

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Н. П. ГЛИНЯНЫЙ

ЯРОВИЗАЦИЯ ЗЕРНА В ПЕРИОД ФОРМИРОВАНИЯ ЗАРОДЫША

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 8 V 1938)

В 1935 г. появилась интересная работа И. А. Костюченко и Т. Я. Зарубайло «Естественная яровизация зерна и период дозревания»⁽¹⁾. Авторы обнаружили, что растения одних и тех же сортов озимых пшениц, полученные из семян различного происхождения, сильно отличались в развитии. Если растения, выращенные из семян южной (кировабадской) репродукции 9 X находились в фазе кущения, то растения тех же сортов, но из семян северной (хибинской) репродукции к этому времени выколосились. Исходя из учения акад. Т. Д. Лысенко, авторы считают, что «причина данного явления... заключается в различии тех условий, в которых шло формирование и созревание семян, использованных для данных посевов...». На севере дозревающее зерно подвергается воздействию пониженных температур и, по их мнению, яровизуется еще при дозревании. Таким образом авторы пришли к заключению, что растения, полученные из семян северной репродукции, часть цикла развития прошли еще на материнских растениях, благодаря чему они и опередили растения, полученные из семян южной репродукции. Несколько позже Gregory и Purvis⁽³⁾ сообщили, что им удалось прояровизовать дозревающее зерно озимой ржи в искусственных условиях. Кроме того, свои выводы Костюченко и Зарубайло подтвердили в работе 1937 г.⁽²⁾. В 1938 г. Gregory и Purvis⁽⁴⁾ приводят новые данные, показывающие, что на ранних стадиях развития зародыш более восприимчив к низкой температуре, чем на поздних.

Наше исследование посвящено вопросу, как воспринимаются пониженные температуры семенами на различных ступенях зрелости.

В 1936 г. нами изучалась длина стадии яровизации у испанской озимой пшеницы *Triticum vulgare* Vill. var. *albidum* Al.* При этом обнаружено, что по вегетационному периоду эта пшеница была неоднородна. Колошение наблюдалось тем более неравномерное, чем меньше дней она яровизовалась. В партиях, яровизованных 20, 19 и 18 дней, выколосились не все растения. В контроле колошение не наблюдалось. Недояровизованные растения, развитие которых сильно затянулось, были использованы в данном опыте. Бралось растения, давшие много стеблей с различными степенями зрелости. С каждого из них было снято по одному наиболее зрелому колосу для контроля**. С наступлением общего похо-

* Материал получен из Всесоюзного института растениеводства в виде зерна.

** От растения № 1 контрольный колос взят 15 IX в «поздней восковой» зрелости; от № 2—15 IX в «полной» зрелости; от № 4—12 IX в «поздней восковой» зрелости; от № 5—14 IX в «поздней восковой» зрелости.

лодания (21 IX 1936 г.) была отмечена зрелость остальных колосьев. Уборка была произведена 10 X, так как в этот день наблюдался значительный заморозок (-4°).

Температура воздуха с 21 IX по 10 X, по данным Пушкинской метеорологической станции Всесоюзного института растениеводства, была весьма благоприятная для нашего опыта*. Средняя максимальная температура за эти 20 суток равнялась 9.5° , средняя минимальная равнялась 2.2° . Пониженные температуры наблюдались и до 21 IX. К сожалению не было возможности перенести растения в условия, благоприятствующие дозреванию семян, поэтому часть колосьев дала не всхожее зерно. Совсем не дали семян колосья, которые к 21 IX имели лишь зрелые или незрелые тычинки. 11 X 1936 г. произведен осмотр всех колосьев каждого растения, и оказалось, что за 20 дней дозревание почти не сдвинулось. Обнаружена разница в зрелости зерен одних и тех же колосьев.

Казалось, что срок, в течение которого удалось выдержать дозревавшие растения на пониженной температуре, был слишком коротким и что вследствие этого нельзя будет обнаружить различия, так же

* В 1936 г. опыт проводился при Пушкинской станции Всесоюзного института растениеводства.

№-мера колосья	№-мера колосья	Время уборки в 1936 г.	Степень зрелости к 21 IX 1936 г.	Яркость в 1937 г.	Посев	Входы	Данные, характеризующие развитие					
							23 VII	7 VIII	22 VIII	1 IX	26 IX	
7344	1	12 IX	Уборка 12 IX в поздней во-сковой зрелости			4 VI	Кущение	Кущение	Кущение	Кущение, часть в стрелке	Кущение	18—кустятся, 1—в стрелке
	2		Ранняя во-сковая зрелость	20 V—29 V	29 V	4 VI	Кущение	Кущение	Кущение, часть в стрелке	3—в трубке, 21—в стрелке	4—выколо-сившиеся, 18—в трубке, 2—в стрелке	
	3	10 X	Молодая зрелость			4 VI	Все в стрелке	14—в трубке, 2—дали хорошо разви-тые стрелки	Колошение (начало—2 VII, конец—11 VIII)	Все выколо-сившиеся	Все выколо-сившиеся	
	4		Ранняя мо-лодая зрелость			4 VI	11—в трубке, 2—дали хоро-шо разви-тые стрелки	Колошение (начало—2 VII, конец—11 VIII)	Все выколо-сившиеся	Все выколо-сившиеся	Все выколо-сившиеся	

как мы не обнаруживаем их, применяя разные, но короткие для данного сорта сроки яровизации. Для избежания этого семена от всех растений весной 1937 г. были пророщены и подвержены яровизации в течение 10 дней. Посев произведен 29 V на опытном поле Петергофского биологического института. Зерно от каждого колоса высевалось в отдельных рядках в порядке, соответствующем зрелости колосьев. Всходы продолжались с 4 VI по 7 VI. Для сокращения дальнейшего изложения приводим номера, которыми обозначены полученные семьи, а именно: 7342, 7343, 7344 и 7346*. Во всех семьях контрольные растения сильно отстали в развитии от растений, выращенных из семян, подвергавшихся воздействию пониженных температур (с 21 IX по 10 X 1936 г.). Это согласуется с выводом Костюченко и Зарубайло (1), что семена, дозревающие на пониженной температуре, яровизуются. Кроме того, обнаружено, что семена тем более восприимчивы к воздействию низкой температуры, чем меньшей зрелости они достигли к моменту похолодания. В семье 7344 наиболее быстро развивались растения, выращенные из семян «ранней молочной» зрелости, за ними следовали растения из семян «молочной» зрелости, затем растения из семян «ранней восковой» зрелости и наиболее медленно развивались контрольные растения (таблица). В результате этого на гряде семьи 7344 наблюдалась постепенно восходящая «кривая» (см. фигуру).

Данные семей 7346 и 7343 в общем согласуются с данными семьи 7344. Они также показывают, что на низких ступенях зрелости семена яровизуются интенсивнее, чем на высоких. Растения этих семей, полученные из семян «ранней восковой» и «молочной» зрелости, развивались быстрее, чем растения из семян «восковой» зрелости**. Но мы не обнаружи-



Семья 7344: 1—растения из семян контрольного колоса, убранный с поля 12 IX в «поздней восковой» зрелости; 2—растения из семян колоса, достигшего к 21 IX «восковой» зрелости (убран 10 X); 3—растения из семян колоса, достигшего к 21 IX «молочной» зрелости (убран 10 X); 4—растения из семян колоса, достигшего к 21 IX «ранней молочной» зрелости (убран 10 X). Сфотографировано 6 VIII 1937 г.

* По причине слабой всхожести семян семья 7345 выпала из опыта.

** Данные по семьям 7343 и 7346 говорят за то, что зерно, у которого 21 IX 1936 г. была отмечена «восковая» и даже «поздняя восковая» зрелость, частично прояровизовалось. Но мы не делаем отсюда вывод, что и на этих поздних ступенях зрелости зерно еще способно яровизоваться. До 21 IX также наблюдались пониженные температуры, следовательно, это зерно могло частично прояровизоваться, будучи менее зрелым. Это же касается и других случаев. В тексте указывается та «зрелость», которой достиг тот или иной колос к 21 IX.

ваем здесь той же последовательности, которая наблюдалась в семье 7344. Если между растениями семьи 7344, полученными из семян «ранней восковой» и «молочной» зрелости, наблюдалась очень большая разница, то между такими же растениями семей 7346 и 7343 существенной разницы не было. В семье 7342 отстали в развитии только контрольные растения, а остальные, полученные из семян «ранней восковой», «поздней молочной» и «молочной» зрелости, существенно не отличались.

В сентябре 1937 г. контрольные растения семей 7346, 7343 и 7342 стали очень заметно отличаться от таковых семьи 7344. К 26 IX контрольные растения семьи 7344 кустились (лишь одно из них было в стрелке). К этому же времени контрольные растения по остальным семьям в большинстве выколосились. Это дает возможность установить причину различия в поведении семей. Стало ясно, что семьи 7342, 7343 и 7346 менее озимые, чем семья 7344. Данные 1936 г., характеризующие поведение исходных растений, говорят также за это.

Поставить опыт в разных вариантах по каждому растению не представлялось возможным, так как в 1937 г. имелось сравнительно небольшое количество зерен. Данные же 1936 г. были недостаточны и не позволяли точно установить срок добавочной яровизации для зерна каждого растения. Поэтому зерно от всех растений яровизовалось в 1937 г. одинаковое число дней. В результате десятидневной яровизации в менее озимых семьях несколько «сгладились» различия, возникшие вследствие неодинаковой восприимчивости семян к пониженной температуре в период дозревания. До яровизовалось не только зерно, достигшее к 21 IX 1936 г. «молочной», но и то, которое к этому времени было в «ранней восковой» зрелости. «Выравниванию» также способствовали пониженные температуры, наблюдавшиеся после посева в 1937 г. Нет необходимости говорить о том, почему в более озимой семье (7344) не произошло подобное «выравнивание».

Наблюдалось варьирование среди растений, полученных из семян одних и тех же колосьев. Нам кажется, что это явление прежде всего модификационного характера. Наиболее вероятно, что этому способствовало следующее.

1. Недружное развитие зерна в одном и том же колосе в результате неодновременного опыления. Такие различия при пониженных температурах сохраняются долго и ведут к тому, что в одном и том же колосе разные зерна яровизуются с неодинаковой интенсивностью.

2. Неодинаковый доступ влаги к разным зернам одного и того же колоса (особенно при механических повреждениях). Преждевременно подсохшие зерна оказываются в менее благоприятных условиях для яровизации при дозревании, чем зерна, развивающиеся нормально. Очень мало вероятно, чтобы в нашем случае имело место расщепление, хотя и такая возможность не исключается.

Итак, наши экспериментальные данные показывают, что развивающееся зерно яровизуется тем более интенсивно, чем меньшей зрелости оно достигло. В чем же главная причина этой закономерности? Нет сомнения в том, что постепенная утрата воды тканями зародыша не является здесь основной причиной. Иначе мы не увидели бы такой большой разницы в темпе яровизации зерна в «ранней восковой» и «ранней молочной» зрелости, ибо как в первом, так и во втором случае, зерно имело достаточную влажность для нормального хода процесса яровизации.

Утверждение Костюченко и Зарубайло (1), что яровизация при дозревании происходит «...в период от момента сформирования зародыша до созревания зерна...», мы не считаем доказанным. Данные нашего опыта

говорят за то, что дозревающее зерно яровизуется именно в период формирования его зародыша. В понятие «формирование» нами включается кроме всего также и рост, при абсолютном отсутствии которого зародыш не может яровизоваться. Исходя из своих данных, мы, так же как Gregory и Purvis⁽⁴⁾, считаем, что процесс яровизации при дозревании замедляется в связи с замедлением роста зародыша (по мере приближения последнего к полному сформированию). Окончательно же сформировавшийся зародыш не яровизуется. Лишь после того, как зародыш зрелого зерна тронется в рост, он снова приобретает способность яровизоваться. В этом отношении мы не видим принципиального различия между яровизацией дозревающего и дозревшего зерна.

Зерно может прорасти еще на материнских растениях, но это свойственно не всем сортам в одинаковой мере. У испанской пшеницы *albidum* нам не удавалось обнаружить зерен, проросших в колосьях. Другие же сорта в дождливые годы прорастают легко. Костюченко и Зарубайло⁽¹⁾ обнаружили, «что незрелое и даже несформировавшееся полностью зерно» прорастает значительно скорее, чем дозревшее. В таких случаях не может быть и речи о фазе, на которой зародыш становится неспособным к яровизации.

Исходя из того, что яровизованные семена озимой ржи после длительного хранения в сухом виде дают невыколашивающиеся растения, Gregory и Purvis⁽⁴⁾ сделали вывод, что яровизация—обратимый процесс. Этот вывод, по нашему мнению, нуждается в строгой экспериментальной проверке. Тот факт, что яровизация при дозревании оказывает свое влияние после очень длительного хранения зерна в сухом виде, является самым серьезным доводом против этого вывода. Невыколашивание растений может обуславливаться не только стадией яровизации.

В настоящее время нами проводится опыт по установлению фаз развития зародыша, на которых начинается и прекращается процесс яровизации при дозревании. Объектами служат чистые линии самоопыляющихся растений. Gregory и Purvis⁽⁴⁾, ссылаясь на свои неопубликованные данные, отмечают, что зародыш ржи, состоящий всего лишь из 8 клеток, уже способен яровизоваться.

В заключение отметим, что в методике изучения наследования вегетационного периода необходимо учитывать возможность яровизации зерна в период дозревания. Менее озимые типы, выщепляющиеся в F_2 и дальнейших генерациях, могут прояровизоваться еще на материнских растениях, и тогда отношение фенотипов не будет соответствовать расщеплению.

Лаборатория генетики растений.
Петергофский биологический институт
Ленинградского университета.

Поступило
13 V 1938.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ И. А. Костюченко и Т. Я. Зарубайло, Селекция и семеноводство, **3**, 11 (1935). ² И. А. Костюченко и Т. Я. Зарубайло, Селекция и семеноводство, **6** (1937). ³ F. G. Gregory a. O. N. Purvis, Nature, **138**, № 3501 (1936). ⁴ F. G. Gregory a. O. N. Purvis, Annals of Botany, **11**, № 5 (1938).