

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

М. И. САЛТЫКОВСКИЙ

О ПРИЧИНАХ ПРОМЕЖУТОЧНОЙ ХОЛОДОСТОЙКОСТИ ПШЕНИЧНЫХ ГИБРИДОВ ПЕРВОГО ПОКОЛЕНИЯ

(Представлено академиком А. А. Рихтером 13 XII 1936)

Анализы центров повреждений в тканях озимых хлебов, произведенные в лаборатории А. А. Рихтера, позволили прийти к заключению, что чем старше ткани и отдельные клетки внутри одной и той же ткани, чем они более дифференцированы, тем меньше закаливаются к низким температурам⁽¹⁾.

Отсюда нами был поставлен вопрос о влиянии возраста целых растений на их холодостойкость. Полевые и лабораторные опыты с различными летними и осенними сроками посева озимой ржи и пшеницы 1925—1926, 1926—1927 и последующих годов показали, что очень ранние посевы с более «старыми» растениями значительно менее холодостойки, чем средние посевы^(2, 3).

В дальнейшем, с появлением учения о стадийном развитии растений Т. Д. Лысенко, начались широкие исследования значения развития в зимостойкости озимых хлебов. Этому в немалой степени способствовало то, что одновременно с появлением учения о стадийном развитии его автором была предложена очень простая и удобная методика управления развитием растений, которая получила название «яровизации».

Дана была возможность делить возраст растений на различные этапы, при прохождении которых растениям необходимы различные условия, специфические для отдельных и определенных стадий развития^(4, 5, 6).

Работами целого ряда исследователей в последние годы установлено, что осенние посевы озимых хлебов яровизированным зерном обладают очень малой холодостойкостью^(7, 8, 9, 11). Объясняя этот факт, ряд исследователей считает, что с окончанием стадии яровизации холодостойкость озимых хлебов резко падает, что закаливаемость яровизированных растений к низким температурам по прохождении стадии яровизации не идет^(7, 8).

Наши работы показали неправильность такого заключения. Закаливаемость растений к низким температурам и после прохождения стадии яровизации может продолжаться, их холодостойкость может сильно повышаться и после прохождения стадии яровизации. Закалка и способность закаливаться резко падают лишь вместе с развитием световой стадии^(9, 10, 11).

На основании последнего положения о прогрессивной потере пшеничными растениями способности закаливаться к низким температурам вместе с развитием у них световой стадии проанализируем причины промежуточного наследования холодостойкости пшеничных гибридов⁽¹²⁾.

Экспериментальный материал настоящего сообщения получен в Саратове в 1929, 1930 гг. на Саратовской селекционной станции. Опыты были организованы нами для изучения связи между холодостойкостью и продолжительностью вегетационного периода пшениц, от которого, как мы тогда думали, в значительной степени зависит тот возраст растений, в каком они идут в зимовку.

Несколько слов о материале и методике опытов. Родительские пары, взятые для скрещиваний, имеют в отношении своих стадий развития в общих чертах следующие характеристики. Озимые пшеницы: 0329, А2453 и 0121 обладают длинными стадиями яровизации и световой. Световая стадия развития у 0121 несколько короче, чем у других двух. Озимая пшеница Кооператорка обе стадии имеет относительно длинные, но короче, чем у предыдущей группы сортов. Все другие пшеницы яровые. Их стадия яровизации короткая. По световой стадии развития они составляют ряд от очень длинной до ультракороткой: 0321, Маркиз, 0841, 0721, 062, 2184, Прелюд. У трех средних яровых пшениц световая стадия примерно одинакова.

Испытание холодостойкости гибридов и родительских форм произведено в поле. Детали опыта нами описаны в предыдущем сообщении, поэтому на них мы здесь не останавливаемся⁽¹²⁾. Весенние посевы в вегетационные сосуды в двукратной повторности производились зерном, яровизированным при 0°, продолжительностью в 67, 57, 46, 36, 24, 14, 4 дня. Контрольные сосуды засеивались неяровизированным зерном, которое перед посевом замачивалось так же, как и перед яровизацией, т. е. в течение 24 часов. Посев сделан в оранжевое 12 апреля 1930 г. После начала кущения все сосуды были перенесены на открытый воздух. Все наблюдения велись за каждым растением отдельно. В таблицах приведены даты выколашивания $\frac{\text{число}}{\text{месяц}}$ большинства растений по обоим повторностям.

Рассмотрим кратко экспериментальный материал. В табл. 1 даны два ряда: скороспелость яровых пшениц, гибридов от скрещивания яровых с озимыми и яровизированных озимых пшениц, с одной стороны, и, с другой стороны, холодостойкость аналогичного материала в полевых посевах 1929, 1930 гг. Достаточно беглого взгляда на таблицу, чтобы увидеть большую корреляцию между скороспелостью яровых пшениц и гибридов и их холодостойкостью. Чем позднеспелее сорт или гибрид при весеннем посеве, тем выше его холодостойкость при осеннем посеве, и наоборот. Все гибриды F_1 в наших опытах 1930 г. выколашивались позднее яровой родительской формы (табл. 1 и 2), и их холодостойкость всюду выше, чем холодостойкость последних.

Материалы, полученные в опыте по яровизации гибридов в 1930 г., представленные в табл. 2, можно схематически разделить на три группы.

Первая группа — это гибриды: озимая пшеница \times озимая пшеница. После полной яровизации по скороспелости F_1 равно более скороспелому родителю, т. е. родителю с наиболее короткой световой стадией развития. В посевах неояровизированным зерном F_1 во всех комбинациях и вариантах этой группы по скороспелости занимает промежуточное положение между обоими родителями. Например Кооператорка при 67 днях яровизации выколосилась 15 VI. Ее гибриды с 0329 и с 0121 линиями пшениц выколосились при 67 днях яровизации 15 VI—16 VI. В варианте же

Таблица 1

Холодостойкость и скороспелость пшеничных гибридов и их родительских форм

Комбинации	Даты колошения посевов 12 IV 1930 г.			% перезимовавших растений посевов 5 IX 1929, 1930 гг.		
	Родительские формы		Гибриды F_1	Родительские формы		Гибриды F_1
	Озимые пшеницы яровизированные ♀	Яровые пшеницы неяровизированные ♂		Озимые пшеницы яровизированные ♀	Яровые пшеницы неяровизированные ♂	
Кооператорка ♀ × Прелюд ♂	14 VI	29 V	8 VI	96	0	0
» × 2184 ♂	14 VI	3 VI	8 VI	96	0	6
» × 0721 ♂	14 VI	8 VI	14 VI	96	1	76
» × 062 ♂	14 VI	10 VI	13 VI	96	1	85
» × 0321 ♂	14 VI	27 VI	5 VII	96	95	96
0329 ♀ × Прелюд ♂	25 VI	29 V	12 VI	100	0	50
0329 ♀ × 2184 ♂	25 VI	3 VI	12 VI	100	2	86
0329 ♀ × 0721 ♂	25 VI	8 VI	17 VI	100	4	95
0329 ♀ × 062 ♂	25 VI	10 VI	17 VI	100	3	95
0329 ♀ × Маркиз ♂	25 VI	13 VI	31 VI	100	10	98

с 57 днями яровизации Кооператорка выколосилась 14 июня, а гибриды ее с 329 и 121 чистыми линиями колосились соответственно 22 июня и 29 июня и т. д.

Вторая группа гибридов F_1 : озимая пшеница × яровая пшеница, от яровизации сильно ускорила свое развитие. В нее входят такие комбинации: Кооператорка × 0321, Кооператорка × 0841, 0329 × 0841 и 0329 × Маркиз. Ускорение развития от яровизации по гибридам этих комбинаций соответственно равно 19, 13, 12 и 9 дням. Как и в первой группе, при длительной яровизации даты выколашивания гибридов совпадают с датами колошения тех родительских форм пшениц, у которых световая стадия короче. Подчеркнем наиболее яркий пример—гибриды F_1 Кооператорка × 0321. Без яровизации последние колосились на 8 дней позже ярового родителя чистой линии 0321, а после яровизации получена обратная картина, т. е. гибриды выколосились на 7 дней раньше, чем яровая пшеница 0321. В последнем случае дата колошения гибрида точно совпадает с датой колошения посевов яровизированным зерном озимого родителя—Кооператоркой, у которой световая стадия короче, чем у 0321 чистой линии.

В третью группу мы отнесем все остальные девять комбинаций по скрещиванию озимых пшениц с яровыми пшеницами. Реакция на яровизацию первого поколения этой группы либо мала либо отсутствует совсем. Эффект ускорения некоторых гибридов этой группы не превышает 3—5 дней. Вполне вероятно, что при выращивании гибридов и этой группы в других условиях или при яровизации иными температурами, чем в наших опытах 1930 г., можно получить от яровизации тоже ускорение развития, что и во второй группе. В 1936 г. например гибриды F_1 329 × Прелюд в Безенчуке после яровизации ускорили свое развитие

Таблица 2
Время колошения гибридов и родительских форм после яровизации в опытах 1980 г. в Саратове

Группы гибридов	Комбинации и родительские формы	Кон-троль	Продолжительность яровизации в днях							
			4	14	24	36	46	57	67	
1	Кооператорка	—	—	—	27 VII	41 VIII	11 VIII	31 VI	44 VI	15 VI
	Кооператорка × 0329	—	—	—	41 VIII	—	8 VIII	6 VII	22 VI	15 VI
	0121 × Кооператорка	—	—	—	—	—	—	16 VII	29 VI	25 VI
	0121	—	—	—	—	—	—	24 VII	29 VI	16 VI
	0329 × А2453	—	—	—	—	—	—	14 VII	25 VI	18 VI
2	А2453	—	—	—	—	—	—	7 VII	24 VI	26 VI
	Кооператорка × 0321	5 VII	6 VII	5 VII	4 VII	1 VII	4 VII	1 VII	20 VI	16 VI
	0321	29 VI	28 VI	27 VI	25 VI	25 VI	25 VI	25 VI	25 VI	24 VI
	Кооператорка × 0841	21 VI	14 VI	42 VI	13 VI	12 VI	12 VI	12 VI	8 VI	8 VI
	0329 × 0841	22 VI	18 VI	15 VI	16 VI	13 VI	12 VI	13 VI	12 VI	10 VI
3	0841	8 VI	8 VI	8 VI	8 VI	8 VI	8 VI	10 VI	10 VI	10 VI
	0329 × Маркиз	21 VI	21 VI	21 VI	18 VI	18 VI	18 VI	18 VI	16 VI	12 VI
	Маркиз	13 VI	12 VI	12 VI	13 VI	12 VI	12 VI	12 VI	12 VI	13 VI
	Кооператорка × Прелюд	8 VI	5 VI	5 VI	3 VI	3 VI	3 VI	3 VI	3 VI	3 VI
	0329 × Прелюд	42 VI	42 VI	45 VI	42 VI	43 VI	43 VI	43 VI	42 VI	0
	Прелюд	29 V	30 V	29 V	31 V	31 V	31 V	31 V	31 VI	3 VI
	Кооператорка × 0721	14 VI	44 VI	44 VI	43 VI	43 VI	44 VI	43 VI	14 VI	15 VI
	0329 × 0721	17 VI	47 VI	45 VI	45 VI	45 VI	45 VI	45 VI	15 VI	17 VI
	А2453 × 0721	20 VI	17 VI	16 VI	17 VI	17 VI	17 VI	17 VI	16 VI	15 VI
	0721	8 VI	0	8 VI	10 VI	10 VI	10 VI	10 VI	10 VI	10 VI
Кооператорка × 062	13 VI	15 VI	16 VI	16 VI	16 VI	16 VI	16 VI	16 VI	15 VI	
062 × 0329	17 VI	14 VI	15 VI	15 VI	15 VI	15 VI	15 VI	16 VI	16 VI	
062	40 VI	40 VI	40 VI	42 VI	42 VI	42 VI	42 VI	42 VI	0	
Кооператорка × 2184	8 VI	8 VI	8 VI	8 VI	8 VI	8 VI	8 VI	8 VI	8 VI	
329 × 2184	12 VI	12 VI	12 VI	12 VI	12 VI	12 VI	12 VI	12 VI	15 VI	
2184	3 VI	3 VI	3 VI	2 VI	2 VI	2 VI	2 VI	2 VI	0	

Примечание. Отметки в таблице «—» означают, что колошения в соответствующих вариантах не было до глубокой осени; отметки «0» означают отсутствие данных.

(опыты Сапрыгиной). В наших же опытах 1930 г. во всех вариантах гибриды этой комбинации сильно отставали в своем развитии от яровой пшеницы Прелюд и не реагировали на яровизацию совершенно. Общий вывод, который можно сделать по опытам с яровизацией гибридов, формулируем следующим образом. Короткая стадия яровизации доминирует в гибридах над длинной, но это доминирование относительно не полно.

Перейдем к вопросу о причинах промежуточного наследования холодостойкости у пшеничных гибридов F_1 , которая особенно ярко выражена у гибридов в комбинациях озимая пшеница \times яровая пшеница. Благодаря неполному доминированию у гибридов F_1 короткой стадии яровизации над длинной при летних и осенних посевах они развиваются медленнее, чем их яровые родительские формы. В начале настоящего сообщения мы уже говорили, что закаливаемость озимых хлебов к низким температурам прогрессивно падает лишь с развитием световой стадии. Световая стадия у гибридов F_1 озимая пшеница \times яровая пшеница, осенью начинается позже, чем у их яровых родительских форм. Длина дня осенью быстро уменьшается, поэтому, вступив в световую стадию позже, гибриды проходят ее в несколько менее благоприятной для развития обстановке, отчего прохождение световой стадии у них идет медленнее, чем у яровых пшениц. Отсюда гибриды осенью в более молодом возрасте проходят закалку к низким температурам и уходят в зиму с большей закалкой, с большей устойчивостью к низким температурам, чем их яровые родительские формы пшениц. Та же причина относительного доминирования короткой стадии яровизации над длинной обуславливает меньшую холодостойкость гибридов озимых пшениц с яровыми пшеницами по сравнению с озимыми родительскими формами.

Длина световой стадии развития у пшениц имеет первостепенное значение для их холодостойкости^(9, 10). Гибриды от скрещивания одного сорта озимой пшеницы с различными яровыми пшеницами тем более холодостойки и тем ближе стоят по устойчивости к озимому родителю, чем длиннее световая стадия ярового родителя⁽¹²⁾.

Если добавить здесь, что развитие длинной световой стадии проходит поздно осенью, когда не только укороченный день, но и пониженные температуры задерживают ее прохождение, то будет ясной огромная разница по холодостойкости гибридов F_1 озимая пшеница \times яровая пшеница.

В данном случае к уже рассмотренным причинам, задерживающим в стадийном отношении развитие гибридов, добавляется действие продолжительности световой стадии. Чем длиннее световая стадия у пшениц, тем после прохождения стадии яровизации длиннее тот отрезок времени, который необходим для получения той степени развития в световой стадии, когда наступает порог закаливаемости, т. е. когда растение уже не может ни при каких условиях среды приобретать достаточно высокую закалку к низким температурам.

Озимые пшеницы северных широт обе стадии развития имеют длинные. В наших скрещиваниях участвовали такие «настоящие» озимые пшеницы. Благодаря доминированию короткой световой стадии развития над длинной⁽⁶⁾, чем длиннее световая стадия у яровой пшеницы, взятой в скрещивание с озимой пшеницей, тем у гибридов F_1 медленнее развивается световая стадия. Если добавить здесь еще то, что развитие длинной этой стадии проходит поздно осенью, когда не только укороченный день, но и пониженные температуры могут задерживать ее прохождение, то будет ясна огромная разница по холодостойкости гибридов F_1 от скрещивания

одного сорта озимой пшеницы с сортами яровых пшениц, сильно различающихся по длине своих световых стадий развития.

Мы рассмотрели вопросы причин промежуточного наследования холодостойкости у гибридов F_1 озимая пшеница \times яровая пшеница, у которых значение стадийного развития в устойчивости особенно легко выявить. У гибридов озимая пшеница \times озимая пшеница, конечно, все указанные положения имеют не меньшее значение, чем и у рассмотренных гибридов, но по этой группе гибридов имеющих в нашем распоряжении материалов еще недостаточно, чтобы дать такой же анализ, как по гибридам ярь \times озимь.

Куйбышевская краевая опытная
станция полевого хозяйства.

Поступило
13 XII 1936.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ М. И. Салтыковский, Журнал опытной агрономии юго-востока, VII, вып. 2 (1929). ² М. И. Салтыковский, За устойчивое социалистическое хозяйство, № 1 (1930). ³ М. И. Салтыковский, Доклад на I Всесоюзном совещании по зимостойкости, стенограмма (1932). ⁴ Д. А. Долгушин и Т. Д. Лысенко, Труды Всесоюзного съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству 1929 г., III (1930). ⁵ Т. Д. Лысенко, Бюллетень яровизации, № 1, 2—3, 4 (1932). ⁶ Т. Д. Лысенко, Теоретические основы яровизации (1935). ⁷ Ф. М. Куперман, Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, серия III, № 6 (1935). ⁸ М. Т. Тимофеева, Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, серия III, № 6 (1935). ⁹ М. И. Салтыковский и Е. С. Сапрыгина, ДАН, IV, № 1, 2 (1935). ¹⁰ Е. С. Сапрыгина, ДАН, III, № 7 (1935). ¹¹ А. И. Сакс и И. Н. Бародзина, Основы физиологии зимостойкости озимой пшеницы (1934). ¹² М. И. Салтыковский, ДАН, III, № 5 (1936).