюдается два типа голосемянности — доминантный и рецессивный. Перечисленные авторы, особенно Harland, отмечают, что при скрещивании внутри группы упландов голосемянность всегда доминирует; в F_2 происходит моногибридное расщепление. Голосемянность Си-айлендов (*G. barbadense*) наследуется как рецессивный признак.

Оригинальное объяснение разного типа наследования признака при скрещивании голосемянных форм с опушенносемянными дает Д. А. Мусаев. Согласно его гипотезе характер опушения семян контролируется четырьмя взаимодействующими генами. Один из них — ингибитор — в доминантном состоянии подавляет проявление остальных генов, контролирующих развитие подпушка. У форм с опушением семян только на микропиле ингибитор представлен рецессивной аллелью, а один или два гена, определяющие развитие подпушка, — доминантными аллелями. У опушенносемянных сортов присутствуют доминантные аллели всех генов, кроме ингибитора. При рецессивной голосемянности все четыре гена представлены рецессивными аллелями.

Указанная гипотеза хорошо объясняет доминантный и рецессивный типы голосемянности.

Проведенный нами анализ большого числа гибридов F_1 от

скрещивания голосемянного сорта 153-Ф с микропилярным опушением (хохолком на микропиле) с сортами, имеющими сплошное опушение, выявил промежуточное выражение признака — плешистые семена; F_2 расщепляется в соотношении 1 : 2 : 1. Растения с опушенными семенами гомозиготны и в дальнейшем не расщепляются. Растения двух других фракций четко не разделяются, и фенотипически трудно дифференцировать гомозиготные особи от гетерозиготных. Для выявления сопряженности между голосемянностью и скороспелостью определяли коэффициенты корреляции между обоими признаками в популяциях F_2 . Установили, что скороспелые растения в комбинации 153-Ф $\times$ С-8228 встречались во всех фракциях — голосемянной, опушенносемянной и плешистосемянной:

Дата созревания	Количество растений, %		
	голосемян- ных	плешистых	опушенных
24.VIII—2.IX	27,2	35,5	28,5
3—12.IX	40,0	44,5	52,5
13—22.IX	32,8	20,0	19,0

Точно так же голосемянные растения содержались и в скороспелой, и в позднеспелой фракциях.

О сопряженности голосемянности с длиной вегетационного периода судили также по материалам беккроссов. При этом ставилась задача переноса генов, контролирующих голосемянность (с микропилярным опушением), от среднеспелого сорта 153-Ф ультраскороспелому опушенносемянному сорту С-8228. В случае сцепления генов получение аналога улучшаемого сорта беккроссом было бы невозможно. Одновременно делалась попытка передачи признака скороспелости от сорта С-8228 сорту 153-Ф, не увенчавшаяся успехом.

Метод беккроссов, использованный нами, многократно описан в литературе (Harlan and Pope, 1922; Harland, 1933; Knight, 1945; Thomas, 1952; Эллиот, 1965; Уильямс, 1968; Вавилов, 1936; Шехурдин, 1961; Лукьяненко, 1961; и др.). На культуре хлопчатника этот метод особенно рекомендован выдающимся генетиком-хлопководом Харландом, которому удалось передать признаки опушенности стебля и листьев, предохраняющих хлопчатник от паутинного клещика, от дикого вида *G. tomentosum* культурному виду *G. barbadense*. Им пользовались при межвидовой гибридизации С. С. Канаш, Л. Г. Арутюнова и др.

Вкратце отметим, что при внутривидовых скрещиваниях так же, как при межвидовых, целью возвратных скрещиваний является передача отдельных признаков от вида к виду или от сорта к сорту при сохранении комплекса признаков улуч-

шаемого сорта. Эффективность беккросс-метода при этом ставится в связь с генетической обусловленностью признака и рекомендуется в отношении признаков, контролируемых небольшим числом локусов. Для успешной интродукции новых признаков беккросс всегда должен сопровождаться интенсивным отбором форм, несущих искомый признак сорта-улучшателя, в противном случае уже потомство пятого обратного скрещивания будет иметь 98,4% растений генетически идентичных возвратному родителю. Приближение генетического состава популяции к возвратному родителю будет происходить согласно прогрессии $3/4$, $7/8$, $15/16$, $31/32$, $63/64$. Передача путем беккроссов полигенных признаков считается затруднительной, главным образом из-за значительной их взаимной корреляции и возможности введения улучшаемому сорту нежелательных сцепленных генов.

В комбинации С-8228×153-Ф родительские формы различаются по длине вегетационного периода и опушенности семян. У сорта 153-Ф семена голые с бородкой на микропилярном конце, у С-8228 — сильноопушенные. Сорт С-8228 на 10—12 дней скороспелее сорта 153-Ф. По выходу, длине и технологическим качествам волокна особых различий нет. При беккроссах гибридов с сортом С-8228 ставилась цель — вывести аналог этого скороспелого сорта, но с голыми семенами. Возможность передачи этих признаков от одного сорта другому в литературе не описана. При беккроссах с сортом 153-Ф ставилась задача получить скороспелый аналог этого сорта.

Беккроссы пылью родительских форм проводились однократно и двукратно на гибридах F_1 и F_2 .

Для возвратных скрещиваний ежегодно отбирали гибриды, максимально унаследовавшие от сорта-улучшателя желательные признаки. Так, для придания голосемянности оставляли скрещенные коробочки с растений, имевших голые или плешистые, но не опушенные семена. Для получения скороспелого потомства беккроссировали наиболее рано цветущие растения.

При беккроссе комбинации 153-Ф×С-8228 с сортом 153-Ф для передачи этому сорту скороспелости цель не была достигнута полностью и полученные линии в массе имели промежуточную скороспелость и другие хозяйственные признаки, коррелирующие со скороспелостью. Мы соглашаемся с мнением Харланда, Томас, Найта и других исследователей, что методом возвратных скрещиваний трудно улучшить сорт по сложным хозяйственным признакам, наследование которых обуславливается многими факторами.

В случае передачи генетически более простого признака голосемянности от позднеспелого сорта 153-Ф скороспелому

лекционной работы, хотя схема работы сложнее, чем в том случае, когда для беккроссов используются гибриды F_2 , поэтому мы остановимся именно на ней. Ниже дается ее подробное описание (рис. 19).

Гибриды F_1 комбинации С-8228 $\times$ 153-Ф имели слабоопушенные плешистые семена, т. е. голосемянность наследовалась по типу неполного доминирования. В F_1 наряду с плешистыми семенами встречалось небольшое число голых

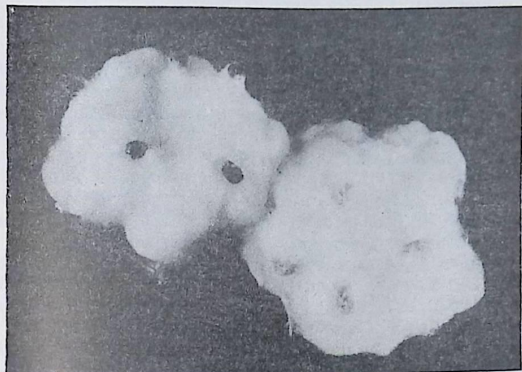


Рис. 20. Разнокачественность по опушенности семян в пределах растения.

семян. Разнокачественность по опушенности отмечалась даже в пределах растения (рис. 20), причем как мы наблюдали, семена в коробочках первых мест могут быть голыми, а к периферии плешистыми, что, видимо, объясняется неравномерностью в обеспечении ассимилятами коробочек разных мест. Изучение потомства голых и плешистых семян выявило, что такая фенотипическая разнокачественность не является генетически обусловленной, потомство той и другой фракции расщеплялось в равной мере. Таким образом, в нашем примере гетерозиготность имела различное фенотипическое проявление. В одних случаях гетерозиготные растения были плешистосемянными, в других — голосемянными.

При беккроссе голосемянных и плешистосемянных гибридов F_1 со скороспелым сортом С-8228, имеющим опушенные семена, потомство в F_1 беккросса расщепилось на опушенносемянными и плешистосемянными формами примерно в равном

соотношении и небольшое количество (около 2%) голосемянных форм.

Опушенносемянные растения, выделившиеся в F_1 однократного беккрасса, были в массе забракованы. Проверка в контрольном варианте показала, что их потомство однородно по этому признаку. Часть плешистосемянных и голосемянных растений, сходных по остальным признакам с сортом С-8228, была взята в виде индивидуальных отборов; на другой части были проведены возвратные скрещивания с сортом С-8228.

Потомство плешистосемянных и голосемянных растений, взятых в виде индивидуальных отборов в F_2 однократного беккрасса, расщеплялось с образованием трех фракций — голосемянных, опушенносемянных и плешистосемянных. Опушенносемянные и плешистосемянные растения были забракованы; в виде индивидуальных отборов были взяты только голосемянные растения, в наибольшей степени сходные по комплексу признаков с сортом С-8228. В 1964 г. часть их опять расщеплялась по опушенности семян и была в дальнейшем забракована (потомство гетерозиготных растений); часть не расщепилась и была использована для дальнейшего размножения.

Двукратный беккрос с сортом С-8228 проводили лишь на гибридах, имевших F_1 однократного беккрасса плешистые семена. В 1963 г. в F_1 двукратного беккрасса растения были опушенносемянными и плешистосемянными. Голосемянные растения выщепились в небольшом количестве (около 2%) на следующий год в F_2 двукратного беккрасса. Эти голосемянные растения практически не отличались от сорта С-8228 по комплексу морфологических и хозяйственных признаков. Сходство их с сортом С-8228 было выражено полнее, чем при однократном беккроссе. При изучении их потомства в 1965 г. установили, что часть растений была гетерозиготной по исследуемому признаку; их потомство расщепилось по опушенности семян, но некоторые семьи были вполне однородными (потомство гомозиготных по этому признаку растений, рис. 21). Поскольку сорта 153-Ф и С-8228 довольно близки и по другим хозяйственным признакам, задача получения форм, константных по комплексу признаков, была значительно облегчена. В табл. 43 приводится характеристика голосемянных линий по данным 1966 г. Сравнение производится с широко районированным сортом 108-Ф, взятым в качестве стандарта. Для сопоставления приводятся данные повторной родительской формы С-8228.

Таким образом, для создания скороспелой голосемянной линии методом возвратных скрещиваний в качестве сорта-улучшателя мы использовали голосемянный, более позднеспелый сорт 153-Ф, а беккроссы проводили со скороспелым

опушенносемянным сортом С-8228, комплекс признаков которого желательно было сохранить. Беккросс сочетался с отбором только голосемянных форм. Передача от позднеспелого сорта 153-Ф голосемянности скороспелому С-8228 подтверждает отсутствие сопряженности между этими признаками.

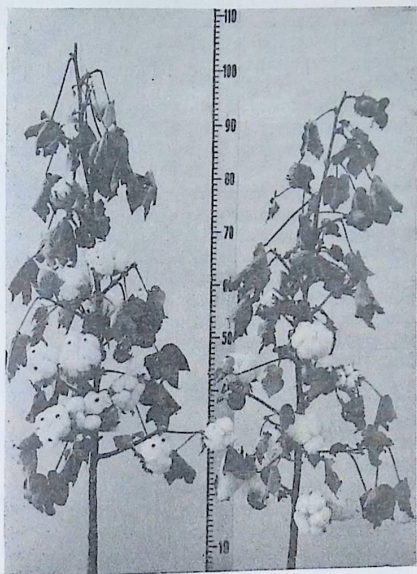


Рис. 21. Голосемянный аналог скороспелого сорта С-8228, полученный путем многократного беккросса. Справа — контроль.

Результаты исследования сопряженности длины вегетационного периода с другими хозяйственно ценными признаками, изложенные в данной главе, могут быть обобщены следующим образом.

Корреляции количественных признаков хлопчатника весьма разнообразны и сложны. Они во многом определяют структуру гибридной популяции, выход полезных рекомбинантов, характер и эффективность отборов.

Характеристика голосемянных линий типа С-8228, поступивших на дальнейшее размножение

Сорт	Длина вегетационного периода		Урожай из раскрытых коробочек		Выход волокна		Длина волокна		Крупность коробочки	
	дни	отклонение от стандарта	г	отклонение от стандарта	%	отклонение от стандарта	мм	отклонение от стандарта	г	отклонение от стандарта
108-Ф (стандарт) (153-Ф × С-8228) × × С-8228	152	—	52,9	—	36,5	—	30,7	—	7,2	—
	142	—10	72,2	+19,3	39,7	+3,2	31,7	+1,0	7,0	—0,2
	144	—8	64,6	+11,7	41,7	+5,2	30,7	+0	7,3	+0,1
	139	—13	74,4	+21,5	40,0	+3,5	29,9	—0,8	6,8	—0,4
	141	—11	67,3	+13,4	40,0	+3,5	31,6	+0,9	6,6	—0,6
С-8228	140—142	—	—	—	39—41	—	30—32	—	6,6—6,8	—

Скороспелость взаимосвязана с важнейшими хозяйственно ценными признаками — длиной волокна, выходом и крупностью коробочки. Направление корреляций между количественными признаками в гибридной популяции зависит от сопряженности признаков родительских форм. Если позднеспелый родитель длинноволокнистый, то корреляция между обоими признаками в гибридной популяции будет положительной и, наоборот, если длинноволокнист скороспелый родитель, то корреляция будет отрицательной. Зависимость направления корреляции признаков гибридов от характеристики родительских форм подтверждается и у гибридов с дикой формой *ssp. mexicanum*.

Хотя коэффициенты корреляции между длиной вегетационного периода и рассматриваемыми признаками невысокие, крайние варианты по коррелируемым признакам в F_2 совмещаются редко и главным условием для нахождения нужных рекомбинантов служат масштабы работы. При этом увеличивается вероятность спонтанных кроссинговеров, в ре-

зультате которых и происходит нарушение связей и выщепление рекомбинантов с благоприятным сочетанием признаков.

Между длиной вегетационного периода и урожайностью наблюдается четкая криволинейная зависимость; как наиболее скороспелые, так и наиболее позднеспелые формы менее урожайны, тем не менее продуктивные растения встречаются во всех классах скороспелости.

Корреляции между высотой закладки первой плодовой ветви (важнейшего показателя скороспелости у гибридов с многолетними формами) и поражаемостью растений вертициллезным увяданием не наблюдалось, в связи с чем бытующее мнение о положительной связи позднеспелости с вилтоустойчивостью и скороспелости с поражаемостью нельзя считать обоснованным. Подобная корреляция физиологическая, а не генетически обусловленная.

Голосемянность не коррелирует со скороспелостью, что доказывается как прямым исследованием популяции F_2 , так и возможностью передачи методом многократного беккроссирования признака голосемянности от позднеспелого сорта скороспелому с сохранением всего комплекса признаков скороспелого сорта.

В целом изучение корреляций количественных признаков хлопчатника, в том числе сопряженности скороспелости с другими признаками позволяет внести некоторые коррективы в методику селекционной работы.

При наличии отрицательных корреляций наиболее правильный путь повышения числа удачных рекомбинаций — увеличение размеров прорабатываемой популяции, особенно в F_2 . Важное значение могут иметь такие дополнительные приемы, как повторные переопыления гибридов, облучение и пр., способствующие нарушению сцеплений.

Даже при слабых отрицательных корреляциях отбор следует вести по комплексу признаков, так как отбор по отдельным признакам неизбежно приводит к ухудшению популяции, что следует учитывать как в селекционной, так и в семеноводческой практике.

Часть IV. РЕЗУЛЬТАТЫ ПРАКТИЧЕСКОЙ СЕЛЕКЦИИ

Прежде чем перейти к рассмотрению результатов практической селекции, хотелось бы сделать краткий обзор различных схем селекционного процесса и селекционной методики, используемой в Советском Союзе и в зарубежных хлопкосеющих странах, ибо с тех пор как селекция перестала быть только искусством, методы селекционной проработки материалов во многом определяют ее конечный успех.

Во всех странах, где проводится селекция хлопчатника, основной принцип работы состоит в многократном отборе из популяций, полученных искусственной гибридизацией, из естественных сортопопуляций, интродуцированных образцов, продуктов спонтанного и индуцированного мутагенеза.

Отбор сводится к выделению индивидуумов с наследственно обусловленным преимуществом перед другими индивидуумами популяции. В этом отношении навыки и опыт селекционера, его способность безошибочно находить наследственно лучших родоначальников, играли огромную роль и были решающими у селекционеров прошлого. Однако достижения генетики и особенно разработка специальных статистических методов для решения генетических и селекционных проблем позволили поднять качество и достоверность селекционных исследований и разработать научно обоснованные схемы селекционной работы.

Очень важное значение имеют при этом достоверная оценка отобранных из популяции растений путем испытания потомства и размеры генетического варьирования прорабатываемых популяций и семей. «Не может быть никакого прогресса в селекции без отбора, а отбор становится неэффективным в том случае, когда изменчивость исчерпана или падает ниже уровня, при котором она может быть эффективно обнаружена» — отмечает Hutchinson (1958).

В первые годы становления селекции как науки большой популярностью среди селекционеров пользовалась концепция

Иогансена. Однако методы чистотинейной селекцин приводили к большому гомозиготности сортов и снижению их продуктивности, поэтому не получили широкого распространения и подверглись справедливой критике еще в 30-х годах (Harland, 1933; Hutchinson and Pause, 1937; Richmond, 1950).

Одним из наиболее ранних методов селекцин является «типовая селекцин» (Type selection), которую предложил О. Ф. Cook (1932). Этот метод направлен на создание и поддержание определенного типа сорта, на сохранение комбинаций признаков, уже существующих в типе, хорошо сбалансированных и приспособленных друг к другу. Кук исходил из положения, что для промышленных сортов важны как единообразие признаков, так и широкая приспособительная основа, что может быть достигнуто циклическим отбором среди популяции растений с характерным для отбираемого типа комплексом признаков, проверки их по потомству (без введения повторности) и объединения сходных потомств или семей. Размножение только одного потомства, хотя и обеспечивает единообразие, но, как считает Cook, может привести к изменению подлинного типа и потере продуктивности.

Метод Bolls (1912), усовершенствованный К. Брауном (1957), разработан в Египте для повышения однородности сортов тонковолокнистого хлопчатника. По этому методу потомства отобранных в популяциях растений высеваются в 10-кратной повторности. Каждое изучается по комплексу признаков. Для каждой пары признаков в пределах потомства составляется так называемая «диаграмма-мишень», или корреляционная таблица. Групповое (скупенное) расположение точек на таблице указывает на генетическую чистоту линии. Этот метод, однако, не может дать правильного определения чистоты сорта, так как не учитывается степень изменчивости под влиянием условий среды.

С. Н. Браун успешно применил видоизмененную методику Боллса не только для повышения однородности сортов, но и с целью восстановления оригинальных типов и создания нового сорта. При этом отбирались линии, показатели которых по тем или иным признакам значительно отличались от средних показателей сорта в желательном направлении. Для этих линий составлялась «диаграмма-мишень» по Боллсу, по всем возможным признакам сопоставляемая с материнской формой. Если различия значительны и полезны и выделенная линия достаточно однородна, она поступает на дальнейшее размножение. Так был выделен ряд улучшенных линий из египетских сортов.

Большого внимания заслуживает методика, которая была разработана Hutchinson and Panse (1937) в Индоре (Центральная Индия) и основывается на оценке селекционного ма-

териала по потомству, высеваемому в повторности по принципу рандомизации (Replicated Progeny Row Technique).

Принцип контролируемого испытания, на котором основана эта методика, широко используется во всех странах, где осуществляется селекционная работа с хлопчатником. Авторы отмечают, что глазомерная оценка возможна для большинства морфологических качественных признаков, тогда как для полигенных признаков (например, урожай), оценка потомства без повторностей мало ценна, поэтому статистически достоверная оценка материала с включением повторностей и рандомизации должна быть введена с ранних стадий. Принцип рандомизации, который впервые предложил Fischer (1930), рекомендуется как обеспечивающий наибольшую достоверность в большинстве руководств по статистике (Снедекор, 1961; Бейли, 1962; Доспехов, 1965; и др.).

В обычной практике рекомендуется 10 повторностей по каждой семье (по 5—10 растений в каждой). Когда растения отбираются с определенного числа потомств или популяции F_2 различных скрещиваний, то родственные (сестринские) потомства могут группироваться в отдельную семью, составляющую блок; такие блоки объединяются в более крупные.

В таких случаях может быть два типа испытаний — одно для выделения лучших семей, другое — для выделения лучших потомств в лучших семьях. Сравнение между потомствами основывается на отклонении дисперсии (дисперсии) отдельных потомств и дисперсии семей от общей дисперсии (Panse, 1941). Отбор отдельных растений в лучших потомствах как родителей следующего поколения — наиболее слабое место методики, так как он основывается только на фенотипической оценке, чего нет при оценке семей.

Введение повторности не только способствует уменьшению влияния условий среды на изменчивость, но позволяет статистически достоверно определить генетическую потенцию семьи (наследуемость), выделить достоверно лучшие семьи и отбраковать худшие. Применение этой методики, без сомнения, требует затраты труда и детальных статистических вычислений, что в достаточной мере компенсируется повышением эффективности отбора.

Наряду с педигрийными методами за рубежом довольно популярны так называемые массово-педигрийные методы. Одним из главных недостатков педигрийных методов является то, что они приводят к большой гомозиготности линий. С. К. Харланд (1949) приходит к выводу, что концепция «чистых линий» сыграла огромную роль в селекции, особенно в отношении сортов с высоким качеством волокна. При этом он ссылается на эксперименты Боллса в Египте, рекомендовавшего чистолинейную селекцию как идеальный метод для

улучшения хлопчатника. В отношении хлопчатников грубоволокнистых и с промежуточной длиной волокна, как отмечает Харланд (1949), не было доказано, что чистые линии лучше популяций, при создании которых предусматриваются меры предосторожности, направленные к уменьшению в популяции генотипов, не соответствующих стандарту по длине и урожаю волокна. Харланд вводит в практику систему селекции, названную им «массово-педигрийной» (mass-pedigree selection), которая с успехом была применена им в улучшении хлопчатника Тангуис в Перу.

Главные этапы этой селекции следующие. В первый год испытывается большое число отдельных растений из гетерогенной популяции. На второй потомства лучших растений, прошедших предварительное испытание, высеваются семьями в одной повторности и определяются средние признаки каждого потомства. В лучших семьях отбирается элита (в среднем около 200 растений). На третий год потомство этих растений высевается в 10-кратной повторности по принципу рандомизации. Испытание это предпринимается для удаления линий, которые по урожайности ниже средней популяции. На четвертый год семена лучших линий, прошедших испытание, объединяются. Весь этот цикл может быть повторен.

Массово-педигрийная система Харланда позволяет полностью использовать принципы испытания по потомству и способствует сохранению генетической вариабильности и широкой адаптивной основы, что так необходимо для приспособления популяции к различным условиям среды. Кроме того, по мнению Харланда, метод будет способствовать сохранению многих генов, определяющих продуктивность в гетерозиготном состоянии, ибо часто именно это обстоятельство определяет преимущество одних линий над другими, более гомозиготными, и их сохранение.

В США применяется метод массового испытания потомств (Bulked Progeny Test System), или так называемый тexasский метод, который описан Richmond (1950). Обсуждая концепцию чистых линий и необходимость селекции на урожай на широкой генетической основе, Richmond отмечает, что с практической точки зрения «отсутствие понимания концепции широкой генетической базы и желание быстрого достижения единообразия одного признака ценою других дало селекционерам по хлопку серьезный урок, что возможность получения единообразно плохой линии гораздо выше, чем получения единообразно хорошей».

Применение описываемого метода обосновывается большим разнообразием почвенно-климатических условий в Техасе. Метод вкратце может быть описан следующим образом: в F_2 отбираются отдельные растения, самоопыленные семена

с этих растений откладываются и сохраняются в условиях, обеспечивающих высокую всхожесть. Удвоенные потомства свободно цветущих коробочек высеваются в F_3 в рандомизированных блоках. Контрольные ряды лучшего коммерческого сорта данного района выращиваются через 8—10 рядов на всем протяжении как стандарт. Только те потомства, которые показали преимущества в обоих повторностях, идут на дальнейшую проработку.

После отбора лучших семей случайные образцы коробочек собираются с одной из повторностей от каждого отобранного потомства для изучения материала по признакам качества волокна, семян и т. д. Семена из них по лучшим линиям идут на дальнейшее размножение. В генерации F_4 семена случайно отобранных коробочек отдельных семей высеваются в рандомизированных блоках в 4-кратной или 6-кратной повторности; в опыт вводится два или более стандарта. Когда испытание линий пересеваемых средних образцов достигает F_6 — F_8 , по этим линиям накапливается достаточное количество данных, позволяющих судить об их ценности. Если учесть, что пересевы производили семенами средних образцов и был определенный процент перекрестного опыления (около 10), популяции оказываются достаточно гетерозиготными, но большинство отдельных растений приближается к этому времени к практической гомозиготности. В F_6 — F_8 отбор отдельных растений из массы урожая повторялся. Второй цикл испытания продолжается до второй или третьей генерации, после чего линии со сходными признаками объединяются и изучаются в последующих испытаниях как массово-линейные сорта (*massed-line varieties*). Семена самоопыленных коробочек тех растений, потомства которых были лучшими в цикле размножения, поступают в дальнейшую проработку.

Более ограничено применяются суданская методика (Knight and Rose, 1954) и метод кумулятивной селекции (Richmond, 1950), сочетающие преимущество самоопыления и многократного скрещивания (кумулятивный эффект) и статистически обоснованного испытания потомств.

Важное значение зарубежные авторы придают вторичной селекции, или реселекции (*secondary selection*). Эффективность этой работы зависит от степени генетической вариабильности материала в популяции, возникающей в результате механической смеси, естественного перекреста, аккумуляции желательных и нежелательных мутаций и гетерозиготности, не устраненной в процессе первичной селекции. Генетическая гетерогенность может наблюдаться и у чистотипных материалов, как это показал Harland (1919), обнаруживший, что селекция на индекс линта привела к улучшению формы си-айленда несмотря на 17 лет предшествующего самоопыления.

То же отмечают Panse (1941), Б. Кристидис и Дж. Гаррисон (1959) и др.

Генетическая вариабильность прорабатываемой популяции, методы выделения семей с достаточно высокой генетической дисперсией и статистически контролируемый отбор лежат в основе методов индексной селекции. На хлопчатнике этот метод разработан Manning (1956) и рассматривается как предел улучшения методов селекции (Hutchinson, 1958). Работая в Уганде с сортом BP 52, Manning удалось методом индексной селекции статистически достоверно повышать урожайность этого сорта ежегодно на 4%, а за 7 лет на 30%, при сохранении высоких качеств волокна.

В общих чертах метод индексной селекции сводится к выявлению наследуемости каждого из составных элементов (индексов) урожайности в различных потомствах и использованию в дальнейшей работе таких потомств, у которых наследуемость наиболее выражена. Показатели наследуемости при этом вычисляются как отношение генетической вариации (дисперсии) к общей вариации, причем эти величины получаются из результатов испытания потомств в повторности. Определяется селекционный дифференциал, т. е. степень сдвига средней величины признака за одно поколение, выражаемая в единицах среднеквадратического отклонения. На основании показателей наследуемости и селекционного дифференциала определяется реакция на отбор в следующем поколении.

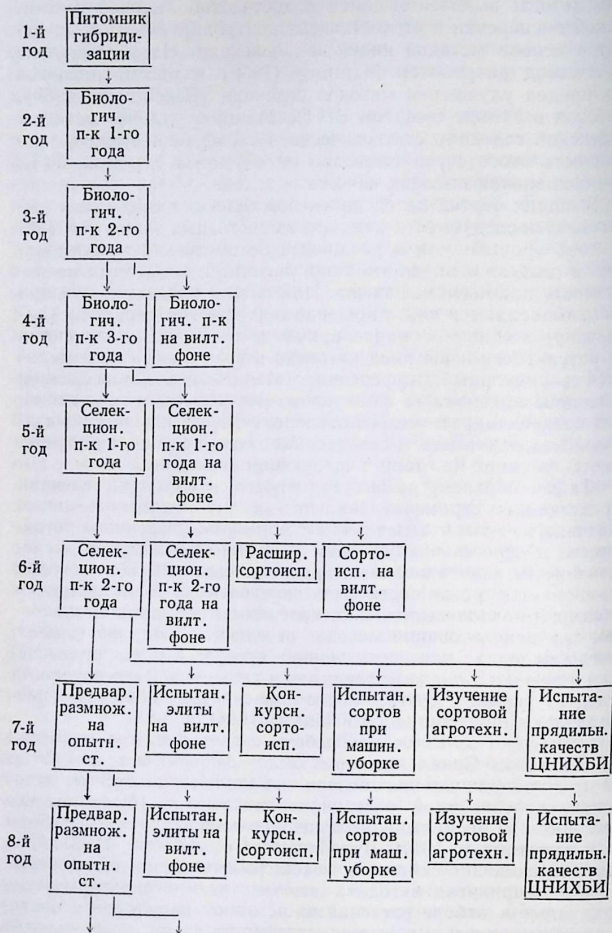
Таким образом, развитие точности в методах селекции представляет огромную важность и «не случайно,— пишет Хатчинсон,— то, что наилучшим примером уверенного устойчивого прогресса в улучшении урожайности является исследование Маннинга в области прогресса сорта BP 52, в котором компоненты урожайности были определены и точно измерены с самого начала выполнения программы селекции. Безусловно, при использовании методов реселекции наступит момент, когда материал для последующего прогресса будет практически исчерпан и тогда материал для дальнейшей изменчивости следует искать в других, более изменчивых линиях, или продуктах гибридизации» (Hutchinson, 1958).

Методика селекционной работы с хлопчатником, принятая в Советском Союзе, впервые была разработана в 1936 г. В принципиальных положениях она мало отличается от методики, используемой селекционерами сейчас (Методические указания по проведению селекционно-семеноводческой работы с хлопчатником, 1967; Дадабаев и Симонгулян, 1969). Схема селекционно-семеноводческой работы приводится ниже.

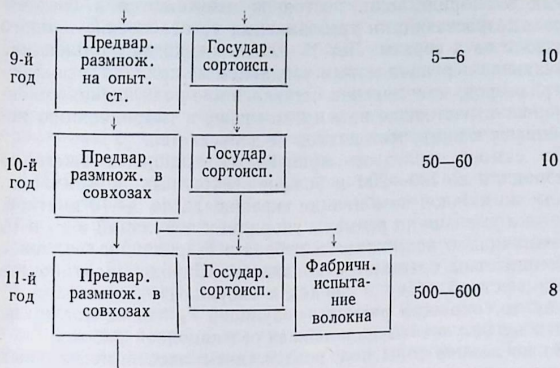
Общепринятая методика основана на многократном индивидуальном отборе растений из исходной популяции с последующим раздельным высевом потомства.

СХЕМА СЕЛЕКЦИОННО-СЕМЕНОВОДЧЕСКОЙ РАБОТЫ ПО ХЛОПЧАТНИКУ

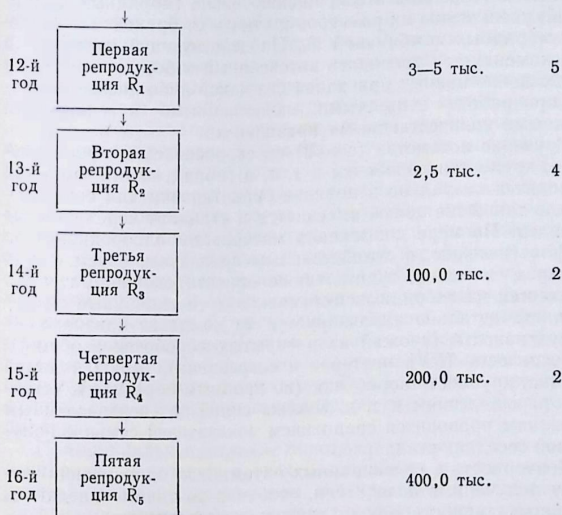
I. Селекционный цикл



II. Предварительное размножение

площадь, коэффициент
га размножения

III. Производственные посевы в колхозах и совхозах



При использовании гибридизации в скрещивания вовлекаются материалы с минимальным количеством отрицательных признаков. Требования к комплексности сортов, используемых в гибридизации, постоянно повышаются в соответствии с возрастающими требованиями сельскохозяйственного производства к сортам. Лет 15—20 назад, когда заболевание хлопчатника вертициллезным увяданием не приняло угрожающих размеров, этот признак оставался вне поля зрения селекционеров; в настоящее время вовлечение в гибридизацию неустойчивых к вилту материалов не допускается.

До самого последнего времени селекционеры ежегодно производили до 100—200 и больше гибридных комбинаций, причем по каждой комбинации скрещивали по 5—10 цветков, что резко уменьшало размеры гибридных популяций в F_1 и F_2 и ограничивало возможности отбора в F_2 родоначальников с благоприятным сочетанием признаков. Широко практиковавшийся жесткий отбор в пределах гибридных комбинаций F_1 еще более сокращал размеры популяций F_2 , что не могло не влиять на результаты дальнейшей селекционной работы.

За последние годы под воздействием экспериментальных данных, а также пересмотра догматических установок, утвердившихся в генетике после 1948 г., в работе селекционеров наблюдается тенденция к сокращению числа гибридных комбинаций, увеличению их размеров и отказу от браковки в пределах гибридных комбинаций F_1 . По действующей методике, в F_2 рекомендуется проводить интенсивный отбор по комплексу хозяйственно ценных признаков без какой-либо дифференциации при работе с простыми качественными и генетически сложными количественными признаками.

Изучение потомства (семьи) по скороспелости, продуктивности, крупности коробочки и т. п. в гибридных питомниках проводится визуально в порядке ориентировки для селекционера, с такой же целью высевается и стандарт через каждые 10 рядов. По мере достижения материалом однородности по морфологическим и хозяйственным признакам, о чем селекционер в состоянии судить также ориентировочно, материал передается из гибридных питомников в селекционные питомники, где детально анализируется на комплекс признаков — продуктивность (урожай из раскрытых коробочек и общий), скороспелость (50% цветения и созревания), выход и длина волокна, крупность коробочки (по пробным образцам), устойчивость к болезням и т. д. Оценка семей по перечисленным признакам проводится сравнением показателей семьи с суммой соседних стандартов.

Повторность в селекционных питомниках однократная, поэтому полученные показатели, особенно по таким признакам, как продуктивность, трудно считать достоверными.

Лучшие семьи, сходные по морфо-хозяйственным признакам, объединяются в группы, которые поступают на дальнейшее испытание в контрольный питомник или расширенное сортоиспытание, где проводится статистически достоверная их оценка. В расширенном питомнике, который закладывается в 6-кратной повторности стандартным методом (Константинов, 1952), сорта или линии располагаются систематически в последовательности, установленной экспериментатором. Лучшие сорта, показавшие превосходство по комплексу признаков по сравнению со стандартом, поступают в конкурсное сортоиспытание и предварительное размножение.

Проверка селекционного материала на устойчивость к вертициллезному вилту согласно описываемой методике проводится методом половинок и начинается с F_2 . Семена индивидуальных отборов, взятых в питомнике гибридов F_2 , делятся на две части. Одна часть высевается на здоровом фоне, другая — на фоне, искусственно зараженном возбудителем вертициллезного увядания. Отборы на здоровом фоне на следующий год проводят лишь в тех семьях, которые на инфекционном фоне имели хорошие показатели по устойчивости. Такая работа проводится ежегодно в гибридных и селекционных питомниках до получения однородных линий.

В дополнение к методу половинок рекомендуется проверка семей начиная с F_3 по пробным образцам, которые высеваются на инфекционном фоне в повторности. В системе семеноводства отбор на инфекционных фонах не проводят.

В последние годы из-за возрастания угрозы вилта и острой необходимости создать сорта, устойчивые к этой болезни, некоторые исследователи рекомендуют всю селекционную работу, включая скрещивания, проводить только на инфекционном фоне и начинать браковку по устойчивости с гибридов F_1 . На наш взгляд, такие рекомендации правильны лишь в том случае, если родительские сорта — генетически неоднородны по устойчивости к вилту. Последнее, хотя и не установлено, но вполне вероятно, поскольку в процессе доработки и размножения сорта в системе семеноводства отбор по этому признаку не проводился. В связи с отмеченным исследованием по выявлению генетической однородности сортов по устойчивости к вилту крайне нужны. Частые неудачи с отбором устойчивых экземпляров в пределах сортов скорее всего являются следствием неоднородности провокационных фонов по нагрузке инфекции, а не следствием генетической однородности сортопопуляций.

Принципиальное отличие описанной методики и схемы селекционной работы от других педигрийных и массово-педигрийных методов состоит в том, что при оценке селекционных материалов проверкой по потомству повторность заменяется

системой частых стандартов. Отсутствие повторности резко снижает достоверность оценки семей, возможность выделения семей с высокой наследуемостью генетически не выровненных и генетически однородных семей с низкой наследуемостью признаков.

Использование стандартов в гибридных и селекционных питомниках, как предусмотрено по схеме, и сопоставление семей через стандарты не обеспечивают статистически достоверных данных.

Метод парных стандартов, предложенный П. Н. Константиновым (1952) взамен системы повторностей, менее точен даже в том случае, когда стандарты высеваются через каждые 2—3 варианта и сравнение проводится по принципу линейной интерполяции, учитывающей систематическое изменение почвенного плодородия (Доспехов, 1965). По описываемой методике стандарты высеваются через 9 рядов на 10-й или реже.

Метод парных стандартов имеет и другой большой недостаток, который ставит под сомнение целесообразность использования этого метода в гибридных и селекционных питомниках. Как известно, хлопчатник — факультативный перекрестник, причем перекрестное опыление насекомыми очень легко осуществляется между смежными рядами. Поскольку искусственное самоопыление в системе селекционных работ не предусматривается, расположение стандартного сорта через каждые 9 рядов неизбежно ведет к биологическому засорению материала, длительному расщеплению и, в конечном итоге, затягивает цикл селекционной работы.

Без сомнения, введение повторности при резком ограничении числа стандартов (или их исключении) начиная с F_3 и F_4 требует усилий для статистической обработки материала, что будет окупаться повышением эффективности селекции в результате своевременной и обоснованной браковки малоценных материалов, получением точных критериев генетической однородности линий.

До последнего времени, когда уровень селекции не был высок, не были высоки и требования производства к сортам хлопчатника, не было стандартов с таким высоким комплексом признаков, какими мы располагаем сейчас, потребность в разработке совершенной методики селекции, позволяющей максимально точно учитывать даже небольшую генетическую разницу в качестве селектируемого материала, не была так сильна. Необходимость использовать более тонкие и совершенные методы (определение селекционных дифференциалов, показателей наследуемости, интенсивности отбора) резко возрастает по мере повышения качества селектируемых сортов, доведения продуктивности и других признаков до высшего предела.

Ниже мы даем краткую справку истории селекции скороспелых сортов в Советском Союзе, свидетельствующую о больших достижениях советской селекции за прошедшие годы.

До революции хлопководство Средней Азии основывалось на гузах (вид. *G. herbaceum* L) и беспородных «заводских смесях». «Заводские смеси» получались в результате механического смешения и биологического засорения завезенных сортов американской селекции вида *G. hirsutum*. Такие сортосмеси при длительном возделывании в разных экологических зонах под действием преимущественно естественного отбора определенным образом адаптировались к условиям районов возделывания. Так возникли ташкентская, хорезмская, ферганская и другие «заводские смеси», довольно резко различавшиеся по скороспелости. По остальным признакам они были также неоднородны и имели в среднем очень низкий комплекс признаков, короткое и грубое волокно со средней длиной 27—28 мм при метрическом номере 4500—4900.

В 20-х годах «заводские смеси» были вытеснены первыми отечественными селекционными сортами — среднеспелым «Навроцкий», который занял основные площади хлопкосеяния Средней Азии, позднеспелым «Триумф Навроцкого», скороспелыми 182 и 169. Сорт «Навроцкий» по длине вегетационного периода был близок современному стандарту 108-Ф, а сорта 182 и 169 на 10—12 дней опережали его по скороспелости.

Во вторую сортосмену на основных площадях сорт «Навроцкий» был заменен сортом 8517, близким ему по скороспелости, с лучшей продуктивностью и качеством волокна. Одновременно были созданы и внедрены в производство среднескороспелые длинноволоснистые сорта 2034, 8196. В эти же годы стал внедряться в производственные посевы наиболее северных районов хлопкосеяния ультраскороспелый 1306-«Шредер», превосходивший по скороспелости сорт 8517 на 12—15 дней.

В третью сортосмену место основного сорта занимает позднеспелый сорт С-460, который по устойчивости к вилту, качеству волокна и особенно выходу имел несомненные преимущества перед сортом 8517, но был позднеспелее его на 4—5 дней.

На замену сильно поражавшимся вилтом сортам 8196 и 2034 в производственные посевы был внедрен среднескороспелый длинноволоснистый сорт 18819 с высоким качеством волокна.

Для северной зоны хлопкосеяния (Каракалпакия, Киргизия, Новые районы) были созданы ультраскороспелые сорта 3173, 1306-ДВ, а позднее С-3210.

Важно отметить, что если среднескороспелые сорта 8196, 2034, 18819, превосходившие по скороспелости соответствующие среднеспелые стандарты на несколько дней, имели высокие показатели по основным хозяйственно ценным признакам, то сорта ультраскороспелой группы существенно уступали по комплексу признаков среднеспелым стандартам (табл. 44).

Основной сорт 3-й сортосмены С-460 был снят с производственных посевов в послевоенные годы как позднеспелый. На замену был районирован в 1948 г. сорт 108-Ф, превосходивший С-460 по скороспелости на 5—7 дней. Сорт 108-Ф быстро занял большие производственные площади в хлопкосеющих республиках и в течение 20 лет является ведущим сортом в стране. Широкий ареал распространения и долговечность этого сорта вызваны не только его высокой продуктивностью, но

Таблица 44

Характеристика первых скороспелых сортов хлопчатника

Сорт	Происхождение (отбор)	Выход волокна, %	Длина волокна, мм	Круп- ность коробоч- ки, г	Созрева- ние, дни
№ 182 «Ак-Джура»	Из Кок-Чигита	33—34	24—26	4—45	123
№ 169 Дехкан	Из заводской смеси Ташкентская	29	28—29	4—45	125
1306- «Шредер»	То же	31—32	27—28	3,5—4	119—120
С-5	Из болгарских сме- сей	30,9	29,8	3,6	126
13656	То же	27,9	28,4	3,2	124
10193	Из Хорезмских сме- сей	32,3	28,2	3,7	130
13751	То же	33,3	28,6	3,9	126
14848	Из болгарских сме- сей	30,8	29,5	3,4	127
14958	Из 1306	33,8	27,4	3,8	127
С-3173	Из болгарских сме- сей	32—33	30—31	—	115—116
С-11	Из 13761	33,4	28,3	3,9	126,0
С-3178	Из болгарских сме- сей	31,5	31,3	3,7	125
С-3174	То же	32,6	31,2	3,6	126
С-3260	3173 × С-5	31,4	29,3	3,7	124
С-3210	Из 3173	33,8	30,7	3,5	129

и исключительной приспособляемостью к различным почвенно-климатическим и агротехническим условиям возделывания.

Несколько позднее были районированы среднеспелые длинноволокнистые сорта 138-Ф, 149-Ф, а в северной зоне — сорт С-4727. Этот скороспелый сорт по продуктивности не уступает среднеспелым стандартам, имеет крупную коробочку и высокий выход волокна. В это же время были выведены скороспелые сорта, которые хотя и не были районированы, но представляют интерес как исходный материал для селекции. Их характеристика приведена в табл. 45.

Вместе с тем именно в селекции на скороспелость еще очень много нерешенных задач. Не секрет, что широко районированный сорт 108-Ф в последние годы явно не удовлетворяет производство по скороспелости, особенно в неблагоприятные годы с низкой суммой эффективных температур, когда уборка урожая затягивается до глубокой осени, резко возрастает процент ручного сбора, ухудшается качество сырца и волокна.

В связи с сильным распространением вилта на замену сорта 108-Ф выведены и внедряются в производство новые вилтоустойчивые сорта 159-Ф и особенно Ташкент 1, 2, 3, создание которых представляет замечательное достижение советской селекции. Однако и эти сорта, намечаемые на большие площади, еще недостаточно скороспелые. Скороспелый сорт С-4727, возделываемый в северной зоне хлопкосеяния, не имеет перспектив к расширению из-за низкой устойчивости к вилту.

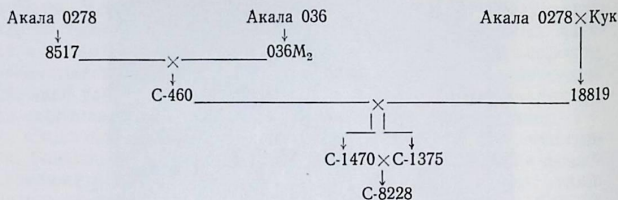
Таблица 45

Характеристика скороспелых сортов, выведенных в 50—60-х годах

Сорт	Скороспелость (откл. от 108-Ф), ± дни	Крупность коробочки, г	Длина волокна, мм	Выход волокна, %	Промыш- ленный тип волокна
С-4727	—6—8	7—7,2	31—32	37—38	V
С-3506	—10—12	5,0—5,5	30—31	36—37	VI
С-4534	—5—7	5,5—6,0	31—33	37—38	V
С-1973	—12—15	6,2—6,7	34—36	35—36	IV
Уз 144	—6—8	5,8—6,2	32—33	36—37	V
Чим-6	—7—10	6,5—6,7	31—32	36—37	V
С-3550	—10—15	6,0—6,5	32—33	36—37	VI
С-8257	—7—9	6,5—7,0	33—35	38—39	V
С-8228	—10—12	6,0—6,5	31—32	39—40	V
С-8246	—7—9	6,5—7,0	31—33	40—41	V

С-8263 более устойчив к поражению вилтом. Находится в предварительном размножении и Государственном сортоиспытании.

Ультраскороспелый сорт С-8228 близко родственный по происхождению описанным выше сортам, но скороспелее С-8260 на 12—15 дней. Ниже представлена его генеалогия:



Обе родительские формы одинакового происхождения. Интересно, что сорт С-8228 скороспелее не только прямых родителей (на 7—8 дней), но и всех сортов, участвующих в его родословной.

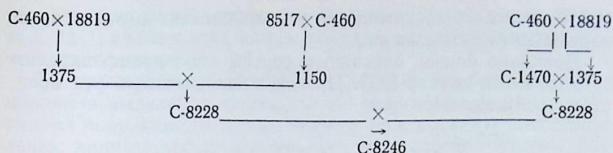
Исходное скороспелое растение было выделено в F_3 в результате трансгрессивного расщепления.

Сорт С-8228 при высокой скороспелости довольно близок по комплексу признаков описанным сортам. Сходство это выражается в морфологических признаках — компактном габитусе куста, типе ветвления, форме листьев с характерной волнистостью, форме коробочки; однако размер куста, коробочки, листьев заметно мельче.

Выход волокна у сорта С-8228 при высокой скороспелости достигает 40% и больше, вес сырца 1 коробочки 6,5 г, волокно V промышленного типа с хорошей крепостью (до 5—5,2 г), но коротковатое (31—32 мм).

Сорт С-8228 отличался хорошим плодоношением, высокой продуктивностью сырца и волокна в условиях Каракалпакии, где он широко размножался и испытывался в системе Госсортосети, однако, уступив сорту С-4727 по валовым урожаям сырца, был снят с дальнейшего размножения в 1967 г. Тем не менее создание такой ультраскороспелой высокопродуктивной формы с высоким выходом волокна, на наш взгляд, представляет безусловное достижение как необходимый этап селекции.

Скороспелый сорт С-8246 (рис. 23) имеет родственное происхождение и является промежуточным по скороспелости между сортами С-8228 и С-8260. Происхождение его может быть представлено следующим образом:



По морфологическим признакам он также близок этим сортам, занимает среднее положение по мощности куста и крупности коробочки. Вес сырца 1 коробочки равен 6,5—7 г, выход волокна 40—41 %, длина 31—33 мм с качеством V про-

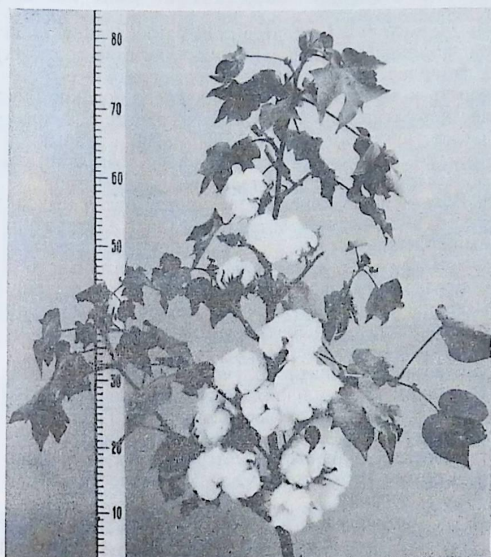


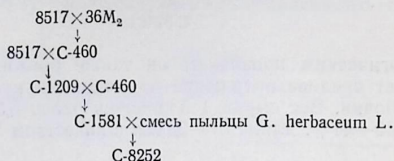
Рис. 23. Куст хлопчатника сорта С-8246.

мышленного типа, но несколько грубоватое, как и у описанных сортов. Метрический номер колеблется в пределах 5000—5200.

Сорт С-8246 потенциален по продуктивности. По многолетним данным конкурсного сортоиспытания ИССХ и Пахта-аральской опытной станции, устойчиво превышает стандарт

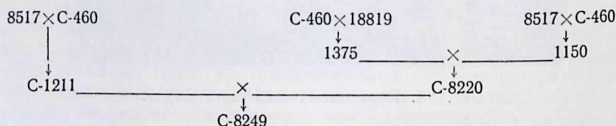
108-Ф по всем урожаям сырца и волокна. Находится в предварительном размножении.

Довольно близок описанным сортам по происхождению среднеспелый сорт С-8252. Происхождение этого сорта представлено ниже:



Смесь пыльцы разных сортов гузы на последнем этапе ступенчатой гибридизации использовали в качестве доопылителя; прямых гибридов не получили. Ценность сорта — его хорошая устойчивость к вилту и высококачественное волокно, соответствующее нормативам V промышленного типа с крепостью 5,2—5,3 г, метрическим номером 5800—5900 и разрывной длиной 29—30 км. Высокое качество волокна, возможно, связано с участием в процессе оплодотворения пыльцы вида *G. herbaceum*. Возможность передачи потомству отдельных признаков другого вида — доопылителя описана в литературе, однако выщепление гибридов с выражением признака, выходящего за границы максимального и минимального проявления его у исходных форм вполне вероятно и при трансгрессивном расщеплении популяции по количественным признакам, которое часто наблюдается и широко используется в селекционной практике.

Хорошей иллюстрацией получения нового генотипа при трансгрессивном расщеплении в селекции хлопчатника может служить происхождение скороспелого сорта С-8228, рассмотренное выше, а также история выведения скороспелого сорта С-8249, отселектированного из материалов скрещивания среднеспелых сортов. Ниже представлена генеалогия этого сорта:



Из представленной схемы видно, что в происхождении не участвовала ни одна скороспелая форма, а обе исходные родительские формы С-1211 и С-8220 позднеспелее С-8249 на 7—10 дней. Следует отметить, что хотя по скороспелости обе

родительские формы схожи, но бутонизация и цветение у сорта С-1211, как и у всех сортов с предельным типом симподиев, наступает раньше.

На примере сортов С-8249 и С-8228 подтверждается возможность выделения наследственно скорспелых форм из гибридных популяций не только второго, но и последующих поколений, полученных от скрещивания среднеспелых сортов. Такая возможность трансгрессии имеет место и в отношении любых других признаков с полигенной природой при достаточно большом размахе работы и удачном сочетании генотипов родителей.

Особую группу составляют сорта с предельным типом плодовых ветвей; такой тип симподиев определяет наиболее сжатую компактную структуру куста этих форм среди всех других форм вида *G. hirsutum*. В пределах вида *G. barbadense* этой группе соответствуют формы нулевого типа с пазушным плодоношением, у которых произошла полная редукция симподиев. Как отмечалось в части I, сорта нулевого типа, впервые созданные в конце 30-х годов в СССР, получили широкое распространение и заняли подавляющее большинство площадей, отведенных под посевы тонковолокнистого хлопчатника.

Сорта с предельным типом симподиев вида *G. hirsutum*, наоборот, до последнего времени не нашли распространения, что связано главным образом со специфическими требованиями к агротехнике выращивания.

Для всех сортов с предельным типом плодовых ветвей характерны раннее наступление фаз бутонизации и цветения и интенсивные темпы накопления плодовых органов, но по общей скороспелости эти сорта могут довольно сильно различаться из-за продолжительности фазы созревания.

Скороспелый сорт С-8230 был первым сортом с предельным типом симподиев, отобран из материалов, полученных в результате сложной гибридизации сортов, различных по происхождению ($C-1255 \times 7427$) $\times$ ($C-15 \times C-4018$). Если сорт С-1225 происходит от американских Акала, то сорт С-15 — от болгарских скороспелок. Сорт С-8230 испытывался в системе Госсортосети и находился в производственном размножении в 1956—1962 гг. В 1960—1962 гг. площадь под сортом С-8230 в Сырдарьинской области достигла 1500 га при урожаях, превышающих плановые, затем сорт был снят с размножения из-за низкой крепости волокна и сниженных показателей продуктивности по системе Госсортосети.

Сниженная продуктивность хлопка-сырца по сравнению с сортом 108-Ф, по данным Госсортосети, объясняется сравнительным испытанием сорта С-8230 при одинаковой густоте стояния с сортами, имеющими неопредельный тип симподиев, в то время, как в производственных условиях он всегда высевал-

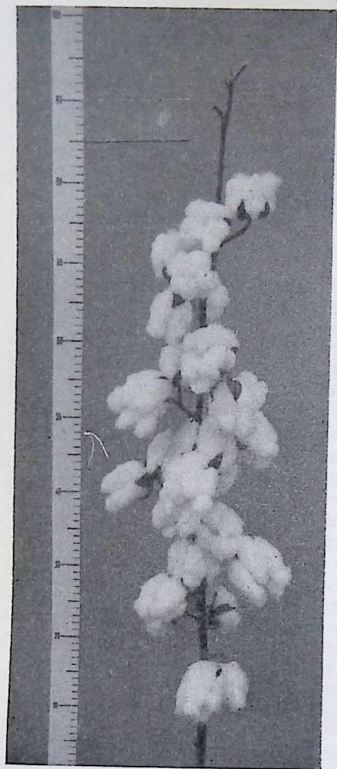


Рис. 24. Куст хлопчатника сорта С-8257₂.

ся при высокой густоте стояния (около 80000—100000 растений на 1 га).

В части I (глава 2) отмечено, что формы с предельным типом плодовых ветвей развивают ограниченную ассимиляционную поверхность и несмотря на измененное соотношение биологической и хозяйственной продуктивности урожай на одно растение часто бывает ниже, чем у сортов типа 108-Ф. Увеличение числа растений на единице площади, приводя к увеличению листовой поверхности, обеспечивает достоверные преимущества сортов предельного типа по продуктивности (Буткова, 1957; Абдуллаев, 1966; Дадабаев и Симонгулян, 1963; и др.).

Испытание тонковолокнистых сортов нулевого типа вида *G. barbadense* L. в системе Госсорто-сети проводится при повышенной густоте стояния, что не соблюдается при испытании сортов с предельным типом плодовых ветвей вида *G. hirsutum*. Поэтому, на наш взгляд, по данным Госсортиспытания трудно дать объективную оценку

сортам этой группы по продуктивности.

Другой скороспелый сорт С-8257₂ (рис. 24) также получен в результате сложной гибридизации сортов (С-1470 $\times$ 2525) $\times$ (С-8230 $\times$ С-7090). Пыльцу других видов *G. barbadense* L. (сорт 2525) и *G. herbaceum* (сорт С-7090) наносили дополнительно в смеси с пылью своего сорта. Отбирали растения типа упланда. Сорт С-8257 скороспелее стандарта

108-Ф на 6—7 дней, выход на 2—3% выше, коробочка на 0,5 г мельче. Длина волокна колеблется в пределах 33—36 мм. Сорт С-8257 имеет очень высококачественное волокно.

По данным 1966 г., в элитном хозяйстве в посев пошли семьи со следующими средними показателями качества волокна: длина 33,9 мм, крепость — 5,2 г, разрывная длина 28 км. В посев 1967 г. пошли семьи с еще более высокими показателями, соответствующими нормативам IV промышленного типа: длина волокна 35 мм, крепость 5,5 г, тонины 5560 и разрывная длина 30,6 км. Сорт С-8257₂ с крепостью 5,2—5,5 г и разрывной длиной 28—30 км в сочетании с высоким выходом волокна, скороспелостью и вилтоустойчивостью представляет большой интерес как исходный материал для селекции.

Нам не известны другие сорта с предельным типом плодовых ветвей и подобной технологией волокна. Подавляющее большинство этих сортов, в том числе сорта С-1211 и С-8230, размножавшиеся на больших площадях, имели слабую крепость волокна, что обычно ставилось в связь с развитием ограниченной листовой поверхности и нарушением снабжения коробочек ассимилятами в период формирования волокна.

Сорт С-8257₂, как и другие сорта с симподиями предельного типа, развивает ограниченную площадь листовой поверхности и, более того, для него характерно раннее сбрасывание листьев, однако качество волокна высокое. Таким образом, связь между типом плодовых ветвей и качеством волокна у сорта С-8257₂ оказалась нарушенной. Улучшение же качества волокна в сравнении с исходными формами упландов, видимо, можно объяснить участием тонковолокнистого родителя вида *G. barbadense* L. Возможность отбора форм типа *G. hirsutum*, но с высококачественным волокном, при межвидовых скрещиваниях *G. hirsutum* L. × *G. barbadense* L. представляет интересное и перспективное направление в селекции и подтверждает, что количественные признаки не являются специфичными для геномов и могут передаваться от вида к виду при гибридизации и естественной интрогрессии.

Сорт С-8257 размножается в хозяйствах Сырдарьинской области, преимущественно на почвах с близким залеганием грунтовых вод.

Интересным исходным материалом для селекции является сорт С-8255 с предельным типом плодовых ветвей, отселектированный из сорта С-8232, в происхождении которого участвовали коллекционный образец 02765 и сорт 126-Ф селекции Андижанской опытной станции. Сорт С-8255 по скороспелости близок стандарту 108-Ф за счет растянутой фазы созревания. Бутонизация же и цветение у него наступают рано, как и у всех сортов с предельным типом плодовых ветвей. Этот сорт имеет интересное сочетание длинного волокна с высоким вы-

ходом и очень крупной коробочкой, т. е. признаков, обычно связанных обратной корреляцией. У родительской формы С-8232 выход волокна равнялся 39—40%, но длина не превышала 32—33 мм. Исходное растение сорта С-8255 с длиной волокна 38—40 мм при сохранении полного комплекса признаков сорта С-8232 было обнаружено среди элитных посевов сорта С-8232, видимо, как спонтанная мутация, так как в окружении не было длинноволокнистых сортов. Возможность гибридизации исключается нами еще и потому, что гибридное растение должно было иметь неопределенный тип плодовых ветвей, а все растения с неопределенным типом плодовых ветвей браковались в фазе цветения. Выход волокна у сорта С-8255 равняется 39—40%, а длина колеблется в пределах 38—40 мм. Почти все другие материалы с такой длиной волокна имеют выход, не превышающий 32—34% (133, 24, 141, С-4790, С-4789, С-9030, С-9041 и др.). Если добавить, что эти признаки совмещаются с крупной коробочкой (до 7,5—8 г), то очевидно, что рассматриваемая форма очень интересна как исходный материал. Для непосредственного использования в производстве сорт не рекомендовался, так как по многолетним данным недостаточно потенциален в отношении продуктивности.

Работа по выведению новых сортов дает основание для обсуждения ряда вопросов, касающихся селекции хлопчатника, в частности селекции на скороспелость.

Главным методом создания комплексных сортов хлопчатника является синтетическая селекция на основе внутривидовой гибридизации, в процессе которой может быть достигнуто несчетное количество рекомбинаций и неограниченное поле для отбора. Именно этим путем создано и создается подавляющее большинство сортов хлопчатника.

Аналитическая селекция, имевшая решающее значение на начальных этапах селекции с использованием интродуцированных материалов, не потеряла своего значения и в настоящее время. Было показано, что многие сорта созданы путем отбора нетипичных форм из общего типа с дальнейшим испытанием потомства (С-8263, С-8260, С-8255 и др.). Эффективность этой работы зависит от генетической вариабельности сортопопуляций, возникающей в результате спонтанного мутагенеза (как крупных мутаций, так и мелких, аккумулирующихся в процессе воспроизводства сорта), естественного скрещивания и гетерозиготности, не устраненной в процессе создания сорта.

Анализ происхождения сортов, описанных в данной главе, и большинства современных советских сортов вида *G. hirsutum* показывает, что они происходят от одних и тех же образцов, главным образом Акала и Кук, завезенных в Среднюю Азию в 20-е годы. В результате первичной дифференциации

генотипа исходных материалов путем аналитической селекции были созданы такие сорта, как 8517, С-460, 36М₂, 18819, которые в дальнейшем участвовали в селекции многих сортов. Таким образом, из относительно ограниченного генофонда нескольких исходных образцов за 30—40 лет было получено большое разнообразие сортов с признаками, которыми совершенно не обладали исходные материалы (скороспелость, высокий выход, длина и качество волокна, крупность коробочки, вилтоустойчивость и т. д.).

Задача дальнейшего обогащения генофонда культурных хлопчатников должна решаться при более активном использовании методов индуцированного мутагенеза и особенно отдаленной гибридизации с дикими хлопчатниками и представителями других видов, являющихся носителями отдельных ценных генов. В последние годы в связи с усилением угрозы массового поражения посевов хлопчатника вертициллезным увяданием и отсутствием иммунных форм среди культурных хлопчатников особое внимание селекционеры обращают на гибридизацию сортов с дикой формой *ssp. mexicanum*, высокоустойчивой к поражению этим грозным заболеванием. Передача отдельных генов дикарей культурным хлопчатникам возможна методом многократных насыщающих беккроссов с культурной формой. Путь этот эффективен главным образом в тех случаях, когда речь идет об улучшении признаков, контролируемых небольшим числом генов (Харланд, Уильямс, Эллиот, Канаш, Арутюнова, Мирахмедов и др.). В отношении количественных признаков вопрос обстоит гораздо сложнее, хотя известны достижения и в этой области.

Пример практической ценности отдаленной гибридизации в селекции хлопчатника — создание высокоустойчивых к поражению вертициллезным увяданием сортов Ташкент 1, 2, 3, полученных от скрещивания скороспелого С-4727 с дикой формой *G. hirsutum ssp. mexicanum v. nervosum* повторными беккроссами гибрида с культурной формой. Отдаленная гибридизация с дикими формами с успехом может использоваться и в селекции скороспелых сортов, так как в материалах трансгрессивного расщепления таких популяций часто встречаются очень скороспелые вилтоустойчивые экземпляры.

Межвидовые скрещивания *G. hirsutum* L. × *G. barbadense* L. также представляют перспективный путь улучшения качества волокна и устойчивости к вертициллезному вилту при отборе из гибридной популяции форм типа *G. hirsutum* L. (сорт С-8257-₂).

По вопросу о возможности практического использования индуцированного мутагенеза в улучшении хлопчатника мы не располагаем обнадеживающими данными зарубежных исследователей, кроме интересного сообщения о получении безгос-

сипольной формы хлопчатника, т. е. с признаком, не присущим роду *Gossypium*. В последние годы накопилась довольно интересная советская литература по радиоселекции хлопчатника.

Индукцированные мутации элементов, определяющих скороспелость, к сожалению, не описаны ни в отечественной, ни в зарубежной литературе. Возможно, что признаки высокополимерные, подверженные сильной паратипической изменчивости, реже и слабее изменяются в своем конечном выражении под воздействием мутагенов. Полимерность, взаимодействие генов, их сцепление как факторы, характерные для полигенных систем, могут препятствовать этому. Несмотря на все затруднения, обогащение генофонда за счет изыскания принципиально новых путей и методов применительно к сложным хозяйственным признакам представляется сегодня важнейшей задачей, которая позволит сделать следующий крупный скачок в практической селекции.

Одним из наиболее важных моментов, определяющих конечный результат селекции, является подбор исходного материала. Анализ происхождения многих скороспелых сортов показывает, что ведущий принцип подбора родительских пар — такой подбор, когда одна из родительских форм представлена высокопродуктивным среднеспелым или даже позднеспелым сортом, а другая обязательно скороспелым (С-8246 = С-8220 × С-8228, 24 = 138-Ф × С-3374 и т. д.). Такой принцип подбора рекомендуется большинством исследователей (Страумал, Арутюнова, Кокуев, Садыков и др.). При этом, если на ранних этапах селекции скороспелый родитель обычно представлял малопродуктивную форму, то сейчас в качестве исходного материала могут быть использованы скороспелые сорта, которые по общей продуктивности находятся на уровне лучших среднеспелых стандартов.

Следует иметь в виду, что скороспелые сорта можно селектировать не только в том случае, когда обе исходные формы или одна из них обладают этим признаком. Очень часты случаи, когда сорта гибридного происхождения оказываются скороспелее обеих родительских форм до 10 дней и при этом обладают высокой продуктивностью. Примером могут служить сорта нашей селекции С-8228, С-8249, в генеалогии которых, как было указано, не участвовал ни один сорт с подобной скороспелостью. Широко районированный скороспелый сорт С-4727 также получен из материалов скрещивания среднеспелых сортов 137-Ф и С-1470. Получение таких форм — результат трансгрессивного расщепления, которое часто имеет место по количественным признакам, когда исходные скрещиваемые формы обладают различной генетической структурой признака.

Отмеченное явление не имеет ничего общего с часто наблюдаемым превышением гибридов F_1 по скороспелости и другим признакам над обеими родительскими формами; трансгрессивные рекомбинанты могут появляться в расщепляющихся поколениях комбинаций, которые в F_1 не были скороспелее родителей. Выделение скороспелых растений в гибридных популяциях от скрещивания среднеспелых высокопродуктивных сортов представляет перспективный путь, особенно в тех случаях, когда преследуется цель сочетания скороспелости с высокой продуктивностью.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проблема скороспелости — одна из ведущих для советского хлопководства. Она определяет возможность расширения посевных площадей, размеры урожаев, качество волокна, механизацию возделывания и уборки и т. п. Скороспелость, как и другие количественные признаки, подвергается сильной паратипической изменчивости и может успешно регулироваться различными агротехмероприятиями. Однако изменчивость, вызываемая условиями выращивания, наблюдается лишь в пределах нормы реакции той или иной культивируемой формы, детерминируется ее наследственностью. Поэтому одним из важнейших условий дальнейшего повышения производства хлопка-сырца является создание скороспелых комплексных сортов.

Селекция хлопчатника за годы Советской власти достигла больших успехов. Дальнейшее ее развитие в соответствии с возрастающими потребностями сельскохозяйственного производства требует усовершенствования методов селекционной работы на базе современной генетической теории и всестороннего изучения морфо-физиологических особенностей селективных признаков.

Объектом нашего исследования являлось изучение тех аспектов проблемы скороспелости, которые связаны с селекцией, с возможностью генетического улучшения сортового потенциала хлопчатника.

Свойство скороспелости, выражающееся в ускоренных темпах развития на всех или отдельных фазах онтогенеза, возникло в результате приспособительной эволюции различных таксономических групп рода *Gossypium* первоначально в связи с аридизацией ряда областей тропической зоны, а впоследствии в результате продвижения хлопчатника в субтропические и умеренные широты с меньшей суммой эффективных температур и коротким периодом вегетации.

Эволюция скороспелости шла совместно с изменением морфологии растения, главным образом сокращением срока

жизнедеятельности надземных осевых органов и изменением типа ветвления.

На примере рода *Gossypium* подтверждается общее направление эволюции от деревьев через кустарники к травянистым формам (у хлопчатника к кустарничкам однолетнего типа) и от моноподиального ветвления к симподиальному. В результате дифференцировались скороспелые хлопчатники с особым конституционным типом, высокой интенсивностью физиолого-биохимических процессов, измененным соотношением генеративной и вегетативной части растения в пользу первой, сокращением ювенильной фазы и ранним переходом растений в генеративную фазу. Конституционный тип скороспелых хлопчатников создал предпосылку для огромного расширения ареалов возделывания этого растения в виде однолетней культуры. Поэтому свойство скороспелости, хотя и имеет адаптивный характер, но в корне отличается от узких приспособлений типа специализаций. Изменчивость в сторону скороспелости можно рассматривать как эволюционно прогрессивную, способствующую повышению не только приспособленности, но и приспособляемости в варьирующих условиях среды, повышению уровня жизнедеятельности организма, завоеванию новых жизненных ареалов и в целом биологическому прогрессу видов.

У форм с симподиальным ветвлением происходило дальнейшее упрощение структуры куста — редукция и полное выпадение осей второго и третьего порядка, что привело в пределах вида *G. barbadense* L. к образованию форм без симподиальных ветвей только с пазушным плодоношением.

Таким образом, в результате эволюции надземных осевых органов хлопчатника дифференцировались три крупные группы по типу ветвления, качественно отличающиеся по комплексу морфобиологических признаков: хлопчатники с моноподиальным типом ветвления, хлопчатники с симподиальным ветвлением и хлопчатники без симподиев, с пазушным плодоношением. Это деление четко выражено у вида *G. barbadense* L. У других культурных видов процесс редукции симподиев не завершен и крайней по компактности группой являются формы с одноколенчатыми симподиями.

Хлопчатники с предельно сжатой структурой куста представляют собой типичные неотенические формы с крайним сокращением вегетативной зоны куста, что определяет наиболее раннее наступление генеративной фазы. Очень интересная особенность форм без плодовых ветвей (а также переходных форм с предельным типом плодовых ветвей) — ускоренные темпы накопления бутонов, цветения и раскрытия коробочек. Формам без плодовых ветвей и с плодовыми ветвями предельного типа, а также со смешанным типом ветвления свойственны со-

вершенно иные закономерности накопления и созревания коробочек. Отсутствие долгой очереди в отношении второго места в плодовом узле обеспечивает быстрое накопление и отдачу урожая.

Изучение биологии развития форм с предельно сжатым типом куста выявило, что эти формы специализированы к условиям высокой культуры земледелия, и только при оптимальной агротехнике возможно проявление их ценных агрономических свойств. Поэтому крайнее упрощение структуры куста у хлопчатников и образование форм только с пазушным плодоношением в эволюционном плане можно рассматривать как изменение типа специализации, приводящее к ослаблению приспособляемости организма в варьирующих условиях среды.

Наиболее характерная черта конституции всех скороспелых хлопчатников, независимо от типа ветвления,— слабое развитие вегетативной массы растения, измененное соотношение генеративных и вегетативных органов, а также биологического и хозяйственного урожая в пользу последнего. Высокая хозяйственная продуктивность при ограниченной ассимиляционной поверхности достигается за счет повышенной работоспособности листьев (продуктивность фотосинтеза) и специфического распределения ассимилятов, направляемых главным образом в генеративные органы растения; в конечном счете это обеспечивает более рациональное использование минеральных веществ и высокий выход хозяйственной продукции с единицы площади. Наблюдается как бы интенсификация в пределах самого растения, т. е. меньшая затрата продуктов ассимиляции и элементов почвенного питания на производство единицы хозяйственной продукции хлопка-сырца. Именно эта особенность позволяет скороспелым сортам при меньшем общем синтезе органического вещества обеспечивать высокие хозяйственные урожаи, в связи с чем многие скороспелые сорта вполне конкурентоспособны по продуктивности с лучшими среднеспелыми сортами. Большая напряженность в работе ассимиляционного аппарата, интенсивность обменных процессов определяют требовательность скороспелых сортов к условиям водоснабжения, минерального питания и густоты стояния; значение густоты стояния как фактора, обеспечивающего развитие оптимальной ассимиляционной поверхности на единицу площади, следует особо подчеркнуть.

* * *

Эволюция скороспелости происходила параллельно с эволюцией фотопериодической реакции как самостоятельного признака, оказывающего сильное влияние на проявление ско-

роspелости в условиях неблагоприятных фотопериодов. Поэтому изучение скороспелости фотопериодичных форм возможно лишь в условиях благоприятной длины дня. Диким и культурным короткодневным тропическим формам хлопчатника свойственна качественная реакция на фотопериодическое воздействие. В условиях умеренного климата с более длинным днем фотопериодическая реакция потеряла приспособительное значение, и отбору подвергались формы, сочетающие скороспелость с ослабленной фотопериодической реакцией.

Мы выяснили, что фотопериодическая реакция в той степени, в какой она присуща каждой конкретной форме (сорт, разновидность), четко проявляется на всех фазах онтогенеза, т. е. и в вегетативной, и в генеративной фазе, чем хлопчатник резко отличается от типично однолетних культур. При помещении бутонизирующих растений хлопчатника в условия длинного дня все вновь образующиеся бутоны опадают, а у форм с качественной реакцией на фотопериодическое воздействие симподиальное ветвление вновь изменяется на моноподиальное. Введение в опыты варианта с локальным воздействием коротким днем на верхушки растений (точка роста с прилегающими 4—5 листьями) показало, что четко выраженная реакция хлопчатника на фотопериодическое воздействие как в вегетативную, так и в генеративную фазу связана со спецификой ветвления хлопчатника, у которого плодовые ветви образуются последовательно в течение всей вегетации, причем оптимальные фотопериодические условия требуются в начальный период развития каждой плодовой ветви, а не только первой, как это мыслилось в отношении хлопчатника согласно теории «стадийного развития». Дифференциация почки и ее развитие по типу вегетативной или генеративной у моноподиальных форм происходит именно под влиянием фотопериодических условий; у симподиальных форм этот фактор — решающий для накопления урожая. В свете изложенного выделение световой стадии развития хлопчатника (заканчивающейся с переходом растений в генеративную фазу) не имеет теоретического и экспериментального подтверждения.

Метод локального воздействия коротким днем на верхушки растений, использованный нами для доказательства связи фотопериодической реакции с типом ветвления, может широко применяться в практической работе с короткодневными формами. Этот метод обеспечивает более полный эффект короткого дня, лучший рост и развитие растений, чем в том случае, когда все растение помещается в условия укороченного дня (под вагончики), где нарушаются нормальные условия фотосинтеза, дыхания, аэрации и т. п.

Изучение потомства растений, выращенных в различных фотопериодических условиях, показало, что изменение скоро-

спелости, наблюдаемое в год воздействия (сокращение длины вегетационного периода на коротком дне и, наоборот, увеличение ее на длинном дне), не передается по наследству, имеет ненаследуемый модификационный характер. В то же время длинный день (неблагоприятный фотопериод) служит удобным фактором для выделения из популяции наследственно скороспелых форм со слабой фотопериодической реакцией.

* * *

Ведущее место в наших исследованиях занимали генетика скороспелости и вопросы методики селекционной работы. Элементы скороспелости как сложного комплексного признака имеют разную биологическую природу и генетическую обусловленность, что определяет необходимость дифференцированного подхода к изучению каждого из них. Изучение наследования важнейшего морфологического показателя скороспелости — высоты закладки первого симподия в гибридных популяциях от скрещивания контрастных по этому признаку сортов симподиального типа, а также культурных симподиальных форм с дикой формой *ssp. texicanum* показало, что этот признак контролируется скорее всего двумя парами генов при частичном доминировании низкой закладки. Об этом можно судить по слабой вариабельности признака под влиянием условий среды, доминированию низкой закладки первого симподия в F_1 и F_2 , выщеплению крайних вариант родительских форм в гибридных популяциях F_2 , высокой наследуемости признака, а также выщеплению в F_3 и F_4 константных семей с промежуточным выражением признака.

Наступление даты бутонизации и цветения, видимо, также контролируется небольшим числом генов, ибо для этих признаков также характерны доминирование и относительно высокая наследуемость. Однако дата наступления бутонизации и цветения больше варьирует под влиянием условий выращивания, чем высота закладки первого симподия.

Продолжительность фазы созревания и особенно общая длина вегетационного периода — сложные полимерные признаки, подверженные сильной паратипической изменчивости. Явление доминирования мало характерно для этих признаков, кривые вариационных рядов имеют характер, близкий к кривой нормального распределения вариантов. В отдельных случаях наблюдается явление трансгрессивного расщепления по скороспелости, что также характерно для полигенных признаков. Обычные методы генетического анализа не могут быть использованы в отношении количественных признаков. Из-за большой их изменчивости под влиянием условий выращивания особое значение приобретают генетико-статистические методы,

позволяющие расчленить фенотипическое варьирование популяции на его генотипический и паратипический компоненты, определить наследуемость признаков как отношение генотипического варьирования популяции к фенотипическому. Наследуемость признаков у растений, в частности хлопчатника, почти не изучена в отечественной литературе, хотя проблема имеет фундаментальное значение в самых различных аспектах генетики, селекции и семеноводства. Показатели наследуемости позволяют судить о степени полимерности признака и в этом смысле могут быть использованы как элемент генетического анализа. Наследуемость — наиболее точный показатель генетической структуры популяции — степени ее гетерогенности и эффективности отбора. Отсюда понятно, что показатели наследуемости могут быть широко использованы в селекции и семеноводстве хлопчатника. Описаны разные методы определения наследуемости признаков, однако требуется их апробация на разных объектах, выявление таких, которые позволяют более достоверно судить о характере наследуемости признаков. Для определения наследуемости признаков мы использовали корреляционный метод, а также метод дисперсионного анализа популяции. Было проведено сопоставление обоих методов, показавшее, что коэффициенты наследуемости h^2 приближаются к квадратам коэффициентов корреляции.

При изучении наследуемости признаков у элиты родительских форм выявили, что у сортов, с которыми проводилась элитно-семеноводческая работа, наследуемость элементов скороспелости и других хозяйственных признаков была очень низка, т. е. эти материалы достаточно генетически выровнены.

Наследуемость у гибридов F_1 также очень низка, или практически изменчивость гибридов F_1 не наследуется. Фенотипическое разнообразие популяции F_1 имеет преимущественно паратипический характер и не может служить основанием для браковки, которая до самого последнего времени практиковалась селекционерами по хлопчатнику.

Самая высокая наследуемость по всем признакам наблюдается в генетически более гетерогенных популяциях F_2 . Из проанализированных признаков наибольшая наследуемость в F_2 отмечена по высоте закладки первого симподия. В F_3 показатели наследуемости этого признака резко снижаются, а в F_4 приближаются к показателям элиты родительских форм, что мы ставим в связь с повышением генетической однородности популяции. Такая изменчивость показателей наследуемости высоты закладки первого симподия подтверждает, что признак контролируется небольшим числом генов.

Наиболее низкие показатели наследуемости в F_2 наблюдались по длине вегетационного периода и особенно урожайности как признакам, сильно модифицирующим под влиянием усло-

вий среды. В следующем поколении показатели наследуемости этих признаков не снижались, т. е. популяция удерживалась примерно на таком же уровне гетерогенности. Почти аналогичная картина наблюдалась по длине волокна и крупности коробочки. Стабилизация этих признаков, видимо, происходит в более высоких поколениях по мере перехода всех генов, их контролирующих, в гомозиготное состояние.

Было выяснено, что скороспелость у хлопчатника коррелирует с ведущими хозяйственно ценными признаками: длиной волокна, выходом, крупностью коробочки и продуктивностью; в последнем случае связь криволинейная. Корреляции эти преодолимы в процессе гибридизации, но сочетание крайних вариантов обратно коррелирующих признаков встречается редко и возможность их нахождения, видимо, находится в прямой зависимости от размеров популяции и интенсивности селекции. Между скороспелостью и вилтоустойчивостью нет генетической корреляции. Оба признака наследуются независимо.

Экспериментальные данные по наследуемости признаков и генетическим корреляциям дают основание для обсуждения вопросов методики селекционной работы, особенно когда преследуется цель получения сортов, сочетающих скороспелость с высокой продуктивностью.

Отмечено, что методика селекционной работы с культурами-самоопылителями разработана на закономерностях наследования качественных признаков, для которых характерны относительно простые схемы наследования и расщепления и быстрая стабилизация признаков при проведении отборов. В результате слабой изменчивости под влиянием условий среды и высокой наследуемости по таким признакам целесообразно проведение самого интенсивного отбора в ранних расщепляющихся генерациях. Сказанное полностью относится к таким признакам, как вилтоустойчивость, закладка первого симподия, тип ветвления, опушенность семян. Но такой подход был перенесен и на более сложные полигенные признаки, как длина вегетационного периода, урожайность и пр. Низкая наследуемость этих признаков, сильно модифицирующих под влиянием условий среды, приводит к тому, что оценка скороспелости, продуктивности и других количественных признаков по фенотипу не отражает генетической потенции растений и не достоверна. В связи с этим жесткая браковка и проведение интенсивного отбора в F_2 на основании показателей индивидуальных отборов может привести к неоправданной потере ценных материалов. Целесообразность сохранения более обширных гибридных популяций в F_2 (чем это принято) при работе с полигенными признаками диктуется еще тем неоспоримым фактом, что количественные признаки в силу полигенной природы находятся в тесных корреляционных взаимосвязях и выделение

гибридов, сочетающих требуемый комплекс признаков, затруднительно при ограничении размеров популяции.

В связи с низкой наследуемостью ведущих хозяйственно ценных признаков хлопчатника и в особенности урожайности приобретает важное значение вопрос о разработке и внедрении в селекционную практику методов контролируемого отбора, что возможно при введении повторности при проверке по потомству. Введение повторности позволяет определять показатели наследуемости по поколениям, выявлять и передавать в сортоиспытание не только достоверно лучшие по продуктивности семьи (группы семей), но и наиболее однородные, высокая продуктивность которых генетически закреплена, а не есть результат гетерозиса.

Получение точной информации о селекционном материале — основное условие сокращения продолжительности селекционной работы и уменьшения ее объема в связи с обоснованной и решительной браковкой наследственно малоценных потомств. Конечной целью разработки методов контролируемого отбора является выявление реакции на отбор в каждом гибридном поколении, что и представляет научный прогноз в селекции.

Необходимость применения точных и совершенных методов селекции, позволяющих фиксировать небольшие наследственные изменения, использование новых путей обогащения генотипа культурных хлопчатников резко возрастает по мере повышения уровня селекции, доведения хозяйственно ценных признаков до высшего предела. Сейчас, когда перед селекционерами стоит задача создания сортов, превосходящих современные очень высокие стандарты, — это становится особенно очевидным.

Анализ происхождения большинства современных сортов показывает, что основным методом селекции является синтетическая селекция на основе внутривидовой гибридизации. Не теряет своего значения метод аналитической селекции из сортопопуляций, сохраняющих генетическую гетерогенность главным образом из-за естественного перекреста и аккумуляции спонтанных мутаций. Недостаточно используется, но очень перспективен радикальный в смысле обогащения исходного генотипа метод отдаленной гибридизации, допускающий интрогрессию при сохранении комплекса видовых признаков.

Родословная скороспелых сортов, созданных путем синтетической селекции, показывает, что ведущим принципом подбора пар является скрещивание среднеспелых комплексных сортов со скороспелыми; в то же время высокопродуктивные скороспелые сорта могут быть созданы при скрещивании двух среднеспелых форм с различной структурой признака или генотипами, удачно дополняющими друг друга в результате

трангрессивного расщепления популяции. Во всех случаях правильный подбор пар может быть сделан лишь на основе изучения комбинационной ценности сорта. К сожалению, разработанные методы достоверного определения общей и специфической комбинационной ценности сортов совершенно не применяются на хлопчатнике. Вопрос этот хотя и не входит в задачу нашего исследования, тем не менее хотелось бы подчеркнуть, что без изучения комбинационной способности сортов в теории подбора пар можно руководствоваться лишь самыми общими принципами.

На примере сортов нашей селекции и других селекционеров показано, что скороспелость практически может сочетаться с любым комплексом признаков — высокой продуктивностью, выходом, длиной, технологическими качествами волокна и т. п. В то же время получение скороспелых комплексных сортов не должно представляться легкой задачей, а является результатом долголетнего упорного труда по преодолению реально существующих отрицательных связей скороспелости с другими хозяйственно ценными признаками, систематического повышения продуктивности и комплекса признаков скороспелых сортов. Сопоставление первых отечественных скороспелых сортов с современными сортами показывает, что в практической селекции достигнуты большие успехи.

Заканчивая работу, хотелось бы отметить, что на современном этапе, когда растущие потребности сельскохозяйственного производства и, в частности, хлопководства ставят перед селекционерами задачу постоянного обновления и усовершенствования ассортимента сортов хлопчатника, повышения комплекса хозяйственных признаков, а в отдельных случаях придать сортам хлопчатника совершенно новых признаков, не свойственных генофонду культурных хлопчатников, ставится вопрос как о разработке и использовании принципиально иных, более ускоренных путей и методов селекции, так и необходимости усовершенствования классических методов гибридизации и отбора на основе новейших достижений генетической науки. То и другое возможно лишь при конкретном и всестороннем изучении каждого признака и свойства селектируемой культуры с точки зрения становления его в эволюционном аспекте, развития в онтогенезе, морфологии, физиологии и генетической обусловленности, взаимодействия с комплексом других признаков. Лишь при таком подходе возможно освобождение селекции от эмпирики и использование методов научного прогнозирования при выведении новых, все более совершенных сортов хлопчатника.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдуллаев Ф. Н. 1966. Биологические особенности развития сортов хлопчатника различных по типу ветвления в зависимости от густоты стояния, Автореф. канд. дисс., Душанбе.
- Автономов А. И. 1936. Выступление на сессии ВАСХНИЛ, В сб. «Борьба за урожай хлопчатника». Материалы сессии ВАСХНИЛ «Селекция и семеноводство», т. XXVI, ч. II, М.
- Автономов А. И. 1948. Селекция хлопчатника египетского типа, В сб. «Селекция хлопчатника», Ташкент.
- Агеев М. Г. 1958. Морфобиологическая неоднородность внутри сортов хлебных злаков, Автореф. канд. дисс., Л., Изд-во ЛГУ.
- Алекин Н. И. 1935. Основные понятия и единицы в фитоценологии, «Советская ботаника», № 5.
- Алпатов А. В., Ерина О. И., Бугаревич Г. В. 1957. Принципы подбора исходного материала для выведения скороспелых помидоров методом гибридизации, Доклады ВАСХНИЛ, вып. 6.
- Арутюнова Л. Г. 1960. Межвидовая гибридизация в роде *Gossypium*, В кн.: «Вопросы генетики, селекции и семеноводства хлопчатника», Ташкент.
- Арутюнова Л. Г. 1952. Наследственная изменчивость хлопчатника под воздействием пыльцы других родов, «Агробиология», № 3.
- Бабаев А. Б. 1963. Пути использования метода межвидовой и географически отдаленной гибридизации в селекции советского тонковолокнистого хлопчатника, Автореф. канд. дисс., Ашхабад.
- Баранский Д. И. 1936. О биологическом анализе сортов подсолнечника при различной длине дня, «Яровизация», № 2—3.
- Басова А. П. [и др.]. 1935. Проблема вегетационного периода в селекции растений, В кн. «Теоретические основы селекции растений», т. I, М.—Л.
- Бахрамов К. Б. 1960. О влиянии различной продолжительности освещения на характер формирования морфологических признаков у хлопчатника, ДАН УзССР, № 2.
- Бегишев А. Н. 1953. Работа листьев разных сельскохозяйственных растений в полевых условиях, Труды Ин-та физиол. растений, т. VIII, вып. 1.
- Бейли Н. 1962. Статистические методы в биологии, Перевод с англ., М., ИЛ.
- Благовещенский А. В. 1950. Биохимические основы эволюционного процесса у растений, М., «Наука».
- Благовещенский А. В., Тощевинова А. Г., Курбатов И. М. 1929. Исследования по физиологии хлопчатника, Труды САГУ, сер. VIII, вып. 4—5.

- Бордаков Л. П. 1937. Селекция хлопчатника, В кн. «Теоретические основы селекции растений», т. III, М., Сельхозгиз.
- Бородулина А. А., Пашенко Э. А. 1965. Скорость включения фосфора в обмен веществ хлопчатника различной скороспелости, В кн. «Биохимические основы скороспелости хлопчатника», Ташкент, «Наука».
- Бородулина А. А., Герасимова В. Ф., Соколова Н. А. 1965. Особенности обмена веществ у сортов хлопчатника, В кн. «Биохимические основы скороспелости хлопчатника», Ташкент, «Наука».
- Браун К. 1957. Хлопчатник в Египте, М., ИЛ.
- Брюбейкер Д. Л. 1966. Сельскохозяйственная генетика, М., «Колос».
- Буткова В. Я. 1957. Биологические особенности сортов хлопчатника при квадратно-гнездовом посеве, «Соц. сельское хоз-во Узбекистана», № 10.
- Бурыгин В. А. 1947. К вопросу о солеустойчивости в роде *Gossypium* «Изв. АН УзССР», № 1.
- Вавилов Н. И. 1935. Научные основы селекции пшеницы, В кн. «Теоретические основы селекции растений», т. 2, М.—Л., Сельхозгиз.
- Вавилов Н. И. 1936. Выступление на сессии ВАСХНИЛ, В сб. «Борьба за урожай хлопчатника». Материалы сессии ВАСХНИЛ «Селекция и семеноводство», т. XXVI, ч. II, М.
- Вавилов Н. И. 1937. Пути советской селекции. Доклад на IV сессии ВАСХНИЛ. В кн. «Спорные вопросы генетики и селекции», М.—Л., Изд-во ВАСХНИЛ.
- Вавилов Н. И. 1966а. Генетика на службе социалистического земледелия, Избр. соч., М., «Колос».
- Вавилов Н. И. 1966б. Критический обзор современного состояния генетической теории, Избр. соч., М., «Колос».
- Ван Дер Вин и Мейер Г. 1962. Свет и растение, М., Изд-во с.-х. лит-ры, журн. и плакатов.
- Василевская В. К. 1957. Особенности ветвления хлопчатника предельного и неpredельного типа, Труды Ин-та земледелия АН ТуркмССР, Ашхабад.
- Ворошилов В. Н. 1960. Ритм развития растений, М., Изд-во АН СССР.
- Войтенок Ф. В. 1969. Характер наследования вилтоустойчивости у хлопчатника. Труды V Всесоюзн. совещ. по иммунитету, Киев, 12—17.
- Гаврилов Г. И. 1962. Новые скороспелые сорта, «Хлопководство», № 7.
- Генкель. 1950. Физиология адаптации растений к засолению. «Проблемы ботаники», вып. 1, М.—Л.
- Герасимова В. Ф. 1965. Активность протеза в репродуктивный период у различных по скороспелости сортов хлопчатника. В кн. «Биохимические основы скороспелости», Ташкент, «Наука».
- Гриненко В. К. 1958. К вопросу физиологии скороспелости хлопчатника. «Хлопководство», № 12.
- Губанов Г. Я. 1969. Физиология вилта хлопчатника, Автореф. докт. дисс., ЛенСХИ.
- Дадабаев А. Д. 1938. Изучение световой стадии однолетних форм хлопчатника, Автореф. канд. дисс., Ташкент.
- Дадабаев А. Д. и Аджабян С. А. 1962. Изменчивость среднеазиатских сортов в условиях АрмССР, Изв. Мин. произв-ва и заготовок с.-х. продуктов АрмССР, № 5.
- Дадабаев А. Д. и Симонгулян Н. Г. 1960а. Роль листьев в повышении урожайности хлопчатника, «Соц. сельское х-во Узбекистана», № 8.
- Дадабаев А. Д. и Симонгулян Н. Г. 1960б. Сорта хлопчатника с предельно сжатой конструкцией куста, «Хлопководство», № 1.
- Дадабаев А. Д. и Симонгулян Н. Г. 1962. Динамика накопления плодозлементов у сортов хлопчатника с предельно сжатой конструкцией куста, «Узб. биол. ж.», № 2.

- Дадабаев А. Д. и Симонгулян Н. Г., 1964. Работоспособность листьев у различных сортов хлопчатника и урожайность, «Физиология растений», т. II, вып. 5.
- Дадабаев А. Д. и Симонгулян Н. Г. 1966. Селекция сортов хлопчатника со сжатым типом куста, В сб. «Вопросы селекции, генетики и семеноводства», вып. 2.
- Дадабаев А. Д. и Симонгулян Н. Г. 1969. Методы выведения и размножения новых сортов хлопчатника, Ташкент, Изд-во «Узбекистан».
- Дарвин Ч. 1941. Изменение животных и растений в домашнем состоянии, М., Сельхозгиз.
- Дарвин Ч. 1952. Происхождение видов, М., Сельхозгиз.
- Деревницкий Н. Ф. 1933. Новейшие данные в области применения вариационной статистики. Дополн. главы к переводу книги Иоганнсона, М., Сельхозгиз.
- Добрунов П. В. 1959. Продуктивность фотосинтеза различных растений в связи с условиями возделывания, В кн. «Проблемы фотосинтеза», М., Изд-во АН СССР.
- Дорошенко А. В. и Разумов В. И. 1929. Фотопериодизм некоторых культурных форм в связи с их происхождением, Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. 22, вып. I, Л.
- Доспехов Б. А. 1965. Методика полевого опыта, М., «Колос».
- Дубинин Н. П. 1966. Эволюция популяций и радиация, М., Атомиздат.
- Дубинин Н. П. и Глембоцкий Я. Л. 1967. Эволюция популяций и селекция, М., «Наука».
- Еремеев И. М., Якубинер М. М., Басов А. П. 1935. Современное состояние учения о чистых линиях, В кн. «Генетические основы селекции растений», т. I, М.—Л.
- Еременко В. Е. 1949. Водный режим и динамика развития хлопчатника, Сборник трудов Ак-Кав. агротехстанции СоюзНИХИ, Ташкент.
- Еременко В. Е. и Меднис М. П. 1949. Водный режим хлопчатника при различной высоте урожая, Сборник трудов Ак-Кав. агротехстанции СоюзНИХИ, Ташкент.
- Жуковский П. М. 1949. Культурные растения и их сородичи, М., «Сов. наука».
- Зайцев Г. С. 1922. Цветение, плодобразование и раскрытие коробочек у хлопчатника, Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. 3, вып. 2.
- Зайцев Г. С. 1925. «Хлопчатник». Ботанико-агрон. очерк, М., Изд-во Центр. упр. печати ВСНХ СССР.
- Зайцев Г. С. 1927. Влияние температуры на развитие хлопчатника, Труды Туркестанск. станции, вып. 7.
- Зайнишев А. З. 1967. Наследование скороспелости и других хозяйственно-ценных признаков у гибридов в зависимости от условий зоны выращивания, Труды СоюзНИХИ, т. 12.
- Иванова-Паройская М. И. и Савно З. С. 1954. Количественные изменения листьев хлопчатника в различных почвенных условиях, Изв. АН УзССР, № 3.
- Иогансен В. Л. 1935. О наследовании в популяциях и чистых линиях, М.—Л., Сельхозгиз.
- Канах С. С. 1932. Межвидовая гибридизация в пределах разнохромосомных видов хлопчатника, Труды СредазНИХИ, Ташкент.
- Канах С. С. 1937. «Селекция хлопчатника», Справочник по хлопководству.
- Капралова Т. И. 1955. Исследование особенностей стадийного развития красного клевера, Автореф. канд. дисс., ЛГУ.
- Карагёзьян С. М. 1956. Возделывание хлопчатника 108-Ф в условиях Армении, «Хлопководство», № 7.
- Катунский В. М. 1940. О приспособительном значении фотопериодиче-

- ской реакции растений, Сборник работ комсомольцев-биологов ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева, М.
- Келлер Б. А. 1948. Основы эволюции растений, М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Кириченко Ф. Г. и Бассарская М. А. 1937. Влияние длины дня и качества света на развитие растений чистой линии, «Яровизация», № 2.
- Козо-Полянский Б. М. 1928. Предки цветковых растений, М.
- Козо-Полянский Б. М. 1937. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения, Воронеж, обл. кн. изд-во.
- Кокуев В. М. 1933а. Хлопчатники нулевого типа ветвления и их практическое значение, Ташкент, СоюзНИХИ.
- Кокуев В. М. 1933б. Предисловие к переводам Гарлэнда и Хетчинсона, В кн. Гарлэнда «Генетика хлопчатника», ч. 1—7, Ташкент, перевод БиоНИХИ.
- Кокуев В. М. 1935. Наследование некоторых хозяйственных и морфологических признаков у хлопчатника, Ташкент, УзГИЗ.
- Кокуев В. И. 1948. Селекция скороспелых сортов хлопчатника, В сб. «Селекция хлопчатника», Ташкент, УзГИЗ.
- Константинов Н. Н. 1934. Фотопериодизм хлопчатника, Ташкент, САОГИЗ.
- Константинов Н. Н. 1936. Изучение явления фотопериодического последствия у хлопчатника, В сб. «Краткое содержание и направление исследовательских работ ЦСС СоюзНИХИ», Ташкент.
- Константинов Н. Н. 1952. Основы сельскохозяйственного опытного дела, Сельхозгиз.
- Константинов Н. Н. 1961. Влияние фотопериода на ветвление, бутонизацию и цветение хлопчатника, «Бот. журнал», т. 46, № 54.
- Константинов Н. Н. 1960а. Фотопериодизм хлопчатника, В кн. «Хлопчатник», т. IV, Ташкент, Изд-во АН УзССР.
- Константинов Н. Н. 1960б. О влиянии продолжительности дня на сроки зацветания видов хлопчатника, «Бот. журнал», т. 45, № 9.
- Константинов Н. Н. 1967. Морфолого-физиологические основы онтогенеза и филогенеза хлопчатника, М., «Наука».
- Коровин Е. П. 1950а. Цитрусовые, и субтропические культуры Узбекистана, Материалы совещ., Ташкент.
- Коровин Е. П. 1960б. О скороспелости хлопчатника, Труды САГУ, нов. сер., 18, Ташкент.
- Коровин Е. П. и Рожановский С. Ю. 1947. Скороспелость в роде хлопчатника в связи с механикой ветвления, Изв. АН УзССР, № 1.
- Костов Д. 1936. Материалы совещания при ВАСХНИИ от 2—6 января 1935 г. В сб. «Селекция, генетика и физиология хлопчатника», вып. 43, М., Изд-во ВАСХНИИ.
- Красичков В. П. 1950. Селекция и семеноводство советского тонковолокнистого хлопчатника в Таджикистане, Душанбе.
- Кренке Н. П. 1935. Морфогенетический анализ хлопчатника (*Gossypium*), В сб. «Феногенетическая изменчивость», т. I, М., Изд-во Биол. ин-та им. Тимирязева.
- Кречетович Л. М. 1958. Новое в проблеме происхождения покрытосемянных, В сб. «Проблемы ботаники», вып. III.
- Кристидис Б. и Гаррисон Дж. 1959. Проблемы возделывания хлопчатника, М., ИЛ.
- Криштофович А. Н. 1950а. Эволюция растений по данным палеоботаники, В сб. «Проблемы ботаники», т. I, М.—Л.
- Криштофович А. Н. 1950б. Новое в проблеме происхождения покрытосемянных, В сб. «Проблемы ботаники», № 1.
- Кружилин А. С., Назиров Н. Н. 1956. Особенности стадийного развития некоторых сортов хлопчатника, «Физиология растений», т. 3, вып. 3.
- Кружилин А. С. и Назиров Н. Н. 1957. Влияние минерального пита-

- ния на прохождение стадий развития хлопчатника, Изв. АН УзССР, сер. биол., № 2.
- Кудрин С. А. 1941. Поступление азота и фосфора в хлопчатник, «Химизация соц. земледелия», № 3.
- Кудрин С. А. 1948. О выносе хлопчатником элементов пищи из почвы, В сб. «Удобрение хлопчатника», Ташкент.
- Кузнецов Е. С. 1928—1929. Географическая изменчивость вегетационного периода у культурных растений, Труды по прикладн. бот., ген. и сел., т. XXI, вып. 1.
- Кулебаев В. Г. 1960. Методы селекции хлопчатника на Иолатанской станции и их практические результаты, В кн. «Материалы Всесоюзн. совеща. по сел. и ген. хлопчатника».
- Культиасов М. В. 1950. Проблема становления жизненных форм у растений, В сб. «Проблемы ботаники», М.—Л.
- Куртгельдиев К. Н. 1964. Изменение структуры куста советского тонковолокнистого хлопчатника с целью повышения урожайности, Автореф. канд. дисс., Ашхабад.
- Кювье Ж. 1937. Рассуждения о переворотах на поверхности земного шара, М.—Л., БиоМедГИЗ.
- Лукьяненко П. П. 1961. Задача удвоения урожая будет решена, «Селекция и семеноводство», № 5.
- Лукьяненко П. П. 1963. Селекция продуктивности и устойчивости к полеганию сортов яровой пшеницы, В кн. «Генетика сельскому хозяйству», М.
- Любименко В. Н. и Щеглова О. А. 1927. О фотопериодической адаптации растений, Журн. Русск. бот. об-ва, т. XII, № 1—2.
- Лысенко Т. Д. 1928. Влияние термического фактора на продолжительность фаз развития растений. Опыт со злаками и хлопчатником, Труды Азерб. центр. оп.-сел. станц. в Гандже, вып. 3.
- Лысиков В. Н. 1954. Формообразование у хлопчатника под воздействием новых условий выращивания, «Агробиология», № 6.
- Лысиков В. Н. 1955. Экспериментальные данные по расшатыванию наследственности хлопчатника под воздействием новых условий воспитания, Труды Кишиневск. с.-х. ин-та, т. 2.
- Майоров В. Е. 1953. Изменение строения колоса ячменя в зависимости от условий прохождения световой стадии развития растений, Автореф. канд. дисс., Л., ЛГУ.
- Максименко И. К. 1958. Селекция тонковолокнистых и с природно окрашенным волокном сортов хлопчатника в Туркменистане, Ашхабад, Изд-во АН ТуркмССР.
- Максимов Н. А. 1952. Избранные работы по физиологии, засухоустойчивости и морозостойкости растений, т. I, М.
- Максудов З. Ю. 1967. Изучение гибридов, полученных от скрещивания экологически отдаленных сортов хлопчатника, Автореф. канд. дисс., Ташкент.
- Малиновский Н. П. 1936. Работы по генетике хлопчатника в АЗНИХИ, В сб. «Селекция, генетика, физиология хлопчатника», Материалы совещания при ВАСХНИЛ, вып. 43, М., Изд-во ВАСХНИЛ.
- Малышева К. М. 1965. К вопросу о роли нуклеиновых кислот в скороспелости хлопчатника, Ташкент, «Наука».
- Мауер Ф. М. 1954. Пронхождение и систематика хлопчатника, т. I, Ташкент, Изд-во АН УзССР.
- Мауер Ф. М. 1960. Ветвление хлопчатника, В кн. «Хлопчатник», т. 3, Ташкент, Изд-во АН УзССР.
- Меднис М. П. 1953. Поливы хлопчатника в зависимости от скороспелости сорта и высоты урожая, Ташкент.
- Меднис М. П. 1955. Накопление сухой массы и урожай хлопка-сырца при различной густоте стояния растений, «Физиология растений», т. 2, вып. 1, М.

- Мендель Гр. 1965. Опыты над растительными гибридами, М., ИЛ.
- Методические указания по проведению селекционно-семеноводческой работы с хлопчатником. 1967. Ташкент.
- Минко Д., Канах М., Туркс Л. 1957. Пути повышения качества волокна советских сортов хлопчатника, «Хлопководство», № 10.
- Мирахмедов С. 1964. Изучение генетической природы устойчивости хлопчатника к вертициллезному вилту, В кн. «Материалы Всесоюзного симпозиума по борьбе с вилтом хлопчатника», Киев.
- Мирзоян Э. Н. 1963. Индивидуальное развитие и эволюция, М., Изд-во АН СССР.
- Мичурин И. В. 1948. Избр. соч., М., СельхозГИЗ.
- Мокеева Е. И. 1960. Морфология и анатомия листьев хлопчатника, В кн. «Хлопчатник», т. III, Ташкент.
- Мошков Б. С. 1941. Фотопериодизм растений, М.—Л., «Колос».
- Нагибин Я. Д. 1947. О некоторых биологических особенностях цветения хлопчатника, Труды ТашСХИ, Ташкент.
- Нагибин Я. Д. 1948. О продолжительности главных фаз развития хлопчатника, ДАН УзССР, 4.
- Назирова Н. Н. 1960. Физиолого-биохимические изменения в онтогенезе хлопчатника, В кн. «Хлопчатник», т. IV, Ташкент.
- Назирова Н. Н. 1965. Воздействие гамма-облучения на активность некоторых окислительных ферментов и содержание сульфгидрильных соединений у различных по скороспелости сортов хлопчатника, В кн. «Биохимические основы скороспелости», Ташкент, «Наука».
- Насыров Ю. 1956. Фотосинтез и урожай хлопчатника, Душанбе.
- Никоро З. С. 1965. Генетические основы селекции сельскохозяйственных животных, Новосибирск.
- Ничипорович А. А. 1954. Особенности формирования фотосинтетического аппарата растений в посевах в связи с проблемой повышения урожайности, «Физиология растений», № 2.
- Ничипорович А. А. 1956. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев, М.
- Ничипорович А. А. 1959. Фотосинтез и вопросы повышения продуктивности растений, В сб. «Проблемы фотосинтеза», М.
- Пудовкина З. М. и Трибунский А. Н. 1954. Биологические особенности развития сортов и гибридов хлопчатника при различном световом режиме, Итоги работ СоюзНИХИ за 1954 г., вып. 2, Ташкент, Изд. САГУ.
- Разумов В. И. 1937. Поведение отдельных растений чистой линии на различной длине дня, «Яровизация», № 2.
- Разумов В. И. 1954. Среда и особенности развития растений, М.—Л., СельхозГИЗ.
- Разумов В. И. 1960. Ускорение цветения растений короткого дня при обработке их гиббереллином, «Физиология растений», т. 7, вып. 3.
- Разумов В. И. 1961. Среда и развитие растений, «Вестн. соц. растениеводства», № 1, М.—Л.
- Ракитин Ю. В. 1937. Опадение бутонов у некоторых сортов хлопчатника в связи с различной продолжительностью дневного освещения, ДАН СССР, т. XVI, № 6.
- Реймерс Ф. Э. 1938. Стадийное развитие у различных биологических групп салата, ДАН СССР, т. XX, № 78.
- Родимцев И. А. 1951. Пути создания скороспелых высокопродуктивных и холодостойких сортов хлопчатника, «Соц. хозяйство Узбекистана», №
- Рожановский С. Ю. 1940. Раннее определение скороспелости сортов хлопчатника, В кн. Крениса «Теория циклического старения и омоложения растений», М., СельхозГИЗ.
- Рокицкий П. Ф. 1960. Наследуемость признаков и селекция сельскохозяйственных животных, Бюл. МОИП, № 3.

- Рокицкий П. Ф. 1961. Основы вариационной статистики для биологов, Минск.
- Руденко Л. С. 1969. Некоторые методы повышения скороспелости промышленных сортов хлопчатника, Автореф. канд. дисс., Ташкент.
- Рыжов С. Н., Еременко В. Е. 1953. Поливы хлопчатника, Труды САГУ, нов. сер., вып. XVII, биол. науки, кн. 15, Ташкент.
- Сабинин Д. А. [и др.]. 1931. Влияние азотистых и фосфорнокислых удобрений на урожай хлопчатника в условиях вегетационного опыта, Труды СредазНИХИ, вып. 37.
- Сагдуллаев Ф. 1968. Тип ветвления как основной фактор скороспелости тонковолокнистого хлопчатника, «Хлопководство», № 8.
- Сагдуллаев Ф. 1969. Наследование и сопряженность хозяйственно ценных признаков с характером ветвления у хлопчатника вида *G. barbadense* L., Автореф. канд. дисс., Ташкент.
- Садыков С. С. 1951. Опыт повышения скороспелости и урожайности хлопчатника, ДАН УзССР, № 4.
- Садыков С. С. 1959а. Направленное изменение скороспелости хлопчатника, В кн. «Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов», т. II, М.
- Садыков С. С. 1959б. Повышение скороспелости и урожайности хлопчатника путем воздействия факторов внешней среды, Материалы к объедин. научн. сессии, Ташкент.
- Садыков С. С., Назиров И. Н. 1959. Изменение некоторых биологических показателей у различных форм хлопчатника в зависимости от условий освещения, «Узб. биол. ж.», № 6.
- Самыгин Г. П. 1946. Фотопериодизм растений, Труды Ин-та физиол. раст. им. Тимирязева, т. III, вып. 2, М.
- Саттаров Б. Х. 1965. Наследование признака голосемянности у хлопчатника, Автореф. канд. дисс., Л.
- Светашов А. Т. 1953. Селекция скороспелых сортов в условиях Дагестана, Автореф. канд. дисс., Махачкала.
- Светашов А. Т. 1955. О селекции хлопчатника на сочетание скороспелости с крупной коробочкой, «Хлопководство», № 1.
- Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции, М.
- Сеноедов В. П. 1967. Факторы, обуславливающие скороспелость хлопчатника, и пути их использования в практической селекции, Автореф. канд. дисс., Л.
- Селянинова-Корчагина М. В. 1949. К вопросу о классификации жизненных форм, Уч. зап. ЛГУ, № 107, сер. геогр. наук, Л.
- Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений, М., «Сов. наука».
- Серебряков И. Г. 1955. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений, Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биологии 60(3) 71—91.
- Симонгулян Н. Г. 1956. Избирательность при внутривидовой гибридизации хлопчатника, Изв. АН УзССР, № 5.
- Симонгулян Н. Г. 1961. К вопросу о методах проведения внутривидовой гибридизации, «Хлопководство» № 12.
- Симонгулян Н. Г. 1964. Влияние различного светового режима на развитие хлопчатника, «Узб. биол. ж.», № 4.
- Симонгулян Н. Г. 1966. О значении размеров гибридной популяции в F_1 и F_2 , «Хлопководство», № 6.
- Симонгулян Н. Г. 1968а. Генетика скороспелости хлопчатника, «Хлопководство», № 2.
- Симонгулян Н. Г. 1968б. Наследование скороспелости хлопчатника, Тезисы докладов на конференции по генетике хлопчатника, Ташкент.
- Симонгулян Н. Г. 1969. Использование показателей наследуемости в селекции хлопчатника, «Хлопководство», № 9.

- Симонгулян Н. Г. 1970. Наследуемость количественных признаков хлопчатника, «Генетика», № 10.
- Симонгулян Н. Г., Арутюнова М. А. 1965. Возвратные скрещивания как метод улучшения сортов хлопчатника, «Хлопководство», № 6.
- Симонгулян Н. Г. и Арутюнова М. А. 1968. Наследование голо-семянности и типа ветвления при беккрассах хлопчатника, «Генетика», № 5.
- Симонгулян Н. Г. и Узиков Ю. 1966а. Реакция хлопчатника на изменение фотопериодических условий, «Сельскохозяйственная биология», № 6.
- Симонгулян Н. Г. и Узиков Ю. 1966б. Новый способ создания условий короткого дня, «Хлопководство», № 11.
- Симонгулян Н. Г. и Узиков Ю. 1967. Фотопериодизм хлопчатника в связи с конструкцией куста, «Хлопководство», № 2.
- Симонгулян Н. Г. и Узиков Ю. 1969. Наследование элементов скороспелости и фотопериодической реакции, «Генетика», т. 5, № 5.
- Синская Е. Н. 1946. К вопросу о растительной конструкции и выражающих ее признаках, «Общая биология», т. 7, № 2.
- Синская Е. Н. 1960. Физиологический анализ сортопопуляций подсолнечника, «Физиология растений», т. 7, вып. 2.
- Синская Е. Н. 1963. О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений, Л., СельхозГИЗ.
- Скрипчинский В. В. 1965. Теория стадийности и селекция растений, «Генетика», № 3.
- Снедекор Д. У. 1961. Статистические методы в приложении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. Перев. с англ., М., Сельхозгиз.
- Соколова Н. А. 1965. Динамика образования фосфорных соединений нуклеиновых кислот и белка при прорастании семян различной скороспелости, В кн. «Биохимические основы скороспелости», Ташкент, «Наука».
- Страумал Б. П. 1956. Основные методы селекции хлопчатника, «Хлопководство», № 8.
- Страумал Б. П. 1962. Селекция сортов хлопчатника с природно окрашенным волокном, Автореф. докт. дисс., Ташкент.
- Тараканов Г. И. 1961. Эволюция культурного томата и его селекции на скороспелость, Изв. Тимиряз. с.-х. акад., № 4.
- Тахтаджян А. Л. 1943. Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений, Ереван.
- Тахтаджян А. Л. 1948. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.
- Тахтаджян А. А. 1951. Пути приспособительной эволюции покрытосеменных, «Бот. журн.», № 3.
- Тахтаджян А. А. 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных, М.—Л., «Наука».
- Тер-Аванесян Д. В. 1945. К методике определения скороспелости у хлопчатника, Доклады ВАСХНИЛ, вып. 11/12.
- Тер-Аванесян Д. В. 1949. О генетике вегетационного периода хлопчатника, «Изв. АН УзССР», № 4.
- Тер-Аванесян Д. В. 1952. Биологическое изучение исходного материала по хлопчатнику, Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. XXIX, вып. 2.
- Тер-Аванесян Д. В. 1954. О методике оценки скороспелости сортов хлопчатника, «Хлопководство», № 8.
- Тер-Аванесян Д. В., Бексеев Ш. 1955. Метод управления доминированием признаков у гибридов хлопчатника, «Хлопководство», № 6.
- Тодоров Н. А., Нешина А. Н. 1954. О влиянии азотно-фосфорного питания на плодоношение и урожай хлопчатника, Труды САГУ, вып. 53, биол., науки, кн. 17, Ташкент.

- Толмачев А. И. 1951. О приложении учения А. Н. Северцова об ароморфозах к исследованию растений, «Бот. журн.», № 3.
- Тотмаков Г. В. 1937. Стадии развития томата, В кн. «Томаты», М., Сельхозгиз.
- Тошеникова А. Г. 1950. Особенности обмена веществ у скороспелых сортов хлопчатника, Труды САГУ, вып. 18, биол. науки, кн. 7, Ташкент.
- Тошеникова А. Г., Мысина А. В., Соколова Н. А. 1954. Биохимические основы скороспелых и позднеспелых сортов хлопчатника на фоне факторов, ускоряющих их развитие, Труды САГУ, вып. 53, биол. науки, кн. 17, Ташкент.
- Туева О. Ф. 1937. Физиологические особенности действия удобрений на хлопчатник, «Советский хлопок», № 2.
- Туева О. Ф. 1946. Влияние азотно-фосфорного питания на темп цветения и структуру урожая хлопчатника, Труды Ин-та физиол. раст. им. Тимирязева, т. 3, вып. 2, М., Изд-во АН СССР.
- Турсункулова Р. Х. 1967. Изучение фотопериодической реакции некоторых форм хлопчатника, Автореф. канд. дисс., М.
- Уильямс У. 1968. Генетические основы и селекция растений, М., «Колос».
- Филиппченко Ю. А. 1928. О мнимых случаях простого расщепления, «Изв. Бюро генетики», № 6.
- Филиппченко Ю. А. 1929. Изменчивость и методы ее изучения, М., Госиздат.
- Филиппченко Ю. А. 1934. Генетика мягких пшениц, М.—Л., ОГИЗ — ЛенсельхозГИЗ.
- Фишер Р. А. 1958. Статистические методы для исследователей, Перев. 12-го англ. изд., М., Госстатиздат.
- Фурсов В. Н. и Конопля С. И. 1966. Первый опыт получения мутантов у тонковолокнистого хлопчатника вида *Goss. barbadense* L., «Генетика», № 6.
- Харланд С. К. 1949. Селекция перуанского хлопчатника Тангуис, М., ИЛ.
- Холодный Н. Г. 1936. Проблемы химической регуляции морфогенеза и развития растений, «Природа», № 3.
- Цивинский В. И. 1934. Засухоустойчивость и скороспелость хлопчатника, Москва — Ташкент.
- Цивинский В. И. 1939. Потребность хлопчатника в азоте и фосфоре в различные периоды его развития, В сборнике работ по биол. и физиол. хлопчатника, Ташкент, ЦСС СоюзНИХИ.
- Чайлахян М. Х. 1958а. Основные закономерности онтогенеза высших растений, М., Изд-во АН СССР.
- Чайлахян М. Х. 1958б. Влияние гиббереллинов на рост и развитие растений, «Бот. журн.», т. 43, № 7.
- Чайлахян М. Х. 1964. Факторы генеративного развития растений, М., «Наука».
- Чайлахян М. Х. и Коченков В. Г. 1967. Влияние ретардантов на рост и цветение растений, ж. «Физиология растений», т. 14, вып. 5.
- Чайлахян М. Х. и Ложникова В. Н. 1960. Гиббереллиноподобные вещества в высших растениях и их влияние на рост и цветение, ж. «Физиология растений», т. 7, вып. 5.
- Шардаков В. С. 1960. Водный режим хлопчатника, В кн. «Хлопчатник», Ташкент, Изд-во АН УзССР.
- Шахов А. А. 1959. Фотосинтез растений в крайних условиях существования, В кн: «Проблемы фотосинтеза», М., Изд-во АН СССР.
- Шехурдин А. П. 1961. Избр. соч., М.
- Шлейхер А. И. 1959. Хлопчатник, т. I, Ташкент, УзГИЗ.
- Шлейхер А. И. и Сагдуллаев Ф. 1962. К терминологии типов симподиальных ветвей хлопчатника, Труды ТашСХИ, вып. XIII, Ташкент.
- Шмальгаузен И. И. 1939. Факторы органической эволюции, М., Изд-во АН СССР.

- Шмальгаузен Т. И. 1940. Пути и закономерности эволюционного процесса, М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Шунин К. А. 1954. Выращивание помидоров посевом семян в грунт, Канд. дисс., М.
- Эгиз С. А. 1928. К вопросу о фотопериодизме у сои и кукурузы, Труды Детской станции акклиматизации, вып. 9, Ленинград.
- Эллади Е. В. 1939. Наследование длины вегетационного периода у льна, Изв. АН СССР, № 3.
- Эллиот Ф. 1961. Селекция растений и цитогенетика, М.—Л., ИЛ.
- Юнусов М. Р. 1961. Изучение наследования некоторых признаков при скрещивании голосемянных и опушенносемянных форм хлопчатника, Автореф. канд. дисс., Ташкент.
- Allard H. A. 1932. Length of day in relation to the natural and artificial distribution of plants, *Ecology*, 13, 3.
- Allard H. A. 1938. Complete or partial inhibition of flowering in certain plants, when days are too short or too long, *Journ. Agric. Res.*, 57, 10.
- Ayyar V. R. 1936. An inexpensive method of selling cotton flowers. *Empire Cotton Grow. Rev.*, 13, 28—30.
- Bartley B. G. and Weber C. K. 1952. Heritable and non heritable relationships and variability of agronomic characters in successive generation of soybean crosses, *Agron. Journ.*, 44, 7, 487.
- Biffen R. W. 1905. Mendel's laws of inheritance and wheat breeding. *Jour. Agr. Sci.*, 1, 4—48.
- Bolls W. L. 1912. The cotton plant in Egypt, London.
- Bonnier G. 1895. Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes, *Rev. Gen. Bot.*, 7.
- Borthwick H. A. and Parker M. W. 1938. Influence of photoperiods upon the differentiation of meristems and the blossoming of Biloxi soybeans, *Bot. Gaz.*, 99, 4.
- Brown C. H. 1935. Correlation of certain characters in Egyptian cotton, *Emp. Cott. Grow. Rev.*, 12, 216, 2220.
- Brown C. H. 1951a. Selection and hybridization, *Emp. Cott. Grow. Rev.*, 16, 111—114.
- Brown C. H. 1951b. Earliness, *Emp. Cott. Grow. Rev.*, 28, 253—285.
- Bryan W. and Pressley E. 1921. The inheritance of earliness in wheat, *Ariz. Agr. Exp. Sta. Ann. Rpt.*, 32, 603.
- Cook O. F. 1932. Cotton improvement through type selection with special reference to the acala variety, U. S. Dept. Agr. Techn. Bul., 302, 62.
- Cotton in India. 1960. Authors: B. Z. Sethi, S. M. Sikka, K. H. Dastur, P. D. Gadkari, R. Balasubrahmanyam, P. Maheshwari, N. S. Pangaswamy, A. B. Joshi. Published by Indian Central Cotton Committee, Bombay, Chapter VI, VIII.
- Dunlavy H. 1923. Correlation of characters, in Texas cotton, *Journ. Amer. Soc. Agron.*, 15, 444—448.
- Edlin H. Z. 1935. A critical revision of certain taxonomic groups of the Malvales. Part I and II, *New Phytol.*, v. 34, No. 1, 1—20, v 34, No. 2, 122—143.
- Emerson R. and East E. 1913. The inheritance of quantitative characters in maize, *Nebr. Arg. Exp. Sta. Res. Bul.*, 2, 120.
- Palconer D. S. 1960. Introduction to quantitative genetics, New York, The Ronald Press Company.
- Farrer W. 1898. The making and improvement of wheats for Australian conditions. *Agr. Gaz. N S Wales*, 9, 131.
- Fisher R. A. 1930. The genetical theory of natural selection, Oxford Univ. Press.
- Fisher R. A., Immer F. R. and Teding O. 1932. The genetical interpretation of statistics of the third degree in the study of quantitative inheritance, *Genetics*, 17, 107—124.

- Forster H. C. and Vasey A. J. 1935. The response of English and Australian wheats to length of day and temperature, *Journ. Dept. Agr. of Victoria*, vol. 33, part 7.
- Florell V. H. 1924. Studies of the inheritance of earliness in wheat, *Journ. Agric. Res.*, 29, 333—347.
- Freeman G. E. 1919. Heredity of quantitative characters in wheat, *Genetics*, 4, 1—93.
- Frey R. J. 1954. Inheritance and heritability of heading Date in Barley, *Agron. Journ.*, 46, 6, 226.
- Garner W. W. and Allard H. A. 1920. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction on plants, *Journ. Agr. Res.*, vol. 18.
- Garner W. W. and Allard N. A. 1923. Further studies in photoperiodism the response of the plant to relative length of day and night, *Journ. Agr. Res.*, 18, 11.
- Garner W. W. and Allard H. A. 1930. Photoperiodic response of soybean in relation to temperature and other environmental factors, *Journ. Agr. Res.*, 41, 1.
- Gassner G. 1918. Beiträge zur physiologischen charakteristik sommer und winterannuellen gewächse, insbesondere der Getreiderpflanzen, *Zeitsch. Bot.*, bd. 10, 417—480.
- Grafins J. E., Nelson W. Z., Dirks V. A. 1952. The heritability of yield in barley as measures by early generation bulked progenies, *Agron. Journ.*, 44, 253—257.
- Griffiee F., Ligon L. L., Brannon L. H. 1929. Bicometrical analysis of Upland cotton. *Oklahoma Agric. Expt. Sta Bul.*, 187, 32, 1929.
- Hagerup R. O. 1938. Studies on the significance of Polyploidy, *Hereditas*, 24.
- Hallier H. 1905. Ein zweiter Entwurf des natürlichen (phylogenetischen) System der Blütenpflanzen, *Berl. Deut. Bot. Ges.*, Bd. 23.
- Harlan H. V. and Pope M. N. 1922. The use and value of backcrosses in small-grain breeding, *Journ. Heredity*, vol. XIII, No. 5.
- Harland S. C. 1919. The improvement of yield of Sea Island cotton in the West Indies by the isolation of pure strains I-II, *West Indies Bull.*, 17, 145—161 and 210—236.
- Harland S. C. 1932. The acclimatization of cottons in new areas, *Emp. Cott. Grow. Rev.*, 9, 285—290.
- Harland S. C. 1933. The genetics of cotton, *J. Cape, London*.
- Harland S. C. 1955a. Plant breeding and genetics, *Emp. Cott. Grow. Rec.*, 32, 19—27.
- Harland S. C. 1955b. Recent progress in the breeding of cotton for quality, *Journ. Text. Inst.*, 46, 2, 172—182.
- Hayes H. K., Immer F. R. and Smith D. C. 1955. *Methods of plant breeding*, New-York—London—Toronto.
- Hazel L. N. 1943. The genetic basis for constructing selection indexes, *Genetics*, 28, 476.
- Hearn A. B. 1966. Selection of cotton plant in Abyane, *Emp. Cott. Grow. Rev.*, 43, 3, 196—206.
- Hintz C. D. and Green J. M. 1954. Components of earliness in upland cotton varieties, *Agron. Journ.*, 46, 3, 114.
- Hoshino. 1915. On the inheritance of the flowering time in peas and rice, *Coll. Agric. Tohoku J. Imp. Univ. Sapporo*, No. 6.
- Humphrey Z. M. 1940. Effects of inbreeding cotton with special reference to staple length and lint percentage. *Bull. Arkansas Agric. Exp. Sta.*, 387:16.
- Hutchinson I. B. 1930. «New place» effect in cotton, *Emp. Cott. Grow. Corp. Conf. Cott. Grow. problems.*, 1, 40.

- Hutchinson I. B. 1958. The application of genetics to cotton improvement. London, Cambridge Univ. Press, 57—65.
- Hutchinson I. B., Gadkari P. D. and Ansari M. A. 1938. The genetics of *Gossypium* and its application to cotton breeding, Inst. Conf. Sci. Res. Worn. Cotton India, ICCO, Bombay, 296—312.
- Hutchinson I. B. and Manning H. I. 1943. The efficiency of progeny row breeding in cotton improvement. Emp. Journ. Expt. Agric., 11, 140—154.
- Hutchinson I. B. and Panse V. G. 1937. Studies in plant breeding technique, Journ. Agr. Sci., 7, 531—564.
- Hutchinson I. B., Silow R. A. and Stephens S. G. 1947. The evolution of *Gossypium* and the differentiation of the cultivated cottons, London—N. Y. —Toronto Oxford Univ. Press.
- Huxley I. S. 1929. Individuality, Encycl. Brit. 12, 256—257.
- Jeager A. F. 1933. Tomato breeding, N. Dakota Agric. Exp. Sta. Bull., 276.
- Kalton K. 1948. Breeding behavior at successive generations following hybridization in Soybeans, Iowa State Coll. Agric. Exp. Sta. Research bull. 358.
- Kearney T. H. 1926a. Correlation of seed, fibre and boll characters in cotton, Journ. Agr. Res., 33.
- Kearney T. H. 1926b. Segregation and correlation of characters in an Upland Egyptian cotton hybrid USA Depart. Agr. Bull., 1164, 192.
- Kearney T. H. 1930. Short branch, another character of cotton, showing monohybrid inheritance, Journ. Agr. Res., 41.
- Keeble and Pellow. 1910. The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas, Journ. Genet., 1.
- Kemp G. A. 1963. Early-generation testing for fruit maturity and size in tomato crosses, Canadian J. of plant science, July, 3, 43, 379.
- Killough D. T. and Hafner V. E. 1927. Varieties of cotton for the Gulf coastal plains of Texas, Texas Agric. Expt. Sta. Bull., 354—34.
- Klebs G. 1918. Über die Blütenbildung von *Sempervivum*, Flora, Bd. 11—12, 128—151.
- Knight R. L. 1945. The theory and application of backcross technique in cotton breeding, Genetics, 1, 85—86.
- Knight R. L. and Rose M. F. 1954. A new approach to the technique of cotton selection, Emp. Cott. Grow. Rev., 31, 162—170.
- Kohel R. I. and Richmond T. R. 1962. The genetics of flowering response in cotton, Genetics, 47, 11, 1535—1542.
- Lang A. 1957. The effect of gibberellin upon flower formation, Proc. Nat. Acad. Sci., 43, 709—717.
- Leake H. M. and Ram-Prasad. 1914. Studies in Indian cottons, Mem. Dept. Agric. India, 6, 4.
- Lerner T. M. 1958. The genetics basis of selection, J. Wiley New-York—London.
- Lewis C. F. and Richmond T. R. 1957. The genetics of flowering response in cotton, Genetics, 42, 499.
- Lewis C. F. and Richmond T. R. 1960. The genetics of flowering response in *Gos. barbadense* cross, Genetics, 45, 79—85.
- Linger H. and Kühn H. 1963. Z. Pflanzenernähr, Düng., Bodenkunde, 101, 206.
- Lush C. L. 1945. Animal breeding plans, Amer. Jowa Coll. Press.
- Manning H. L. 1956. Yield improvement from a selection index technique with cotton. Heredity, 10, 303—322.
- Manmud I. and Cramer H. H. :1951. Segregation of yield, height and maturity following a soybean crosses, Agron. Journ., 1951, 43, 12, 605.
- McNamara, Hooton, Perier. 1940. Growth and development of cotton plants at Greenville, Texas USDA Tech. Bul. 7, 10.
- Mather R. 1949. Biometrical genetics, London.

- Mather R., Harrison B. I. 1949. The manifold effects of selection, *Heredity*, 3, 1 and 131.
- Müntzing A. 1936. The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas*, 25.
- Nanjundayya C. 1953. Staple length of cotton. *Indian Cott. Growing Rev.* 7, 12—30.
- Nilsson-Ehle H. 1909. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen, J. Lunds. Univ. Arsskr. N. F., 5.
- Nilsson-Ehle H. 1924. Versuche die Möglichkeit, Frühreife mit hoher Ertragsfestigkeit durch Kreuzung zu kombinieren, *Beitr. landw. Pflanzenb. Schindler-Festschrift*.
- Pan se V. G. 1940. Application of genetics to plant breeding, 11. The inheritance of quantitative characters and plant breeding, *Genetics*, 40, 283—302.
- Pan se V. G. 1941. Standardization of experimental technique in cotton breeding, 2-nd Conf. Cott. Grow. Probl. India, ICCG, Bombay 78—81.
- Pan se V. G., 1942. Methods in plant breeding. *Ind. J. Genet.*, 2, 151—8.
- Patel M. L. and Patel S. I. 1927. Studies in Gujerat cottons, *Mem. Dept. Agric. India Bot.*, 14:131—176.
- Rasmusson T. R. 1933. A contribution to the theory, quantitative character inheritance, *Hereditas*, 18, 245—261.
- Ray Z. Z. and Richmond T. K. 1966. Morphological measures of earliness of crop maturity in cotton, *Crop. Sci.*, 6, 527.
- Richmond T. R. 1950. Cotton IX. Breeding and improvement, *Advances in Agron.*, 2, 63—74.
- Robinson H. E., Comstock R. E. and Harvey P. H. 1949. Estimate of heritability and degree of dominance in corn, *Agron. Journ.*, 41, 353—369.
- Sahni B. 1938. Revolutions in the plant world, *Proc. Nat. Acad. Sci. India*, VIII.
- Sikka S. M., Afzal M. 1947. A note on the correlations between Lint length, fibre weight and ginning outturn. *Indian Central Cott. Com. Bombay*, 210—216.
- Simpson D. M. and Duncan E. N. 1953. Effect of selfing within selfed lines on the yield and other characters in cotton, *Agron. Journ.*, 45, 275—279.
- Singh M. P. and Andersson I. S. 1949. Inheritance of earliness of maturity in *Glycine max* Merrill, *Agron. Journ.*, 41, 10, 47.
- Stroman G. N. 1949. Variability and correlation in cotton breeding program, *J. Agric. Res.*, 78:353—364.
- Tischler G. 1937. Die Halligenflora der Nordsee im Lichte cytologischer Forschung, *Cytologia*, 162—170.
- Tiscler G. 1937. On some problems of Cytotaxonomy and Cytoecology, *Journ. Ind. Bot. Soc.*, 16(3).
- Thadani K. I. 1925. Inheritance of certain characters in *Gossypium*, *Agric. Univ. India*, 20.
- Thomas M. 1952. Backcrossing. The theory and practice of backcross method, London Bull. Plant Breed. Gen. Tech. Commun.
- Thompson W. P. 1918. The inheritance of the length of the flowering and ripening periods in wheat, *Trans. Roy. Soc. Canada*, 3, 12, 69.
- Thompson W. P. 1919. The inheritance of the earliness and lateness in wheat, *Proc. Trans. Roy. Soc., Canada*, 3.
- Tolbert N. E. 1960a. *Biol. Chem.*, 235, 475.
- Tolbert N. E. 1960b. *Plant Physiol.*, 35, 380.
- Tournois M. I. 1912. Influence de la lumière sur la floraison du Houblon japonais (*Humulus japonicus*) et du chanvre, *Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris)*, 155, No. 4.

- Turner A. I. 1929. Ginning percentage and lint index off cotton fibres per seed, *J. Text. Inst.*, 20:T233—T273.
- Walkoff G. 1961. Improvement of tomato fruit size and maturity by back-cross breeding, *Can. Jour. Plant Sci.*, 41, 1, 24—30.
- Ware I. O. 1936. Plant breeding and the cotton industry, *Year-Book of Agric.*, Washington, p. 657—774.
- Warner S. N. 1952. A method for estimating heritability. *Agron. J.* 44, 427—430.
- Watkins A. E. 1934. The practical application of genetical science to plant breeding, *Emp. Cott. Corpor. Second conference of cotton Grow. probl.* July, 14—22.
- Watt C. 1907. The wild and cultivated cotton plants of the world, London.
- Weber C. 1950. Inheritance and interrelation of some agronomic and chemical characters. *Iowa State College, Agric. Exp. Sta. Res. Bull.*, 374.
- Weber C. R., Moorthy B. R. 1952. Heritable and nonheritable relationships and variability of agronomic characters in the F₂ generation of Soybean crosses, *Agron. Journ.*, 44, 4.
- Wellensick S. 1925. Pisum-crosses, *Genetics*, 7, 1—64.
- Walker I. T. 1960. The use of selection index technique in the analysis of progeny row data, *Emp. Cott. Crow. Rev.*, 18, 2.
- Woodworth C. M., Leng E. R., Lugenheimer R. W. 1952. Fifty generations of selection for protein and oil in corn, *Agron Journ.*, 44, 60.
- Wright S. 1921. Systems of mating *Genetics*, 6:111—178.
- Wright S. 1942. Statistical genetics and evolution. *Bull. Amer. math. Soc.*
- Wright S. 1952. The genetics of quantitative Variability «Quantitative Inheritance» ed Waddington Reeve, London, p. 5—41.
-

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Часть I. Морфологические основы скороспелости	10
<i>Глава 1.</i> Эволюция надземных осевых органов и дифференциация скороспелых хлопчатников как особого конституционного типа	10
<i>Глава 2.</i> Морфобиологические особенности хлопчатников с предельно упрощенной структурой куста	17
<i>Глава 3.</i> Соотношение биологического и хозяйственного урожая как биологическая основа скороспелости	30
Часть II. Скороспелость и фотопериодическая реакция хлопчатника	45
Часть III. Генетика скороспелости и вопросы методики селекционной работы	81
<i>Глава 1.</i> Наследование элементов скороспелости	85
<i>Глава 2.</i> Наследуемость элементов скороспелости и сопряженных количественных признаков	113
<i>Глава 3.</i> Корреляция скороспелости с другими хозяйственно ценными признаками хлопчатника	144
Часть IV. Результаты практической селекции	174
Заключение	200
Литература	209

Н. Г. Симонгулян

ПРОБЛЕМА СКОРОСПЕЛОСТИ
В СЕЛЕКЦИИ ХЛОПЧАТНИКА

*Утверждено к печати
Учеными советами ТашСХИ,
Института селекции и семеноводства
хлопчатника*

Редактор Д. Мангушева
Технический редактор В. Тарахович
Корректор Н. Хазова

P10735. Сдано в набор 15/IV 1971 г. Подписано к печати 27/VII 1971 г.
60×90¹/₁₆-7,0 бум. л. —14,0 печ. л. Уч.-изд. л. 14,9. Изд. № 1031.
Тираж 1000. Цена 1 р. 73 к

Отпечатано с набора ордена Трудового Красного Знамени типографии
издательства ЦК КП Белоруссии в типографии им. Франциска (Георгия)
Скорины издательства «Наука и техника» АН БССР и Госкомитета
СМ БССР по печати Минск, Ленинский проспект, 68. Зак. 901.
Адрес издательства: г. Ташкент, ул. Гоголя, 70.

