

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

А. А. КОРНИЛОВ

**ЗАВЕРШЕНИЕ СВЕТОВОЙ СТАДИИ РАЗВИТИЯ ПШЕНИЦЫ**

(Представлено академиком А. И. Опариним 2 VII 1953)

Теория стадийного развития растений Т. Д. Лысенко стала основой советских агробиологических исследований последних 15—20 лет. Однако разработка этой теории далеко не закончена даже по пшенице. Наиболее всесторонне изучена стадия яровизации. Очередной и неотложной задачей советских агробиологов является углубленное исследование последующих стадий развития. Приходится отметить, что остаются еще недостаточно выясненными такие существенные вопросы, как момент завершения световой стадии и характеристика физиологических особенностей последующего периода генеративного развития до цветения пшеницы.

Ясна несостоятельность довольно распространенного мнения, что фаза начала колошения может быть применена в качестве критерия длины световой стадии (12). Появление колоса из влагалища верхнего листа никак не является «качественно-переломным моментом» развития. Наиболее важным решающим моментом в жизни однолетних злаков является именно начало цветения, с которым связаны многочисленные перемены у растения. Но световая стадия заканчивается значительно раньше цветения.

За последнее десятилетие все больше исследователей принимает положение, впервые высказанное А. А. Сапегиним (13), что период до цветения охватывает три стадии. «По своему морфологическому содержанию, — писал Сапегин, — стадия яровизации является вегетативной, световая — споролистной, третья стадия — половой, спорогаметогенной...»

В этой формулировке были неправильно подчеркнуты морфологические особенности каждой стадии, тогда как Т. Д. Лысенко настойчиво указывал, что стадии характеризуются изменением специфического комплекса условий существования. Такая формулировка, некритически принятая Н. Н. Гришко и Л. Н. Делоне (2), вызвала существенные возражения и критику (11). Однако следует подчеркнуть, что сам Сапегин устанавливал момент завершения световой стадии по решающему биологическому показателю: «Начало образования спорогенной ткани приходится приблизительно на период, когда потребность в длинном дне для продолжения развития у пшеницы отпадает» (14). Об этих словах Сапегина забыло большинство авторов, принимающих установленные им дополнительные стадии. Так, В. Т. Еременко (3) и Л. С. Лукьянов (9) окончание световой стадии определяли следующими показателями: появление последнего верхнего листа, достижение зачаточным колосом размеров около 1—1,2 см и полное заложение генеративных органов в первых 4—5 цветках. Такие выводы, очевидно, объясняются тем, что авторы применяли только морфологические критерии.

Между тем в настоящее время накопилось достаточно данных, чтобы

физиологически обосновать переломный момент — завершения световой стадии и начала третьей стадии развития. При этом решающим является установление той фазы, когда снимается потребность в ежедневном длительном освещении для нормального развития — основная характерная особенность комплекса существования световой стадии пшеницы.

В наших опытах 1944—1947 гг. было установлено, что после третьего листа перенос с непрерывного освещения на короткий 10-часовой день у наиболее скороспелых сортов, как Лютесценс 62, Меланопус 69, не приостанавливает генеративного развития, лишь немного замедляя дифференциацию зачаточного колоса. У сортов позднеспелых, Мильтурум 321 или Акбидай 630, развитие сильно задерживается при сокращении длительности ежедневного освещения в фазу четвертого листа; поэтому был сделан вывод о том, что у этих позднеспелых сортов фотопериодически активны также третий и четвертый листья<sup>(5)</sup>.

В проверочных опытах 1949 и 1950 гг. в качестве основного фона было принято непрерывное освещение с досвечиванием ночью 300—500-ваттными электролампами. Короткий день применялся 10-часовой.

В опыт с сортами мягкой пшеницы были включены скороспелый сорт Эритроспермум 841 и позднеспелый Мильтурум 321. При переводе на

Таблица 1

Фенология сорта Акбидай 630 при различном световом режиме 1950 г.

Короткий день	Яровизированные		Обычные семена	
	коло-шение	длина колоса см	коло-шение	длина колоса см
Контроль	30 IV	5,8	6 V	5,0
С 6-го листа	12 V	5,2	26 V	6,8
С 5-го листа	19 V	6,0	июнь	—

короткий день с фазы четвертого и пятого листа у № 841 дальнейшее развитие шло нормально и колошение задерживалось по сравнению с контролем не более, чем на 1—2 дня; сильное замедление развития наблюдалось только при сокращении длительности ежедневного освещения в фазе третьего листа — начале появления четвертого. Одновременно с № 841 на укороченный день переводились растения позднеспелого Мильтурум 321. Выяснилось, что даже в фазу шестого листа № 321 еще не заканчивает световой стадии, задерживая выколашивание в условиях 10-часового дня более чем на 40 дней.

Из сортов твердой пшеницы скороспелый Гордеиформе 189 сильно реагирует на укорочение светового дня со второго и третьего листа. Наиболее резкая приостановка генеративного развития у № 189 получилась при переводе на короткий день растений в фазе двух листьев: от марта и до конца опыта растения оставались в фазе начала формирования колосковых бугорков. Несколько быстрее шло развитие у растений, переведенных на укороченный день с третьего листа — к концу опыта 8 VI они приближались к завершению световой стадии. На растения в фазе 4 и 5 листьев укорочение дня почти не оказало влияния, так что развитие их по этим вариантам близко к контролю.

Опыт по выяснению длительности световой стадии у позднеспелого сорта Акбидай был проведен в 1950 г. параллельно посевом обычными и яровизированными семенами. По мере появления очередных листьев вазоны с растениями переносились на короткий 10-часовой день. У вариантов с коротким днем в фазу появления второго, третьего и четвертого листьев с марта до 10 VI колошения не было; растения оставались в фазе формирования колосковых бугорков. У растений из яровизированных семян в варианте с укороченным днем с фазы четвертого листа (с 1 IV по 9 VI) началась дифференциация органов цветка; начало колошения можно было ожидать через 15—20 дней, по остальным вариантам растения выколосились.

Сокращение длительности светового дня у наиболее позднеспелого сорта Акбидай 630 даже в фазу шестого листа заметно задерживает развитие. При этом отмечается значительное ускорение развития у всех вариантов посева яровизированными семенами благодаря тому, что яровизированные растения, переведенные на короткий день, имели все же большую длительность эффективного использования непрерывного освещения, так как ранее начали воспринимать фотопериодическую реакцию.

Подводя итоги всем опытам, можно сделать определенный вывод: генеративное развитие пшеницы в период от фазы второго листа до цветения включает две стадии. Границей разделения этих стадий является та фаза, когда сокращение светового дня до 10—11 час. перестает оказывать задерживающее влияние на генеративное развитие. Такой перелом наступает у скороспелых сортов как Эритроспермум 841, Лютесценс 62, Меланопус 69, Гордеиформе 189 в фазу четвертого листа, у позднеспелых Мильтурум 321 и Акбидай 630 — в фазу шестого листа. Несомненно, имеются среднеспелые сорта, у которых этот перелом будет связан с фазой пятого листа. Однако нет таких сортов, у которых световая стадия заканчивалась бы в фазу появления последнего верхнего листа. Деятельность верхних стеблевых листьев непосредственно связана с прохождением третьей стадии развития (6).

В настоящее время представляется вполне возможным охарактеризовать условия завершения световой и начала третьей стадии развития пшеницы. Решающим показателем является снятие потребности в длительности светового дня. Кроме того, В. А. Кудрявцев (7), а затем В. А. Новиков и сотр. (10) установили, что период наибольшей чувствительности к интенсивности света начинается у ячменя, пшеницы, овса и проса с образования тетрад материнских пыльцевых клеток в пыльниках цветков средней части колоса пшеницы, т. е. совпадает с фазой начала образования спорогенной ткани (13, 14).

Из других условий существования растений пшеницы следует подчеркнуть нарастающую потребность в хорошей водообеспеченности. Наибольшая вредоносность засухи проявляется после завершения световой стадии, в период дифференциации генеративных органов цветка (1, 4).

В этот же период повышается чувствительность растений к низким температурам. Кратковременные заморозки до  $-4^{\circ}$  лишь частично повреждают растения в фазу 4—5 листьев, но полностью убивают пыльники в фазу стеблевания и колошения (15). Одновременно повышается и «начальная термическая точка, ниже которой фаза не будет проходить» (8). В зиму 1949 г. в тепличных опытах при среднесуточной температуре около  $+10^{\circ}$  с наибольшими отклонениями от  $+6$ ,  $+7^{\circ}$  до  $+12$ ,  $+14^{\circ}$  выход в трубку и колошение проходили нормально, хотя и замедленно: вегетационный период затянулся до 100 дней. Но тычинки остались зелеными и цветение не наступало в течение 14—17 дней после колошения. Только после повышения средней температуры до  $+14$ ,  $+15^{\circ}$  и максимальной до  $+20$ ,  $+25^{\circ}$  на второй день было отмечено массовое цветение. Следовательно, для нормального развития растений в третьей стадии минимальная потребность в тепле повышается примерно до  $+14^{\circ}$ . Таким образом, для нормального развития после завершения световой стадии, кроме повышенной интенсивности света, растения нуждаются также в большом тепле и высокой водообеспеченности.

Не менее существенно и повышение уровня минерального питания. Многочисленные опыты привели нас к выводу, что световая стадия может быть полностью пройдена за счет запасов зольных элементов в эндосперме семян, но при этом наблюдается сильнейшее угнетение растений, резкое сокращение размеров листьев и колоса, а также бесплодие цветков в связи с деформацией тычинок и отсутствием пыльцы. Однако усиленное минеральное питание в период завершения световой стадии и начала третьей стадии может частично восстановить плодовитость цветков.

Замена дистиллированной воды полной питательной смесью, начиная с фазы 5 листьев содействует прежде всего возобновлению роста корневой системы и затем формированию нормальных колосков и цветков. Размеры листьев почти не изменились, кроме небольшого удлинения седьмого листа, почти и не увеличились длина колоса и число колосков. Однако удалось восстановить плодovitость части цветков, получить нормальную пыльцу и частичное завязывание зерна. Следовательно, улучшение снабжения растений водой и пищей в период завершения световой стадии может еще оказывать большое влияние на повышение плодovitости цветков и на озерненность колоса пшеницы даже при сильном угнетении всего растения на предшествующих стадиях.

Таблица 2

Структура колоса Меланопус 69 при различном режиме питания в водных культурах

Варианты	Длина листьев в см			Длина колоса в см	Число колосков	
	5-го	6-го	7-го		всего	плодо-виг.
Дистилл. вода до колосения . . . . .	5,1	4,9	4,8	1,7	4,8	нет
То же + питат. смесь с фазы 5 листьев	4,9	4,8	6,0	2,0	6,0	2,6

Таким образом, из комплекса условий существования яровой пшеницы после момента завершения световой стадии снимается потребность в длинном дне, но повышаются требования растений к теплу, к интенсивности света, к лучшему водоснабжению и особенно к минимальному питанию.

Поступило  
22 V 1953

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> А. М. Алексеев, Уч. зап. Казанск. гос. ун-та, 97, 5, 6 1937. <sup>2</sup> Н. Н. Гришко, Л. Н. Делоне, Курс генетики, 1938. <sup>3</sup> В. Т. Еременко, Семеноводство, № 10—11 (1939). <sup>4</sup> Г. В. Заблуда, ДАН, 23, № 4 (1939). <sup>5</sup> А. А. Корнилов, ДАН, 78, № 4 (1951). <sup>6</sup> А. А. Корнилов, ДАН, 79, № 6 (1951). <sup>7</sup> В. А. Кудрявцев, ДАН, 60, № 5 (1948). <sup>8</sup> Т. Д. Лысенко, Стадийное развитие растений, М., 1952. <sup>9</sup> Л. С. Лукьянов, Научн. зап. Укр. н.-и. ин-та соц. земледелия, 1, в. 2 (1940). <sup>10</sup> В. А. Новиков, А. В. Филатов, ДАН, 72, № 2 (1950). <sup>11</sup> М. А. Ольшанский, А. И. Воробьев, Яровизация, № 4—5 (1938). <sup>12</sup> Б. Н. Рождественский, Химизация соц. земледелия, № 2 (1941). <sup>13</sup> А. А. Сапегин, ДАН, 18, № 3 (1938). <sup>14</sup> А. А. Сапегин, ДАН, 22, № 6 (1939). <sup>15</sup> М. П. Таранец, ДАН, 67, № 5 (1949).