

И. Н. ГОЛУБИНСКИЙ

**ЧИСЛОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ПОЛАМИ У ГИБРИДОВ ХМЕЛЯ  
ПРИ РАЗНЫХ КОМБИНАЦИЯХ СКРЕЩИВАНИЯ**

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 11 VIII 1939)

Хмель (*Humulus Lupulus* L.) принадлежит к числу растений, у которых не наблюдается менделевское соотношение полов (1 : 1) при размножении их семенами: процент мужских растений у хмеля всегда значительно ниже теоретически ожидаемых 50% (3-8, 10-12, 15). Кроме того характерным является довольно резко выраженный факт непостоянства процента мужских или женских растений в разные годы и у разных исследователей (6-8, 15). Согренс в своих работах по исследованию наследования и соотношения полов у высших растений (7, 8) отмечает число особей мужского пола у хмеля равным 9.8—22.3%, причем в его исследованиях ни для одного растения кроме хмеля не отмечено столь сильно выраженное варьирование данного соотношения. Уже этот момент должен был обратить внимание исследователей на предмет дальнейшего изучения и вскрытия причин, обуславливающих данное явление. Имеет ли здесь место влияние внешних условий (климатических, почвенных или каких-либо других), приводимых рядом авторов по отношению к другим растениям, в том числе и к хмелю японскому (*Humulus japonicus* Sieb et Zucc. (1, 2, 6-9, 13-15)), или же варьирование соотношения полов объясняется внутренней природой отдельных растений, причем если верно последнее предположение, то насколько наследственен данный признак (2, 3, 5, 6, 9, 10, 12).<sup>1</sup>

В работах по гибридизации нами также обращено внимание как на значительно более низкий процент мужских особей у хмеля, так и на варьирование этого соотношения. Анализируя данное явление, мы обнаружили, что отдельные комбинации скрещивания в один и тот же год, в одних и тех же условиях выращивания дают разный процент мужских растений, колеблющийся от полного их отсутствия до 32.6%. Проводя скрещивания по типу диаллельных, нами замечено, что одна материнская форма при скрещивании с разными отцовскими индивидуумами дает разный процент мужских особей в своем потомстве (табл. 1).

Скрещивания производились в 1933 г. Для данного эксперимента взяты два лучшие по урожайности и смольности женские растения из местной популяции на хозяйственных плантациях хмельников станции, скрещиваемые с рядом мужских растений, также повышенной смольности, и одно растение сорта «Серебрянка», опыленное смесью пыльцы упомянутых мужских растений. Полученные семена весной 1934 г. были высеяны в парники, а молодые сеянцы летом того же года были высажены в гибридном

питомнике, где и оставались до плодоношения. Как посев, так и высадка в грунт производились в одно время для всех комбинаций и в совершенно одинаковые условия в смысле характера почвы, увлажнения, освещения и т. д. В 1935 г., т. е. на второй год роста, абсолютное большинство сеянцев проявило пол, и в конце лета того же года был сделан учет растений каждого пола. Результаты учета сведены в табл. 1.

Таблица 1

Количественное соотношение полов у хмеля в разных комбинациях скрещивания

№ по пор.	Комбинация (1)	Получено потомства	Соотношение полов							
			женского		мужского		гермафр.		не проявивших пола	
			число	%	число	%	число	%	число	%
1	872 2/4 × 12/15 . .	48	44	91.7	1	2.1	—	—	3	6.2
2	872 2/4 × 15/13 . .	39	38	97.4	—	—	—	—	1	2.6
3	872 2/4 × 12/28 . .	3	3	100	—	—	—	—	—	—
4	872 2/4 × 2/13 . .	17	14	82.5	—	—	1	5.9	2	11.8
5	872 2/4 × 7/23 . .	15	14	93.3	—	—	—	—	1	6.7
6	872 2/4 × 16/6 . .	11	11	100	—	—	—	—	—	—
7	872 2/4 × 19/28 . .	22	19	86.4	1	4.5	—	—	2	9.1
8	872 2/4 × 18/24 . .	44	41	93.2	—	—	1	2.3	2	4.5
	Среднее . . .	199	184	92.5	2	1.0	2	1.0	11	5.5
9	823 2/8 × 12/15 . .	170	138	81.2	14	8.2	—	—	18	10.6
10	823 2/8 × 19/28 . .	90	80	88.9	6	6.7	—	—	4	4.4
11	823 2/8 × 16/6 . .	79	67	84.8	6	7.6	—	—	6	7.6
12	823 2/8 × 15/41 . .	93	88	94.6	3	3.2	—	—	2	2.2
13	823 2/8 × 10/2 . .	82	69	84.1	9	10.9	—	—	4	5.0
	Среднее . . .	514	442	85.9	38	7.4	—	—	34	6.7
14	Серебрянка 6/12 × смесь пыльцы .	770	564	73.2	184	23.9	—	—	22	2.9
	Итого растений по всем комбинациям .	1 483	1 190	80.2	224	15.1	2	0.1	67	4.5

Полученные результаты заставили нас повторить анализ соотношения полов в скрещиваниях последующих лет. Такой анализ был проведен в 1937 г. на сеянцах второго года роста от посева в 1936 г. семян скрещивания 1935 г.

Для опыления было взято одно растение желтолистной формы хмеля, найденное как естественная почковая мутация на хмельниках соседнего колхоза, и одно растение обыкновенного хмеля из хозяйственной сорто-

(1 Цифры графы «Комбинация» показывают: первая номер деланки, а вторая дробь) ряд (числитель) и куст (знаменатель).

смеси. Опыление произведено смесью пыльцы мужских растений. Кроме того с одного стебля желтолистного растения, оставленного без изоляции и искусственного опыления, собраны в небольшом количестве семена и также посеяны для определения процента мужских растений при свободном опылении. Так же как и в скрещиваниях 1933 г., посев и высадка сеянцев проведены в одинаковых условиях, рядом с сеянцами посадки 1934 г. Результаты анализа соотношения полов в скрещиваниях 1935 г. сведены в табл. 2.

Таблица 2

Количественное соотношение полов у хмеля скрещивания 1935 г.

№ по пор.	Комбинация	Получено потомства	Соотношение полов							
			Женского		Мужского		Гермафродит.		Не проявивших пола	
			число	%	число	%	число	%	число	%
1	Желтолистное растение, опыленное смесью пыльцы . . . . .	366	276	75.4	64	17.5	1	0.3	9	6.8
2	Желтолистное растение свободного опыления . . . . .	2	2	100	—	—	—	—	—	—
3	893 6/5 × смесь пыльцы . . . . .	1	1	100	—	—	—	—	—	—
	Среднее . . . . .	369	279	75.6	64	17.5	1	0.3	9	6.8

Интерес представлял также вопрос соотношения полов у хмеля при скрещиваниях разных сексуальных типов. Имеющиеся в литературе данные (2, 3, 5, 6, 10, 12) говорят о неоднородности этого соотношения, в зависимости от резкости выражения того или другого пола у материнских форм, что вполне объяснимо менделевским расщеплением. Мы решили проверить этот вопрос на имеющихся на специальном питомнике станции однодомных растениях хмеля типа еумоноктистов (по терминологии Correns'a). Указанные однодомные растения характеризуются вполне нормальным развитием женских цветков и гаметофитов в них и дегенерацией на той или иной стадии мужского гаметофита, с внешне относительно нормальным образованием бутонов, а иногда и цветков мужского пола (16). В то время как женские цветки, развивая вполне нормальный зародышевый мешок, способны к оплодотворению и дают вполне всхожие семена, мужские цветы на определенной стадии развития погибают и нормально функционирующих пыльцевых зерен, как правило, не дают. Семена с таких однодомных растений и были взяты для изучения характера наследования пола. Специального опыления не производилось в связи с трудностью гарантированной изоляции, так как указанные растения росли среди мужских особей хмеля, и уберечь их цветы от нежелательного заноса посторонней пыльцы являлось делом чрезвычайно трудным. Посев семян и уход за ними, а также в дальнейшем за сеянцами ничем не отличались от таковых других скрещиваний (табл. 1 и 2). Результаты анализа сведены в табл. 3.

При просмотре данных таблиц мы прежде всего обратили внимание на отсутствие теоретически ожидаемого менделевского соотношения полов 1 : 1 как по отдельным комбинациям скрещивания, так и суммарно по всем скре-

Таблица 3

Количественное соотношение полов при высеве семян однополодных растений

№ по пор.	Материнские формы	Получено потомства	Соотношение полов					
			Женского		Мужского		Не проявивших пола	
			число	%	число	%	число	%
1	Питомн. ♂ раст. 2/7 . . . .	16	11	68.8	4	25.2	1	6.2
2	» ♂ » 2/12 . . . .	20	15	75.0	4	20.0	1	5.0
3	» ♂ » 2/13 . . . .	10	10	100	—	—	—	—
	Среднее . . . . .	46	36	78.2	8	17.4	2	4.4

циваниям двух лет, несмотря на очень большое общее число растений (на 1898 растений получено мужских особей 296 или 15.1% от общего числа). Кроме того налицо большие колебания в проценте мужских растений в разных комбинациях скрещивания. Отдельные родительские формы проявляют определенную тенденцию к выщеплению минимального количества мужских растений. Процент последних, видимо, зависит как от материнской, так и отцовской особи, но первая, надо полагать, играет решающую роль. Так например, в табл. 1 материнское растение 872 2/4 с большинством отцовских форм не дало вовсе мужских растений в своем потомстве и только в двух случаях—по одному растению. Другое же материнское растение 823 2/8 с каждой из отцовских форм, частью тех же, что и в первом случае, дало в потомстве мужские растения. Повышенный процент мужских растений (17.3%) дала также желтолистная форма и два гермафродитных растения (17.4%), в то время как одно из них опять-таки не дало мужских потомков совершенно.

Полученные цифры подтверждают таким образом наше прежнее утверждение (17), что повышенный процент женских растений в сеянцах хмеля нельзя объяснить партеногенетическим образованием части семян, как это полагает Wettstein (18). С другой стороны, трудно также отнести то или другое соотношение и за счет внешних условий, как это утверждает Schaffner (13).

У нас в виде рабочей гипотезы появилось было одно время мнение о более слабой жизнеспособности мужского потомства, но затем в процессе дальнейшей экспериментальной проработки такая гипотеза отпала. С одной стороны, это мнение не подтвердилось потому, что условия посева и высадки в грунт гибридных сеянцев в 1936 г. были несколько хуже, чем в 1934 г., погибших растений было больше, и все же процент мужских особей был даже несколько выше, чем в посеве 1934 г. С другой стороны, выделение и особый уход за болезненными, имеющими шансы погибнуть, растениями, показал, что процент мужских среди таких растений не превышает процента таковых среди растений нормальных. Наконец были попытки отбора сеянцев по окраске, веретенообразному утолщению стебля и т. п., а также сортирование семян по величине и окраске, но все эти попытки не дали положительных результатов: заметного нарушения соотношения полов получить не удалось.

Таким образом причину неравного процента мужских и женских особей хмеля надо искать, как нам мыслится, где-то во внутренних особенностях родительских индивидуумов и этим путем только и можно будет

объяснить неравное соотношение полов в разных комбинациях скрещивания у *Humulus Lupulus*, доходящее иногда до полной арреногении (7, 8). В направлении вскрытия этих внутренних причин и нужно продолжать дальнейшие эксперименты.

Украинская научно-исследовательская  
станция хмелеводства  
Житомир

Поступило  
15 VIII 1939

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Г. Г. Босса, Изв. Акад. Наук СССР, серия биол., 3, 607—618 (1937).  
<sup>2</sup> Л. П. Бреславец, Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., серия II, № 6, 103—144 (1934).  
<sup>3</sup> Д. Р. Габее, ДАН, XXIII, № 5, 477—480 (1939).  
<sup>4</sup> Отчет о работах отдела селекции Украинской научно-исслед. станции хмелеводства, рукопись (1936).  
<sup>5</sup> М. А. Розанова, Теоретич. основы селекции, 1, 145—162 (1935).  
<sup>6</sup> В. Л. Рыжков, Генетика пола, 1—249 (1936).  
<sup>7</sup> С. Correns, Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen, Berlin (1907).  
<sup>8</sup> С. Correns, Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen, Berlin, II (1928).  
<sup>9</sup> R. Hertwig, Biolog. Zentralbl., XXXII (1912).  
<sup>10</sup> С. Jampolsky, Am. Journ. of Botany (1919).  
<sup>11</sup> С. Jampolsky, Zeitschr. für induct. Abst. und Vererb., III (1930).  
<sup>12</sup> А. М. Негрул, Gartenbauwissenschaft, X, 2 (1936).  
<sup>13</sup> J. H. Schaffner, Amer. Natural, v. LXI, 673, 319—333 (1927).  
<sup>14</sup> J. Tournois, Compt. rend. Acad. sci., Paris, 1017—1020 (1911).  
<sup>15</sup> J. Tournois, Ann. Sc. nat. (9) Bot., 19, 49—191 (1914).  
<sup>16</sup> И. Н. Голубинский, Цитоэмбриологический анализ стерильности мужского гаметофита у однодомных растений *Humulus Lupulus*, рукопись (1939).  
<sup>17</sup> И. Н. Голубинский и М. С. Шлосс, ДАН, XXIII, № 5, 485—486 (1939).  
<sup>18</sup> R. Wettstein, Flora, 118/119, 600—604 (1925).