

Цицин Н. В. Многолетняя пшеница. М., «Наука», 1978. 287 с.

В монографии обобщены результаты разносторонних исследований по созданию многолетней пшеницы методом отдаленной гибридизации мягкой пшеницы с видами пырея. Приведены обширные данные по результатам межродовой гибридизации, преодоления стерильности первого поколения и особенностей формообразовательного процесса у пшенично-пырейных гибридов в зависимости от направления селекции. Освещены цитогенетические механизмы формирования стабильных 56-хромосомных пшенично-пырейных гибридов, совмещающих ценные признаки двух родов. Дана характеристика по морфологическим и хозяйственно-ценным признакам различных форм многолетней пшеницы и ее производных — зернокармликовых пшениц. Приведены результаты видо- и сортоиспытания зернокармликовых пшениц в сравнении с другими кормовыми культурами, особенно по сорту Отрастающая 38, районированному в ряде областей.

Книга рассчитана на широкий круг биологов, генетиков, селекционеров, преподавателей и студентов биологических факультетов и сельскохозяйственных вузов.

Табл. 69, ил. 95.



ПРЕДИСЛОВИЕ

Встреча с Иваном Владимировичем Мичуриным в 1927 г. имела исключительное значение для моего выбора направления в селекции злаковых растений, в частности, пшеницы. Его совет стал девизом моей последующей работы. Он сказал: «От скрещивания пшеницы с пыреем вряд ли вы получите что-нибудь особенное, способное приблизить вас к решению задачи — создания пшеницы с исключительными свойствами. Надо искать иных, новых путей». Поэтому я избрал путь отдаленной гибридизации, который широко применялся в то время только И. В. Мичуриным и Л. Бербанком в пределах вегетативно размножаемых растений.

Преследовалась цель — не только передать ценные в селекционном отношении признаки от диких видов к культурным, но и получить новые виды культурных растений с несуществовавшими до сих пор в природе совмещениями свойств. Продумав ряд возможных комбинаций, я решил в качестве компонента для скрещивания с пыреем привлечь пшеницу, который обладает исключительными свойствами, отсутствующими у пшеницы. В этом диком растении меня прежде всего интересовала необыкновенная устойчивость к крайне неблагоприятным условиям обитания.

Мысль о создании многолетней пшеницы возникла как только были получены первые гибридные формы растений от скрещивания пшеницы с пыреем. Задача — соединить в одном гибридном растении признаки культурного растения — пшеницы — с многолетностью дикого растения — пырея — являлась вполне осуществимой. Трудности, встречающиеся на пути исследования, заключаются в том, что приходится часто решать задачи со многими неизвестными.

При отдаленных скрещиваниях наследование признаков в гибридных поколениях не укладывается в рамки менделеевских законов, установленных для внутривидовой гибридизации, а имеет свои резко отличительные особенности. Так, два скрещиваемых рода, например пшеница и пырей, передают свои признаки по наследству в различных сочетаниях, образуя в процессе синтеза не только новые формы, но и совершенно новые виды.

Создание многолетней пшеницы казалось многим ученым фантастичной мечтой. Достаточно сказать, что после того, как нами были получены гибриды первого поколения с максимальным доминированием у них признака многолетности, предложенная нами гипотеза о возможности создания новой невиданной ранее культуры — многолетней пшеницы — в широких кругах научной общественности была встречена с большим недоверием и сомнениями. Даже признание самого факта получения пшенично-пырейных гибридов состоялось лишь после того, как были получены гибриды второго и третьего поколений.

Мысль о возможности создания совершенно нового вида растения — многолетней пшеницы — была горячо поддержана И. В. Мичуриным. При второй встрече, после того как я показал Ивану Владимировичу зерно и колосья гибридов первых трех поколений, он восторженно отозвался о перспективах нашей работы по созданию многолетней пшеницы и сказал, что многолетняя пшеница — это культура, которая принесет революцию в сельское хозяйство. Решение ее будет трудным делом, но создание такой пшеницы по плечу советским ученым.

С большим интересом к нашим работам по пшенично-пырейным гибридам относился и Николай Иванович Вавилов. Он предложил мне приехать в Ленинград и сделать доклад в ВИРе о работах по отдаленной гибридизации. Доклад был заслушан с большим вниманием. В заключение Н. И. Вавилов сказал, что мои работы можно сравнить с находкой золотой жилы, они открывают новое научное направление в генетике и селекции. Было вынесено решение о всемерной поддержке и оказании материальной помощи в развитии работ по отдаленной гибридизации.

В 1936 г. Н. И. Вавилов вместе с американским ученым Т. Меллером и болгарским генетиком Д. Костовым приезжали в Сибирский научно-исследовательский институт зернового хозяйства (г. Омск), где в то время я был директором. Работа с пшенично-пырейными гибридами произвела на них большое впечатление. Н. И. Вавилов советовал больше внимания уделять материалам, имеющим зерновое и кормовое значение. И в дальнейшем он неоднократно высказывал свое мнение об исключительной перспективности работ по отдаленной гибридизации.

Так была встречена наша работа по обогащению растений культурной флоры за счет дикорастущей, которая к этому времени уже имела определенные положительные результаты, но встречалось немало и трудностей.

Первые два года работы (1928—1929) по гибридизации пшеницы с пыреем не дали положительных результатов, так как в качестве пырейного компонента был включен *A. repens* (L.) Beauv., который не скрещивается с видами рода *Triticum*. Только спустя много лет в Омске была найдена одна из форм *A. repens*, которая скрещивалась с пшеницей, и затем уже в Москве мето-

дом ступенчатой гибридизации были получены гибриды от скрещивания пшеницы с гибридной формой *A. repens*, явившейся результатом предварительной гибридизации *A. glaucum* × *A. repens*, названной нами *A. glarepens*.

Таким образом, был вовлечен в гибридизацию с пшеницей один из сильнейших видов пырея. Мы называем *A. repens* сильнейшим потому, что равного ему по силе приспособления к различным условиям обитания и широте распространения в природе найти трудно. Этот вид встречается на всех континентах, и где только он ни появляется, там травянистая растительность сильно подавляется. Недаром в народе этот вид пырея называют «огнем земли» (по-гречески агро — поле, пир — огонь).

В марте 1930 г. я был командирован в совхоз «Гигант» для организации опорного пункта Всесоюзного института зернового хозяйства юго-востока (г. Саратов) с целью проведения опытных посевов и испытания новых сортов института на Северном Кавказе. В совхозе «Гигант» при исследовании растительности лугов и пустошей мною был обнаружен новый неизвестный мне тогда вид пырея — *A. glaucum* (Desf.) Roem. et Schult. — syn. *A. intermedium* (Host) Beauv. Первые рекогносцировочные скрещивания этого пырея с яровой пшеницей дали неожиданный эффект — до 50% завязавшихся семян от числа кастрированных и опыленных цветков.

Весной 1931 г., исследуя пырейные куртины по оврагам и склонам гор, мною была найдена в районе г. Саратова другая разновидность этого же вида пырея — *A. glaucum*, которая скрещивалась с пшеницей с таким же успехом.

Дальнейшие работы принесли ряд новых удач. Мною были выявлены следующие виды пырея, скрещивающиеся с пшеницей: *A. glaucum* (пырей сизый, $2n=42$), *A. elongatum* (Host) Beauv. (пырей удлиненный) с двумя расами (восточноевропейская, декаплоидная, $2n=70$ и западноевропейская, диплоидная, $2n=14$), *A. trichophorum* Richt. (пырей волосоносный, $2n=42$), *A. junceum* (L.) Beauv. (пырей ситниковый, или морской, $2n=42$) и одна из форм *A. repens* (пырей ползучий, $2n=42$).

В скрещивание с пыреями были вовлечены все виды пшеницы. Во всех вариантах было получено от долей процента до 80% и более положительных результатов. Во всех случаях у таких гибридов мейоз проходит неправильно — от малых до больших нарушений. Гибриды первого поколения являлись, как правило, самостерильными, и для получения от них зерна требовалось проведение беккрасса, т. е. повторного опыления их пылью пшеницы.

Основной характеристикой первого поколения является эпистаз признаков, свойственных диким растениям, в том числе ярко выраженной многолетности. Однако повторное опыление гибридов первого поколения пылью пшеницы изменяет направление формообразовательного процесса в сторону преимущественного образования пшеничных форм. Чтобы получить формы типа

многолетней пшеницы, необходимо помнить методическое требование — использовать беккросс с обычной пшеницей всего лишь один раз. При необходимости, начиная со второго поколения, можно производить дополнительное опыление только пылью промежуточных гибридов, обладающих признаками многолетности и другими качественными особенностями.

В процессе создания многолетней пшеницы были выявлены очень многие генетические закономерности формо- и видообразования.

При отдаленной гибридизации растений нами подмечено, что отдельные виды диких растений по существу представляют собой очень сложные популяции. Например, вид пырея *A. glaucum* в общей своей массе производит впечатление полного однообразия форм, составляющих этот вид. На самом же деле каждый куст, взятый в отдельности, является самостоятельной формой. Так, по признаку многолетности формы, составляющие этот вид, варьируют от однолетних до многолетних, по урожайности — от стерильных неплодоносящих до высокоплодовых, по содержанию клейковины в зерне — от 5 до 70% и т. д.

Хорошо изученные, отобранные кусты пырея нумеровали и использовали в гибридизации с пшеницей в течение многих лет. Установлено, что чем больше существует отселектированный куст пырея, тем устойчивее передается при гибридизации с пшеницей признак многолетности. Очевидно, степень долголетия того или иного куста связана с тем, что он обладает благоприятным или менее благоприятным набором генов, контролирующих этот признак.

В работе по созданию многолетних пшениц очень важным методическим моментом является перестройка характера цветения. Дело в том, что почти все поколения гибридов, вне зависимости от их стабильности, являются перекрестниками. Этот признак держится довольно устойчиво, и в случае естественного или искусственного опыления их пылью однолетней пшеницы они в последующем теряют свойство многолетности. Поэтому при создании многолетней пшеницы производственного значения, где однолетние (озимые и яровые) пшеницы имеют широкое распространение, необходимо было получить самоопыляемые формы. В связи с этим надо было перестраивать направление всей работы с целью получения многолетних пшениц типа самоопылителей. Это очень трудная работа, но она увенчалась успехом. Почти все новые формы многолетней пшеницы являются самоопыляющимися.

Многолетняя пшеница очень хорошо зимует в первый год жизни и в этом она значительно превосходит однолетние озимые пшеницы, но в последующие годы вегетации ее зимостойкость снижается.

Этот минус в общих достоинствах многолетней пшеницы является большим тормозом при внедрении ее в производство и он

должен быть устранен. Один из важных методических подходов к решению этого вопроса, по моему мнению, заключается в проведении экспериментальных работ с многолетней пшеницей в иных условиях, чем те, в которых мы их ведем.

Другими словами, творческая работа с многолетней пшеницей нами ведется только в северных, холодных условиях с малым количеством тепла. В целях ускорения дела требуется организация хотя бы двух опорных пунктов: одного в Краснодарском крае, другого в Одесской обл. Это позволит создать для испытываемого материала по многолетней пшенице более благоприятные условия ее возделывания и устранить при этом острые случаи северного климата. Помимо этого, из-за отсутствия теплиц мы не смогли вести свои работы ускоренными темпами.

Созданная нами зернокармальная пшеница, являющаяся производной от многолетней пшеницы и имеющая с ней много общих характерных черт, уже внедряется в производство. Первенец этой пшеницы — сорт Отрастающая 38 — районирован в Белгородской и Горьковской обл., и намечается дальнейшее расширение его районирования.

В отличие от однолетних (озимых и яровых) сортов пшеницы зернокармальная пшеница после уборки урожая продолжает вегетировать, и в этом отношении она имеет сходство с многолетней. Но после второй зимовки сохраняется мало живых растений, поэтому она используется в настоящее время как однолетняя двух-трехукосная кормовая культура.

В дальнейшем по зернокармальной пшенице должны быть созданы сорта, дающие высокие урожаи зерна и дополнительные укусы сена, и в этом отношении имеются определенные предпосылки.

Создание многолетней пшеницы — принципиально нового синтетического вида растений, не существовавшего в природе, потребовало разработки многих методических и теоретических вопросов, тем более, что подобных работ ранее никто не проводил.

На основе исследования широкого формообразовательного процесса у пшенично-пырейных гибридов были вскрыты закономерности возникновения стабильных гибридов, совмещающих генетический материал пшеницы и пырея. По разработанным методическим схемам мы уже систематически получаем новые формы, у которых к полному хромосомному комплексу (шести геномам) мягкой пшеницы ($2n=42$) дополнительно включаются 14 хромосом (два генома) от пырея, придающие характерные черты новому 56-хромосомному виду пшеницы.

Изучение наследования ценных признаков у нового вида, в частности, таких важных для многолетней пшеницы, как многолетность, структура колоса, содержание белка в зерне и другие, позволило создать схемы межгибридных скрещиваний, позволяющие получать и селекционировать в большем числе формы с желательными признаками.

Цитогенетические и цитозамбриологические исследования вскрыли многие чрезвычайно интересные закономерности в отношении филогенетических связей культурного вида с дикорастущим, выявить пути эволюционного процесса в становлении нового вида при отдаленной гибридизации. Этот процесс проходит сложный путь через формирование временных стерильных видов — стабилизацию фертильных форм и затем становление нового вида.

Таким образом, преодолевая трудности, мы движемся к реализации намеченной цели — созданию многолетней пшеницы производственного значения.

Если сам факт создания многолетней пшеницы был важнейшим событием в развитии биологической науки, то появление этой новой культуры на полях нашей страны станет событием исторического значения.

I

ВИДЫ ПЫРЕЯ, ПРИВЛЕКАЕМЫЕ В ГИБРИДИЗАЦИЮ С ПШЕНИЦЕЙ, И МЛАДШИЕ ПОКОЛЕНИЯ ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫХ ГИБРИДОВ

ВИДЫ ПЫРЕЯ, ПРИВЛЕКАЕМЫЕ В ГИБРИДИЗАЦИЮ С ПШЕНИЦЕЙ ПРИ СОЗДАНИИ НОВОГО ВИДА — МНОГОЛЕТНЕЙ ПШЕНИЦЫ

Все виды пырея объединяются в крупный ботанический род *Agropyron*. По новой систематической классификации этот род разделен на три рода: *Elymus* L. — пырейник, *Elytrigia* Desv. — пырей и *Agropyron* Gaertn. — житняк.

Виды пырея, скрещивающиеся с пшеницей, отнесены к роду *Elytrigia* и названия видов изменены: *Agropyron elongatum* (Host.) Beauv. назван *Elytrigia elongatum* (Host) Nevski., *A. glaucum* (Desf.) Roem. et Schult. назван *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski.

Нам в своей работе менять названия видов пырея не представляется возможным, так как в литературе по межродовой гибридизации пшеницы с пыреем как у нас в СССР, так и за границей, общепринятым считается прежнее название пырея — *Agropyron*.

Экспериментальным путем установлено, что из многочисленных видов пырея успешно скрещиваются с пшеницей: *A. glaucum* [syn. *A. intermedium* (Host) Beauv.] (пырей сизый) ($2n=6x=42$), *A. elongatum* (пырей удлиненный) с двумя расами — восточноевропейской декаплоидной ($2n=10x=70$) и западноевропейской диплоидной ($2n=2x=14$), *A. trichophorum* (Link.) Richt. (пырей волосаносный) ($2n=6x=42$), *A. junceum* (L.) Beauv. (пырей ситниковый или морской) ($2n=6x=42$) и одна из форм — *A. repens* (L.) Beauv. (пырей ползучий) ($2n=6x=42$).

Ниже приводим описание видов пырея, скрещивающихся с пшеницей.

Пырей сизый — *A. glaucum* (syn. *A. intermedium*) ($2n=6x=42$) имеет следующие три разновидности: зеленый (*A. glaucum* v. *virescens* Pančič), опушенный (*A. glaucum* v. *villosum* Schmalh.) и сизый (*A. glaucum* v. *genuinum* Cren. et Codr.).

A. glaucum v. *virescens* Pančič. Всходы розовые, игольчатые. В период от всходов до кущения так же, как у всех видов пырея, развитие идет медленно. Обычно всходы пырея долгое время почти незаметны. Куст в большинстве полураскидистый, дающий в первый год до 150 стеблей, высокий — от 100 до 140 см. При посеве весной обычно в год посева не выколашивается. Бурного цветения, как у других форм и видов пырея, не наблюдается.

Стебель довольно тонкий, голый, с голыми стеблевыми узлами, слабым восковым налетом. Лист ярко-зеленый, почти без воскового налета, довольно нежный, несколько грубее, чем у пшеницы, узколинейный, от 3 до 10 мм ширины и от 5 до 40 см длины. Опушение сильное, двухъярусное, грубое. По краю листа реснички заходят в четвертую четверть листа. Влагалище листа несколько короче междоузлия, в прикорневой части слабо опушенное, выше — голое, вдоль разреза по краям с редкими ресничками. Ушки длинные, узкие, обхватывающие стебель, с редкими длинными ресничками, переходящими на край листа. Язычок короткий, ремешком, слегка зазубренный (рис. 1).

Колос от 11 до 22 см длины, гладкий, в диаметре 4—6 мм; ось колоса слегка извилистая, со стороны колосков плоская, по ребрам жесткореснитчатая. Колоски ланцетовидные, обычно пятицветковые, вершиной заходят за основание следующих за ними колосков. Кроющие чешуи значительно короче колоска, продолговатые, тупые или тупозаостренные с 5—7 жилками (см. рис. 1). Нижняя цветочная чешуя несколько короче верхней, на верхушке закругленная, иногда заостренная, со следами волосков по основной жилке. Зерно слабо пленчатое, плоское, со слабо выраженной бороздкой, грязновато-красноватого цвета. При прорастании обычно дает три корешка.

Растение многолетнее, перекрестноопыляющееся (цветение открытое). Корневая система мочковатая. Иногда развивается корневище (подземный стебель). К почвам нетребовательно.

Описанная форма благодаря сильной и нежной облиственности, тонкостебельности, буйному росту и главное — мочковатости корневой системы представляет интерес в кормовом отношении.

A. glaucum v. *villosum* Schmalh. Всходы розовые, игольчатые, слабые. Куст полураскидистый, имеющий до 100 стеблей, высокий — от 100 до 150 см. Стебель голый, довольно тонкий. Стеблевые узлы голые. Лист зеленый с очень слабым восковым налетом, грубоватый, от 3 до 10 мм ширины и от 5 до 40 см длины. Очень слабо опушен, с редкими волосками, без яруса и с довольно отчетливо выраженным жилкованием. По краю листа реснички в большинстве случаев заходят во вторую половину листа. Влагалище листа в прикорневой и верхней части голое, с редкими довольно длинными ресничками вдоль разреза. Ушки средние, обхватывающие стебель, с редкими длинными ресничками. Ушки треугольной формы. Язычок короткий, ремешком, с довольно ровными краями.

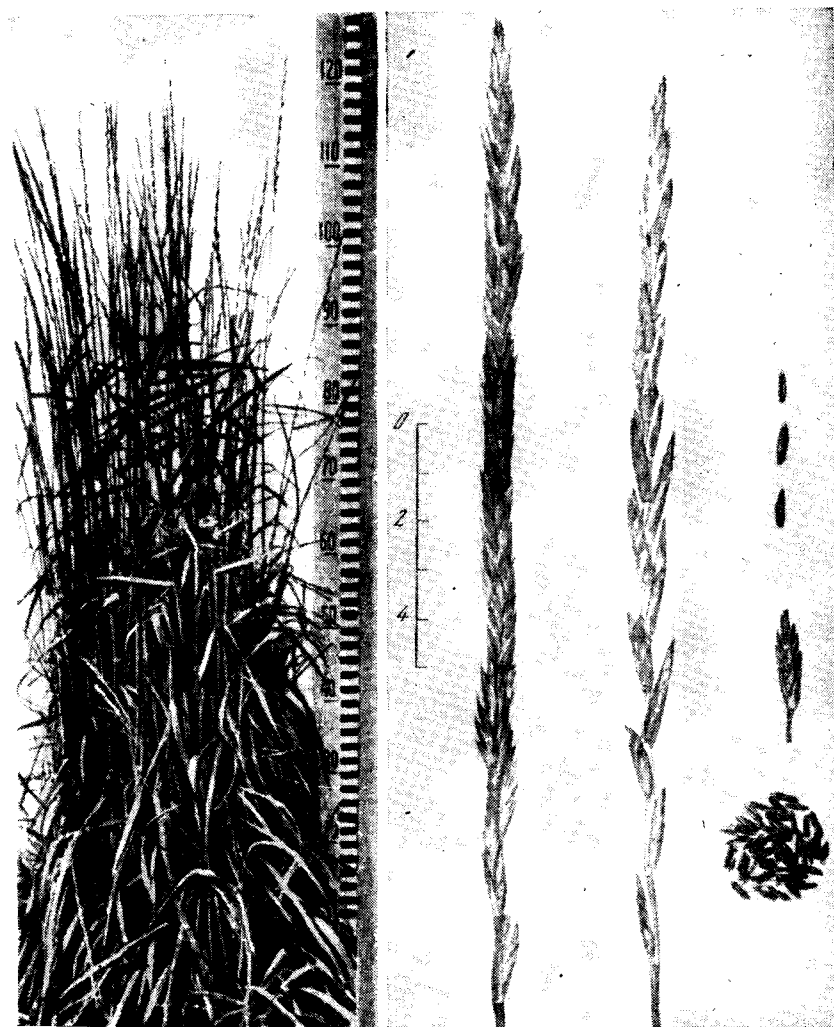


РИС. 1. Растение, колосья и зерно *A. glaucum* Roem et Schult. ($2n=42$)

Колос от 8 до 24 см, чаще 11—13 см длины. Ось колоса извилистая, со стороны колосков у основания более округлая, сверху плоская. Края основания покрыты мелкими щетинистыми волосками. Колоски ланцетовидные, обычно пятицветковые, в верхней части несколько отогнуты от оси колоса.

Кроющие чешуи короче колоска, продолговатые, тупозаостренные кверху. Края и вершина колосковой чешуи слабо опушены, наружные цветочные пленки тупые, слабоопушенные, внутренние — голые. Зерно плоское, грязновато-красное, очень мелкое,

срастающееся с цветочной пленкой. При прорастании дает три корешка. Растение многолетнее, пере­крестноопыляющееся, цветет довольно бурно. Корневище короткое, ползучее.

Признак опушенности колоса, по которому и названа данная форма, сильно изменчив в зависимости от особи данной формы и времени ее развития. Форма интересна в кормовом отношении.

A. glaucum v. *genuinum* Gren. et Coudr. Всходы красные, мощные, игло­чатые. Куст почти прямостоячий, образующий до 100 стеблей и выше, высокий — от 120 до 150 см. Стебель толстый, прочный, на всем протяжении голый, с сильным восковым налетом и с голыми стеблевыми узлами. Лист сизо-зеленый, с сильным восковым налетом, придающим растению голубой оттенок, грубый, от 3 до 15 мм ширины и от 40 до 50 см длины, опушения почти нет, встречаются единичные волоски. По краям листовой пластинки короткие реснички, переходящие во второй половине листа в пилку. Влагалище листа голое, с короткими и редкими ресничками вдоль разреза. Ушки средние по величине, довольно широкие, обхватывающие стебель, с редкими длинными ресничками. Язычок короткий, ремешком, с ровными краями.

Колос от 10 до 25 см длины. Колосовой стержень в нижней части округлый, в верхней — плоский. Колоски с плотно сжатыми цветками, вершиной заходят на основание выше расположенных колосков. Они слабо отогнуты вершиной от оси колоса. Колосковые чешуи тупые, с ясно выраженными 7—9 жилками. Цветочные наружные пленки длинные, заостренные; внутренние короче верхних. Зерно зеленовато-красное, сравнительно крупное, плоское, с довольно четко выраженной бороздкой. Растение многолетнее, пере­крестноопыляющееся. Цветет бурно. Корневище короткое, иногда длинное, ползучее.

Из всех форм вида *A. glaucum* указанная форма является наиболее интересной для скрещивания. В пределах этой формы наблюдаются индивидуальные отклонения по ряду признаков.

Пырей удлиненный — *A. elongatum* (Host) Beauv. имеет две хромосомные расы: восточноевропейскую декаплоидную ($2n=70$) и западноевропейскую диплоидную ($2n=14$) (рис. 2, а, б).

Декаплоидный пырей удлиненный характеризуется следующими морфологическими признаками. Он имеет прямостоячий высокий куст от 100 до 150 см, образующий крупные, до 35—40 см в диаметре, плотные густые дерновины, имеющие до 300 с лишним стеблей. Соломина прочная с голыми стеблевыми узлами (узлы с перетяжками), выполненная от середины междоузлия к узлам. Имеются формы с полностью выполненной соломиной (най­дены нами в Крыму). Лист у основания иногда отогнутый, с сильно выраженным жилкованием, грубый, с обеих сторон без опушения. Имеются формы с восковым налетом (сизо-зеленые формы) и без воскового налета (зеленые формы). Кончики листьев (5—10 мм длиной) коричневые и имеют вид колпачков. У некоторых форм таких колпачков нет. Ресничек по краю ли-

ста нет. Влагалище листа несколько короче междоузлий, голое. Ушки средние, иногда крупные (ячменоподобные), белые, обхватывающие стебель, ресничек нет. Язычок слегка конусообразный, зазубренный. Колос желтовато-белый, голый, рыхлый, безостый в поперечном разрезе, квадратно-округлый, толщиной 8—9 мм (рис. 3). Колосковый стержень довольно прямой, членики по краям несут пилку, направленную зубчиками вверх. Колоски в верхней своей части сильно отогнуты от колосового стержня, у основания колоса они вершиной доходят до основания расположенного над ними колоска. Начиная с третьего колоска вершина заходит за основание, в верхней части колоса это захождение равно $1/2$ — $1/3$ колоска. Таким образом, верхушка колоса является как бы уплотненной.

Число цветков в колоске от 5 до 11 (в среднем 9). Колосковые чешуи тупые, значительно короче колосков, с 7—9 жилками, грубые, с сильно выраженным жилкованием. Цветковые верхние чешуи длиннее нижних. Зерно плоское, с резко выраженной бороздкой, пленчатое, срастающееся у основания с цветочными пленками. При прорастании семя дает обычно три корешка. Первые фазы развития протекают значительно медленнее, чем у пшеницы.

Растения многолетние. В условиях Подмосковья вегетируют на одном месте десятки лет, но постепенно колосья становятся мельче. При клонировании и пересадке происходит как бы омолаживание, и растения снова становятся мощными с крупными колосьями. Корневая система мочковатая, очень мощная. По происхождению растение южное, но прекрасно растет в средней полосе европейской части СССР и даже в Сибири (Омск). Обладает комплексом ценных признаков, высокой устойчивостью против грибных и бактериальных заболеваний, громадной продуктивностью (до 5000 зерен с общим весом до 17—20 г на растение), мощной мочковатой корневой системой, сильным развитием и т. д., благодаря чему этот вид пырея очень перспективен для скрещивания с пшеницей.

A. elongatum диплоидный ($2n=14$) (см. рис. 2, б) западноевропейского происхождения так же, как и декаплоидный, относится к многолетним растениям. Но в условиях Подмосковья он не выдерживает зимовки в открытом грунте, т. е. он слабо зимостоек. Отличается от декаплоидного низким ростом (70—80 см), меньшей кустистостью, меньшей облиственностью, меньшей шириной листовой пластинки (3,2 мм). Колос его также значительно меньше, чем у декаплоидной расы (11,6 см длиной), но плотность колоса выше и равна 9—10 членикам колосового стержня на 10 см длины колоса. Колос так же, как у декаплоидного, безостый. Озерненность колоса при свободном опылении составляет 30—40%, в то время как у декаплоидного — 70—80%.

Диплоидный пырей удлиненный отличается от декаплоидного и по меньшему размеру колосков, цветков и зерновок, меньшему

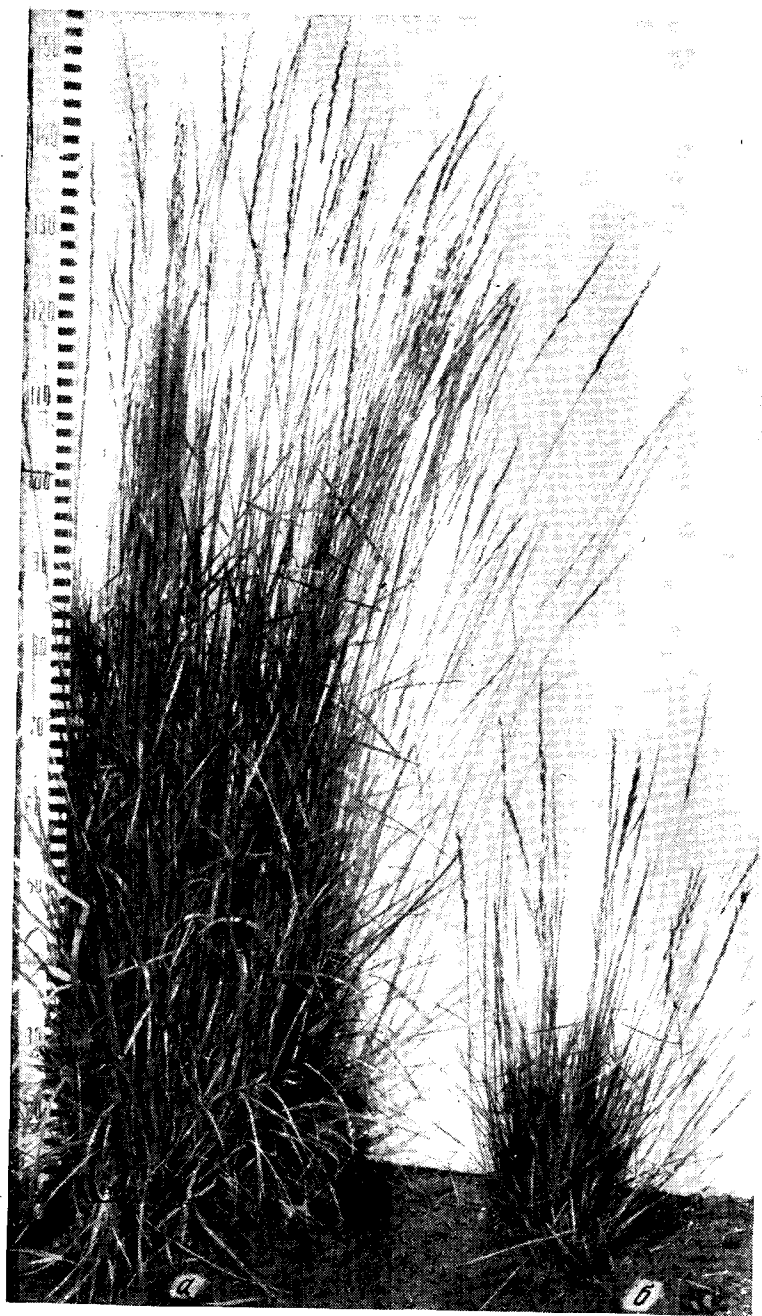


РИС. 2. Растения *A. elongatum* (Host) Beauv.
 а — ($2n = 70$); б — ($2n = 14$)

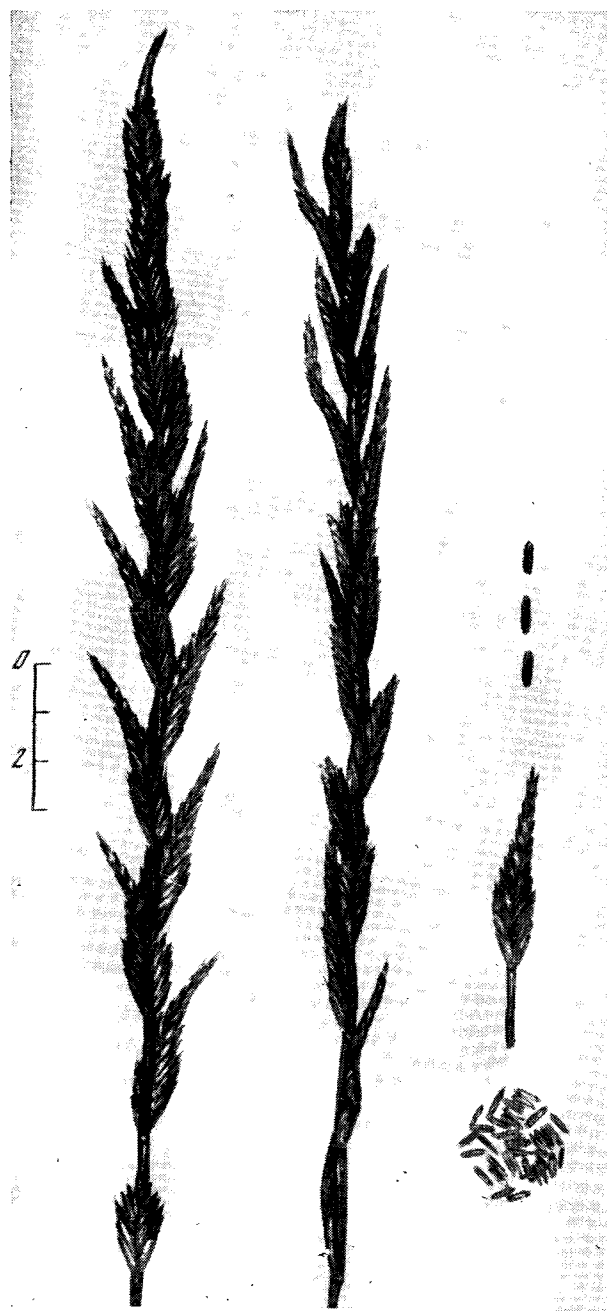


РИС. 3. Колосья и зерно *A. elongatum* ($2n=70$)

числу цветков в колоске, а также мелкими деталями в строении колоска, колосковых и цветочных чешуй. Так же, как и декалоидный пырей, он обладает комплексным иммунитетом против видов ржавчины и головни, а также мучнистой росы. Обитает в прибрежных районах Средиземноморья.

Скрещиваемость с пшеницей происходит менее успешно, чем у декалоидной расы, причем до сих пор удалось получить гибриды только при гибридизации его с твердой пшеницей. Пшеницы мягкого ряда не скрещиваются с диплоидным *A. elongatum*.

Пырей волосоносный — *A. trichophorum* Richt. ($2n=42$). Этот вид пырея представлен всего лишь одной формой. При сравнении ее с опушенными формами вида *A. glaucum* обнаруживается резкая разница. Опушенные формы вида *A. glaucum* по этому признаку сильно варьируют. Так, имеются формы, у которых опушены лишь только колосковые (кроющие) пленки (чешуи), у других — только цветочные, а у третьих — опушены и колосковые, и цветочные пленки; сильно варьирует также степень опушенности. *A. trichophorum* имеет следующее морфологическое строение: всходы слабо окрашены антоцианом, игольчатые. Куст полураскидистый, образующий до 50 стеблей, довольно высокий — 60–70 см. Стебель более или менее тонкий. Лист зеленый, почти без воскового налета, узколинейный, от 2 до 55 мм ширины и от 5 до 30 см длины. Опушение сильное, двухъярусное, довольно грубое. Края листа покрыты густыми ресничками. Влагалище листа как в нижней, так и в верхней части растения опушенное. Вдоль разреза густые реснички. Ушки короткие, охватывающие стебель, с длинными ресничками, переходящими на край листа. Язычок короткий, ремешком, почти ровный.

Колос от 5 до 15 см длины, в поперечном разрезе овально-округлый, до 5 мм в диаметре, сильно опушенный (мохнатый). Колосовой стержень слабо изогнут, с плотно прижатыми колосками. Членики колосового стержня плоские, с пилкой по ребрам. Колоски сильно опушенные, равные по длине члену колосового стержня. Колосковые чешуи тупые, сильно опушенные, по длине значительно короче цветковых. Цветочные наружные пленки тупые, внутренние слегка пильчато-щетинистые по краям. Зерно плоское, со слабо выраженной бороздкой, грязновато-красного цвета. Растение многолетнее, перекрестноопыляющееся. Корневище короткое, ползучее.

Пырей ситниковый — *A. junceus* (L.) P. B. ($2n=42$). Всходы слегка фиолетовые, игольчатые, кущение наступает через 2–3 нед после появления всходов. Куст рыхлый. Имеется ветвистое ползучее корневище. Стебли 30–60 см высотой, жесткие, прямостоячие, влагалища голые и гладкие, нижние желто-бурые; листья сизые, с инееватым налетом, весьма длинные и жесткие, свернуты, в развернутом виде до 0,8–0,9 см ширины, снизу и сверху голые и гладкие, по краям шероховатые, с толстыми жилками, схожие по виду с листьями *Elymus arenarius*. Колосья до

20 см длины, с весьма ломкой, толстой осью; членики оси со стороны колосков плоские, по ребрам совершенно гладкие, нижние 1,5–2,5 см длиной, колоски сизо-зеленые, четырех — восьмицветковые; колосковые чешуи продолговатые, тупые, почти равные, 1,4–1,5 см длиной, с 5–9 жилками, гладкие; нижняя цветочная чешуя тупая, голая; верхняя цветочная чешуя почти равная нижней, вверху по килям реснитчатая; зерновка с внутренней стороны глубоко-желобчатая.

ПОЛИМОРФИЗМ У ВИДОВ ПЫРЕЯ

Специальные систематические исследования собранной нами большой коллекции пырея позволили выявить огромный полиморфизм у всех видов пырея. В частности, детальное исследование видов, скрещивающихся с пшеницами, показало, что имеются формы *A. elongatum*, у которых содержание клейковины в зерне достигает 50 и даже 70%, т. е. в 5–6 раз больше, чем в зерне озимой пшеницы.

Выявлено также большое разнообразие по типу развития, т. е. у всех видов имеются формы ярового типа, которые при весеннем посеве выколашиваются, и озимые формы, у которых при весеннем посеве колошение не наступает, они отличаются большей зимостойкостью и лучшей многолетностью. В дальнейшем наши исследования показали, что при скрещивании с пшеницей вторые, т. е. формы озимого типа, дают значительно более зимостойкие и более многолетние гибриды. Поэтому при создании многолетних пшениц мы подвергаем формы пырея селекционному изучению и привлекаем в гибридизацию только озимые формы пырея.

Большой полиморфизм у видов пырея также по иммунитету, по типу куста, по типу цветения. Так, у *A. glaucum* большинство форм рыхлокустовые без корневищ, но найдены формы корневищные (из совхоза «Гигант»). Корневище у них достигает 6–8 см длины.

Большой интерес представляет выявление форм, способных к самоопылению. Например, изоляция колосьев при помощи пергаментных изоляторов, надетых перед цветением, показала, что у разных видов и форм в различной степени выражена их способность к самоопылению и самосовместимости. В некоторой степени она зависит и от метеорологических условий в период цветения и поэтому колеблется по годам. В табл. 1 приведены данные по числу завязавшихся зерновок под изоляторами и при свободном опылении в пересчете на один колосок у видов пырея. Пересчет на один колосок является наиболее сравнимым показателем. Определение числа зерновок на один колос дает менее сравнимые результаты в силу различной величины колосьев и различного числа колосков в колосе. При определении озерненности колоса по числу цветков с зерновками получают также

ТАБЛИЦА 1

Завязывание семян при самоопылении и свободном опылении у видов и форм пырея (в пересчете на один колосок)

Вид и номер деланки	Происхождение	Число завязавшихся семян				
		под изолятором		без изоляции		
		1963 г.	1964 г.	Среднее	1963 г.	Среднее
<i>A. elongatum</i>	Одесская обл. Синельниковская опытная станция	4,94	5,07	5,01	6,08	5,04
	То же	2,05	3,02	2,54	4,94	6,20
	Среднее	4,10	4,21	4,16	5,80	5,87
<i>A. glaucum</i>	Совхоз «Гигант»	3,69	4,10	3,89	5,61	5,73
	То же	0,57	0,01	0,29	1,95	1,07
	Среднее	0,35	0,03	0,19	2,29	1,31
<i>A. glaucum</i>	Синельниковская опытная станция	0,07	0,10	0,09	2,01	2,03
	То же	0,01	0,28	0,15	1,95	2,30
	Среднее	0,27	0,02	0,15	2,01	2,31
<i>A. glael</i>	Братислава	0,25	0,09	0,17	2,04	1,86
	Среднее	0,44	0,28	0,36	3,04	4,52
	ГБС АН СССР	0,0	0,05	0,03	2,09	1,87
<i>A. glael</i>	»	0,13	0,53	0,33	1,63	2,01
	Среднее	0,19	0,28	0,23	2,25	2,8
<i>A. elgla</i>	»	0,03	0,05	0,04	2,16	2,14
	»	0,07	0,30	0,19	1,22	1,40
	Среднее	0,05	0,18	0,12	1,69	1,76

менее точные результаты, из-за того, что не всегда можно достоверно определить число развитых и недоразвитых цветков в колосе.

Большинство образцов различных видов пырея являются типичными перекрестноопыляемыми растениями и при изоляции колосьев завязывают только единичные зерновки. Но среди *A. elongatum* имеются формы, которые и при самоопылении дают сравнительно высокий процент озерненности колосьев. У взятых для этого исследования из нашей коллекции пыреев высокая способность к самоопылению проявлялась у *A. elongatum* из Одесской обл. и Синельниковской опытной станции.

У *A. glaucum* все образцы имеют резко пониженную завязываемость семян при самоопылении. Но и при перекрестном опылении озерненность колосьев значительно ниже, чем у *A. elongatum*.

Нашими исследованиями было установлено, что почти все многочисленные формы *A. glaucum*, *A. elongatum*, *A. trichophorum*, *A. junceum* успешно скрещиваются со всеми видами пшеницы, с рожью, с дикорастущим злаком — эгилопс. Исключение представляет западноевропейская диплоидная раса *A. elongatum*, которая скрещивается только с тетраплоидными видами пшеницы.

Изучение огромного гибридного материала, полученного от скрещивания различных пшениц с пыреями: *A. glaucum*, *A. elongatum*, *A. trichophorum*, *A. junceum*, позволило выявить, что наиболее ценными являются гибриды, у которых в качестве пырейного родителя были первые два вида. Гибриды же пшеницы с *A. junceum* по зимостойкости имеют низкие показатели, как и сам пырей, родина которого — Средиземноморье. От скрещивания пшениц с *A. trichophorum* в дальнейшем пришлось отказаться, так как эти гибриды недостаточно устойчивы против поражения бурой ржавчиной и мучнистой росой. Кроме того, они наследуют сильную ломкость колоса.

Нами получены новые пырейные компоненты для пшеницы. Это гибридные пыреи, которые мы получаем от реципрокных скрещиваний *A. glaucum* и *A. elongatum*, условно названы нами *A. glael* (Cicin) и *A. elgla* (Cicin). В этих названиях первый слог соответствует первому слогу в названии материнского растения, а второй — взят от первого слога названия отцовского растения.

Гибридные пыреи *A. glael* и *A. elgla* по морфологическим и биологическим признакам занимают промежуточное положение между *A. glaucum* и *A. elongatum* с заметным доминированием признаков последнего независимо от того, был ли он в качестве донора или реципиента (рис. 4). Некоторые различия между гибридными пыреями в их первом поколении наблюдаются в зависимости от того, какие формы *A. glaucum* и *A. elongatum* были использованы в скрещивании. Например, если в гибридизации участвовал сизый *A. elongatum*, у которого листья, стебель и колос

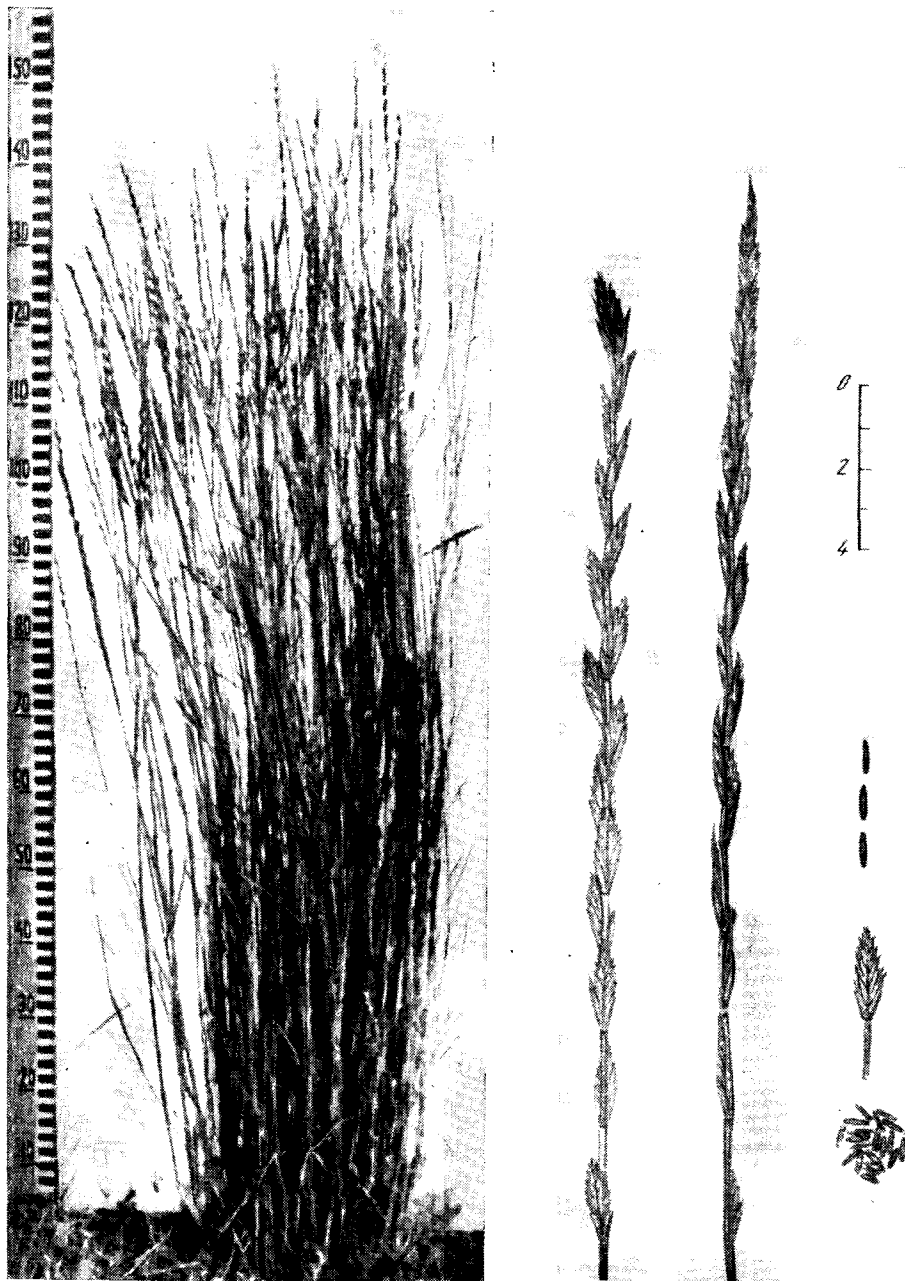


РИС. 4. Растение, колосья и зерно *A. glael* (Cicin) ($2n=56$) F_1 (*A. glaucum* × *A. elongatum*)

покрыты восковым налетом, гибридные пыреи *A. glael* и *A. elgla* также бывают сизыми с восковым налетом. Среди первого поколения этих гибридных пыреев встречаются растения фертильные и стерильные, что зависит от степени совмещения генотипов родительских форм. Подробнее об этом будет сказано при описании цитологических исследований пырея.

ГИБРИДИЗАЦИЯ ПШЕНИЦЫ С ПЫРЕЕМ

Сорта твердой и мягкой пшеницы, т. е. тетра- и гексаплоидные, как уже было сказано ранее, успешно скрещиваются с *A. elongatum* ($2n=70$), *A. glaucum* ($2n=42$), *A. trichophorum* ($2n=42$) и *A. junceum* ($2n=42$). И кроме того, они так же хорошо скрещиваются с гибридными пыреями, условно названными нами *A. glael* ($2n=56$) и *A. elgla* ($2n=56$).

Процент удачи скрещивания, т. е. число завязавшихся семян от числа кастрированных и опыленных цветков, при благоприятных метеорологических условиях в отдельные годы достигает 70 и даже 80%. Удача скрещивания видов пшеницы с пыреями *A. glaucum* и *A. elongatum* зависит: от направления скрещивания, от степени генетической совместимости сортов пшеницы и форм пырея, взятых для скрещивания, от совпадения периода цветения родительских форм и многих других факторов.

Большое значение для успешного скрещивания имеет направление гибридизации, т. е. пшеница или пырей служат материнскими растениями.

В табл. 2 приведены средние дынные за 7 лет по реципрокным скрещиваниям мягкой и твердой пшеницы с видами пырея. При прямых скрещиваниях, т. е. когда пшеница опыляется пыреем, процент удачи во много раз выше, чем при реципрокных. Объясняется это, вероятно, тем, что пыльца пырея, как растения перекрестноопыляющегося, значительно более стойкая, т. е. не теряет своей функциональной способности при воздействии на нее сухого воздуха, солнечных лучей и других факторов среды, чему неминуемо приходится подвергать пыльцу при переносе ее с отцовского на материнское растение.

Необходимо заметить, что это общая закономерность при отдаленной гибридизации: когда для скрещивания намечают само- и перекрестноопыляемое растение, то процент удачи всегда выше при использовании в качестве пыльцевого родителя перекрестноопыляемых растений.

Немаловажным является и то обстоятельство в нашей работе, что пырейные цветки кастрировать гораздо труднее. Жесткие колосковые и цветочные чешуи трудно раздвигаются и из-за этого нередко повреждается пестик. И кроме того, пырейный колос при созревании ломается по членикам колосового стержня, и поэтому, несмотря на помещение колоса в бумажные изоляторы

ТАБЛИЦА 2

Результаты реципрокных скрещиваний озимой и яровой мягкой и твердой пшеницы с пыреями *A. glaucum* и *A. elongatum*

Родительские формы	Завязывание семян при скрещиваниях, %	
	прямых	обратных
<i>T. aestivum</i> (озимая) × <i>A. glaucum</i>	42,2 (31,7–80,1)	6,8 (1,7–7,6)
<i>T. aestivum</i> (яровая) × <i>A. glaucum</i>	46,7 (23,3–89,8)	7,7 (2,9–8,4)
<i>T. durum</i> (яровая) × <i>A. glaucum</i>	63,6 (40,1–76,9)	8,4 (2,3–9,0)
<i>T. aestivum</i> (озимая) × <i>A. elongatum</i>	19,4 (11,2–32,0)	4,2 (0,0–5,7)
<i>T. aestivum</i> (яровая) × <i>A. elongatum</i>	32,1 (13,3–47,2)	5,1 (0,3–5,9)
<i>T. durum</i> (яровая) × <i>A. elongatum</i>	39,8 (30,4–78,1)	7,3 (0,5–8,8)
Среднее	40,8 (25,0–66,2) (25,0–66,8)	6,6 (1,3–7,7) 6,58 (1,28–7,66)

Примечание. В таблице приводятся средние данные, в скобках — наименьшие и наибольшие показатели.

во время гибридизации, часть его колосков осыпается и таким образом теряется вместе с гибридными зерновками.

Существенное значение для успешного скрещивания имеет совмещение периода цветения пшеничного и пырейного растения, предназначенных для скрещивания. По сравнению с пшеницей пырей имеет очень длительный период от колошения до цветения. Цветет пырей значительно позднее, чем пшеница. Особенно большой разрыв в наступлении цветения между пшеницей и *A. elongatum*. Поэтому если сравнивать процент удаи при гибридизации пшеница × *A. glaucum* с вариантом пшеница × *A. elongatum*, то, как правило, в первом он гораздо выше (см. табл. 2).

Такая же закономерность наблюдается если сравнивать гибридные комбинации: озимая пшеница × пырей и яровая пшеница × пырей. Во втором варианте процент удаи обычно выше, так как яровая пшеница зацветает позднее, чем озимая, и расхождение в периоде цветения между яровой пшеницей и пыреем значительно меньше.

В различные годы соотношение успешного скрещивания при различных комбинациях очень изменяется в зависимости от метеорологических условий. В том случае, когда в период колошения и начала зацветания пырея стоит жаркая и сухая погода, разрыв во времени цветения у пшеницы и пырея сокращается. При умеренной, а тем более прохладной погоде цветение у пырея в сильной степени задерживается, особенно у *A. elongatum*. Иногда расхождение в периоде цветения пшеницы и пырея достигает 4–5 нед.

Положительные результаты скрещивания пшеницы с гибридным пыреем *A. glael* и *A. elgla* имеют свои специфические особенности, зависящие от генотипических особенностей отдельных гибридных растений. Большинство растений первого поколения, полученных от гибридизации сизого и удлиненного пырея, являются вполне фертильными, имея 70–80% нормальной пыльцы. При опылении пшеницы пылью таких гибридных растений обычно завязывается 40–50% гибридных зерновок. Но среди *A. glael* и *A. elgla* имеются и менее фертильные растения, у которых нормальная пыльца составляет 15–40% от общего количества пыльцы в пыльниках. Пыльники у таких растений не растрескиваются и при извлечении из них пыльцы и опылении ею кастрированных цветков пшеницы завязываются единичные зерновки.

При сравнении успеха скрещивания пшеницы с пыреем, где в качестве пшеничного растения была мягкая и твердая пшеница, более высокий процент завязывания зерновок обычно бывает там, где в гибридизации участвует твердая пшеница.

Необходимо отметить, что процент удаи при скрещивании различных сортов пшеницы в пределах вида и формы с одним и тем же видом пырея бывает различным (табл. 3).

Для создания многолетней пшеницы большое значение имеет не только подбор соответствующей формы пырея, но и подбор пшеничного родителя. Например, гибриды, которые получены от скрещивания твердой пшеницы с видами пырея, значительно уступают по зимостойкости и многолетности тем, где в скрещивании участвовала озимая морозостойкая позднеспелая мягкая пшеница.

Как правило, процент завязавшихся семян при скрещивании пшеницы с пыреем бывает выше в тех гибридных комбинациях, где в скрещивании участвует гибридный сорт пшеницы, а не сорта, выделенные путем отбора из тех или иных местных популяций. В большинстве случаев озимые и яровые сорта пшенично-пырейных гибридов (ППГ) дают наиболее высокий процент завязавшихся семян от числа кастрированных и опыленных цветков. Так, в гибридных комбинациях озимой мягкой пшеницы с *A. glaucum* за ряд лет средний процент завязавшихся семян равен 46,2, причем в комбинации с пшенично-пырейным гибридом 'ППГ 599' процент удаи составляет 52,2%, а с 'ППГ 186' — 47,1%, т. е. в обеих этих комбинациях средний процент удаи выше среднего, полученного по этой группе скрещиваний.

Та же закономерность проявилась в скрещиваниях ярового пшенично-пырейного гибрида 'Трекум 114' с пыреем *A. glaucum*, причем здесь разница в проценте завязавшихся семян по сравнению с другими сортами еще больше. Если в многочисленных скрещиваниях сорта Саратовская 062, выведенного путем отбора из местного сорта Полтавка, с *A. glaucum* в среднем получено 30,7% завязавшихся семян, то в случае скрещивания 'Трекум 114' с этим же видом пырея — 56,4%.

ТАБЛИЦА 3

Результаты скрещивания разных видов и сортов пшеницы
с видами пырея *A. glaucum* и *A. elongatum*

♀	♂	Удача, %
T. aestivum (озимая) × A. glaucum		
'Саратовская 329'	<i>A. glaucum</i>	39,0
'Гостианум 237'	»	48,1
'Ржано-пшеничный гибрид 46/131'	»	53,0
'ППГ 599'	»	52,2
'ППГ 186'	»	47,1
'Безостая 1'	»	46,6
'Кавказ'	»	40,6
'Мироновская 808'	»	42,9
Среднее		46,2
T. aestivum (яровая) × A. glaucum		
'Трекум 114'	<i>A. glaucum</i>	56,4
'Саратовская 062'	»	30,7
'Pitic' (Мексика)	»	32,3
Среднее		39,8
T. durum (озимая) × A. glaucum		
Гибрид ГБС 47-47	<i>A. glaucum</i>	53,6
'Харьковчанка 1'	»	73,7
'Харьковчанка 909'	»	37,7
Среднее		55,0
T. durum (яровая) × A. glaucum		
'Гордеиформе 010'	<i>A. glaucum</i>	67,2
'Мелянопус 069'	»	60,7
Среднее		63,95
T. aestivum (озимая) × A. elongatum		
'Саратовская 329'	<i>A. elongatum</i>	17,8
'Гостианум 237'	»	18,3
'ППГ 599'	»	21,5
'ППГ 186'	»	16,7
'Безостая 1'	»	20,5
'Мироновская 808'	»	21,7
Среднее		19,4
T. aestivum (яровая) × A. elongatum		
'Саратовская 062'	<i>A. elongatum</i>	28,3
'Трекум 114'	»	35,8
Среднее		32,05

ТАБЛИЦА 3 (окончание)

♂	♀	Удача, %
T. durum (озимая) × A. elongatum		
Гибрид ГБС 47-47	<i>A. elongatum</i>	48,3
'Харьковчанка 1'	»	51,0
'Харьковчанка 909'	»	52,1
Среднее		50,5
T. durum (яровая) × A. elongatum		
'Гордеиформе 010'	<i>A. elongatum</i>	50,3
'Мелянопус 069'	»	57,5
Среднее		53,9

Примечание. В таблице приведены средние данные за различные годы скрещивания.

Почти такая же закономерность наблюдается и при скрещивании различных сортов пшеницы с *A. elongatum*.

Кроме происхождения сортов, на положительные результаты скрещивания влияет и длина вегетационного периода сорта пшеницы, т. е. тот же фактор, который был отмечен нами при сравнении гибридных комбинаций, относящихся к разным группам: мягкая или твердая, озимая или яровая пшеница участвовала в скрещиваниях. В большинстве случаев в скрещивании с пыреем скороспелые сорта пшеницы дают меньший процент удачи, чем позднеспелые. Объясняется это большей величиной интервала между периодами цветения скрещиваемых растений. Для лучшего осуществления гибридизации пшеницы с пыреем при больших интервалах между периодами их цветения мы применяем различные методы. Во-первых, посев пшеницы производится в несколько сроков, причем разреженно. Этим посевам дается обильная подкормка азотом и проводятся систематические поливы, чтобы пшеница при хорошем росте задержалась в развитии и цветение наступило позднее. Во-вторых, применяем выстригание основных побегов с тем, чтобы питательные вещества поступали в молодые подгоны, т. е. дополнительные побеги, которые в этих условиях дают более крупные, полноценные колосья. Если этой операции не сделать, то подгоны будут иметь слабо развитые колосья и зацветание их наступит лишь немного позднее основных. Гибридизация на таких подгонах мало результативна.

Кроме того, в некоторых случаях для ускорения развития пырейного родителя мы срезаем колосья пырея и помещаем их в оранжерейные условия, где значительно выше температура. Растения пырея очень положительно реагируют на повышение температурных условий — у них быстрее созревают пыльники и мик-

роspopы. Пыльники начинают интенсивно растрескиваться, и пыльца высыпается на специально подстеленный лист бумаги, с которого ее легко собрать для опыления пшеничных цветков. Пыльца пырея не теряет своей функциональной способности при этих условиях.

В настоящее время во многих случаях при скрещивании видов или родов растений, у которых большой разрыв между периодами цветения, применяется хранение пыльцы в эксикаторах с низкой температурой и пониженной влажностью или даже в специальных запаенных трубках. В таких трубках пыльцу можно переслать на любые расстояния. Но для большинства злаковых этот метод не пригоден, так как пыльца их быстро теряет функциональную способность при извлечении ее из пыльников.

Пыльцу вообще можно сохранить путем срезки колосьев и помещения их в холодильник при пониженной температуре (5—12°). Но при гибридизации пшеницы с пыреем этот метод не пригоден, так как пыльцевым родителем является пырей, который цветет значительно позднее пшеницы и, следовательно, нет необходимости хранить его пыльцу.

ГИБРИДНЫЕ СЕМЕНА

Гибридные семена, полученные от скрещивания пшеницы с пыреем, в общей массе характеризуются признаками промежуточного типа. Семена, полученные от скрещивания мягкой пшеницы с пыреем, по внешнему виду напоминают как бы усеченные, мелкие семена пшеницы. Гибридные семена, полученные от скрещивания твердой пшеницы с пыреем, более крупные, щуплые, часто с едва заметным зародышем (рис. 5). Основной чертой гибридных семян является их щуплость: эндосперм сморщен, но зародыш, как правило, достаточно сформирован. Необходимо отметить, что по величине, форме и всхожести гибридные семена довольно сильно различаются между собой в пределах одной и той же гибридной комбинации. Какой-либо зависимости всхожести гибридных семян от степени выполненности эндосперма не наблюдается. При некоторых гибридных комбинациях семена более выполнены, а всхожесть их ниже, чем в других комбинациях, где эндосперм более щуплый. В табл. 4 помещены данные по всхожести семян в различных группах скрещивания.

По всем группам скрещивания наблюдается большая амплитуда колебания показателей по всхожести семян. Но в то же время выявляется определенная закономерность. В группах скрещивания сортов мягкой пшеницы всхожесть семян выше, чем в группах, где с пыреем скрещивается твердая пшеница. В этом отношении наблюдается обратная корреляция: чем выше процент удаи скрещивания, тем ниже процент всхожести семян. Почти

во всех случаях, где в скрещивании с пыреем участвует озимая пшеница, всхожесть семян выше, чем в гибридных комбинациях с яровой пшеницей. Возможно, что в этом отношении имеет значение более раннее созревание семян в скрещиваниях с озимой пшеницей. Гибридные семена, полученные от скрещивания разных видов пырея (*A. glaucum* или *A. elongatum*), но с одной и той же группой пшеницы, имеют близкие показатели по всхожести.

Для получения растений из гибридных семян (пшеница × пырей) необходимы специальные условия для их проращивания.



РИС. 5. Семена родительских форм и их гибридов

а — озимая мягкая пшеница ППГ 599; б — пырей слезный; в — твердая пшеница 44-47; г — ППГ 599 × *A. glaucum*; д — твердая пшеница × *A. glaucum*

Для лучшего проращивания семян их помещают на 2—3 дня в проточную воду в марлевых мешочках. Это способствует вымыванию ингибиторов из семян. Затем семена помещают в чашки Петри на мокрую фильтровальную бумагу. Те семена, которые отличаются большой недоразвитостью, недостаточно дифференцированным зародышем и очень щуплым эндоспермом, нуждаются в особом внимании. В стерильных условиях у них вычлняют зародыш, который помещают в пробирки на искусственную питательную среду. В качестве питательной среды используется главным образом среда Уайта с добавлением в нее витаминов и кокосового молока. В этих пробирках зародыши находятся также в стерильных условиях, пока у них не разовьются проросток (2—5 см) и корешки (5—7 см). После этого молодые растения высаживают в глиняные горшочки с легкой плодородной почвой, затем их помещают в специальные парнички до наступления кушения. Большинство гибридных семян, полученных от скрещивания пшеницы с пыреем, проращивают в чашках Петри на фильтровальной бумаге. В некоторых комбинациях скрещивания нередко бывают семена с дефективным проращиванием. У некоторых семян не образуется проростков, у других — корешков. У ча-

ТАБЛИЦА 4

Всхожесть гибридных семян, полученных от скрещивания пшеницы с пыреем

Вид и форма пшеницы ♀	Вид пырея ♂	Всхожесть семян, %
<i>T. aestivum</i> озимая	<i>A. glaucum</i>	68,3 (27,2–83,7)
яровая	»	59,9 (28,1–71,2)
<i>T. durum</i> озимая	»	35,7 (0,0–47,0)
яровая	»	28,2 (0,0–31,2)
<i>T. aestivum</i> озимая	<i>A. elongatum</i>	70,3 (11,2–80,7)
яровая	»	64,5 (19,7–74,1)
<i>T. durum</i> озимая	»	36,3 (16,1–40,0)
яровая	»	37,5 (18,3–47,0)
Среднее		50,1 (10,0–87,7)

Примечание. В таблице приведены средние данные, в скобках — наименьшие и наибольшие показатели.

сти семян бывают очень слабые проростки, неспособные прорвать верхнюю оболочку семени. Таким росточкам приходится помогать в освобождении от оболочки. Однако большинство семян прорастает более или менее нормально. По характеру прорастания они как бы занимают промежуточное положение между пшеницей и пыреем.

Спелые семена пшеницы при обычной комнатной температуре 20–23° начинают прорастать уже на второй день после их замачивания. После того как колиориза достигает примерно одного миллиметра появляется первый корешок, а через час или два появляется первая боковая пара корешков. Некоторое время первый корешок остается немного длиннее боковых, а затем эта разница исчезает. Через 4–5 ч после появления первой пары корешков становится видимой и вторая пара. Через два-три дня семя пшеницы имеет уже пять корешков.

У пырея семена прорастают значительно медленнее. Первый корешок появляется только на третий день после закладки семян на проращивание. И когда первый корешок достигает длины 2–3 см, т. е. через 5–7 дней, у него появляется первая пара добавочных корешков, а вторая пара добавочных корешков появляется еще через 2–3 дня.

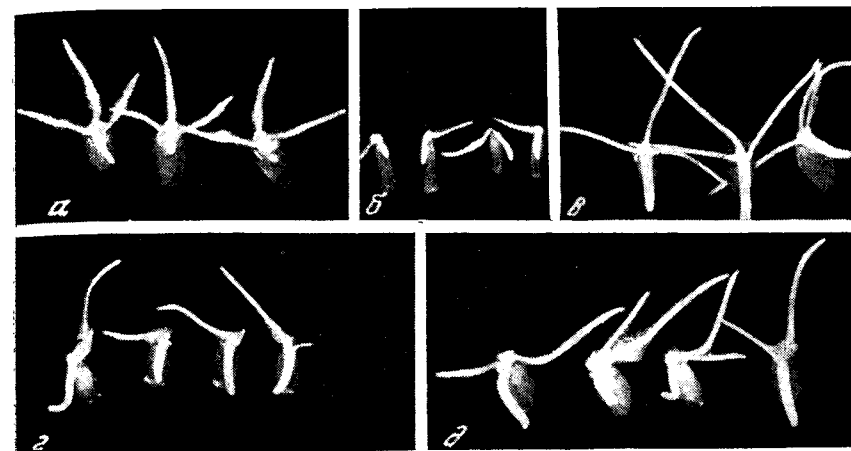


РИС. 6. Прорастание семян на третий день

а — озимая мягкая пшеница ПШГ 599; б — пырей сизый; в — твердая пшеница 44-47; г — мягкая пшеница × пырей; д — твердая пшеница × пырей

Гибридные семена по характеру прорастания ближе к пырею. Но у них несколько раньше появляется первая и вторая пара добавочных корешков (рис. 6).

Когда у гибридных семян появляются проростки и три первых корешка достигают длины 0,5–1,0 см, семена необходимо высадить в маленькие горшочки или бумажные стаканчики с плодородной почвой, так как за ними требуется тщательный уход, особенно важен своевременный полив. В случае непосредственной высадки сухих гибридных семян в почву большинство из них погибает.

Гибридные растения развиваются значительно медленнее, чем пшеничные. По фазам развития они очень близки к пырею. Чтобы гибридные растения первого поколения успели окрепнуть и раскуститься до наступления зимы, в условиях Подмосквья мы закладываем их на проращивание в первых числах июля, а в начале сентября с бумажными стаканчиками высаживаем на грядки питомника.

В целях сокращения селекционного процесса, т. е. экономии года при получении гибридных растений, мы высаживаем гибридные семена в оранжерею в зимний период. Для этого в условиях Подмосквья закладываем семена на проращивание и высаживаем их в пикировочные ящики с плодородной почвой в первых числах февраля. До появления всходов ящики держим при температуре около 18–20°, а затем переносим в холодное отделение, где растения развиваются при температуре 5–10°. С наступлением положительных и слабо отрицательных температур ящики с гибридными растениями выносим из оранжереи на от-

крытые стеллажи, так как в оранжерее уже трудно поддерживать низкую температуру. К этому времени гибридные растения успевают хорошо раскуститься, и в конце апреля или начале мая высаживаем их на грядки питомника.

ГИБРИДНЫЕ РАСТЕНИЯ F_1

Всходы из гибридных проросших семян появляются на 5—7-й день, в то время как у большинства озимых мягких пшениц при хорошей влажности почвы при посеве сухими семенами всходы появляются на 3—4-й день.

Колеоптиде у гибридов пырейного типа — в виде тоненького шильца. Начало кушения наступает через 10—15 дней после появления всходов, т. е. период от всходов до кушения растянут так же, как у пырея.

Зимостойкость молодых пшенично-пырейных гибридов первого поколения очень высокая. Ни в одну из зим в условиях Подмосковья выпадения растений не наблюдалось ни по одной из комбинаций скрещивания. Из-под снега растения выходят в зеленом состоянии и при своевременной подкормке минеральными удобрениями быстро приобретают вид крепких здоровых растений.

По ритму весенне-летнего развития они близки к пырейному родителю: если гибрид был получен от скрещивания пшеницы с пыреем сизым, то наступление фаз развития у него отмечается почти одновременно с этим видом пырея; если в скрещивании участвовал пырей удлиненный, то и фазы развития наступают одновременно или почти одновременно с этим видом.

Гибриды, у которых в качестве одного из родителей были пырейные гибриды *A. glael* и *A. elgla*, по наступлению фаз развития занимают промежуточное положение между гибридами: пшеница \times *A. glaucum* и пшеница \times *A. elongatum*. Необходимо отметить, что гибриды пшеницы с гибридными пыреями неоднородны как по развитию, так и по морфологическим признакам (о морфологии будет сказано ниже). Неоднородность гибридов первого поколения объясняется большой гетерозиготностью *A. glael* и *A. elgla*. Поэтому большая часть растений пшенично-пырейных гибридов первого поколения, в происхождении которых участвовал гибридный пырей (F_1), имеет большее сходство с *A. elongatum* и только некоторые растения развиваются по типу *A. glaucum*.

Созревание у всех пшенично-пырейных гибридов первого поколения проходит так же, как у пырейных растений: вначале белеет и созревает колос, а затем процесс созревания распространяется на стебель и протекает таким образом сверху вниз. В то время как у всех видов пшеницы созревание начинается в нижней части растения: вначале желтеет и созревает соломина, а затем колос, т. е. процесс созревания протекает снизу вверх.

У всех пшенично-пырейных гибридов первого поколения в течение всего сезона от зоны кушения растут и развиваются новые побеги. После уборки основных побегов со спелыми колосьями молодые побеги отрастают особенно интенсивно и образуются мощные кусты. Но молодые побеги остаются до следующей весны в укороченном состоянии, стеблевые узлы сближены, а колос находится в самой начальной фазе онтогенеза. И так же, как у пырея, второго колошения в течение одного сезона не наступает.

Весной из-под снега растения выходят с зелеными побегами и в первые же дни с положительными температурами начинают вегетировать. Выпадения растений как правило не происходит. Растения характеризуются хорошо выраженной многолетностью, особенно гибриды, полученные от скрещивания с пыреем удлиненным.

У нас имеются многочисленные растения первого поколения, вегетирующие в течение более четверти века, т. е. с начала нашей работы по многолетней пшенице в Главном ботаническом саду АН СССР. Но в том случае, когда они растут на одном месте более десятка лет, у них образуется большая дерновина и начинается как бы «израстание». Колос становится мельче, соломина тоньше. При клонировании таких растений и пересадке на новые грядки с хорошо заправленной почвой у них восстанавливается обычный габитус и размеры колоса.

У гибридных растений первого поколения, полученных от скрещивания с пыреем сизым, многолетность выражена несколько слабее, и в некоторые годы происходит изреживание таких гибридов.

Гибриды, полученные от скрещивания пшеницы с западноевропейской формой *A. elongatum* ($2n=14$), в условиях Подмосковья не выносят перезимовки в открытом грунте. Почти так же ведут себя слабомноголетние гибриды пшеницы с *A. junceum*. Поэтому дальнейшая работа с этими видами пырея была прервана.

Как по биологии развития, так и по морфологическим признакам пшенично-пырейные гибриды очень близки к тому виду и к той форме пырея, которая была использована в качестве компонента в скрещивании с пшеницей. Таким образом, в этом случае ярко проявляется эпистаз пырейного родителя.

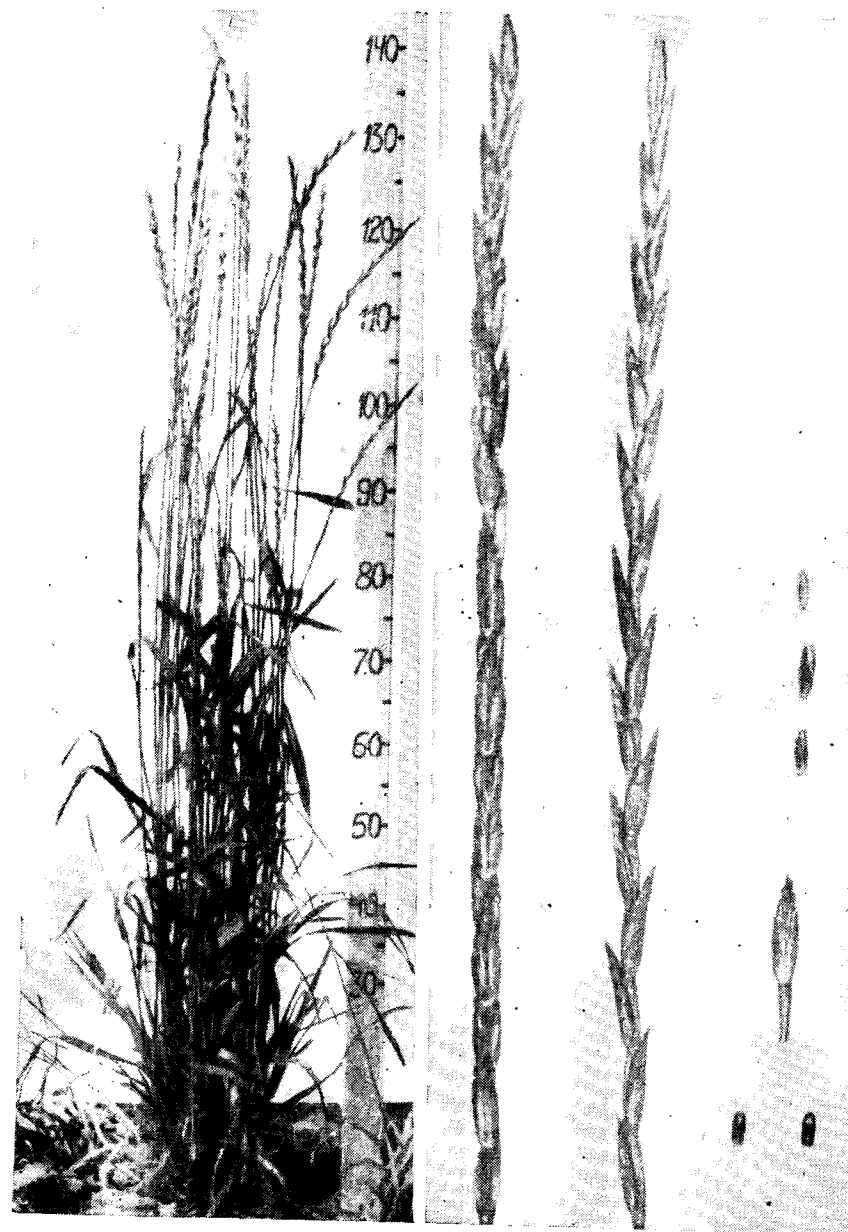
У растений первого поколения колос пырейного типа (рис. 7—10), имеет большое сходство с родительской формой пырея, но часто колосья большего размера, т. е. более длинные и с большим числом колосков, чем у исходной формы пырея. Колоски часто также большего размера и с большим числом цветков.

Необходимо отметить, что в пределах каждой гибридной комбинации наблюдается разнообразие растений, различающихся по мелким признакам. Например, растения, полученные от гибридизации сорта мягкой пшеницы Ульяновка с *A. glaucum* v. *genuinum*, имеют формы большего и меньшего размера с очевидными



РИС. 7. Колосья Люте-
ценс 329 (а), *A. glaucum*
(б) и F_1 (в, г)

РИС. 8. Растение, ко-
лосья и зерно F_1 *T. aes-*
tivum × *A. glaucum*



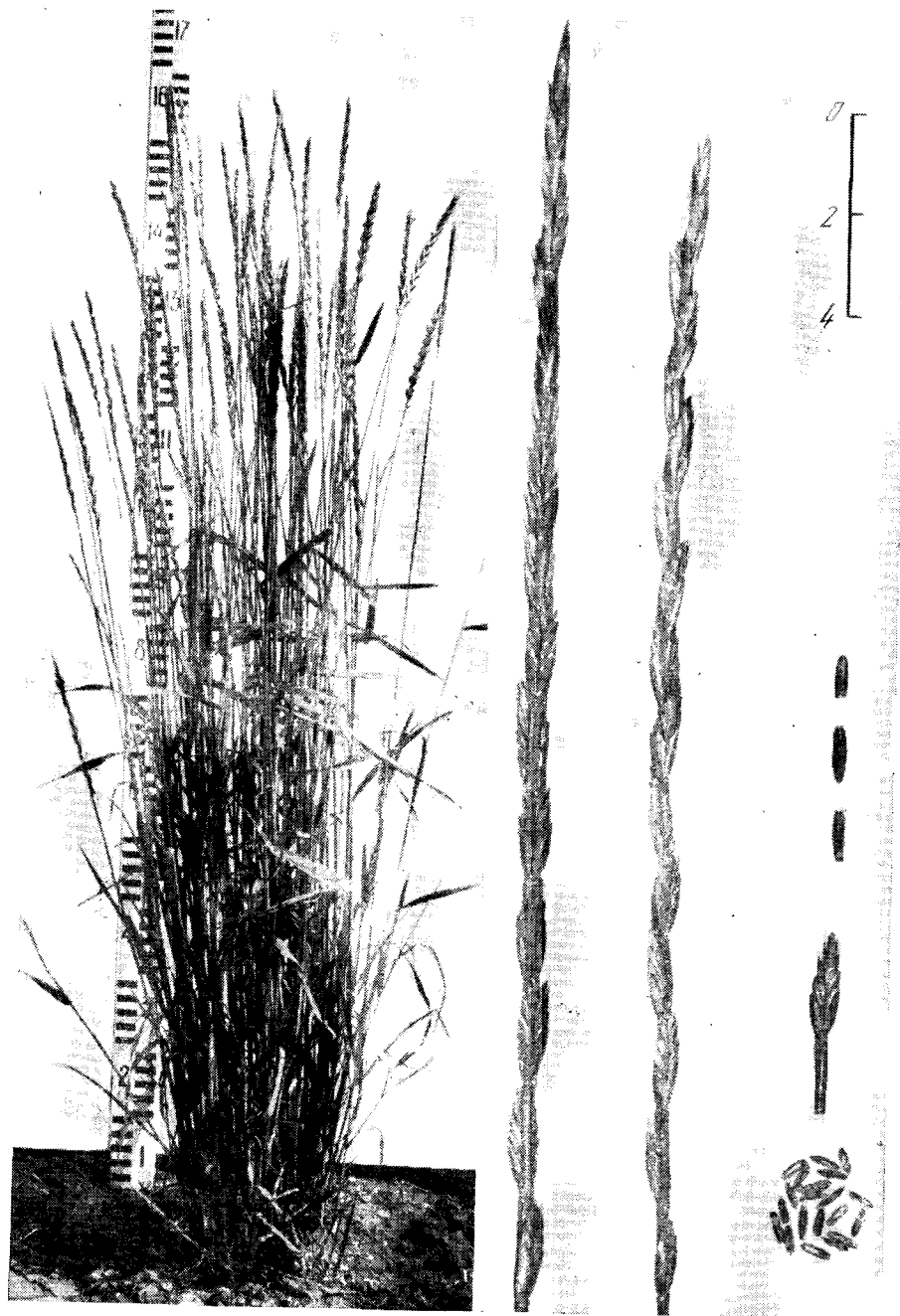


РИС. 10. Растение, колосья и зерно F_1 *T. durum* \times *A. elongatum*

РИС. 9. Растение, колосья и зерно F_1 *T. aestivum* \times *A. elongatum*

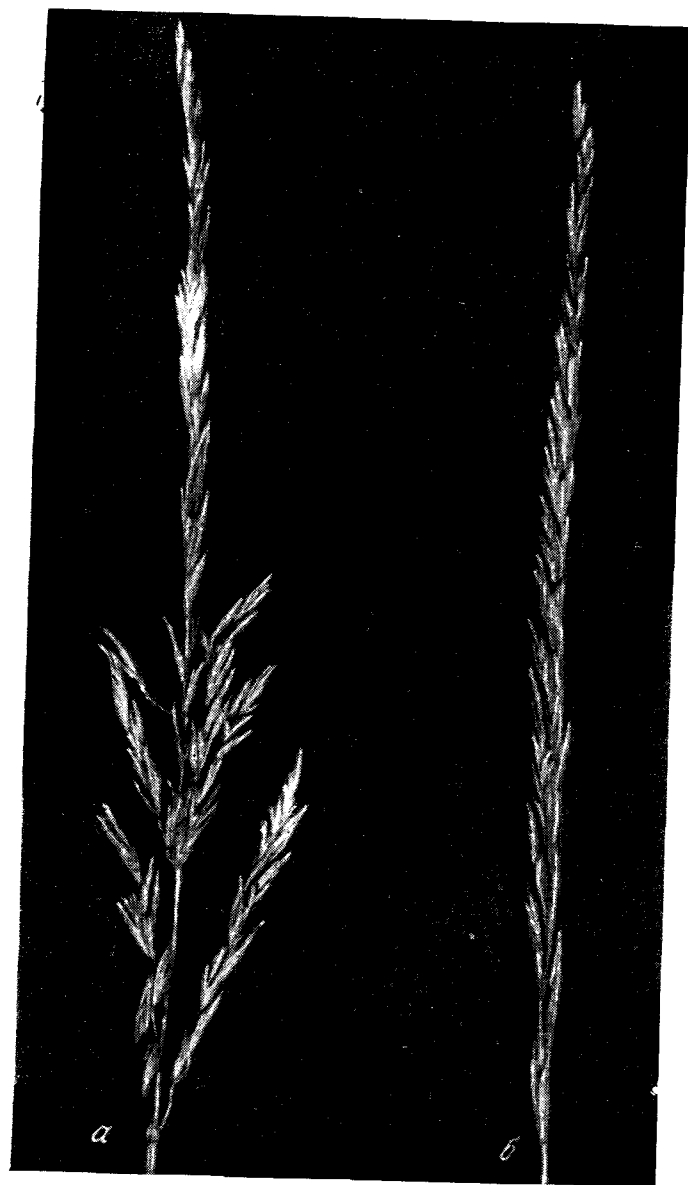


РИС. 11. Колосья *A. glaucum*
 а — ветвистый; б — обычный



РИС. 12. Пшенично-пырейный гибрид (Лютесценс 329 × *A. glaucum*) на
 третий год жизни

заострениями, формы сизые и формы зеленые, а также различающиеся по другим мелким признакам. Такое разнообразие объясняется гетерозиготностью пырея. При использовании в скрещивании отселектированного пырея такого разнообразия в первом поколении гибридов не наблюдается.

Особенно большое разнообразие отмечается у гибридов первого поколения, у которых в качестве одного из родителей были гибридные пыреи *A. glael* и *A. elgla*. В потомстве этих пыреев происходит интенсивное расщепление по признакам *A. glaucum* и *A. elongatum*. Поэтому и у пшенично-пырейных гибридов часть растений имеет большое сходство с *A. glaucum*, а большинство несет основные признаки, характерные для *A. elongatum*.

В некоторых гибридных комбинациях возникают ветвистые колосья. Выявлено, что ветвистоколосость наследуется от пырея, у которого наблюдается этот признак. На рис. 11 представлены ветвистый колос сизого пырея и колос F_1 от скрещивания 'Лютесценс 062' с этим пыреем. От ветвистых пшениц, участвовавших в скрещивании, ветвистоколосость не наследуется.

У первого поколения пшенично-пырейных гибридов ярко проявляется гетерозис. Растения мощные, с очень большим числом побегов, особенно на второй и последующие годы вегетации. При разреженном посеве на одном растении развивается 500—1000 и даже до 1700 колосоносных побегов (рис. 12). Как указывалось ранее, колосья большего размера, чем у исходного вида пырея (см. рис. 7—10).

Корневая система также очень мощная, что обеспечивает высокую засухоустойчивость этих гибридов, особенно тех, которые получены от скрещивания с *A. elongatum*. Наибольшего развития корневая система достигает на второй год жизни растений.

Как правило гибриды первого поколения иммунны к мучнистой росе, видам ржавчины и головни. Однако гибриды, у которых в качестве пырейного родителя был *A. trichophorum*, в этом отношении оказались менее перспективными. У них уже в первом поколении наблюдается поражение мучнистой росой и бурой ржавчиной. И в дальнейших поколениях этих гибридов удерживается предрасположение к этим видам заболевания. Поэтому работа с гибридами пшеница \times *A. trichophorum* была нами снята с программы исследований.

СТЕРИЛЬНОСТЬ ПЕРВОГО ПОКОЛЕНИЯ И ФОРМООБРАЗОВАНИЕ ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫХ ГИБРИДОВ В F_2 — F_3

Растения первого поколения пшенично-пырейных гибридов почти полностью стерильны. Во время цветения чешуи широко раздвинуты и из цветков выбрасываются кожистые нерастрескивающиеся пыльники. Раскрытые цветки остаются в таком состоя-

нии в течение 1—2 нед, а затем завязи их подсыхают и цветки закрываются.

У отдельных растений, полученных от гибридизации мягких и твердых пшениц с пыреем удлинненным, наблюдаются растрескивающиеся пыльники. При анализе колосьев после их созревания обнаруживаются отдельные завязавшиеся семена. Количество таких семян от числа цветков составляет десятые, а чаще сотые доли процента.

У гибридов, где в качестве родительской формы был пырей удлинненный, завязывающихся семян бывает, как правило, несколько больше, чем у гибридов с пыреем сизым. Но у всех гибридов процент завязывающихся семян варьирует в широких пределах. Это варьирование зависит от многих причин, в частности, от возраста и состояния растений. В большинстве случаев на второй и третий год вегетации гибридов первого поколения их озерненность бывает выше, чем в первый год вегетации. Это объясняется тем, что у этих гибридов на второй и третий год вегетации развитие корневой системы и всего растения достигает своего максимума и это благоприятно сказывается на формировании генеративных органов, на мейозе и завязывании семян. Большое значение имеют температурные условия и влажность во время мейоза и цветения. При наиболее высокой температуре и низкой влажности среды семян завязывается меньше, чем при температуре 20—25° и высокой влажности воздуха.

Кроме того, на завязывание семян влияет наличие пыльцы от окружающих фертильных пшенично-пырейных гибридов или пшеницы. Семена от самоопыления у них не завязываются, т. е. они являются полностью самостерильными. При изоляции колосьев перед цветением бумажными изоляторами в них не завязывается ни одного зерна. Исключения представляют только отдельные очень редкие растения, у которых наблюдается растрескивание пыльников во время цветения.

Семена, собранные с гибридных растений первого поколения пшенично-пырейных гибридов, мелкие, масса 1000 зерен колеблется от 4 до 11 г. По форме они удлинненные, узкие, имеют довольно большое сходство с пырейными семенами, но в большинстве случаев несколько шире и с более широкой бороздкой. Они в той или иной мере щупловатые. Некоторые семена имеют зеленый цвет — признак некоторых форм пырейного родителя. Большое разнообразие семян по величине и форме у гибридов первого поколения, причем нередко в пределах даже одного растения, обусловлено тем, что они завязываются от опыления различными растениями.

С целью получения пшенично-пырейных гибридов с колосом более культурного типа (чтобы направить формообразовательный процесс в сторону пшеницы) первое поколение подвергается бек-кроссированию пшеницей. Но при искусственном опылении F_1 пыльцой пшеницы завязывается особенно мало семян. Это наибо-

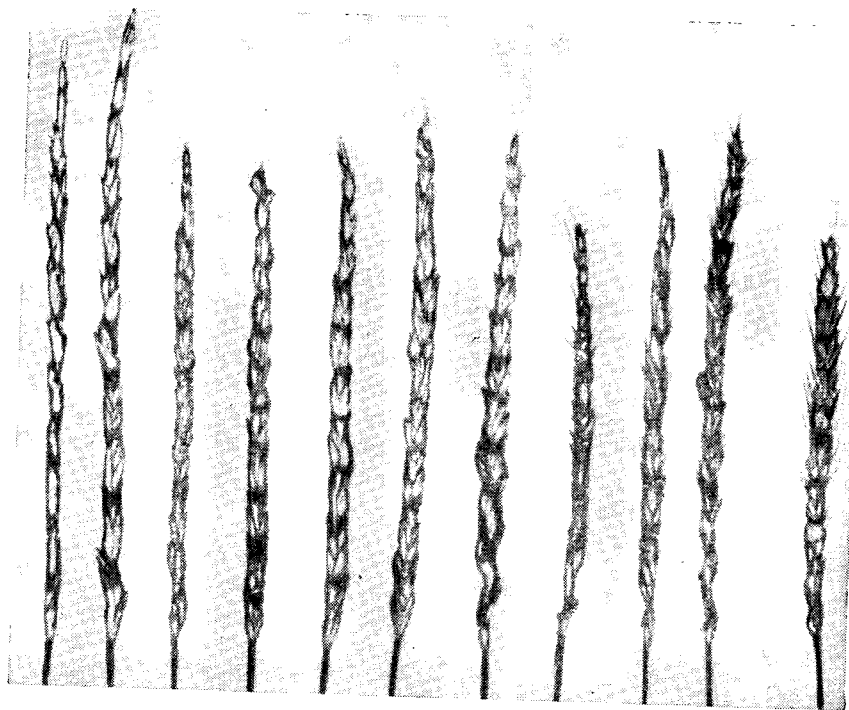


РИС. 13. Разнообразие колосьев пшенично-пырейных гибридов F_2

лее узкое место в получении последующих поколений пшенично-пырейных гибридов. Поэтому в большинстве случаев F_1 оставляется для свободного опыления окружающими растениями.

Жизнеспособность семян, полученных с растений F_1 , как правило, хорошая, но так же, как семена, полученные от гибридизации, их приходится проращивать в чашках Петри и затем высаживать в пикировочные ящики.

По развитию, по степени стерильности, фертильности и по морфологическим признакам растения F_2 представляют большое разнообразие, начиная от полного сходства с пыреем и кончая такими, у которых довольно отчетливо проявляются признаки пшеницы (рис. 13). Это разнообразие является следствием главным образом того, что в опылении участвовала пыльца с разных растений, обладающих разными наследственными признаками.

Растения второго поколения в пределах гибридной комбинации, полученные от беккрасса с определенным сортом мягкой пшеницы, довольно выравнены. У них сравнительно хорошо различимы пшеничные признаки. По степени фертильности они неоднородны, но у них всегда завязывается то или иное число семян в колосе от свободного опыления.

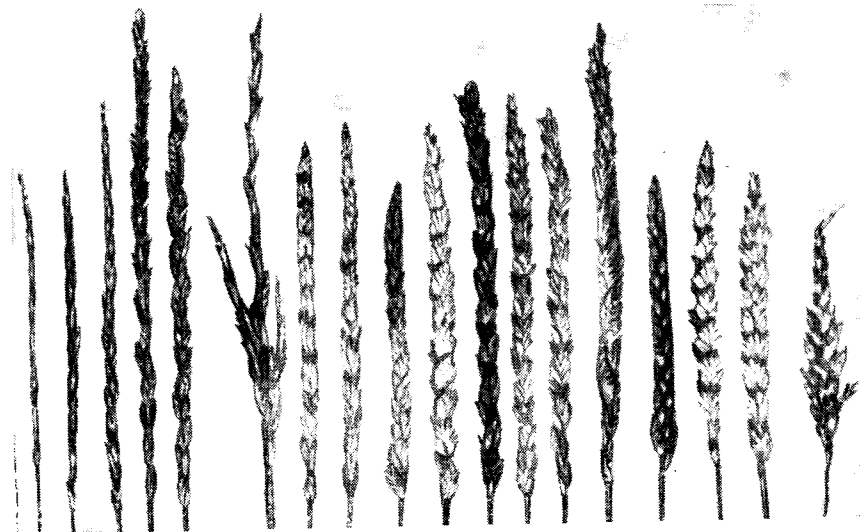


РИС. 14. Колосья различных безостых форм F_1

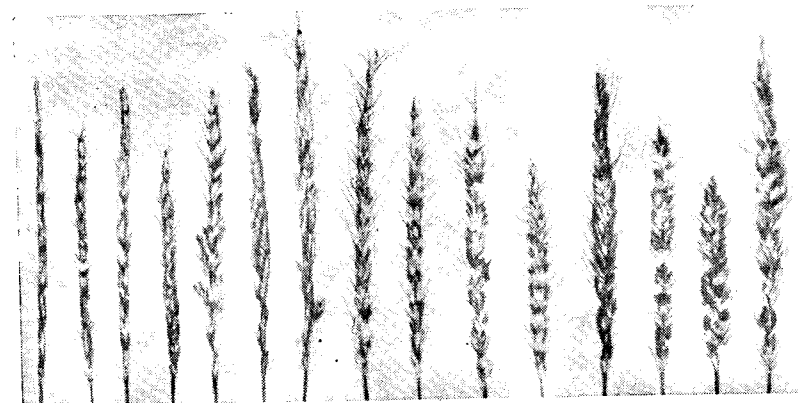


РИС. 15. Колосья остистых форм пшенично-пырейных гибридов F_1

Семена растений F_2 , F_3 представляют особенно большое разнообразие в силу расщепления признаков, элиминации тех или иных пырейных хромосом и опыления различными растениями. Появляются самые разнообразные формы с различным сочетанием пырейных и пшеничных признаков, в том числе возникают многолетние растения, имеющие колос промежуточного типа, часто с хорошим стекловидным зерном. Начиная с третьего поколения появляются растения типа многолетней и зернокулевой пшеницы (рис. 14). Но, как правило, их потомство дает сильное рас-

щепление. Для получения многолетних и зернокармальных пшениц нельзя допускать больше одного беккрасса F_1 с мягкой пшеницей. Два беккрасса могут вызвать элиминацию всех пырейных хромосом и привести к формированию растений типа мягкой пшеницы.

Формы, имеющие полное сходство с мягкой пшеницей, возникают в четвертом поколении и лучшие из них могут служить элитами при выведении сортов озимой или яровой пшеницы (рис. 15). Но часто в элитах, заложенных из F_1 , наблюдается расщепление в последующих, т. е. в пятом и шестом поколениях.

МЕЖВИДОВЫЕ ГИБРИДЫ ПЫРЕЯ A. GLAUCUM × A. REPENS И ИХ СКРЕЩИВАНИЕ С ПШЕНИЦЕЙ

Особую ценность для гибридизации с пшеницей, с нашей точки зрения, представляет пырей ползучий (*A. repens*) благодаря его исключительной устойчивости к неблагоприятным условиям. Его жизнестойкие корневища обладают необычайно высокой способностью к размножению и зимостойкостью. Даже в условиях Сибири при -40° растения сохраняются и с наступлением ранней весны интенсивно начинают развиваться и расти. Поэтому этот вид пырея привлек наше внимание, и с первых же шагов нашей работы по отдаленной гибридизации мы широко использовали его пыльцу для получения пшенично-пырейных гибридов. Но только один раз нам удалось получить намеченный гибрид, когда в скрещивание была привлечена одна из сибирских форм ползучего пырея. При переезде из Омска в Москву этот гибрид был утерян, а нового не удалось получить, несмотря на многочисленные скрещивания. Поэтому решено было осуществить намеченный план путем ступенчатой гибридизации, т. е. сначала получить межвидовой гибрид пырея, а затем скрестить его с пшеницей.

Попытки получить гибрид между пыреем ползучим и пыреем удлиненным оказались безуспешными. Более удачными были скрещивания между *A. glaucum* и *A. repens*. В 1954 г. впервые были выращены три гибридных растения, а в 1957 г. — еще пять растений — гибридов между этими видами (табл. 5).

Прямые и обратные скрещивания между пыреем сизым и пыреем ползучим удаются неодинаково. От опыления *A. repens* пылью *A. glaucum* завязывается значительно большее число семян (26—55%), чем при обратном скрещивании (8—12%). Гибридные семена от скрещивания *A. repens* × *A. glaucum* вдвое крупнее, длина их 5—6 мм. Однако зародыш в гибридном семени, полученном от скрещивания *A. repens* × *A. glaucum*, как правило, бывает почти недифференцированным и вырастить гибридные ра-

ТАБЛИЦА 5

Результаты скрещивания пырея сизого с пыреем ползучим

Родительские формы	Год проведения скрещивания	Опылено цветков	Получено гибридных семян	Завязываемость гибридных семян, %	Выращено гибридных растений
<i>A. glaucum</i> × <i>A. repens</i>	1955	110	9	8,2	3
	1956	147	18	12,2	5
<i>A. repens</i> × <i>A. glaucum</i>	1955	231	60	26,0	0
	1956	349	192	55,0	0

стения из таких семян даже на искусственной питательной среде не удавалось. В комбинации, где материнским растением является *A. glaucum*, зародыш часто бывает хорошо дифференцирован и при перенесении его на искусственную питательную среду удается вырастить хорошие гибридные растения.

Первое поколение гибридов, полученных от скрещивания *A. glaucum* с *A. repens*, по морфологическим признакам является промежуточным. Это очень мощные многолетние растения, высотой от 120 до 155 см с длинными ползучими корневищами, дающими большое число генеративных побегов (рис. 16). В соматических клетках гибрида, как и у обоих его родителей, содержится 42 хромосомы. Гибриды первого поколения частично плодотворны. В колосьях гибридов первого поколения встречается небольшое число цветков с нормально развитыми яйцеклетками. При просмотре колосьев гибридов иногда удается найти хорошо сформированные зерновки. Например, в 107 колосьях одного из гибридных растений F_1 было найдено 20 зерен, завязавшихся, по видимому, от свободного опыления пылью пыреев, растущих в питомнике в непосредственной близости от гибридов (рис. 17).

Пыльца F_1 слабо фертильна, пыльники сами не растрескиваются и пыльца из них не высыпается. Анализ пыльцы гибридов F_1 показал наличие 12—20% пыльцевых зерен с нормально развитыми спермиями.

В F_2 наблюдается расщепление по морфологическим признакам, при ярком проявлении в ряде случаев отцовских признаков (*A. repens*). Растения F_2 имеют длинные ползучие корневища, так же, как и F_1 , они многолетние. Гибриды F_2 в отличие от растений F_1 , за редким исключением, низкорослые и в основном мелкоколосые. Растения F_2 имеют высоту от 65 до 110 см, тогда как высота растений F_1 в этих же условиях — 140—155 см. Длина колоса у растений F_2 значительно меньше, чем у F_1 : соответственно 11—14 и 17—25 см. Отдельные растения F_2 отличаются большой плотностью колоса: 17—23 колоска на 10 см колосового

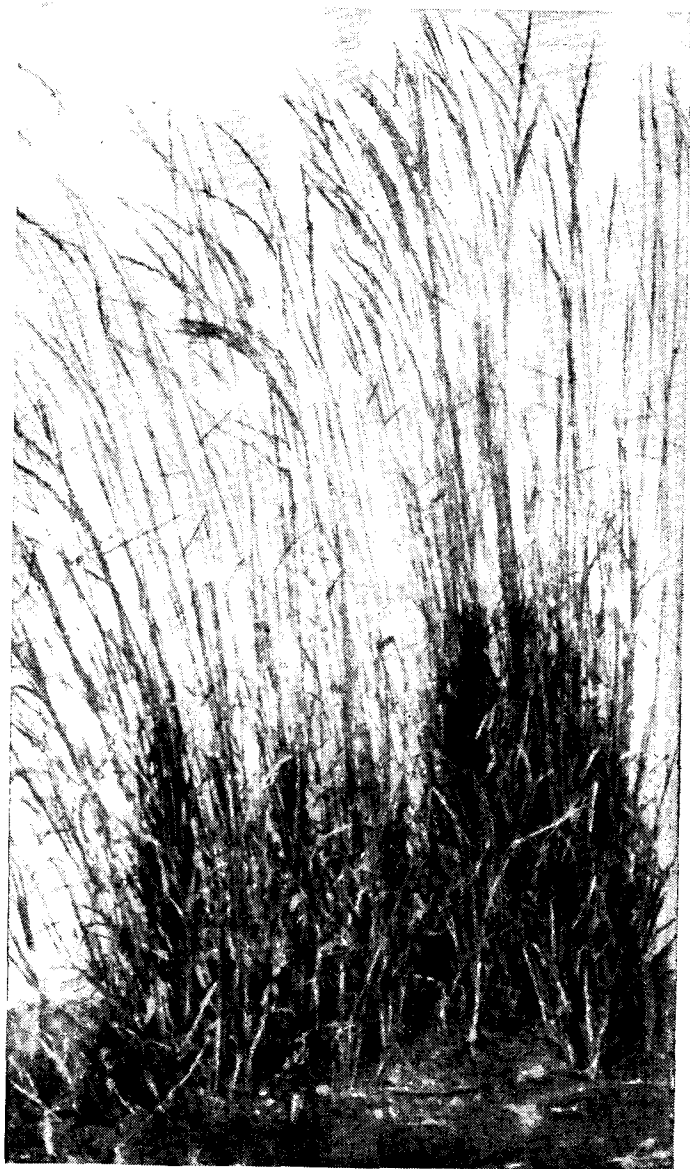


РИС. 16. Гибридное растение F_1 (*A. glaucum* \times *A. repens*) на второй год жизни

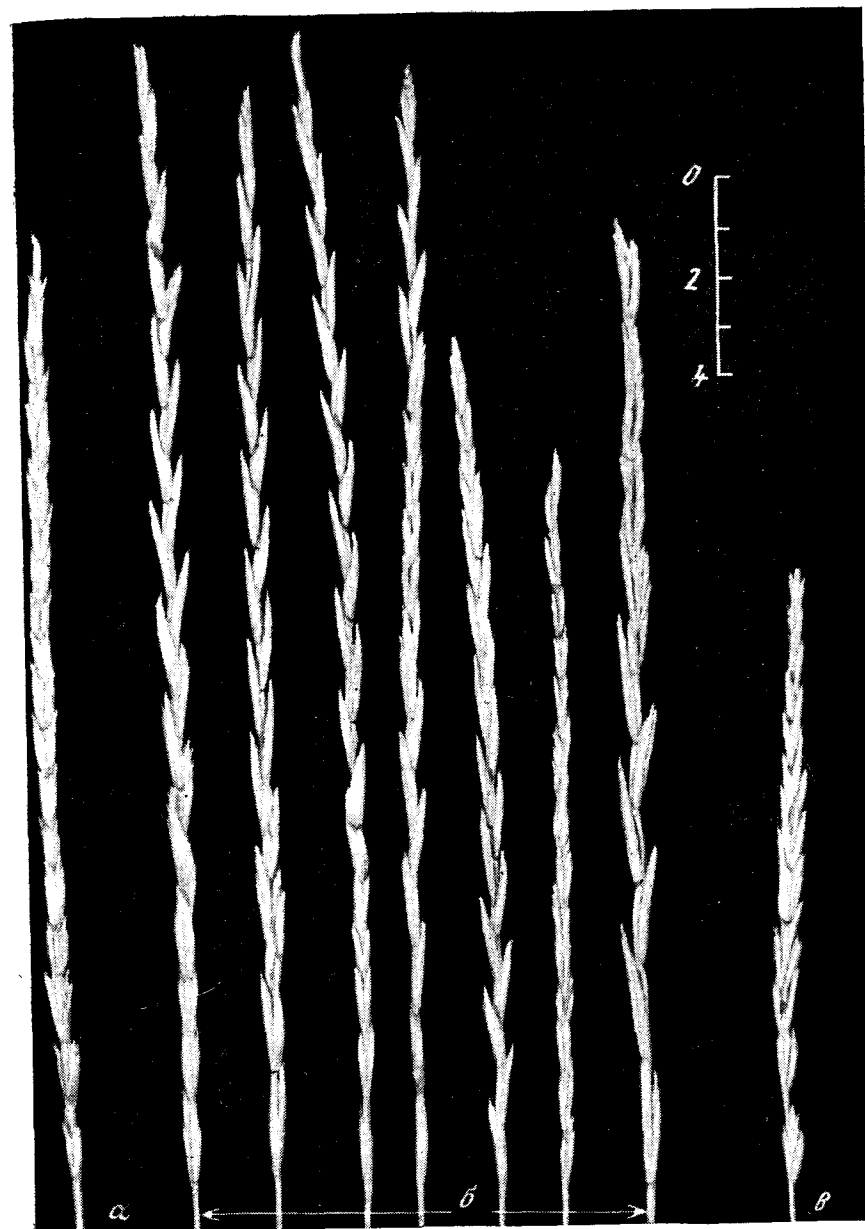


РИС. 17. Колосья *A. glaucum* (a), гибрида F_1 *A. glaucum* \times *A. repens* (б) и *A. repens* (e)

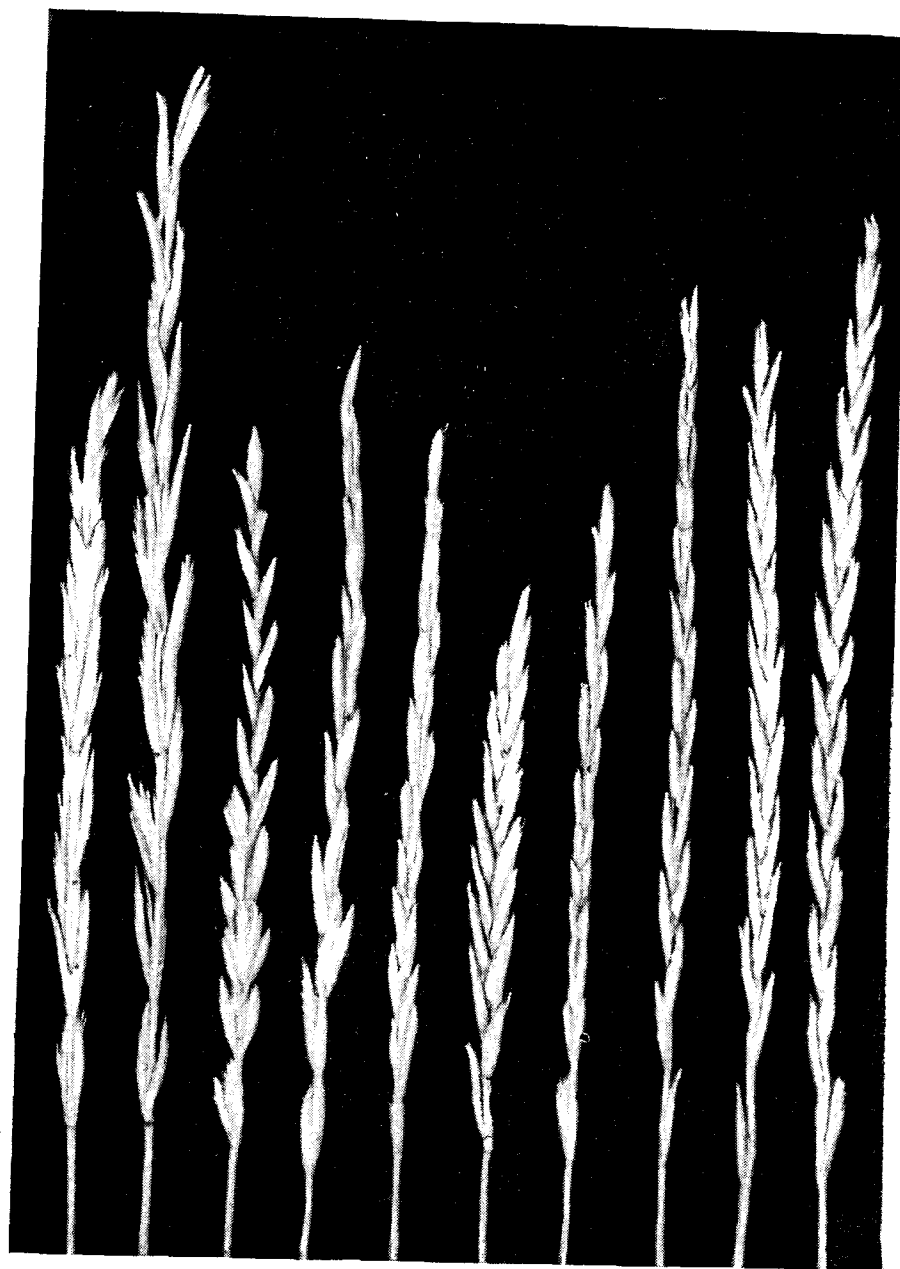


РИС. 18. Колосья гибрида F_2 *A. glaucum* × *A. repens*

стержня. Плотность колосьев F_1 — 8—10 колосков на 10 см колосового стержня (рис. 18).

По форме колосковых и цветковых чешуй в F_2 преобладают растения типа *A. repens* с узкими, тонкими, сверху заостренными колосковыми чешуями. Но наряду с ними встречается небольшое число растений, напоминающих *A. glaucum*, с тупыми и жесткими колосковыми чешуями и колосками менее удлиненной, овальной формы.

У гибридов F_2 , наряду с правильными двурядными колосьями, встречаются колосья с двумя и даже с тремя колосками на уступе колосового стержня, иногда до семи пар на колос¹. Такого рода многоколосковость, а также тонкостебельность являются проявлением признаков отцовского родителя, т. е. *A. repens*.

Преобладание признаков *A. repens* в гибридах второго поколения позволяет надеяться на то, что при скрещиваниях этого межвидового гибрида с пшеницей в полученном пшенично-пырейном гибриде будет наследоваться больше признаков пырея ползучего.

Наряду с расщеплением по морфологическим признакам, наблюдалось расщепление и по фертильности. Среди гибридов второго поколения встречаются относительно фертильные формы, дающие 112—122 зерна на растение (до 7—10 зерен на колос), слабо фертильные, дающие 13—39 зерен на растение (до 3 зерен на колос), а также стерильные (табл. 6).

ТАБЛИЦА 6

Фертильность гибридов второго поколения

Номер растения	Число колосьев на растение	Число семян		Фертильность пыльцы, %
		с одного растения	с одного колоса	
543	133	0	0	14,2
566	29	0	0	1,5
539	29	1	0—1	17,2
563	57	1	0—1	5,5
551	135	5	0—1	55,0
550	132	8	0—1	24,5
562	61	13	0—3	4,3
542	65	13	0—6	2,5
655	67	18	0—3	4,1
568	163	39	0—3	21,1
567	149	112	0—7	6,2
564	37	122	1—10	45,3

¹ При получении гибрида между *A. glaucum* и *A. repens* в скрещивании участвовала форма *A. repens*, имеющая по два колоска на уступе колосового стержня.

Необходимо отметить, что фертильность пыльцы, а также число завязавшихся зерен на растении сильно зависят от внешних условий, в которых формировались генеративные органы. Большое значение имеют температуры и влажность воздуха во время цветения. Кроме того, гибриды, полученные от скрещивания *A. glaucum* с *A. repens*, как и их родители, являются перекрестноопыляющимися растениями, поэтому одновременное цветение гибридных растений, имеющих более фертильную пыльцу, также способствует лучшему опылению, оплодотворению и завязыванию большого числа зерен у гибридов.

СКРЕЩИВАНИЕ ПШЕНИЦЫ С ГИБРИДАМИ *A. GLAUCUM* × *A. REPENS* ПЕРВОГО И ВТОРОГО ПОКОЛЕНИЙ

Работу по непосредственному использованию гибрида в скрещиваниях с пшеницей проводили в течение трех лет. Так как в пыльниках растений F_1 преобладает стерильная пыльца (около 80%), опыление пшеницы пыльцой гибридов представляет большие трудности, поэтому гибриды использовали преимущественно как материнские растения.

Пыльцой гибрида F_1 было опылено 327 цветков пшеницы и 1470 цветков гибрида — пыльцой пшеницы. В скрещиваниях использовали озимую пшеницу 'Лютесценс 329', сорта озимых пшенично-пырейных гибридов ППГ 186 и ППГ 599 ($2n=42$), а также многолетней пшеницы М 164 ($2n=56$). Ни прямые, ни обратные скрещивания не дали положительных результатов, и путь непосредственного вовлечения гибрида первого поколения в скрещивание оказался безуспешным.

В 1960—1961 г. пыльцой гибрида F_2 было опылено 564 цветка пшеницы и пыльцой пшеницы — 692 цветка гибрида F_2 . В скрещиваниях использовали главным образом растения, имеющие наиболее фертильную пыльцу. Эти скрещивания также не дали положительных результатов.

ПРЕОДОЛЕНИЕ НЕСКРЕЩИВАЕМОСТИ ПШЕНИЦЫ С ГИБРИДОМ *A. GLAUCUM* × *A. REPENS* МЕТОДОМ ПОЛИПЛОИДИИ

При применении метода полиплоидии предполагалось получить фертильную амфидиплоидную форму гибрида *A. glaucum* × *A. repens* с тем, чтобы использовать ее в дальнейших скрещиваниях.

Обработке колхицином подвергали тронувшиеся после зимовки в рост молодые побеги, образующиеся на корневищах гибридных растений. Такие побеги имели три листа и зачаточный колос. Обработку производили рано весной. Колхицин был взят в концентрации 0,1%, экспозиция — 72 ч. Закладка колосковых и цветковых бугорков, а также развитие археспориальных клеток происходили уже на измененных под действием колхицина тка-

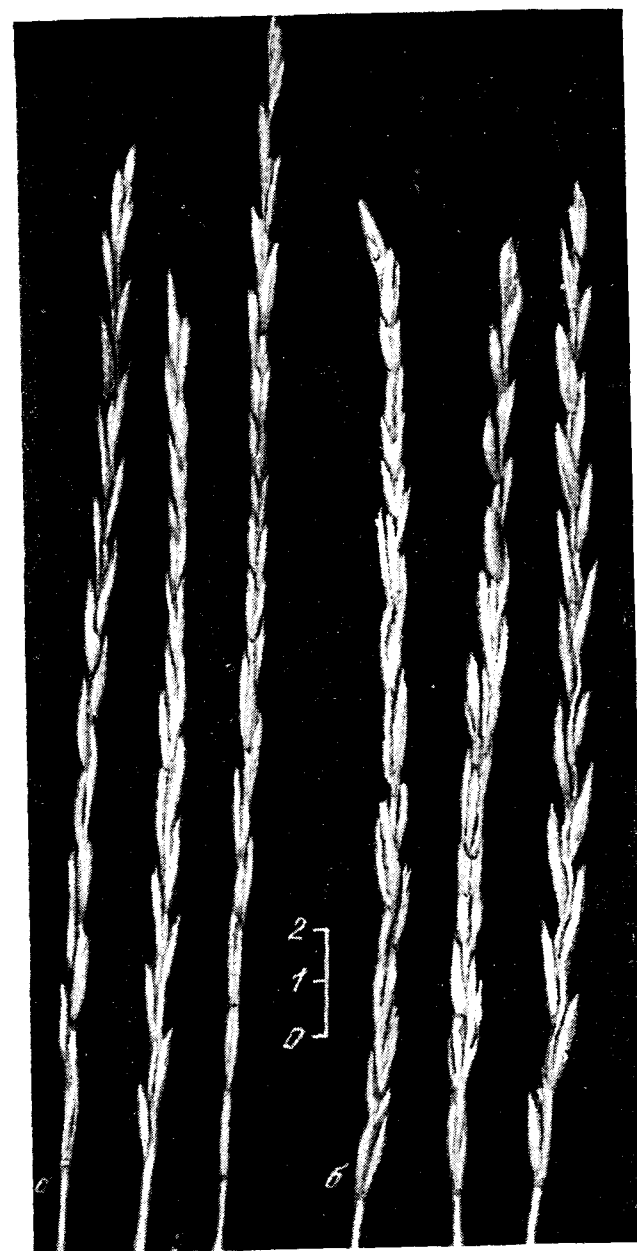


РИС. 19. Колосья растений F_1 *A. glaucum* × *A. repens*
а — диплоид; б — амфидиплоид

нях побега, имеющих удвоенный набор хромосом. Поэтому часть цветков на таком колосе была амфидиплоидной и имела фертильную пыльцу.

На второй год жизни у гибридов, подвергавшихся действию колхицина, кроме амфидиплоидных побегов, были и неизмененные, диплоидные. Путем клонирования получены полностью амфидиплоидные растения. В соматических клетках амфидиплоида содержится 84 хромосомы.

Амфидиплоидные растения имеют более широкую листовую пластинку, более толстую соломинку, чем диплоидные растения. Колосья их несколько крупнее, но колоски имеют меньше цветков, чем диплоидные: 6—7 и 9—10 соответственно (рис. 19).

Пыльца амфидиплоидов фертильная. Пыльники крупные, желтые, хорошо растрескивающиеся, пыльца из них свободно высыпается. Пыльцевые зерна у амфидиплоида крупнее, чем у диплоида и его родителей (рис. 20).

Озерненность колосьев амфидиплоида низкая — два-три зерна на один колос. Зерно амфидиплоида крупнее, чем диплоида (рис. 21, а).

Амфидиплоид в отличие от диплоида очень легко скрещивается с пшеницами, особенно если пшеница используется в качестве материнского растения. Для скрещивания с амфидиплоидом были взяты: выведенная нами озимая твердая пшеница, мягкая пшеница — 'Лютесценс 329' и пшеницы гибридного происхождения — пшенично-пырейные гибриды 'ППГ 186' и 'ППГ 599'. Кроме того, в скрещивания были включены 56-хромосомные пшенично-пырейные гибриды типа многолетней и зернохлебной пшеницы промежуточного типа: М 164, ЗП 108 и ЗП 1345 (табл. 7) ¹.

Наибольший процент удач скрещивания с амфидиплоидом по числу завязавшихся семян (73,8% от общего числа опыленных цветков) дала твердая пшеница. Несколько хуже скрещивались с амфидиплоидом 42- и 56-хромосомные виды пшеницы.

Таким образом, используя метод полиплоидии, мы преодолели не только стерильность первого поколения гибрида *A. glaucum* × *A. gereps*, но также его нескрещиваемость с пшеницей.

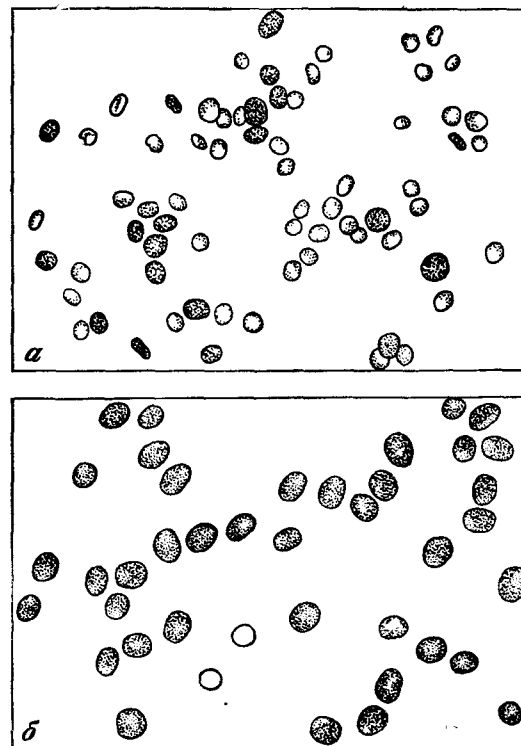
Твердые пшеницы при скрещивании с амфидиплоидом дают крупные гибридные семена, сильно сморщенные, с плохо сформированным зародышем (рис. 21, б). При проращивании этих семян часто наблюдаются нарушения в прорастании зародыша и замедленный темп его развития. Часть семян не прорастает совсем.

Семена, получающиеся в результате скрещивания мягких пшениц с амфидиплоидом (рис. 21, в), имеют хорошо выполненный эндосперм и отличаются замедленным темпом прорастания, при-

¹ Для удобства изложения в дальнейшем в таблицах и тексте амфидиплоид гибрида *A. glaucum* × *A. gereps* будет условно обозначаться АД.

РИС. 20. Пыльца гибрида F_1 *A. glaucum* × *A. gereps*

а — диплоид;
б — амфидиплоид



чем способность к прорастанию у гибридных семян зависит от сорта пшеницы, взятого в скрещивание. Особенно низкой всхожестью отличаются семена, полученные от скрещивания с амфидиплоидом озимого пшенично-пырейного гибрида 'ППГ 186'. Легче прорастают семена, полученные при скрещивании с амфидиплоидом озимого пшенично-пырейного гибрида 'ППГ 599' и особенно озимой пшеницы 'Лютесценс 329'. Хорошо прорастают гибридные семена, полученные от скрещивания с амфидиплоидом пшенично-пырейных гибридов, имеющих в соматических клетках 56 хромосом (рис. 21, г). Они имеют нормально развитый зародыш и отличаются хорошей выполненностью.

Гибриды первого поколения всех трех групп скрещивания: *T. durum* × АД, *T. aestivum* × АД и пшенично-пырейные гибриды типа многолетней пшеницы ($2n=56$) × АД, представляют собой многолетние мощные растения с длинными ползучими корневищами (рис. 22). Диаметр куста на второй год жизни растения достигает 70—75 см. Это указывает на то, что в первом поколении гибриды наследуют признак ползучести корневищ от своего дикого родителя.

Растения первого поколения от скрещивания пшениц с амфидиплоидом — стерильны. Однако анализ пыльцы небольшого чи-

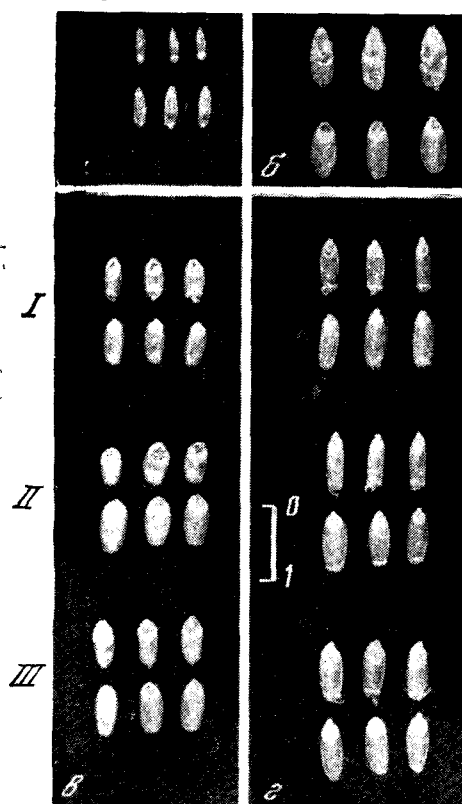


РИС. 21. Зерна гибридов

- а — *F₁* *A. glaucum* × *A. repens*, диглоид — верхний ряд, амфидиглоид — нижний ряд;
 б — *T. durum* × амфидиглоид (АД), *F₁* — верхний ряд, *T. durum* — нижний ряд;
 в — *T. aestivum* × *F₁* АД;
 I — Лютесценс 329 × *F₁* АД — верхний ряд, Лютесценс 329 — нижний ряд;
 II — ППГ 186 × *F₁* АД — верхний ряд, ППГ 186 — нижний ряд;
 III — ППГ 599 × *F₁* АД — верхний ряд, ППГ 599 — нижний ряд;
 г — 56-хром. сомные пшенично-пырейные гибриды × *F₁* АД;
 I — М 164 × *F₁* АД — верхний ряд, М 164 — нижний ряд;
 II — ЗП 1345 × *F₁* АД — верхний ряд, ЗП 1345 — нижний ряд;
 III — ЗП 108 × *F₁* АД — верхний ряд, ЗП 108 — нижний ряд

сла гибридных растений по каждой группе скрещиваний показал наличие в ней фертильных пыльцевых зерен с нормально сформированными спермиями и вегетативным ядром.

Среди гибридов, полученных от скрещивания твердой пшеницы с амфидиглоидом, встречаются растения, фертильность пыльцы которых равна 4—10% (у отдельных растений до 17%), но наряду с этим имеются растения с почти полностью стерильной пыльцой.

В табл. 8 приведены данные анализа пыльцы гибридов от скрещивания твердой пшеницы с амфидиглоидом.

У гибридов, полученных от скрещивания мягких пшениц с амфидиглоидом, фертильность пыльцы разная в зависимости от сорта пшеницы, взятого в скрещивание. В том случае, когда с амфидиглоидом скрещиваются пшеницы гибридного происхождения 'ППГ 186' или 'ППГ 599', фертильность пыльцы значительно ниже, чем в случае, когда в скрещивании участвовала озимая пшеница 'Лютесценс 329'. Фертильность пыльцы у растений *F₁* ('ППГ 186' × АД) и *F₁* ('ППГ 599' × АД) составила 0—3,4%, тогда как у растений *F₁* ('Лютесценс 329' × АД) она равна 9—

ТАБЛИЦА 7
Скрещиваемость пшениц с амфидиглоидом *F₁* *A. glaucum* × *A. repens* ($2n=84$)

Комбинация скрещивания	Год скрещивания	Число		Зависимость гибридных семян, %
		опыленных цветков	полученных зерен	
Озимая твердая пшеница × АД	1960	382	282	73,8
'Лютесценс 329' × АД	1960	120	56	46,7
'ППГ 186' × АД	1959	325	79	24,3
'ППГ 599' × АД	1959	286	45	15,7
М 164 × АД	1959	173	67	38,7
ЗП 108 × АД	1960	349	186	53,3
ЗП 1345 × АД	1960	301	30	9,9

ТАБЛИЦА 8

Фертильность пыльцы гибридов первого поколения от скрещивания озимой твердой пшеницы с амфидиглоидом

Номер растения	Число пыльцевых зерен				Фертильность пыльцы *, %
	просмотрено	фертильных	недоразвитых	стерильных	
5	817	30	19	768	3,7
12	691	45	23	623	6,5
17	533	4	4	525	0,8
19	661	116	21	524	17,5
21	647	70	15	562	10,8

* Фертильность пыльцы определяли путем окрашивания ее в ацетокармине.

20%, а у отдельных растений этого гибрида — достигает 27% (табл. 9).

Гибриды, полученные от скрещивания амфидиглоида с пшенично-пырейными гибридами ($2n=56$), имеют наиболее фертильную пыльцу. В этой группе скрещиваний встречается много растений, фертильность пыльцы которых бывает равна 20—35%. У отдельных растений пыльца содержит до 57% фертильных пыльцевых зерен.

Эти скрещивания являются весьма перспективными, причем из этой группы наибольший интерес представляют гибриды от скрещивания пшенично-пырейного гибрида М 164 с амфидиглоидом. Они дают растения, у которых фертильность пыльцы достигает 50—57% (табл. 10).

Хотя растения от скрещивания с амфидиглоидом 56-хромосомных пшенично-пырейных гибридов имеют значительное количество фертильной пыльцы, *F₁* всех трех групп скрещивания ока-



РИС. 22. Растения F_1 [$T. aestivum \times AD_1$ ($A. glaucum \times A. repens$)] на третий год жизни

залось бесплодным. В 1961 г. было просмотрено 2240 колосьев разных комбинаций и в них не найдено ни одного зерна.

Для получения второго поколения цветки гибридов первого поколения опыляли пылью одной из родительских форм. Кроме того, осуществили еще и искусственное перекрестное опыление гибридов между собой.

Опыление F_1 пылью родительских форм не дало положительных результатов. Было опылено 2782 цветка гибридов разных комбинаций скрещивания пылью мягких пшениц 'ППГ 186' и 'ППГ 599' и пылью пшенично-пырейных гибридов типа многолетней и зернокармальной пшеницы: М 164, ЗП 108 и ЗП 1345. Семян не было получено.

Более эффективным оказалось использование фертильной пыльцы гибридов для опыления колосьев родительских форм. В этом случае с большим успехом могут быть использованы гибриды, имеющие наиболее фертильную пыльцу (табл. 11).

Из двух зерен, полученных в 1960 г. от опыления промежуточного пшенично-пырейного гибрида типа зернокармальной пшени-

ТАБЛИЦА 9

Фертильность пыльцы гибридов первого поколения от скрещивания мягких пшениц с амфидиплоидом

Гибрид	Номер растения	Число пылевых зерен				Фертильность пыльцы, %
		просмотрено	фертильных	недоразвитых	стерильных	
F_1 ('Лютесценс 329' \times АД)	1	553	90	24	439	16,3
	2	575	51	20	504	8,9
	4	544	106	28	410	19,5
	6	559	152	40	367	27,2
F_1 ('ППГ 186' \times АД)	5851	533	0	1	532	0,0
	5871	613	8	18	587	1,3
	5896	507	1	0	506	0,2
F_1 ('ППГ 599' \times АД)	5873	575	9	13	553	1,6
	5886	599	4	7	548	0,7
	5887	741	25	17	699	3,4

ТАБЛИЦА 10

Фертильность пыльцы гибридов первого поколения от скрещивания 56-хромосомных пшенично-пырейных гибридов с амфидиплоидом

Гибрид	Номер растения	Число пылевых зерен				Фертильность пыльцы, %
		просмотрено	фертильных	недоразвитых	стерильных	
F_1 (М 164 \times АД)	4604	555	203	36	316	36,6
	4606	540	310	50	180	57,5
	4622	530	225	48	257	42,4
	4623	523	258	61	204	49,3
F_1 (ЗП 108 \times АД)	19	619	94	21	504	15,2
	21	597	12	5	580	2,0
	23	606	134	31	441	22,1
	25	567	236	33	298	41,7
F_1 (ЗП 1345 \times АД)	8	578	203	53	322	35,1
	9	574	143	32	399	24,9
	10	665	22	88	635	3,3
	11	632	132	26	474	20,9

цы — ЗП 108 — пылью гибрида F_1 (М 164 \times АД), в 1961 г. были выращены два растения. Одно из них оказалось фертильным, в трех его колосьях завязывалось 13 зерен. В 1961 г. от опыления гибрида ЗП 108 пылью F_1 (М 164 \times АД) получено еще пять зерен и от опыления гибрида ЗП 1345 — восемь зерен. Таким об-

ТАБЛИЦА 11

Результаты опыления колосьев промежуточных пшенично-пырейных гибридов пыльцой гибрида F_1 (М 164×АД)

Комбинация скрещивания	Год скрещивания	Число опыленных цветков	Получено гибридных зерен
ЗП 108× F_1 (М 164×АД)	1960	88	2
ЗП 108× F_1 (М 164×АД)	1961	231	5
ЗП 1345× F_1 (М 164×АД)	1961	660	8
М 164× F_1 (М 164×АД)	1961	95	0
Итого		1074	15

разом, предварительные скрещивания показали возможность получения последующих поколений у этих сложных гибридов.

Проведение скрещиваний в более широких масштабах и дальнейшая селекционная работа с гибридами должна привести к получению интересных форм однолетних и многолетних культурных злаков.

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ВИДОВ ПЫРЕЯ И ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫХ ГИБРИДОВ

Цитогенетические исследования видов пырея и пшенично-пырейных гибридов дали возможность выявить ядерно-геномную структуру видов пырея, филогенетические связи видов пшеницы и пырея и на основании этих данных установить закономерности механизмов формообразовательных процессов пшенично-пырейных гибридов.

Определение числа хромосом показало, что виды *A. glaucum* (Desf.) Roem. et Schult. syn. *A. intermedium* (Host) P. B., *A. trichophorum* (Link) Richt и *A. junceum* (L.) P. B. являются гексаплоидами, в их соматических клетках $2n=42$ хромосомы. *A. elongatum* имеет две формы: декаплоидную ($2n=70$, восточноевропейская) и диплоидную ($2n=14$, западноевропейская). В связи с тем, что наиболее ценные пшенично-пырейные гибриды получены при включении в гибридизацию пшеницы с видами пырея *A. glaucum* и *A. elongatum*, мы проводим основные цитогенетические исследования также на этом материале.

A. glaucum, включающий различные формы, во всех случаях имеет в соматических клетках $2n=42$ хромосомы с изредка встречающимися анеуплоидами $\pm 1-2$ хромосомы. В мейозе, как правило, образуется 21 бивалент и в некоторых метафазах I наблю-

дается один-два квадриналента или тривалента. В основном мейоз протекает правильно, за небольшим исключением. Количество фертильной пыльцы в среднем составляет 93%. Озерненность колосьев при естественном свободном опылении колеблется от 1,8 до 2,2 зерна на один колосок.

У декаплоидного *A. elongatum*, характеризующегося меньшей полиморфичностью, чем *A. glaucum*, в соматических клетках $2n=70$ хромосом, но число анеуплоидов с одной-двумя недостающими или дополнительными хромосомами несколько выше, чем у последнего. В метафазе I мейоза наряду с основной массой бивалентов наблюдаются в небольшом варьирующем числе триваленты, квадриналенты и даже пентаваленты и гексаваленты. Дальнейшее течение мейоза в основном имеет правильные черты. Количество фертильной пыльцы составляет в среднем 96%. Озерненность колоса у различных форм несколько различна и колеблется от 2, 8 до 3,4 зерен на один колосок, т. е. значительно выше, чем у *A. glaucum*.

Цитогенетические исследования первого поколения пшенично-пырейных гибридов, полученных от скрещивания мягкой пшеницы с пыреями *A. glaucum* и *A. elongatum*, показали, что число хромосом в соматических клетках, как и следовало ожидать, равно сумме гаплоидных чисел родительских форм: *T. aestivum* ($n=21$)×*A. glaucum* ($n=21$)= $2n=42$, *T. aestivum* ($n=21$)×*A. elongatum* ($n=35$)= $2n=56$. По морфологии и величине различить хромосомы пырея от хромосом пшеницы не представляется возможным. Разрабатываемая методика дифференциального окрашивания хромосом даст возможность идентифицировать хромосомы пшеницы и пырея.

Исследование микроспорогенеза у пшенично-пырейных гибридов первого поколения позволило установить сравнительно большое для отдаленных гибридов число конъюгирующих хромосом. Но вместе с тем наблюдается широкое варьирование в отношении числа и формы конъюгирующих хромосом.

У гибридов первого поколения *T. aestivum*×*A. glaucum* ($2n=42$) мейоз в материнских клетках микроспор (ММ) имеет много нарушений. В диакинезе и метафазе I наблюдается образование от 0 до 14 бивалентов, и соответственно этому остальные хромосомы являются унивалентными. Иногда встречаются 1—3 тривалента и тогда бивалентов меньше.

У гибридов первого поколения, полученных от скрещивания *T. aestivum*×*A. elongatum* ($2n=56$), в мейозе ММ наблюдается большое число конъюгирующих хромосом, в том числе от 7 до 21 бивалента, около 30% клеток имеют триваленты и 7% клеток имеют квадриналенты. Многие биваленты (около 43%) закрытого типа, а триваленты и квадриналенты — чаще в виде цепочки и только в отдельных случаях кольцеобразные. Наблюдаемое широкое варьирование в числе хромосомных ассоциаций во всех группах скрещивания и даже между растениями в пределах

гибридной комбинации объясняется главным образом гетерозиготностью пырейных форм. Кроме того, выявлено варьирование в образовании хромосомных ассоциаций даже в пределах одного и того же растения. Специальными исследованиями установлено, что это варьирование обусловлено влиянием условий среды, в первую очередь температурой и влажностью.

В наиболее ранних цитогенетических исследованиях многие авторы, наблюдая в первом поколении пшенично-пырейных гибридов большое число бивалентов, исходили из предположения аллосиндеза пшеничных и пырейных хромосом. В соответствии с условной системой геномных формул, предложенных Кихаром в 1924 г. для диплоидных, тетраплоидных и гексаплоидных видов пшеницы (A, AB, ABD), и на основании числа конъюгирующих хромосом в F_1 различных пшенично-пырейных гибридов было предположено, что геномная формула для *A. elongatum* должна быть $A_1A_2B_1B_2D_1D_2X_1X_2$, а для *A. glaucum* — $A_1A_2D_1X_1$.

Значок «a» указывает на некоторое предполагаемое отличие геномов *Agropyron* от *Triticum*. Но в целом эти геномные формулы показывают, что у *A. elongatum* предполагалось три генома, гомеологичных геномам *Triticum*, а у *A. glaucum* — два таких генома. Геномы X-специфические для пырея.

На основании этого были высказаны суждения о близком генетическом родстве пшеницы и пырея и даже необходимости объединения их в один род, а также о том, что *A. elongatum* генетически более близок к пшенице, чем *A. glaucum*.

Но дальнейшие исследования пшенично-пырейных, пшенично-ржаных межвидовых пырейных гибридов показали неправильность такой точки зрения и было установлено, что в первом поколении пшенично-пырейных гибридов ассоциация хромосом происходит не в результате аллосиндеза, как предполагалось, а в основном за счет автосиндеза главным образом пырейных и частично пшеничных хромосом. И только единичные пырейные хромосомы конъюгируют с пшеничными.

На основании многолетних и разносторонних исследований к настоящему времени для видов пырея установлены следующие геномные формулы: для *A. glaucum* $B_2E_1E_2$, для *A. elongatum* — $B_2E_1E_2F_1F_2$. Таким образом, гомеологичным геномом пшеницы и пырея можно считать до некоторой степени геном В. Но и он не полностью гомологичен и это подчеркивается значком «2».

Исходя из таких геномных структур становятся ясными вариации в числе ассоциирующих хромосом и отклонения от нормы в микроспорогенезе, а также особенности формообразования, о которых будет сказано позднее.

В соответствии с нарушениями конъюгации хромосом дальнейшее течение мейоза у всех групп гибридов первого поколения характеризуется большими отклонениями от нормы. В метафазе отмечается широкое варьирование конъюгирующих хромосом, большинство остаются унивалентными, многие из них отбро-

шены за пределы веретена. Часто встречаются клетки, у которых имеются два веретена вместо одного, а также клетки с трехполюсным веретеном. В анафазе I расхождение хромосом в значительной степени беспорядочное. После расхождения к полюсам веретена хромосом, составлявших биваленты, экваториальную часть занимают униваленты, которые отходят к полюсам в большинстве случаев в неодинаковом числе с предварительным разделением или без деления на хроматиды.

Некоторые из унивалентов остаются на экваторе, другие отброшены в плазму, в дальнейшем они образуют микроядра или лизуются. В телофазе I хромосомы долгое время остаются не объединенными; характерным является наличие того или иного числа микроядер. В анафазе I и телофазе I нередко наблюдаются хроматинные мосты.

Второе деление мейоза также протекает с большими отклонениями от нормы, особенно это сказывается на образовании микроядер, причем некоторые из них образованы многими хромосомами. В результате вместо тетрад нередко образуются пентады или гексады. Пыльца пустая, abortивная, но среди пустой пыльцы наблюдаются отдельные пыльцевые зерна, выполненные цитоплазмой. При просмотре пыльцы под микроскопом в ацетокармине такие пыльцевые зерна хорошо красятся и в них можно видеть вегетативное ядро и два спермия. Но эти нормальные пыльцевые зерна остаются недеятельными, так как пыльники с малым количеством нормальной пыльцы кожистые и не растрескиваются. При вскрытии их пинцетом или препаровальной иглой и нанесении содержимого на рыльце цветков пшеницы завязываются семена, но в небольшом числе. Однако у отдельных гибридных растений иногда наблюдается растрескивание пыльников, в которых находится до 60% нормально выполненных цитоплазмой, хорошо окрашивающихся в ацетокармине пыльцевых зерен.

Склонность к образованию нормальной пыльцы и растрескиванию пыльников далеко не стабильна. Одно и то же растение в разные годы вегетации даст различные показатели в этом отношении. И более того, в пределах одного и того же растения, но у различных по развитию побегов процент нормальной пыльцы в пыльниках и растрескивание пыльников бывает далеко неравнозначными; чаще растрескивание пыльников наблюдается у основных хорошо развитых побегов.

Совершенно очевидно, что образование в сравнительно большом количестве нормальной пыльцы и особенно растрескивание пыльников зависят не только от генетических особенностей гибридного растения, но и от метеорологических условий во время мейоза и цветения. Это легко наблюдать в отношении растрескивания пыльников. При большой влажности воздуха и почвы, когда клетки растения, в том числе пыльцевые зерна, находятся в хорошем тургорном состоянии, растрескивание пыльников осуществляется значительно легче. В этом случае растрескивание

пыльников происходит даже при 40%-ном содержании в них нормально сформированных пылевых зерен. При пониженной влажности почвы и высокой температуре эти пыльники остаются нелопнувшими.

Процесс макроспорогенеза в первом поколении пшенично-пырейных гибридов протекает совершенно аналогично описанному микроспорогенезу.

У этих гибридов жизнеспособными макроспорами являются единичные яйцеклетки. Об этом свидетельствует тот факт, что растения F_1 почти полностью стерильны. На тысячу опыленных цветков завязывается одна — пять зерновок.

Для выяснения вопроса о том, какие гаметы и с каким числом хромосом являются жизнеспособными, были проведены анализирующие скрещивания. Цветки растений первого поколения опыляли пылью мягкой пшеницы, у которой имеется определенное число хромосом ($2n=42$). Полученные таким образом семена и затем растения $F_2(B_1)$ имели в соматических клетках $2n=63\pm 1-2$ хромосомы. Это подтвердило наше предположение о том, что жизнеспособными яйцеклетками являются те, которые имеют реституционное ядро, т. е. ядро с нередуцированным числом хромосом, равным 42.

Процесс формирования из F_1 пшенично-пырейных гибридов октоплоидных форм типа многолетней пшеницы очень существенно отличается от формирования гибридов типа мягкой пшеницы. Эти различия в методах и схемах начинаются уже после первого беккрасса пшенично-пырейных гибридов с пшеницей.

Как было описано выше, первое поколение пшенично-пырейных гибридов имеет почти полное сходство с пыреем: растения многолетние, мощные, их колос узкий, очень рыхлый с ломким стержнем. Для преодоления стерильности и окультуривания их колоса необходимо F_1 опылить искусственно пылью пшеницы, или фертильных пшенично-пырейных гибридов старших поколений, или предоставить F_1 свободному опылению указанных растений. Число завязывающихся зерновок у F_1 составляет долю процента с широким варьированием в зависимости от комбинации скрещивания, условий среды во время микро- и макроспорогенеза и цветения, а также от наличия в изобилии во время цветения соответствующей пыли у растений, окружающих первое поколение пшенично-пырейных гибридов. Растения второго поколения пшенично-пырейных гибридов, полученные после первого беккрасса с пшеницей — $F_2(B_1)$ — (*T. aestivum* × *A. glaucum*) × *T. aestivum*, имеют в соматических клетках $2n=63$ хромосомы.

Они являются сесквидиплоидами, обладая двумя хромосомными комплексами мягкой пшеницы и одним пырейным. В том случае, когда опылителем является один сорт пшеницы в пределах каждой гибридной комбинации, растения довольно выравнены. Некоторые мелкие различия могут быть в зависимости от степени гетерозиготности пырея.

Генетический механизм формирования $F_2(B_1)$ можно представить в следующем виде. Яйцеклетки с реституционным ядром, содержащие соматический набор хромосом растений F_1 с геномами $ABDB_2E_1E_2$, при беккроссе с пшеницей, имеющей геномы ABD , дают начало образованию $F_2(B_1)$ такой геномной структуры, как $AA+BB+DD+B_2+E_1E_2$.

Эти гибриды F_2 хорошо развиваются, имеют большое сходство с пыреем, но у них уже проявляются, хотя и слабо, признаки пшеницы. В процессе микро- и макроспорогенеза этих гибридов пшеничные хромосомы геномов ABD , полученные от первого поколения гибридов, образуют биваленты с гомологичными хромосомами, включенными при беккроссе с пшеницей. Кроме того, гомеологичные геномы пырея E_1E_2 также могут образовать дополнительно от 0 до 7 бивалентов; хромосомы пырейного генома B_2 , как правило, остаются унивалентными или одна-две из них могут присоединяться к бивалентам пшеницы BB и образовать триваленты.

В анафазе хромосомы, составлявшие биваленты, отходят к полюсам, а униваленты после них занимают экваториальную зону, где делятся на хроматиды или без разделения отходят к тому и другому полюсу.

Некоторые из унивалентов остаются невключенными в дочерние ядра, образуя микроядра или лизируясь.

Необходимо отметить, что у большинства растений $F_2(B_1)$ мейоз имеет много нарушений в результате различных причин: общей перегрузки ядра и в таких условиях слабым проявлением гомеологичности геномов пырея E_1E_2 . В тех случаях, когда многие хромосомы E_1E_2 остаются унивалентными в дополнение к унивалентам B_1 , они создают много нарушений, что ведет к образованию нежизнеспособных макро- и микроспор. В результате многие растения имеют очень слабую фертильность. У фертильных растений $F_2(B_1)$ жизнеспособные гаметы имеют геномы $ABDE_1$ (или E_2 или смешанный из хромосом $E_1E_2+B_2$ от 0 до 7). При самоопылении и перекрестном опылении, когда встречаются гаметы подобных геномных структур, возникают и формируются растения F_3 , имеющие примерно такую геномную формулу $AA+BB+DD+E_1E_1$ (или E_2E_2) + B_2 (от 0 до 7). Хромосомы B_2 , которые в $F_2(B_1)$ были унивалентными, постепенно элиминируются. Это простейший путь формирования растений типа многолетней пшеницы, которые имеют полный хромосомный комплекс пшеницы и дополнительно геном пырея, т. е. $AABBDDEE$. Часто процесс формирования 56-хромосомных пшенично-пырейных гибридов протекает более сложно. Особенно часты отклонения за счет недостаточно стабильной конъюгации хромосом геномов E_1E_2 ; иногда возникает недостаток или избыток этих хромосом. Но в конце концов с каждой новой генерацией в результате лучшей жизнеспособности гамет типа $ABDE_1$ увеличивается и количество растений со стабильным октоплоидным числом хромосом.

Мы рассмотрели случаи, когда растения $F_2(B_1)$ самоопыляются или опыляются пылью октоплоидных пшенично-пырейных гибридов. Но если растения $F_2(B_1)$ снова опылить пылью мягкой пшеницы, т. е. провести второй беккросс, то весь формообразовательный процесс пойдет в сторону мягкой пшеницы.

Рассмотрим это на примере с геномными формулами. Растения $F_2(B_1)$ дают гаметы, имеющие геномную структуру $ABDEB_2$ (от 0 до 7). При оплодотворении их гаметой мягкой пшеницы с геномами ABD возникают растения $F_3(B_2)$, которые имеют следующую геномную структуру: $AA+BB+DD+E$ (от 0 до 7) и B_2 (от 0 до 7). Хромосомы геномов E и B_2 , как не имеющие партнеров, будут элиминироваться уже при образовании гамет F_3 . И в следующем, четвертом поколении многие растения будут иметь геномную структуру $AA+BB+DD$, т. е. это будут растения типа мягкой пшеницы, у которых еще содержатся единичные хромосомы геномов B_2 и E и поэтому сохраняются некоторые черты пырея. Но в дальнейшем и эти пырейные хромосомы будут элиминироваться. Пырейный наследственный материал у пшенично-пырейных гибридов типа мягкой пшеницы может сохраняться в форме отдельных пырейных сегментов в пшеничных хромосомах, или, как теперь отмечают некоторые исследователи, отдельные пырейные хромосомы могут быть в пшенично-пырейных гибридах как дополнительные или заменяющие пшеничные хромосомы. Но во всех этих случаях растения относятся к типу однолетних мягких пшениц, а пырейные признаки у них проявляются в слабой форме.

Рассмотренные механизмы формирования октоплоидных форм при гибридизации мягкой пшеницы с *A. glaucum* протекают аналогично и при скрещивании мягкой пшеницы с *A. elongatum*.

Основная разница заключается в том, что этот вид пырея имеет большее число хромосом, поэтому у пшенично-пырейных гибридов они сохраняются в большем числе поколений.

ПОЛИПЛОИДИЗАЦИЯ ПЕРВОГО ПОКОЛЕНИЯ ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫХ ГИБРИДОВ

Для преодоления стерильности первого поколения пшенично-пырейных гибридов, а также получения стабильных высокоплодovitых многолетних форм, содержащих в дополнение к пшеничному хромосомному комплексу не один пырейный геном, как у многолетних и зернокармальных пшениц, а два-три, были проведены большие работы по обработке колхистином семян, полученных от скрещивания пшеницы с пыреем, а также растений первого поколения пшенично-пырейных гибридов.

У гибридов мягкой и твердой пшеницы с пыреем *A. elongatum*, где число хромосом было равным $2n=56$ и $2n=49$, амфидиплоидных форм получить не удалось. Мы полагаем, что это объясняется высоким числом хромосом у этих гибридов и поэтому при по-

липлоидизации создаются неблагоприятные ядерно-плазменные отношения. Возникающие клетки с удвоенным числом хромосом являются нежизнеспособными.

У гибридов *T. aestivum* × *A. glaucum* и *T. durum* × *A. glaucum* амфидиплоидные формы получены при обработке гибридных семян колхистином, причем у вторых они возникают чаще, чем у первых. В соматических клетках амфидиплоидов *T. aestivum* × *A. glaucum* имеются $2n=84$ хромосомы, у *T. durum* × *A. glaucum* — $2n=70$.

У амфидиплоидных форм так же, как у амфигаплоидных, в сильной степени доминируют пырейные признаки. По морфологическим признакам они также почти не отличаются от пырея. Большинство растений являются химерными, т. е. одни побеги у них диплоидные, а другие — тетраплоидные.

Амфидиплоидные побеги несколько отличаются от амфигаплоидных: немного более утолщенной соломиной и утолщенной листовой пластинкой, увеличенным размером колоса, увеличенным размером устьичных клеток и главное — фертильной пылью и фертильными яйцеклетками. У химерных растений амфигаплоидные побеги растут и развиваются быстрее и, если их не удалять, они часто заглушают амфидиплоидные.

У амфидиплоидных побегов в пыльниках содержится примерно до 50% жизнеспособной пыли с широким варьированием у разных комбинаций и в зависимости от экзогенных условий.

Пыльцевые зерна амфидиплоидов трехклеточные. При опылении такой пылью кастрированных цветков мягкой или твердой пшеницы у них завязываются семена, что свидетельствует о жизнеспособности пыли.

Фертильность амфидиплоидов пшенично-пырейных гибридов в среднем значительно ниже, чем у тех межродовых амфидиплоидов, которые получены от гибридов, характеризующихся полным асиндизмом хромосом в мейозе, например, пшенично-ржаных, пшенично-элимусных и др.

Экспериментально полученные пшенично-пырейные амфидиплоиды представляют интерес только для дальнейшего скрещивания их с тем или другим видом пшеницы в зависимости от задач, стоящих перед селекционером. Но необходимо отметить, что при скрещивании пшеницы с амфидиплоидами дальнейшее формообразование характеризуется теми же закономерностями, какие наблюдаются при беккроссе амфигаплоидов с пшеницей. Объясняется это тем, что у амфигаплоидов жизнеспособными гаметами являются те, которые имеют реституционное ядро с передуплоуленным числом хромосом. Таким образом, эти гаметы по хромосомному составу такие же, какие формируются у амфидиплоидов соответствующих гибридных комбинаций. Поэтому у пшенично-пырейных гибридов полиплоидизация не имеет того значения, как у большинства межродовых совершенно стерильных гибридов.

II

ПЕРВЫЕ МНОГОЛЕТНИЕ ПШЕНИЦЫ И ИХ ИЗУЧЕНИЕ

МНОГОЛЕТНИЕ ПШЕНИЦЫ М 34085 И М 23086

Первые многолетние пшеницы получены и описаны нами еще в 1937 г. во время работы в Омске, где, как известно, очень суровые условия зимовки. Из этих первых многолетних пшениц особого внимания заслуживают № 23086 и № 34085, которым в дальнейшем мы присвоили литер М, что означает «многолетняя», и стали обозначать как М 23086 и М 34085 так же, как обозначаем все новые многолетние пшеницы.

Эти первые многолетние пшеницы получены при гибридизации ярового сорта мягкой пшеницы 'Саратовская 062' с *A. glaucum* (Desf.) Roem. et Schult. при последующих беккроссах с пшеницей и систематических отборах.

Многолетняя пшеница М 34085 представляет собой мощное растение с большой кустистостью и хорошей облиственностью, особенно в нижнем ярусе. Корневая система мочковатая, форма куста прямостоячая, высота растений в среднем равна 90—100 см. Солома довольно прочная, неполегающая, кустистость высокая, особенно при разреженном посеве. Так, на среднеплодородных почвах при площади питания 12×5 см продуктивная кустистость в среднем равна 5,1. Число отрастающих к осени побегов равно 6,4. Общая кустистость достигает 35 стеблей на одно растение.

Растения имеют много своеобразных черт. Особой отличительной чертой является двухъярусное, очень ярко выраженное, опушение необычно длинными волосками верхней стороны довольно широкой листовой пластинки (до 2 см шириной). По этому признаку многолетняя пшеница М 34085 и теперь отличается не только от всех мягких и твердых пшениц, но и от всех новых многолетних пшениц.

Вдоль разреза влагалищной части листа, особенно молодых листочков, наблюдаются густо посаженные реснички.

Колос при созревании белый с желтоватым оттенком, ригидный, трудно обмолачиваемый, остистый (рис. 23). Ости белые, грубо зазубренные, в средней части колоса несколько длиннее, чем в нижней и верхней, но и самые длинные ости не превышают



РИС. 23. Колосья и зерно многолетней пшеницы М 34085

половину длины колоса и, таким образом, их правильнее назвать полустеистыми.

Колос не поникающий при созревании. Средняя длина колоса 9—10 см. Число колосков в колосе 6—18, число цветков в колоске 5—7. Колосковые чешуи голые. В хорошо развитых колосьях среднее число зерен на колосок достигает 5—6. Число зерен на одно растение при разреженном посеве колеблется в среднем от 300 до 350. Зерно пшеничного типа, красное, средней крупности с абсолютным весом от 25 до 33 г.

Вторая многолетняя пшеница М 23086 в отличие от М 34085 является безостой (рис. 24). Отличается она и слабым опушением листовой пластинки листа. У нее сильная реснитчатость ушков, сильное опушение влагалища листа, высокая кустистость (до 50

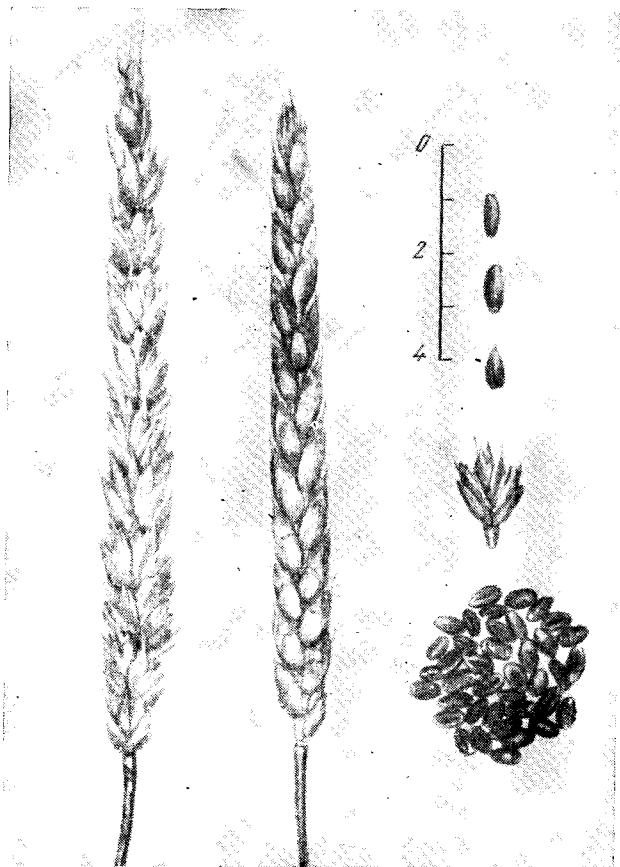


РИС. 24. Колосья и зерно многолетней пшеницы М 23086

и выше стеблей на одно растение). Характерной особенностью является очень широкое прямое плечо колосковой чешуи.

Созревание так же, как и у других многолетних злаковых растений, у многолетних пшениц идет сверху вниз, т. е. в момент полной зрелости колоса его стебель — листья долгое время находятся в зеленом состоянии. Длина вегетационного периода от всходов до созревания зерна в условиях Омска равна 120 дням. Наряду с созревающими побегами от зоны кущения развиваются новые побеги, т. е. побеги возобновления, и происходит так называемое отрастание растений, которое происходит особенно хорошо после уборки стеблей со спелыми колосьями. Отрастание растений проходит довольно дружно. Неотрастающих кустов, как правило, не отмечается; степень (мощность) отрастания варьирует довольно сильно.

Экспериментальный посев многолетних пшениц М 34085 и М 23086 под зиму в условиях Омской обл. показал ее лучшее весеннее состояние по сравнению с контролем — высокостойкой озимой пшеницей Лютеценс 329 Саратовской станции. Это было первым свидетельством высокой зимостойкости многолетней пшеницы.

Описанные нами многолетние формы пшеницы обладают необычайной жизнеспособностью. Еще в опыте, проведенном в 1936 г., выявлена их высокая регенерационная способность. Посеянные в феврале 200 г зерна многолетней пшеницы М 34085 дали в условиях теплицы около 7500 растений. После фазы кущения в апреле провели вегетативное размножение этих растений путем простого клонирования их на части. Каждый отдельный побег с корешком пересаживали в вегетационный сосуд. Таким образом общее число растений было доведено в теплице до 18 500. При пересадке растений в грунт, несколько задержавшейся из-за сильных холодов, когда растения уже начали выколашиваться, их снова клонировали и число растений в грунте было доведено до 24 000.

Надземная часть пересаженных растений частично погибла, частично сохранилась и дала незначительный урожай. Только с наступлением более благоприятных погодных условий, в первой половине июля, вновь началось массовое отрастание уже полузасохших растений, которые и дали вторичный урожай в 15 кг. Все растения, оставшиеся в поле, пошли в зиму в хорошем состоянии.

Испытание первых форм многолетней пшеницы показало, что, являясь биологически многолетними, они на второй год вегетации сохраняются только при особо благоприятных условиях. Посевы многолетней пшеницы М 34085 в условиях Чуйской долины на Киргизской селекционной станции (г. Фрунзе, ныне Киргизский научно-исследовательский институт земледелия) в 1939—1945 гг. показали, что она прекрасно сохраняется на второй год вегетации на богарных землях. Но процент сохранившихся растений после второй зимовки варьирует примерно от 27 до 80% в зависимости от метеорологических условий года, и главным образом — от влажности в период после уборки урожая. В это время, т. е. в июле и августе, а часто и сентябре, совершенно не выпадает осадков и почва просыхает на большую глубину. Поэтому на богарных землях, особенно на необеспеченной богаре, выживают только очень немногие растения.

Однолетние озимая и яровая пшеница в условиях Чуйской долины возделываются в основном на поливных землях. Посевы озимых и яровых пшениц на богаре в меньшей степени, чем многолетняя пшеница, страдают от недостатка влаги в этих условиях, так как до наступления сильного иссушения почвы они успевают налить зерно и созреть.

Испытание в условиях богары показало, что многолетняя пшеница не выдерживает засухи в конце лета и начале осени. И рас-

тения погибают не от недостаточной морозостойкости во второй год вегетации, а от иссушения почвы. Испытание же многолетней пшеницы в условиях полива показало, что в этом случае растения страдают от очень сильного уплотнения почвы, которое происходит при поливах напуском. Так как при первом же поливе почва очень сильно уплотняется и из-за этого теряет влаги больше, чем до полива, то, начав поливать посеы, приходится все больше заботиться о сохранении влаги. Озимой пшенице, как правило, достаточно двух-трех поливов до ее созревания, а многолетней пшенице в засушливый период (июль — сентябрь) требуется еще несколько дополнительных поливов.

Поэтому решено было провести испытания многолетней пшеницы на обеспеченной богаре и на сазовых почвах с близким залеганием грунтовых вод в низовьях Чуйской долины Киргизии. Опыты, проводимые в 1942—1944 г. на сазовых почвах, дали весьма интересные результаты. Многолетняя пшеница плодоносила два года при полном сохранении растений в совхозе, расположенном в низовьях Чуйской долины (60 км от г. Фрунзе). Но в условиях военного времени проводить исследования и обеспечивать уход за посевами было чрезвычайно трудно.

Опыты, проведенные на обеспеченной богаре, дали также положительные результаты. Но по урожаю зерна М 34085 уступала во всех хозяйствах озимой пшенице. Работу пришлось прекратить из-за напряженного военного периода. Кроме того, многолетнюю пшеницу, как правило, высевали в непосредственной близости с озимой пшеницей. В результате ее склонности к перекрестному опылению она опылялась пылью озимой пшеницы и в дальнейшем происходило сильное расщепление признаков и постепенная потеря многолетности. Некоторые агрономы приписывали это явление перерождению. В действительности же необходимо было проводить посеы на участках, изолированных от посевов однолетней пшеницы, и, кроме того, проводить систематический отбор типичных для сорта растений и только с них брать семена для дальнейшего посева.

Обе формы первых многолетних пшениц М 23086 и М 34085 являются настоящими двуручками: при посеве весной они ведут себя как яровые пшеницы и выколашиваются в тот же год, а при посеве осенью они становятся типично озимыми и выколашиваются на следующий год. Опыты по выявлению у этих пшениц характера цикла развития проводили в Омске, Алма-Ате и Москве. Во всех этих весьма различных между собой условиях они ведут себя как двуручки. Подробнее об этом будет сказано дальше.

Вегетационный период этих многолетних пшениц колеблется в зависимости от метеорологических условий года и составляет в первый год жизни при весеннем посеве в среднем 100—110 дней. При осеннем посеве и на второй год жизни они созревают на 10—20 дней раньше. При достаточной стабильности по морфологическим признакам обе формы многолетней пшеницы широко по-

лиморфны по способу опыления, степени послеуборочного отрастания и периоду созревания.

При посеве осенью в районе Омска и под Москвой многолетние пшеницы М 23086 и М 34085 хорошо зимуют в первую зиму, быстро оправившись от зимне-весенних повреждений, рано трогаются в рост. Осенью, после плодоношения и уборки на зерно, растения многолетней пшеницы дают отрастание новых генеративных побегов, которые, характеризуясь интенсивным ростом, при благоприятных условиях продолжительной теплой осени колосятся и нормально цветут, но, не пройдя закалки, эти многолетние пшеницы, особенно в условиях суровых зим Сибири, вымерзают во время второй зимовки.

В результате испытаний в условиях Московской обл. и Сибири выяснилось, что производственного значения многолетние пшеницы М 34085 и М 23086 в средней полосе Советского Союза и в Сибири иметь не будут, вследствие их слабой зимостойкости во вторую зимовку. В условиях Московской обл. эти пшеницы в первый год вегетации дают два урожая: один — на зерно, второй — на сено. Результаты трехлетних испытаний многолетней пшеницы М 34085 в Немчиновке под Москвой приведены в табл. 12.

ТАБЛИЦА 12
Урожайность многолетней пшеницы М 34085 за три года

Год посева (осень)	Год уборки	Урожай, ц/га	
		Первый укос зерна	Второй укос сена
1939	1940	18,2	13,0
1940	1941	22,4	17,0
1941	1942	15,0	Учет не производился
Среднее за три года		18,5	15,0 (за два года)

Отрастание молодых побегов от зоны кущения после первого укоса на зерно и второго укоса на сено, как правило, хорошее. Но большая гибель растений на второй год жизни заставляет нас рассматривать М 34085 и М 23086 для нечерноземной зоны Советского Союза как однолетнюю, но двуукосную культуру.

Интересно отметить высокую солеустойчивость М 34085. Специальные исследования по развитию растений М 34085 на засоленных почвах позволили отнести ее к группе солеустойчивых растений. Она более чувствительна к хлористым солям и менее — к сернокислым. Малые дозы засоления NaCl действуют на многолетнюю пшеницу М 34085 как стимуляторы, повышая ее урожай, при сравнении с незасоленной средой; при 0,25%-ном засолении NaCl М 34085 дает неснижающийся урожай, небольшое снижение

наступает при 0,35%. Она даже при высоких дозах засоления дает хорошо выполненное полноценное зерно с повышенным содержанием белка.

Нами отмечено, что при повышенном поступлении солей в растения пшеницы происходит их вынос на поверхность ассимилирующих тканей, при этом кристаллы соли на листьях, стеблях и колосе при солнечном освещении создают своеобразный колорит растению.

Избыточное азотистое питание, обуславливающее широкое отношение зерна к соломе, щуплость зерна и пониженную всхожесть семян, оказывает более отрицательное влияние на качество урожая, чем засоление почвы.

Так как многолетняя пшеница является новой для земледелия культурой, остановимся на характеристике ее мукомольно-хлебопекарных качеств — признаке столь же важном, как и величина урожая. Анализ качества зерна, муки и хлеба первых многолетних пшениц проводили в технологических лабораториях Сибирского научно-исследовательского института зернового хозяйства (г. Омск) и Научно-исследовательского института сельского хозяйства центральных районов нечерноземной зоны (Немчиновка Московской обл.).

Для характеристики мукомольно-хлебопекарных качеств зерна многолетней пшеницы М 34085, выращенной в Сибири, приведем данные технологической лаборатории Сибирского научно-исследовательского института зернового хозяйства (табл. 13).

По содержанию клейковины сорт М 34085 не имел себе конкурентов среди наиболее распространенных в те годы в Сибири яровых пшениц. Мукомольно-хлебопекарная характеристика зерна многолетней пшеницы М 34085, выращенного под Москвой, по данным Института зернового хозяйства нечерноземной полосы, приводится в табл. 14.

Наличие глубокой и широкой бороздки у зерна многолетней пшеницы М 34085 и недостаточная его выполненность снижают выход муки (68%) в сравнении с пшеницей 'Лютесценс 062'.

ТАБЛИЦА 13

Мукомольно-хлебопекарные свойства многолетней пшеницы М 34085
(в среднем за 1937—1939 гг.)

Сорт	Стекло- виль- ность зерна, %	Выход муки, %	Цвет мяки- ша, балл	Пористость хлеба, балл	Объемный выход из 100 г, мл	Клейковина, %	
						сырая	сухая
Многолетняя пшеница М 34085	81	70,0	65	83	493	53,2	18,8
'Мильтурум 0321'	72	72,3	72	75	501	45,0	14,4
'Цезиум 0111'	93	75,0	73	77	522	47,1	14,9

ТАБЛИЦА 14

Мукомольно-хлебопекарные качества зерна многолетней
пшеницы М 34085

Показатель	'Лютес- ценс 062'	Многолет- няя пшеница М 34085	Показатель	'Лютес- ценс 062'	Многолет- няя пшеница М 34085
Выпечка без сахара					
Выход муки, %	76,7	68,0	Цвет хлеба, балл	70	50
Клейковина в му- ке, %			Пористость хлеба, балл	70	65
сырая	41,9	57,8	Распльвчатость хлеба, балл	0,24	0,27
сухая	14,0	16,1	Объемный выход хлеба (из 100 г), мл	325	345
Выпечка с сахаром					
Цвет хлеба, балл	74	50			
Пористость хлеба, балл	63	67			
Распльвчатость хлеба, балл	0,29	0,38			
Объемный выход хлеба (из 100 г), мл	435	407			

у которой последний достигает 76,7%. Вместе с тем в зерне многолетней пшеницы содержится большой процент сырой клейковины (57,8%) в сравнении с исходной формой пшеницы (41,9%). Отмечается превышение над пшеницей 'Лютесценс 062' и по содержанию сухой клейковины (16,1 против 14,0%).

По цвету хлеб из многолетней пшеницы несколько уступает хлебу из обычной пшеницы 'Лютесценс 062'. По объему при выпечке с сахаром хлеб многолетней пшеницы стоит ниже хлеба из пшеницы 'Лютесценс 062', но при выпечке без сахара отмечается большой объем у гибрида М 34085, что свидетельствует о большой сахарообразующей способности муки многолетней пшеницы.

В хлебопекарном отношении исследованные первые многолетние формы неодинаковы. Так, судя по анализу зерна урожая 1939 г., форма М 23086 отличается хорошими физическими показателями, приятным вкусом и лишь в небольшой степени уступает стандартным сортам пшениц по цвету. Особенно хорошие результаты (лучшие, чем 'Лютесценс 062') дает форма при выпечке с добавлением в тесто бромата калия. Мы можем сказать, что по основным хлебопекарным показателям сорт М 23086 стоит на одном уровне с обычной пшеницей.

Форма М 34085 дает примерно одинаковый с пшеницей объемный выход хлеба, но уступает ей по вкусу, цвету и отчасти по пористости.

Хлеб из М 34085 хорошо пористый с желтоватым оттенком, но в той или иной степени темнее, чем пшеничный хлеб, выпеченный из муки одинакового с многолетней пшеницей выхода.

Водопоглотительная способность муки высокая — 60–64%. Обращает на себя внимание способность многолетних пшениц сравнительно хорошо удерживать форму теста в процессе выпечки. В этом отношении они превосходят даже некоторые сорта пшениц, в том числе 'Лютесценс 062'.

По содержанию сырого протеина и белка многолетняя пшеница М 34085 значительно превышает яровую пшеницу 'Лютесценс 062'. В ее зерне содержится в среднем 24,4% сырого протеина или 21,8% белка, в то время как у 'Лютесценс 062' эти показатели соответственно равны 17,7 и 15,6%.

Суммируя изложенное, необходимо сказать следующее. Несмотря на то, что первые многолетние пшеницы при благоприятных условиях могут вегетировать и плодоносить, два года давая урожай зерна и дополнительно укос сена, имеют пшеничный колос и пшеничное зерно, обладают чрезвычайным иммунитетом и абсолютной неосыпаемостью и другими хозяйственно-ценными признаками, они все же не удовлетворили нас из-за некоторых существенных недостатков: 1) позднее созревание зерна в первый год жизни; 2) недостаточно культурный тип зерна; 3) трудная обмолачиваемость; 4) полиморфизм по способу опыления; 5) способность естественно опыляться пылью с однолетних яровых и озимых сортов пшеницы, что ведет к образованию пестрой популяции; 6) неравномерность созревания и отрастания; 7) потребность в высокой агротехнике и достаточном количестве влаги, особенно в момент весеннего и осеннего отрастания. Получение высоких урожаев на второй и третий годы жизни возможно при высоком качестве основной вспашки, внесении удобрений, доброкачественных предпосевных работах и подкормках в последующие годы жизни.

В настоящее время первые многолетние пшеницы М 34085 и М 23086 мы рассматриваем как первых предвестников новой культуры.

МНОГОЛЕТНЯЯ ПШЕНИЦА М 164

Из первых многолетних пшениц определенный интерес представляет М 164, характеризующаяся своей стабильностью и оригинальным плотным строением колоса (рис. 25). На 10 см длины колоса приходится 14–15 члеников колосового стержня, т. е. по этому признаку М 164 ближе к пшеничному родителю, чем формы, полученные ранее. Колос темно-красного цвета, веретеновидной формы, средней длины, равной 13–17 см, и 0,7–0,9 см шириной.

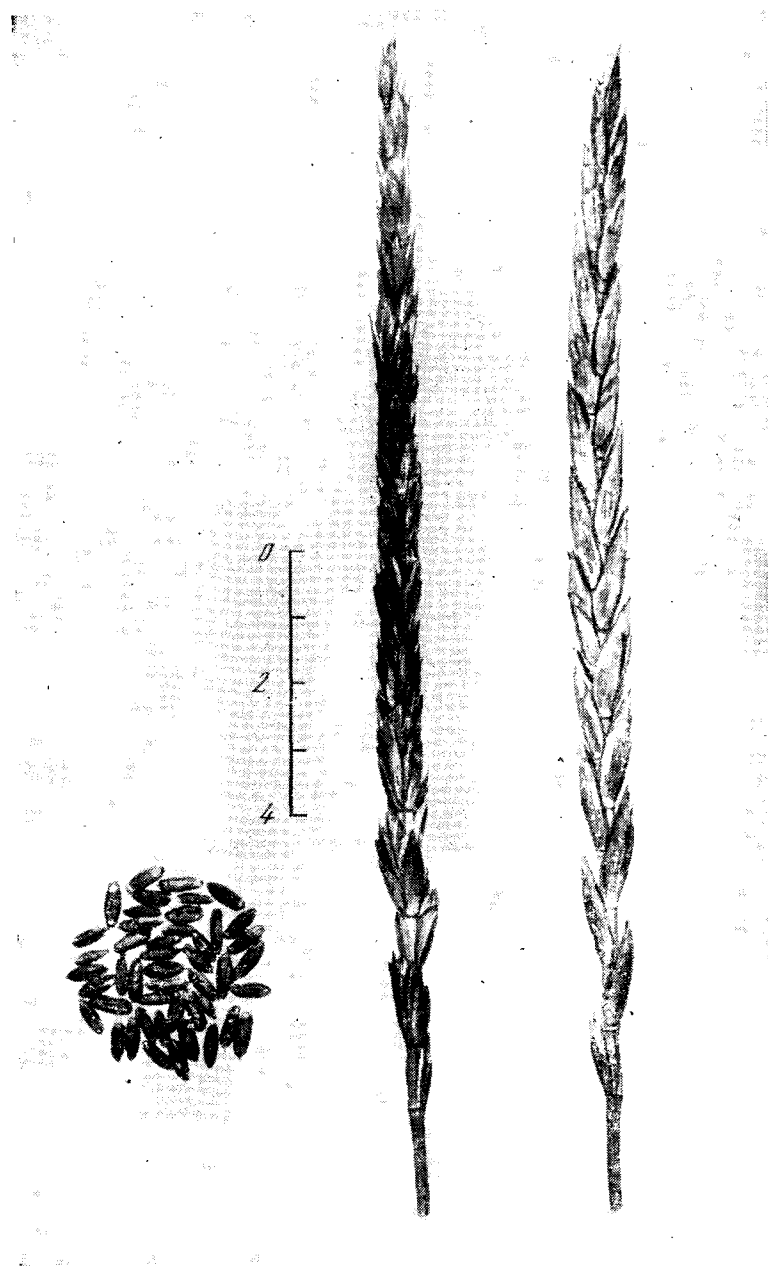


РИС. 25. Колосья и зерно многолетней пшеницы М 164

Колосовой стержень неломкий. Разламывание его происходит при некотором усилии. Членик колосового стержня отламывается в нижней части; таким образом, около колоска он остается снизу, как у мягких пшениц. Членики колосового стержня широкие, по краям густо опушенные длинными мягкими волосками, образующими на верш членика пучки.

Колоски 13—15 мм длиной, при ширине 6—8 мм содержат 5—6 цветков, из которых 3—4 являются фертильными. Колосковые чешуи удлинено-овальные, плечо прямое, в верхней части приподнятое. Киль узкий, тонкий, доходит до основания чешуи, покрыт довольно длинными зубчиками.

Килевый рубец тупой, короткий до 11 мм, одинаковый по всей длине колоса, слабо зазубренный. Цветочные чешуи имеют остревидное заострение, покрытое зубчиками. Зубчики имеются и на верхней части чешуи. Зерно плотно заключено в цветочные пленки, благодаря чему сорт устойчив против осыпания даже при значительном перестое на корню.

Зерна красные, удлинено-овальной формы, 7—8 мм длиной, 2,8—3,2 мм шириной, хорошо выполненные, средней крупности (масса 1000 зерен равна 23—25 г), стекловидные и с высоким содержанием белка. По вегетативным органам многолетняя пшеница М 164 является промежуточной между пшеницей и пыреем.

Колеоптиле с антоцианом, двухнервное, всходы опушенные. Куст прямостоячий, листовое влагалище голое, по краям с ресничками. Листовая пластинка средней величины, почти не поникает, мягкая, опушена мелкими густыми волосками, по краям имеются короткие реснички. Язычок каемчатый, короткий, бесцветный. Ушки средней величины, бесцветные, но иногда появляются фиолетовые пятна. Листья и стебли покрыты восковым налетом. Стебли 110—115 см высотой, перед созреванием зеленые, т. е. они не имеют фиолетовой окраски. Стеблевые узлы среднего размера, зеленые, иногда с фиолетовым оттенком, неопушенные. Соломина не толстая, 2,5—3 мм. Опушения под колосом нет. Кустистость средняя.

Многолетняя пшеница М 164 является типичной озимой формой. При весеннем посеве даже при самых ранних сроках в год посева она не выколашивается. При осеннем посеве в первые недели она растет и развивается очень медленно. Всходы появляются на 7—10-й день после посева. Кущение наступает через 12—17 дней после появления всходов. Таким образом, М 164 по темпам роста и развития значительно отстает от озимых пшениц, но по сравнению с пыреем она растет и развивается значительно быстрее. Колошение наступает во второй декаде июня, а созревание — в начале августа. Цветение протекает закрыто, по типу мягкой пшеницы. Пыльники небольшого размера, желтые, хорошо растрескивающиеся, независимо от состояния погодных условий. Озерненность высокая. Созревание происходит по типу пырея — сверху вниз. Это дает возможность при раздельной убор-

ке иметь урожай зерна и вместо соломы — урожай сена из зеленых стеблей и листьев. Для этого уборку следует проводить в начале восковой спелости, когда зерно имеет уже полный налив, а стебли и листья остаются зелеными.

Многолетняя пшеница М 164 была получена от скрещивания озимой пшеницы Безенчукского гибрида 25 с *A. glaucum* при последующем свободном естественном опылении F_1 другими пшенично-пырейными гибридами. М 164 относится к группе с довольно хорошо выраженным самоопылением. Ее посевы характеризуются однородностью. Эта форма широко использовалась при межгибридных скрещиваниях на октоплоидном уровне, что дало возможность получить новые формы с теми ценными признаками, которыми обладает М 164.

МНОГОЛЕТНИЕ ПШЕНИЦЫ М 2 И М 3 И ИХ ИССЛЕДОВАНИЕ

Следующими перспективными формами многолетней пшеницы были М 2 и М 3, созданные в 1942 г. Они имеют одну и ту же родословную (*Лютесценс* 329 × *A. glaucum*) × *Эритроспермум* 46/131 × самоопыление × самоопыление. Среди растений этой комбинации было очень большое разнообразие растений и из нее было заложено большое число элит. При испытании их в селекционном и контрольном питомниках по комплексу признаков, в первую очередь по многолетности, были выделены линии, которыми мы дали номера М 2 и М 3. Длительное изучение многолетних пшениц М 2 и М 3 показало, что они имеют почти полное сходство по морфологическим и биологическим признакам, поэтому мы даем описание преимущественно первой из них.

Многолетняя пшеница М 2 имеет форму куста, промежуточную между развалистой и сомкнутой. Кустистость этой пшеницы высокая и в значительной мере изменяется в зависимости от условий произрастания. При благоприятных условиях и редком ручном посеве растения обычно имеют 15—50 и даже 60 колосовых побегов. Общая кустистость также в большой степени зависит от влажности и запаса питательных веществ в почве и иногда достигает 90—100 побегов.

Стебли многолетней пшеницы М 2 высокие (средняя высота их составляет 105 см и изменяется в зависимости от условий произрастания от 100 до 120 см). Стебель густо покрыт восковым налетом, отчего имеет перед созреванием сизовато-зеленый цвет. В некоторых случаях на стебле под колосом появляется фиолетовый оттенок. Этот признак так же, как и сизо-зеленый цвет соломины, наследуется от сизого пырея. Соломина под колосом полая, около 2,5 мм в диаметре, но очень упругая, что обуславливает высокую устойчивость М 2 против полегания даже в самые влажные годы (рис. 26).



РИС. 26. Многолетняя пшеница М 2 перед уборкой на зерно

Облиственность растений средняя (четыре-пять листьев на стебле). Листья мягкие, средней величины, 14—16 см длиной, 1,2—1,6 см шириной, почти не поникают. Листовая пластинка с короткими ресничками по краям не имеет опушения. Листовое влагалище имеет короткое опушение и по краям реснички. Листья так же, как и стебель, покрыты восковым налетом. Язычок многолетней пшеницы каемчатый, средней величины, бесцветный, иногда с фиолетовым пятном. Ушки сравнительно короткие, как правило, бесцветные, но иногда так же, как язычок, имеют фиолетовые пятна. Проявление фиолетовых пятен бывает более ярко выражено при возделывании М 2 в засушливых условиях. Стеблевые узлы зеленые, густо опушенные, средней длины и выпуклости.

Созревание многолетней пшеницы М 2 так же, как и других форм многолетней пшеницы, характеризуется следующими особенностями: вначале у нее желтеет колос, затем это пожелтение постепенно распространяется вниз по солоmine. Такое созревание мы называем: верхним в отличие от всякой другой пшеницы, у которой вначале желтеет соломина, а затем колос. Верхнее созревание характерно для пырея и для многих пшенично-пырейных гибридов, особенно гибридов младших поколений, где хоро-

шо проявляются пырейные признаки.

Колосья многолетней пшеницы М 2 слабо веретеновидной формы, в большинстве случаев длинные: 16—18 см, а иногда достигают 20—23 см (рис. 27). Колосья рыхлые: на 10 см приходится 11—12 члеников колосового стержня. Число колосков на один колос составляет 20—25, а иногда достигает 27—30. Колосья полуостистые, ости сравнительно короткие, 4—5 см, т. е. $1/3$ — $1/4$ длины колоса; нижние колоски остей не имеют. Колосья и ости средней грубости, расходящиеся. Небезынтересно отметить, что ости имеются у цветочных пленок не только двух нижних цветков, как обычно бывает у большинства форм мягкой пшеницы, но и третьего, четвертого, а иногда даже пятого цветка в колоске, что совсем не встречается у пшеницы других видов.

Длина остей сильно варьирует. У третьего цветка ость в средней и нижней части колоса по длине обычно равна остям нижних цветков, а в верхней части колоса она несколько короче. У четвертого цветка ость немного короче, чем у третьего цветка, и обычно равна 1,5—4 см. Длина члеников колосового стержня 7—8 мм, они широкие (ширина их в верхней части равна 3 мм, в нижней — 2 мм). Со стороны, обращенной к колоску, членик колосового стержня имеет вогнутость, в которой расположен колосок, плотно прилегающий к колосовому стержню. Членики колосового стержня по краям опушены.

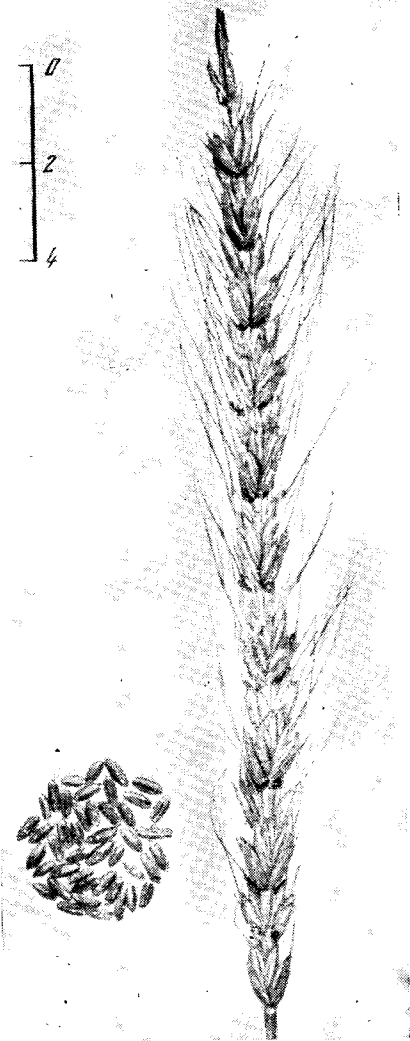


Рис. 27. Колос и зерно многолетней пшеницы М 2

Колоски удлинено-овальные, сравнительно большие: длина их в среднем равна 1,6 см, ширина 1,3. Колоски в нижней и верхней части колоса четырех- и пятицветковые, в середине колоса — пяти- и семицветковые.

Колосковые чешуи овально-ланцетные, плечо их сильно изменчиво по ширине и форме. На нижних колосках плечо сравнительно узкое, прямое или иногда немного скошенное. В средней и верхней части колоса плечо приподнятое, причем у верхних колосков оно значительно уже.

Киль узкий, хорошо выраженный, доходит до основания чешуи. В верхней части чешуи на киле имеются зубчики. В некоторых случаях эти зубчики наблюдаются по всему килю. У основания чешуи имеется продольная складчатость и иногда неярко выраженная поперечная вдавленность. Килевой зубец острый, почти прямой или иногда немного изогнутый, в нижней части колоса длина его равна 3—5 мм, а в верхней части достигает 10—15 мм.

Число зерен в колоске сильно варьирует в зависимости от условий погоды, при которых протекало цветение, о чем подробно будет сказано ниже. Зерна средней крупности (масса 1000 зерен 28—30 г), удлинено-овальные, красные, бороздка сравнительно широкая и глубокая. Зародыш зерна и хохолок средней величины, выполненность и выровненность зерна хорошие. Зерно сравнительно легко обмолачивается, при длительном перестое растений на корню не осыпается.

Одной из основных биологических особенностей многолетней пшеницы М 2 является способность ее вегетировать в оранжерейных условиях несколько лет. Но в полевых условиях Подмосковья она, как правило, погибает во время второй зимовки. Характерной особенностью ее является то, что, когда созревают основные колосья, от узла кущения начинают расти и развиваться новые побеги. На юге страны эти новые побеги могут принести второй урожай зерна в этот же год, в Подмосковье второй урожай зерна вызревает редко, в связи с чем отрастающие побеги убирают на сено или на зеленый корм. Отрастание многолетней пшеницы при благоприятных условиях влажности и температуры и при хорошей агротехнике бывает очень интенсивным и в течение 30—40 дней новые побеги достигают высоты 50—60 см (рис. 28).

Отрастание многолетней пшеницы М 2 происходит следующим образом: в зоне узла кущения закладываются новые почки, из которых развиваются новые побеги — побеги возобновления с молодыми корешками. Остатки старых стеблей и старые корни постепенно отмирают. Высота заложения новых почек и затем побегов у различных растений М 2 несколько варьирует. У одних растений новые побеги закладываются ниже поверхности почвы. Такой характер отрастания назван нижним. В этом случае жизнеспособность новых побегов бывает высокой, так как их корни

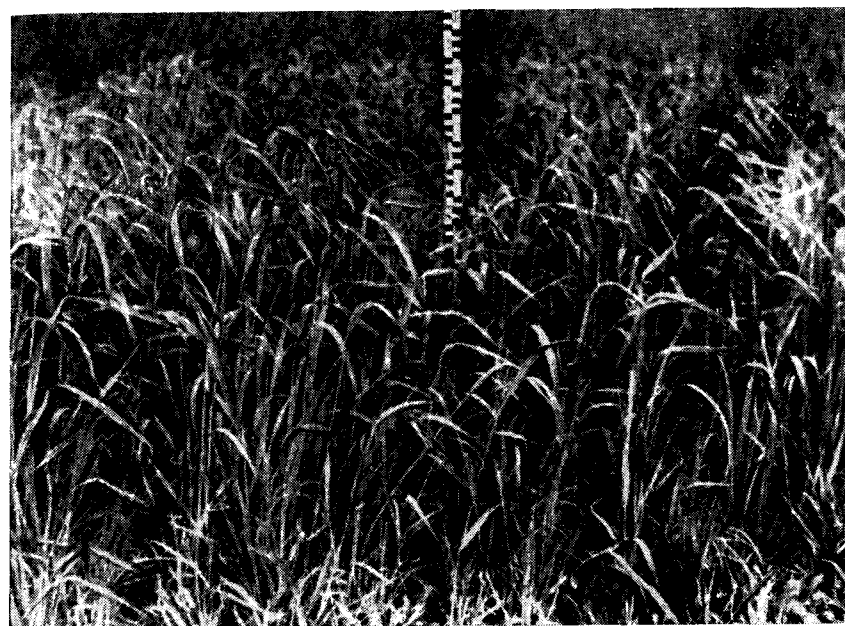


РИС. 28. Отрастание многолетней пшеницы М 2 после уборки на зерно (общий вид)

хорошо защищены от высыхания и зимних морозов. У других растений М 2 новые побеги образуются примерно на уровне почвы — это средняя форма отрастания. Третья форма отрастания, названная нами верхней, отличается от предыдущих тем, что в этом случае у растений новые побеги образуются над поверхностью почвы из нижних стеблевых узлов старых побегов. Эта форма отрастания наименее благоприятна для сохранения жизнеспособности растений, так как воздушные молодые корешки часто погибают из-за недостатка влаги, не достигнув поверхности почвы.

В новых отрастающих побегах — побегах возобновления М 2 — закладываются и постепенно формируются генеративные органы. В том случае, если осенью стоит очень продолжительная теплая погода, многолетняя пшеница М 2 вновь колосится, и можно собрать второй урожай зерна. На рис. 29 представлено растение М 2 в период второго колошения и созревания.

Для выяснения вопроса о наследовании формы отрастания побегов нами были собраны семена с отдельных растений, имеющих хорошо выраженную нижнюю форму отрастания, и с растений, имеющих верхнюю форму отрастания. Затем семена с каждого растения под отдельным номером были высеяны в питомнике. Наблюдения над характером отрастания побегов пшеницы в по-



РИС. 29. Осеннее отрастание побегов возобновления многолетней пшеницы М 2 (видна стерня и колосовые побеги возобновления)

томстве показали, что в пределах каждой семьи вновь наблюдаются различные формы отрастания, которые находятся в смешанных соотношениях.

Одновременно был проведен опыт по выяснению вопроса о сохранении формы отрастания отдельными растениями многолетней пшеницы. С этой целью были выделены кусты, имеющие ту или иную хорошо выраженную форму отрастания. Часть этих растений была высажена в цветочные горшки и помещена в оранжерею, а часть оставлена для дальнейших наблюдений в поле.

При детальном наблюдении за ростом и развитием растений, обладающих различной формой отрастания, выяснилось, что в дальнейшем та или иная форма отрастания не сохраняется. У растений, которые имели вначале верхнее отрастание, затем нередко закладывались новые побеги ниже поверхности почвы, т. е. получалось нижнее отрастание; наоборот, у многих растений, имевших нижнее отрастание, образовывались новые побеги значительно выше поверхности почвы.

Таким образом, становится ясно, что форма отрастания у М 2 зависит главным образом от условий возделывания пшеницы и от различного физиологического состояния зоны кущения и отдельных стеблевых узлов, обуславливающего образование новых побегов.

Отрастание и выколашивание М 2 резко отличаются от этих процессов у пырея. Пырей после его скашивания образует мощный куст из вновь отраста-

ющих побегов. Но все эти новые побеги выколашиваются только на следующий год после того, как у них под воздействием низких зимних температур пройдут соответствующие физиологические процессы. У многолетней пшеницы М 2 молодые летние побеги возобновления выколашиваются в этот же год. Такой тип отрастания мы называем яровым, а характерный для пырея — озимым.

Итак, многолетняя пшеница по характеру отрастания значительно отличается от своих родителей: от пшеницы она отличается способностью отрастать осенью, после скашивания на зерно; а от пырея — тем, что дает побеги ярового типа.

Многолетняя пшеница продолжает вегетировать до глубокой осени; растения зимуют в виде покоящихся почек, находящихся близко от поверхности почвы. Весною на второй год вегетации, т. е. на второй год после снятия урожая зерна и сена, растения из-под снега выходят без зеленых листьев и побегов и выглядят полностью отмершими. Через две-три недели после схода снега начинают появляться новые молодые зеленые побеги, причем у значительного большинства растений они закладываются выше поверхности почвы и при неблагоприятных условиях весны часто погибают. Решающим фактором во время весеннего периода является влажность почвы и воздуха в первые периоды роста и развития отрастающих побегов. В том случае, если весна сухая, надземные молодые побеги погибают из-за недостатка влаги, так как их корешки не достигают почвы. Вместе с тем количество отрастающих растений на второй и третий годы жизни в значительной степени зависит от условий зимовки. При испытании многолетней пшеницы М 2 и М 3 в Главном ботаническом саду АН СССР число отрастающих растений сильно колебалось в разные годы.

На посевах 1949 г. весною 1951 г. число отрастающих растений многолетней пшеницы М 2 было равно в среднем 39%, с колебанием по отдельным учетным метровкам от 20 до 57%, а растений многолетней пшеницы М 3 — в среднем 32%, с колебанием от 13 до 53%.

В 1952 г. при испытании многолетней пшеницы на двух участках (лесном, расположенном на лесной поляне, и полевом) число отрастающих растений было следующим (табл. 15).

Число отрастающих кустов в 1951 г. было значительно выше, чем в 1952 г., что объясняется значительно лучшими условиями в весенний период 1951 г. В 1952 г. число сохранившихся растений трехлетнего возраста колебалось от 8,2 до 15,2%, а растений двухлетнего возраста — от 0,3 до 1,0%.

На опорном пункте Главного ботанического сада АН СССР в Алма-Ате у многолетней пшеницы М 2 и М 3 второго года жизни в 1951 и 1953 гг. отрастали только единичные кусты, а в 1952 г. отрастающих растений было 50,3%.

На степень жизнеспособности многолетней пшеницы во второй год в сильной степени влияет форма ее использования в пер-

ТАБЛИЦА 15

Отрастание многолетних пшениц М 2 и М 3 весной 1952 г. посева 1949 г.
(растения третьего года жизни) и посева 1950 г.
(растения второго года жизни)

Сорт	Год посева	Год жизни пшеницы	Способ посева и пересадка растений *	Отрастающие растения, %
Лесной участок				
М 2	1950	Второй	Широкорядный	1,0
	1950	»	Рядовой	0,3
	1949	Третий	Пересаженные	11,9
	1949	»	Непересаженные	15,5
М 3	1949	»	Пересаженные	15,0
	1949	»	Непересаженные	8,2
Открытый участок				
М 2	1950	Второй	Широкорядный	0,8
	1950	»	Рядовой	0,5
М 3	1950	»	Широкорядный	1,0
	1950	»	Рядовой	0,7

* Весной 1951 г. некоторые отрастающие растения пшеницы были пересажены с общего участка на вновь вспаханные делянки.

вый год жизни. В посевах, убранных на сено, отрастающих растений значительно больше, чем в посевах, убранных на зерно.

Существенно сказывается на степени жизнеспособности и отрастания способ посева. Особенно интересны в этом отношении данные Алма-Атинского опорного пункта за 1952 г., когда наибольшее число отрастающих на второй год растений, составившее 50,3%, было получено после скашивания многолетней пшеницы в первый год жизни на сено при широкорядном посеве. При широкорядном способе посева бывает наибольший процент сохранившихся растений. Двустрочный посев в этом случае дает несколько меньше, но еще довольно много отрастающих растений — 41%, а при обычном, рядовом способе посева число отрастающих растений снижается до 10%.

У многолетней пшеницы первого года жизни (в 1951 г.) первый укос на сено и второй укос на зерно весной 1952 г. дали лучшие результаты. При широкорядном посеве было получено 41,5% отросших растений, а при двустрочном — 25—27%. Наконец, при использовании многолетней пшеницы в первый год жизни на зерно при всех способах посева весной следующего (1952) года наблюдались только единичные отрастающие растения.

В некоторые годы многолетняя пшеница может хорошо сохраняться и на второй и третий годы пользования, о чем мож-



РИС. 30. Многолетняя пшеница М 2 на второй год жизни (Немчиновка)

но судить по опыту Института земледелия центральных районов нечерноземной полосы. Осенью 1948 г. на площади 0,5 га был проведен посев многолетней пшеницы М 2 широкорядным способом. Пшеница хорошо перезимовала и в 1949 г. был получен первый урожай зерна, равный 12 ц/га, и дополнительный урожай сена — 13 ц/га. Хорошо раскустившись, пшеница перезимовала второй раз и к следующей весне сохранилась на 30% (рис. 30). Однако несмотря на хорошее развитие растений в 1950 г. было собрано зерна всего лишь 3 ц/га. В третью зиму многолетняя пшеница ушла в удовлетворительном состоянии, но к весне 1951 г. сохранилась всего лишь на 10—15%. В связи с большой изреженностью сохранившегося посева урожай многолетней пшеницы убирали с лучших растений индивидуально. В четвертую зиму на оставленной площади в 1200 м² ушло 2200 растений, из которых к весне 1952 г. сохранилось 410. После уборки четвертого урожая все 410 растений хорошо раскустились и ушли в пятую зимовку. Однако после пятой, крайне неблагоприятной перезимовки, сохранилось всего лишь три ослабленных растения, которые погибли в том же году.

В оранжерейных условиях многолетняя пшеница может расти в течение пяти-шести лет и более и вегетировать круглый год.

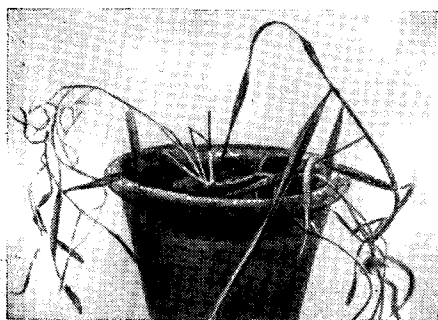


РИС. 31. Многолетняя пшеница М 2, выращенная в оранжерейных условиях

На старых стеблях образовались воздушные кустики, а надземные части основного куста почти все погибли

Отмечается высокая регенерационная способность многолетней пшеницы, в результате чего на стеблях образуются в большом количестве воздушные корешки. В оранжерейных условиях у многолетней пшеницы так же, как и у многих других пшенично-пырейных гибридов, главным образом младших поколений, в феврале и начале марта наблюдается образование вегетативных побегов, не имеющих колосьев. Эти стебли сравнительно тонки, они имеют по 8—10 междоузлий, листовые пластинки у них уже и короче, чем у обычных побегов. Эти стебли являются как бы воздушными корневищами, длина их в зависимости от условий произрастания составляет 10—40 см. В их узлах образуются воздушные корни и возникают новые, но уже генеративные побеги, несущие колосья. При этом наблюдаются случаи, когда стебли основного куста отмирают, а стебли с воздушными корешками хорошо развиваются.

На рис. 31 показано выращенное в оранжерее растение многолетней пшеницы М 2, у которой надземные части основного куста погибли, но хорошо развились два воздушных кустика, стебли которых находятся в фазе выхода в трубку.

Биологической особенностью, отличающей многолетние пшеницы М 2 и М 3, а также М 34085 от всех других видов пшеницы, является их открытое цветение и склонность к перекрестному опылению. При выращивании М 2 на участке, изолированном от посевов другой пшеницы, она дает потомство, выравненное по морфобиологическим признакам. Но если вблизи многолетней пшеницы имеются посевы озимой или яровой мягкой пшеницы или фертильных пшенично-пырейных гибридов, цветение которых совпадает по времени с цветением многолетней пшеницы, происходит опыление цветков многолетней пшеницы пылью этих растений, о чем можно судить по выявлению в ее потомстве растений, несущих черты как многолетней пшеницы, так и ее опылителей. И кроме того, об этом же свидетельствуют искусственные реципрокные скрещивания этих видов пшеницы. В табл. 16 приведены данные о завязывании семян от скрещивания многолетней пшеницы с озимой пшеницей при искусственном опылении с предварительной кастрацией.

ТАБЛИЦА 16

Завязывание семян при искусственном скрещивании многолетней пшеницы М 2 с озимой пшеницей

Комбинация	Год скрещивания	Число опыленных цветков	Получено семян	
			шт.	%
Многолетняя пшеница М 2 × 'Московская 2453'	1948	550	209	38,0
'Московская 2453' × многолетняя пшеница М 2	1948	526	54	10,2
Многолетняя пшеница М 2 × 'ППГ 599'	1948	475	159	33,4
'ППГ 599' × многолетняя пшеница М 2	1948	596	64	10,8
Многолетняя пшеница М 2 × 'ППГ 599'	1949	260	79	30,4
'ППГ 599' × многолетняя пшеница М 2	1949	564	1	0,2
Многолетняя пшеница М 2 × 'ППГ 599'	1950	446	198	44,4
Многолетняя пшеница М 2 × 'ППГ 186'	1950	575	53	33,0
'ППГ 186' × многолетняя пшеница М 2	1950	552	105	19,0

Количество завязавшихся гибридных семян по отдельным годам у одних и тех же комбинаций скрещивания несколько колеблется в зависимости от метеорологических условий, при которых проводилась гибридизация. Однако по всем комбинациям скрещивания сохраняется следующая закономерность: если многолетняя пшеница берется в качестве материнского растения, то количество завязавшихся семян значительно выше, чем в том случае, когда эта пшеница является опыляющим растением. Таким образом, многолетняя пшеница М 2 так же, как и М 34085, относится к перекрестноопыляемым растениям.

Ниже мы приводим основные отличительные признаки многолетней пшеницы М 2 от исходных родительских видов, т. е. от мягкой пшеницы и пырея (табл. 17).

Приведенные данные показывают существенные отличия представителя нового вида пшеницы, которого мы назвали *Triticum agropyrotriticum* Cicin, от мягкой пшеницы — *T. aestivum* L. и пырея.

Многолетние пшеницы М 2 и М 3 обладают весьма высокой устойчивостью против грибных и бактериальных заболеваний. За все время испытания в различных климатических условиях как на осенних, так и на весенних посевах многолетней пшеницы ни разу не было обнаружено ни твердой, ни пыльной головни. Многолетняя пшеница не поражается ни одним видом ржавчины, несмотря на большую нагрузку инфекции, она устойчива также против мучнистой росы, причем последнее свойство проявляется в полевых и в оранжерейных условиях. Несмотря на некоторую растянутость периода открытого цветения у многолетней пшеницы М 2, она является весьма устойчивой против спорыньи.

ТАБЛИЦА 17

Характерные особенности многолетней пшеницы М 2 в сравнении с обычной, мягкой пшеницей

Свойство и признак	Обычная пшеница	Многолетняя пшеница М 2	Пырей
Цикл развития	Однолетняя	Многолетняя (2—3 года)	Многолетний (15 лет и более)
Характер опыления	Самоопыляющаяся	Перекрестноопыляющаяся	Перекрестноопыляющийся
Устойчивость против грибных болезней	Неустойчивая	Устойчивая	Устойчивый
Устойчивость против полегания	Полегает	Не полегает	Не полегает
Отрастание после уборки	Не отрастает	Отрастает средние	Отрастает сильно
Корневая система	Слабая	Мощная	Очень мощная
Процесс созревания проходит	Снизу вверх	Сверху вниз	Сверху вниз
Число стеблей на один куст	5—10	20—25	50—100
Колос	Плотный	Рыхлый	Очень рыхлый
Наибольшее число колосков на один колос	25	35	20
Наибольшее число цветков на один колосок	5	9	11
Зерно	Мучнистое	Стекловидное	Среднестекловидное
Количество белка в зерне, в %	15	25	20
Число хромосом в соматических клетках	2n=42	2n=56	2n=42
Абсолютный вес 1000 зерен, г	30—50	30—33	6

Растения многолетней пшеницы М 2 и М 3 отличаются повышенной зимостойкостью в первый год вегетации по сравнению с многолетней пшеницей М 34085. Это объясняется в первую очередь их происхождением от более зимостойких сортов пшеницы, включенных в исходные скрещивания с пыреем и в беккросс первого поколения.

Участвовавшая в скрещивании озимая пшеница 'Лютесценс 329', выведенная на бывшей Саратовской опытной станции, является одной из самых зимостойких пшениц. И использованная для беккросса 'Эритроспермум 46/131', выведенная на этой же станции, является также очень зимостойким сортом, полученным в результате гибридизации пшеницы с рожью.

Урожай зерна многолетней пшеницы М 2 ниже, чем урожай озимой пшеницы, и колеблется в разные годы от 10 до 17 ц/га, при урожае озимой пшеницы в тех же условиях — 20—35 ц/га.

Многолетняя пшеница М 2 может представить большой интерес для использования ее в качестве кормовой культуры. Она испытывалась в опытах и полупроизводственных условиях. Эти испытания проводили в Московской обл. и на Алма-Атинском опорном пункте Главного ботанического сада АН СССР по следующим вариантам возделывания: 1) первый укос на зерно, второй — на сено; 2) первый укос на сено, второй — на зерно; 3) два укоса на зерно; 4) три укоса на сено.

В условиях Подмосквья наибольший интерес представляют первый и четвертый варианты. В первом варианте опыта урожай составил: в 1952 г. зерна 21,9 и сена 14,9 ц/га, а в 1953 г. зерна 8,8 и сена 34,2 ц/га. В четвертом варианте в 1952 г. было получено сена за три укоса 121,8 ц/га, а в 1953 г. за три укоса — 103,6 ц/га.

При испытании различных способов возделывания многолетней пшеницы на Алма-Атинском опорном пункте по лучшим вариантам опыта было получено с широкорядного посева: в 1952 г. — зерна 15,8 и сена 17,2 ц/га, а в 1953 г. — зерна 12,8 и сена 31,3 ц/га. При использовании многолетней пшеницы только на сено с рядового посева в 1952 г. было получено за три укоса 105,5 ц/га, а в 1953 г. также за три укоса — 141,5 ц/га сена.

Зерно и сено многолетней пшеницы отличается высокими качествами. Стекловидность зерна достигает 100%, содержание белка составляет 20—22%, против 14—16% у озимой пшеницы. Мукомольно-хлебопекарные качества многолетней пшеницы высокие. Сено содержит большое количество питательных веществ. Белка содержится столько же, сколько в зерне мягкой пшеницы (табл. 18).

Химический состав сена сильно изменяется в зависимости от почвенных и метеорологических условий, от фазы развития растений, в которую производится скашивание, от сроков уборки. Особенно богато белками сено, скошенное в осенний период.

Значительное колебание в элементах урожайности по годам заставило нас повторить отбор и произвести снова закладку ли-

ТАБЛИЦА 18

Химический состав сена многолетней пшеницы М 2 (в %), скошенной во время колошения (по данным лаборатории физиологии растений Главного ботанического сада АН СССР)

Год урожая	Влажность	Протеин	Белок	Жир	Клетчатка	Зола
1952	6,15	22,21	13,24	9,92	22,45	9,68
1953	7,70	19,88	15,81	1,94	38,30	7,48

ний из отселектированного материала, которые послужили для закладки опытов по влиянию кислотности почвы и различных условий питания на урожай многолетней пшеницы.

Были проведены опыты с посевами на почвах с повышенной кислотностью, где pH достигает 4,5 без предварительного известкования почвы. Исследованиями удалось установить, что среди многолетних форм пшениц имеется две группы: 1) страдающие от повышенной кислотности почвы — это многолетняя пшеница М 34085; 2) нечувствительные к повышенной кислотности почвы — сюда относятся многолетняя пшеница М 2 и М 3.

По вопросам влияния различных условий питания на урожай многолетних пшениц и главным образом в первые годы их жизни нами был проведен ряд опытов в 1944—1945 гг. как в поливных условиях, так и вегетационным методом, на основании которых были сделаны следующие предварительные выводы.

1. Многолетняя пшеница М 34085 и М 2 выносят высокие концентрации питательных элементов, правильное сочетание которых дает значительное повышение урожая зерна.

2. Отрицательное действие азота на рост и развитие многолетних пшениц на подзолистых почвах проявляется лишь при одностороннем и избыточном его применении. В этом случае наблюдалось относительное понижение урожая. Избыточное азотистое питание обуславливало широкое отношение зерна к соломе, щуплость зерна и пониженную всхожесть семян.

3. При одновременном внесении с азотом других элементов питания устраняется указанное неблагоприятное одностороннее влияние азота, при этом в обычных полевых условиях многолетняя пшеница М 2 проявляет в первый год ее жизни высокую сопротивляемость действию низких температур.

В условиях Алма-Аты установлено, что многолетняя пшеница дает не снижающиеся, а, наоборот, возрастающие урожаи по годам ее жизни. В вегетационных опытах мы имели сравнимые условия. В результате выявлено, что на третьем году жизни третий урожай этой культуры по всем вариантам был более высоким по сравнению со вторым урожаем второго года жизни многолетней пшеницы.

Сильное действие на урожай и качество зерна оказывает фосфор и особенно фосфор совместно с калием. Подобная высокая отзывчивость многолетней пшеницы М 2 на внесение фосфора наблюдалась и в опытах при внесении его гнездовым способом.

Влияние азота на рост и развитие многолетней пшеницы имеет и положительные, и отрицательные стороны. Внесение одного азота в почву способствует хорошему росту растений. Растения имеют усиленное кущение, нормальную окраску листьев и накапливают большую вегетативную массу. Однако при недостатке других питательных элементов и главным образом фосфора наблюдается подавленность процессов формирования зерна.

Таким образом, в практике посевов многолетних пшениц следует избегать одностороннего избыточного внесения азота, которое может возникнуть как при избыточном удобрении торфом, так и чрезмерном унавоживании участков.

Урожай зерна многолетней пшеницы в значительной степени зависит от способа посева. В наших опытах, проведенных в 1949—1950 гг. в лаборатории пшенично-пырейных гибридов Научно-исследовательского института сельского хозяйства центральных районов нечерноземной зоны, многолетняя пшеница М 2 в первый год плодоношения дала следующие урожаи: при широкорядном посеве — 16,7, ленточном — 20,4 и рядовом (сплошном) — 20,6 ц/га. Таким образом, рядовой и ленточный посевы дали урожай выше, чем широкорядный. При оценке высоты урожая следует иметь в виду такие детали опыта.

Посев осенью 1949 г. был произведен с опозданием против оптимального на две недели. Из-за отсутствия осадков появление всходов растянулось на 2—3 нед и было очень неравномерным. Это вызвало значительную изреженность и пестроту посева после перезимовки. Интересно отметить, что зерно пшеницы М 2 способно после полного созревания резко изменять свою выполненность зерна. Опыт по срокам уборки урожая, проведенный с 16 августа по 30 сентября, показал, что при уборке до 20 августа зерно было выполненным (масса 1000 зерен равна 28,3—28,6 г), при более поздних сроках уборки зерно становилось щуплым (масса 1000 зерен равна 22,1—22,4 г).

За короткий период с 18 по 25 августа масса 1000 зерен резко упала, а затем при уборке в сентябре оставалась сравнительно стабильной. Указанное явление особенно свойственно зерну, обладающему очень высоким содержанием белка.

В следующем опыте была поставлена цель — установить оптимальные сроки скашивания на сено, позволяющие получить наибольший выход зеленой массы или сена лучшего кормового достоинства и обеспечить лучшую перезимовку пшеницы на втором году жизни. Скашивание было произведено в сроки и фазы, указанные в табл. 19.

Урожай зеленой массы и сена, а также процент выхода сена показаны в табл. 20.

Анализ данных по урожаю зеленой массы и сена пшеницы М 2 в зависимости от сроков скашивания показывает, что количество продукции определяется в основном сроком первого скашивания. Так, при проведении первого укоса в период выхода в трубку общий урожай сена составил 47,6 ц/га, при первом скашивании в фазе выколашивания общий урожай был равен 69,6 ц/га, а при первом скашивании в фазе цветения — 94,8 ц/га.

Что касается качественной оценки зеленой массы и сена, то здесь складывается иное положение. Скашивание в более ранние фазы обеспечивает получение более ценной по кормовым каче-

ТАБЛИЦА 19

Сроки скашивания и фазы развития многолетней пшеницы М 2

Вариант	Срок скашивания		
	Первый	Второй	Третий
Первый	3.VI (выход в трубку)	6.VII (выход в трубку и колошение)	18.VIII (выход в трубку и колошение)
Второй	17.VI (колошение)	25.VII (то же)	14.IX (колошение)
Третий	29.VI (цветение)	4.VIII (то же)	14.IX (выход в трубку и колошение)

ТАБЛИЦА 20

Урожай зеленой массы и сена пшеницы М 2 в зависимости от сроков скашивания (в ц/га)

Вариант	Показатель	Скашивание			Всего
		первое	второе	третье	
Первый	Зеленая масса	110	55,8	27,1	192,9
	Сено	26,5	14,2	6,9	47,6
	Процент выхода сена	24,1	25,5	25,4	24,7
Второй	Зеленая масса	174,7	51,9	37,2	263,8
	Сено	48,6	10,9	10,1	69,6
	Процент выхода сена	27,8	21,1	27,1	26,4
Третий	Зеленая масса	207,4	42,5	33,0	282,9
	Сено	79,8	7,8	8,2	94,8
	Процент выхода сена	38,0	18,3	24,8	26,7

ствам продукции. Этот вывод мы делаем на основании процента выхода сена. При первом скашивании в фазе трубки урожай всех трех укосов дает выход сена 24—25%. При скашивании же в фазе цветения выход сена в основном укосе составляет 38%, так как зеленая масса становится более грубой.

Таким образом, все сроки скашивания многолетней пшеницы должны определяться конкретными потребностями хозяйства в количестве корма различной питательности.

Для зеленой подкормки или в целях заготовки высокопитательного сена для молодняка крупного рогатого скота или других животных многолетнюю пшеницу, как и любое кормовое растение, следует косить до выколашивания и цветения. В случае необходимости заготовки более грубого корма, но в больших количествах, все укосы ее должны производиться позднее.

Обращают на себя особое внимание высокие урожаи многолетней пшеницы М 2 при использовании в качестве кормового растения на сено и особенно возможность иметь зеленый корм с конца мая и до поздних осенних заморозков. Поэтому ее надо считать не только источником заготовки сена, но и ценной составной частью зеленого конвейера и хорошим позднелетним выпасным угодьем.

Одним из существенных недостатков сорта М 2 является сравнительно слабая озерненность колосьев, имеющих до 100 и более хорошо развитых цветков, но число завязывающихся семян в них колеблется по отдельным годам от 20 до 42.

Наиболее часто озерненность колоса составляет 25—32% от числа развитых цветков, что указывает на далеко не полное использование потенциальных возможностей этого растения. Сравнительно низкая озерненность колоса обуславливает низкую урожайность многолетней пшеницы по сравнению с озимыми и яровыми пшенично-пырейными гибридами, широко районированными во многих республиках и областях Советского Союза.

ОПЫТЫ ПО ВНЕКОРНЕВЫМ ПОДКОРМКАМ М 2

Для выяснения факторов, способствующих повышению фертильности и общей продуктивности многолетней пшеницы М 2, были проведены опыты по внекорневым подкормкам этой культуры. Внекорневые подкормки микроэлементами по многим культурам дают очень значительное повышение семенной продукции и улучшают ее качество.

Особенно интересны в этом отношении борные и марганцевые удобрения. Советскими исследователями установлено большое значение бора и марганца для роста и развития растений. Эти микроэлементы способствуют лучшему развитию как корневой системы, так и наземных вегетативных и репродуктивных органов растений. Доказано, что бор и марганец имеют большое значение в окислительно-восстановительных процессах растений, влияют на ферментативную систему, регулируя усвоение нитратов, синтез сахаров и превращение одних углеводов в другие. Имеются данные, указывающие на связь бора и марганца не только с ферментами, но и другими веществами, регулирующими обмен веществ,— витаминами и стимуляторами. В результате активирования бором и марганцем ряда жизненно важных физиологических процессов в растении заметно улучшается качество сельскохозяйственных продуктов. Так, у пшеницы повышается количество белка в зерне. Особенно велика роль бора и марганца в образовании репродуктивных органов и повышении фертильности растений. Бор способствует лучшему образованию гамет, повышает энергию прорастания пыльцы и способствует лучшему оплодотворению, завязыванию семян и наливу. Весьма интерес-

ные данные по применению микроэлементов получены при внесении их в виде внекорневых подкормок растений.

В наших опытах испытывались бор и марганец. Для сравнения были включены варианты, в которых применялись растворы удобрений, содержащие основные элементы питания: азот, фосфор и калий. Кроме того, испытывался синтетический регулятор роста — 2,4-Д и смесь всех элементов. Всего под опыт было выделено 36 делянок по 1 м². Подкормки проводили 11 и 21 июня, 4, 16 и 30 июля, т. е. с момента выхода растений в трубку и до начала созревания. Опыт был заложен в шестикратной повторности (табл. 21).

ТАБЛИЦА 21

Растворы, примененные для внекорневой подкормки многолетней пшеницы М 2

Основной элемент подкормки	Вид удобрения	Концентрация раствора, %
Бор	Бура	0,05
Марганец	Сернокислый марганец	0,1
НРК	Калий — аммоний фосфат	1,5
	Селитра	1,5
	Калийная соль	1,0
Синтетический регулятор роста	2,4-Д	0,03

Опрыскивание опытных делянок производили ручным опрыскивателем типа «Автомаск» из расчета 0,1 л раствора на 1 м² посева за один прием. Подкормку осуществляли рано утром или вечером, т. е. в период, когда устьица листовой пластинки растения были более раскрыты. Каждая делянка при опрыскивании отделялась от соседних делянок специальными щитами. В течение вегетационного периода за растениями на всех делянках проводили фенологические наблюдения. Разницы в поведении растений, обработанных тем или другим раствором, не наблюдалось.

После уборки от каждой делянки для лабораторного анализа отбирали по 25 колосьев и определяли: длину колоса, число колосков в колосе, число зерен в колосе, число зерен в одном колоске, вес зерна на одно растение, массу 1000 зерен, а после отстраниа — вес зеленой массы на одно растение.

Применение внекорневых подкормок по большинству вариантов повысило озерненность колосьев, величину зерна и вес зеленой массы, скошенной через полтора месяца после уборки урожая на зерно (табл. 22).

Наибольшая озерненность колоса получена при применении марганца, где превышение над контролем составляет 19,6%, или

ТАБЛИЦА 22

Влияние внекорневой подкормки на озерненность колосьев многолетней пшеницы М 2 (в % к контролю, принятому за 100)

Вид подкормки	Длина колоса	Число колосков в колосе	Число зерен в одном колосе		Масса 1000 зерен	Вес зерна на одно растение	Вес зеленой массы на одно растение
			колосе	колоске			
Бор	96,6	96,7	108,5	111,5	110,8	119,8	156,5
Марганец	100,9	99,4	119,6	120,2	108,6	132,6	141,8
НРК	100,8	100,3	101,7	101,1	105,5	114,9	160,7
Бор, марганец, НРК, синтетический регулятор роста	96,6	99,6	97,7	97,8	101,2	80,0	134,9
Синтетический регулятор роста	100,3	99,8	94,7	94,5	109,5	72,9	132,8

в среднем 41 зерно на колос. На втором месте стоит вариант с применением бора, превышение составляет 8,5% (37 зерен на колос). Синтетический регулятор роста 2,4-Д отрицательно сказался на озерненности колоса, снизив его фертильность на 5,3%. Применение этого вещества также неблагоприятно отразилось и в комплексе с другими элементами подкормки. Применение раствора солей минеральных удобрений незначительно повысило озерненность колоса.

Зерно у многолетней пшеницы М 2 средней крупности, хорошо выполненное, стекловидное, с высоким содержанием белка. От удобрений микроэлементами крупность зерна значительно повысилась. Особенно благоприятно сказалось применение бора. У контрольных растений масса 1000 зерен составляла 30,6 г, а у растений, получивших бор, — 39,9 г. Хорошие показатели получены и по варианту с применением ростового вещества, где масса 1000 зерен была равна 33,5 г. На третьем месте в этом отношении стоит вариант с применением марганца (масса 1000 зерен — 33,2 г).

По урожаю зерна на одно растение наилучшие показатели получены при подкормке марганцем (132,6%, или 6,3 г) и по варианту с бором (119,8%, или 5,7 г). Увеличение урожая в этих случаях получено за счет повышения фертильности. Прибавка урожая зерна на одно растение также получена при подкормке минеральными удобрениями (114,9%) за счет главным образом наилучшей кустистости растений.

На увеличение длины колоса и количества колосков в колосе подкормки практически не оказали никакого влияния, так как применение их началось с половины июня, т. е. незадолго до колошения, когда колосья уже вполне сформировались.

Внекорневые подкормки положительно сказались и на послеуборочном отрастании растений, т. е. на урожае зеленой массы. Особенно благоприятные результаты получены при применении NPK, где превышение над контролем составило 60,7%. Хорошее отрастание было также у растений, получивших подкормки бором. В этом случае урожай зеленой массы составил 156,5%, близкие к этому показателю (141,8%) получены по варианту с марганцем.

Таким образом, борные и марганцевые внекорневые подкормки в некоторой степени повышают фертильность колоса, крупность зерна и интенсивность отрастания новых побегов у многолетней пшеницы М 2. Внекорневые подкормки растворами основных элементов (NPK) значительно повышают интенсивность отрастания растений после снятия урожая зерна и несколько (5,5%) повышают налив зерна.

РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ МНОГОЛЕТНЕЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ РАЗНЫХ СРОКАХ ПОСЕВА

Биология развития многолетних пшениц уже на первых фазах имеет много своеобразных черт по сравнению с однолетними пшеницами, причем разные формы имеют свои специфические особенности в этом отношении. Начиная с 1954 г. в течение многих лет мы проводили опыты по срокам посева наших многолетних пшениц. На грядках шириной в один метр и дорожкой в 50 см высевали набор сортов многолетней пшеницы и для сравнения сорта озимой пшеницы разной степени зимостойкости, в том числе сорта, так называемые, «двуручки».

Каждый сорт высевали на отдельной грядке с площадью питания 20×5 см в следующие сроки: начиная в 1954 г. — с первого августа, а в 1956 г. — с пятого августа и через каждые десять дней до конца сентября — начала октября. С наступлением весны, с 19—20 апреля, проводили первый весенний срок посева и затем так же, как осенью, — через каждые десять дней.

В результате мы имели очень наглядную картину по реакции сортов на разные сроки посева, особенно на низкие температуры. Возьмем для примера посевы осени 1954 г. — весны 1955 г., когда весна была прохладной и продолжительной, и сравним с посевами осени 1956 г. — весны 1957 г., характеризующейся сравнительно высокими температурами.

У многолетней пшеницы М 34085 растения выколосились при всех сроках посева 1954—1955 гг., в 1956—1957 гг. не выколосились, но были близки к выколосиванию даже при посеве 10 мая, а при посеве 20 и 29 апреля полностью выколосились и нормально созрели (рис. 32).

Несколько иная картина отмечена у сорта М 23086. В 1954—1955 гг. растения так же, как и у М 34085, выколосились при

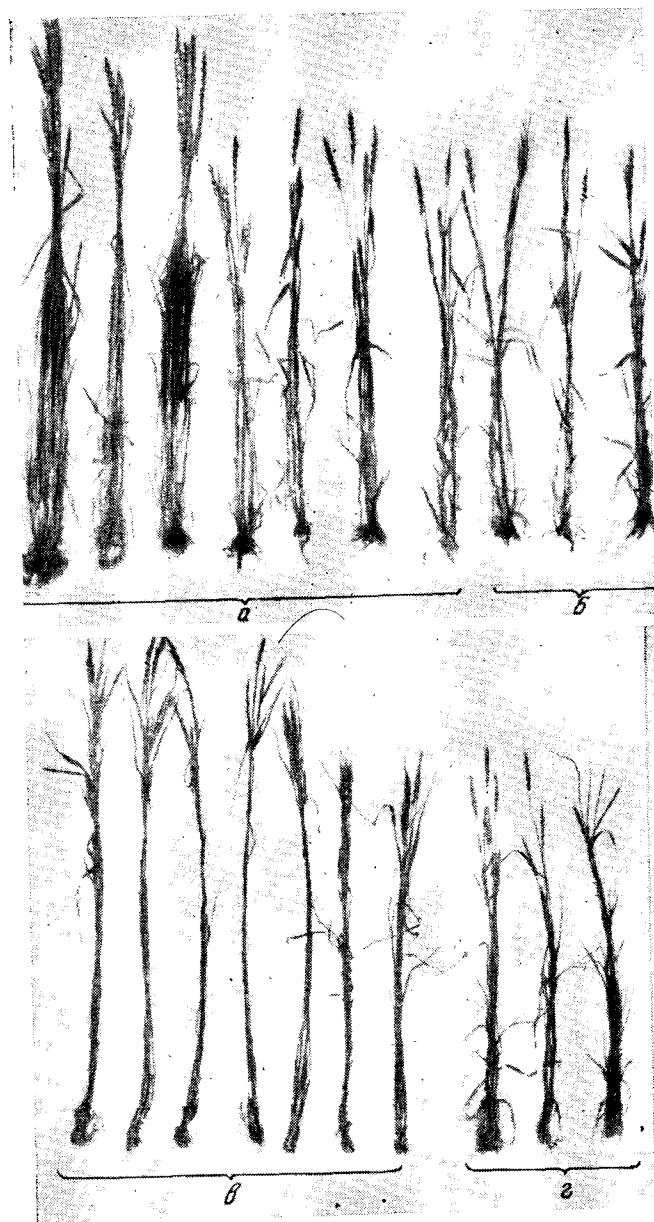


РИС. 32. Развитие растений многолетней пшеницы М 34085

При посеве: а — осенью 1954 г.; б — весной 1955 г.; в — осенью 1956 г.; г — весной 1957 г.

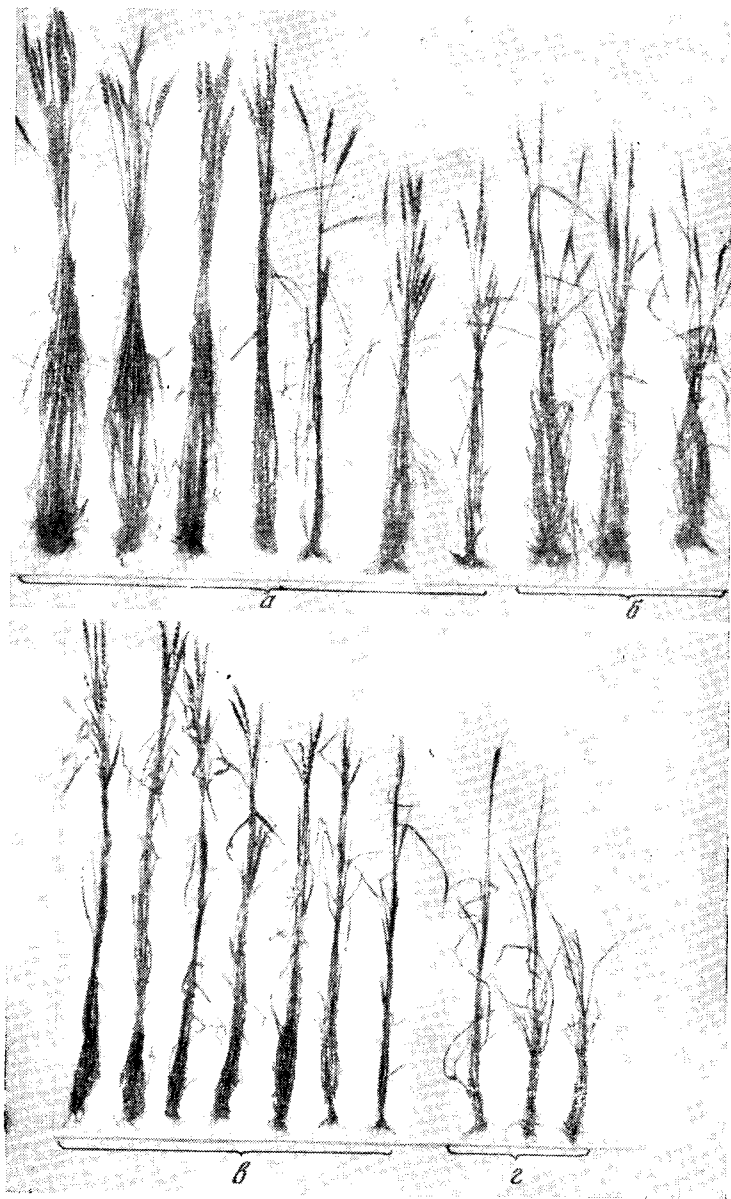


РИС. 33. Развитие растений многолетней пшеницы М 23086

При посеве: а — осенью 1954 г.; б — весной 1955 г.; в — осенью 1956 г.; г — весной 1957 г.

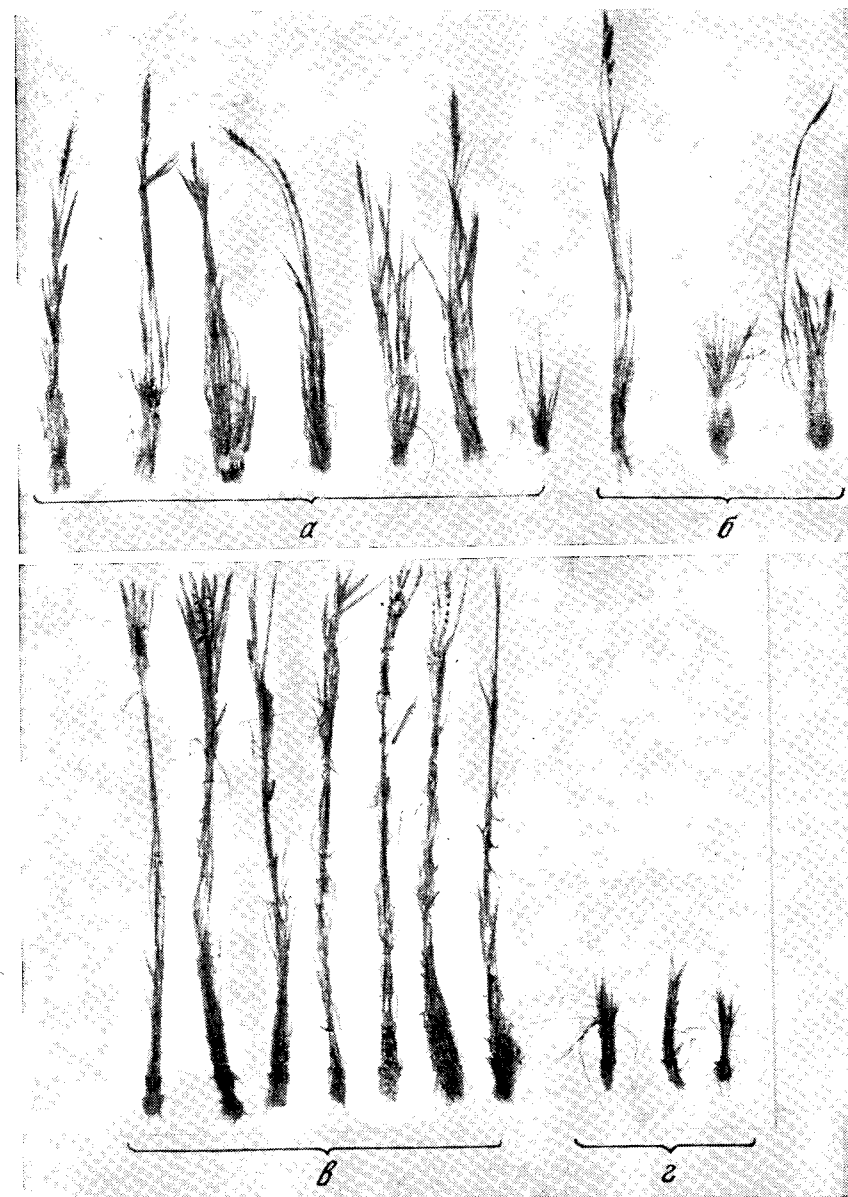


РИС. 34. Развитие растений многолетней пшеницы М 2 (20.IX)

При посеве: а — осенью 1954 г.; б — весной 1955 г.; в — осенью 1956 г.; г — весной 1957 г.

всех испытываемых сроках посева (рис. 33). А в 1956—1957 гг. при весенних посевах колошение наблюдалось только при первом сроке, т. е. 20 апреля, причем далеко не полное; у растений посева 29 апреля отдельные побеги к осени достигли трубкования, а посевы 10 мая оставались все лето в розетке. Таким образом, выявлено, что у многолетней пшеницы М 34085 стадия яровизации значительно короче, чем у М 23086.

У многолетней пшеницы М 2 стадия яровизации оказалась более продолжительной, чем у первых двух сортов. При посевах 1954—1955 гг. сравнительно слабое выколашивание наблюдалось уже при последних сроках осеннего посева, причем посев 29 сентября совершенно не выколосился (рис. 34).

В весенние сроки посева 1955 г. выколосились и созрели растения только самого первого срока посева — 19 апреля, несмотря на прохладную весну. В 1956—1957 гг. при осенних сроках посева все растения выколосились, а при весенних посевах 1957 г. все растения до глубокой осени остались «в розетке».

В результате исследований по срокам посева выяснилось, что М 34085 и М 23086 можно отнести к двуручкам, а сорт М 2 является типично озимым.

III

ФЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫХ ГИБРИДОВ ТИПА МНОГОЛЕТНЕЙ И ЗЕРНОКОРМОВОЙ ПШЕНИЦЫ

ФЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПРИЗНАКОВ МНОГОЛЕТНОСТИ У МНОГОЛЕТНИХ И ОТРАСТАНИЯ У ЗЕРНОКОРМОВЫХ ПШЕНИЦ

Изучение феногенетических особенностей различных пшенично-пырейных гибридов, в том числе типа многолетней пшеницы, дали возможность по характеру развития побегов возобновления в летне-осенний период до некоторой степени судить о многолетности той или иной формы.

Исследуя в питомниках пшенично-пырейных гибридов несколько тысяч различных форм, мы в практической селекции для определения степени их многолетности используем в первую очередь наблюдения, характеризующие тип отрастания и высоту побегов возобновления в осенний период (примерно в конце сентября). Мы различаем три основных типа осеннего отрастания: первый тип — яровой, второй — промежуточный между яровым и озимым, третий — типично озимый. Кроме того, между первым и вторым, а также между вторым и третьим — дополнительно промежуточные типы.

Для характеристики этих типов можно привести следующие примеры. Первые многолетние пшеницы М 2, М 34085 и некоторые другие по характеру отрастания побегов возобновления относятся к первому, т. е. яровому, типу. Этот тип характеризуется сравнительно слабо выраженной многолетностью из-за недостаточной зимостойкости во время второй зимовки растений, что в свою очередь зависит от характера их осеннего отрастания. В отличие от пырея, они отрастают побегами ярового типа с коротким циклом развития. У побегов возобновления за сравнительно небольшой период формируется колос, и происходит растяжение междоузлий. У таких форм после уборки урожая зерна, примерно в конце сентября или начале октября, происходит вторичное колошение растений за счет развития побегов возобновления (рис. 35, а). Благодаря такому интенсивному отрастанию

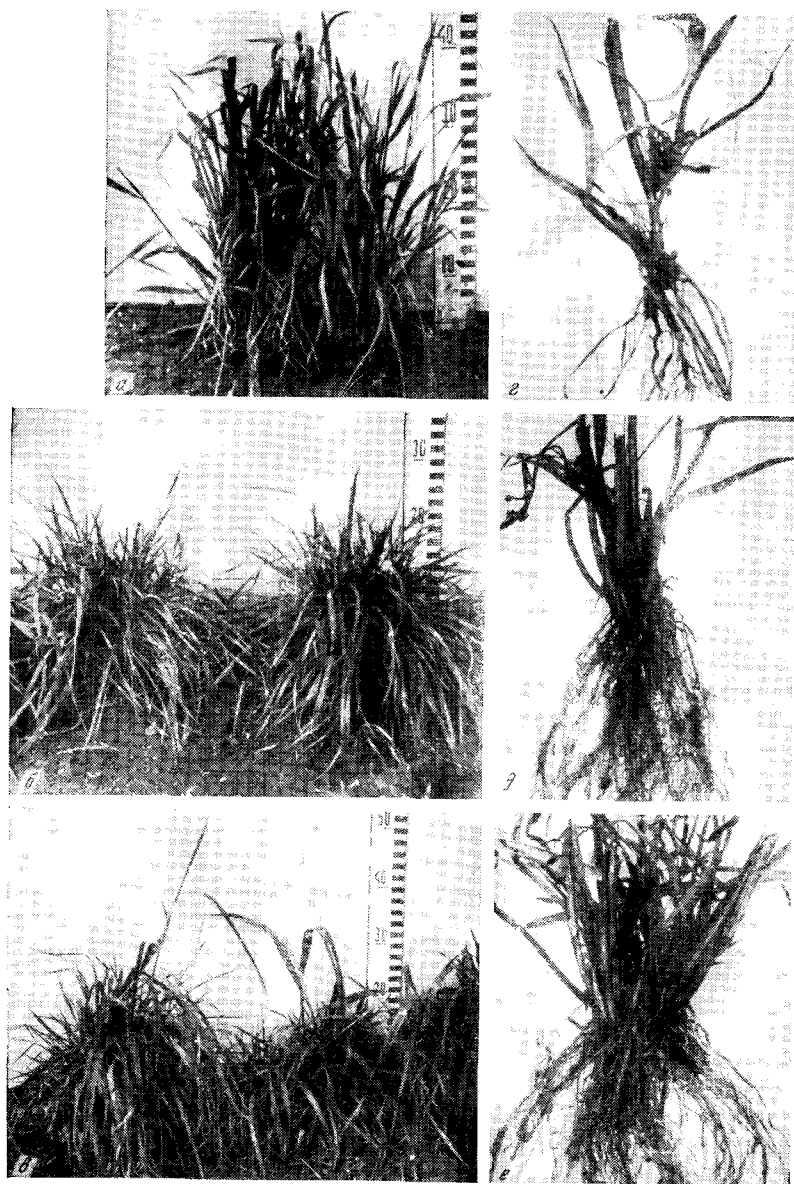


РИС. 35. Типы отрастания у 56-хромосомных пшенично-пырейных гибридов
а, б, в — осеннее отрастание; г, д, е — весеннее отрастание на второй год вегетации; а,
г — тип I (характерный для зернокармливых); б, д — тип II (промежуточный); в, е — тип
III (озимый, характерный для многолетних)

молодых побегов эти формы, кроме урожая зерна, в тот же год дают дополнительный высокий урожай сена, равный 15—20 ц/га. В дальнейшем мы такие формы называли зернокармливыми, имея в виду, что они дают урожай зерна и укос сена, и на их основе была разработана селекционно-генетическая программа работ по созданию новой кормовой культуры, о чем более подробно будет сказано далее.

У форм первого, или как мы сказали, зернокармливого, типа до глубокой осени интенсивно растут и развиваются все новые и новые побеги возобновления ярового типа, причем даже у наиболее молодых осенних побегов генеративные органы достигают значительной сформированности, вследствие чего они повреждаются даже при заморозках. Такой тип развития, естественно, не способствует хорошей устойчивости против вымерзания во вторую зимовку еще и потому, что растения не накапливают запасных питательных веществ. Внесение осенних и ранневесенних подкормок также не сохраняет жизнеспособности таких форм. Однако иногда при особо благоприятных условиях некоторая часть растений может сохраниться и после второй зимовки, как это было в 1948 г. на посевах М 2.

Второй тип отрастания характеризуется меньшей, чем у растений первого типа, интенсивностью роста и развития побегов возобновления. Как правило, формы этого типа к осени имеют неравномерно развитые побеги. Отдельные побеги выходят в трубку и даже выколашиваются, в то время как их основная масса остается укороченной, имея только зачаточные колосья (рис. 35, б). Такая неоднородность различных побегов возобновления в пределах даже одного растения объясняется тем, что для развития форм второго типа бывает достаточно воздействия пониженными температурами в течение примерно двух-трех недель. Поэтому те единичные побеги, которые были заложены в более ранний период, успевают за сентябрь пройти необходимые для выколашивания биохимические процессы во время, главным образом, ночных пониженных температур и благодаря этому имеют более сформированные колосья, чем остальная масса побегов. Этим же объясняется и то, что у форм, относящихся ко второму типу, наблюдается особенно широкое варьирование по высоте летне-осеннего отрастания побегов и проценту сохранившихся живыми растений на второй и третий год вегетации в зависимости от метеорологических условий в осенний период. Если осень сухая и теплая, с большим числом солнечных дней, побеги отрастания остаются укороченными, а на следующий год число живых растений составляет высокий процент. В том случае, когда осенью с большим числом пасмурных дней с пониженными температурами и обильными осадками, у растений второго типа происходит более интенсивное развитие молодых побегов, многие из них выколашиваются, а на следующий год сохраняется значительно меньшее число растений. (Метеорологические условия осени влияют на процесс закалки растений многолетней пшеницы.)

Таким типом отрастания обладают многие, преимущественно двулетние, формы. Из перспективных форм к этому типу относятся М 115, М 706 и М 707. На второй год у них сохраняется высокий процент живых растений, а на третий год — примерно 15—50%, в зависимости от генотипа и метеорологических условий в осенний период второго года вегетации.

Многие новые формы многолетней пшеницы, характеризующиеся наиболее хорошо выраженной многолетностью, отнесены к третьему, озимому, типу отрастания (например, М 695 и М 470). По характеру развития побегов возобновления они имеют сходство с пыреем. Их молодые побеги до глубокой осени остаются укороченными из-за заторможенного роста стеблей, и конус нарастания так же, как и в первый год после посева, идет в зиму в вегетативном состоянии или в стадии начала заложения соцветия. Кустистость у таких форм очень большая и на широко-рядных посевах достигает 50—60 побегов на одно растение. Но высота побегов возобновления в осенний период значительно меньше, чем у первого и второго типов, и равна 15—25 см (рис. 35, в).

В соответствии с осенним типом отрастания находится весеннее состояние многолетней пшеницы. У многолетних пшениц, отнесенных нами к первому типу, куда входят первые многолетние пшеницы и зерно кормовые формы, при выходе из-под снега на второй год вегетации совершенно не сохраняются зеленые части. Затем только у единичных растений этого типа на уровне почвы или даже у надземного стеблевого узла старого побега появляется новый побег со своими корешками (рис. 35, г). Поэтому только при особо благоприятных условиях молодые побеги укореняются и развиваются растения второго года жизни. На третий год вегетации не сохраняется ни одного растения.

Второй тип, занимающий промежуточное положение между первым (яровым) и третьим (озимым) типами как по осеннему, так и по весеннему отрастанию на второй год жизни, является промежуточным. Из-под снега растения выходят в ослабленном состоянии, с меньшим числом зеленых побегов по сравнению с третьим типом (рис. 35, д). Через 1—2 нед из почек, заложенных с осени, появляются новые побеги и развиваются мощные растения. Во многих случаях на второй и третий год вегетации у форм этого типа сохраняется почти нормальная густота стеблестоя. Но в случае возврата холодов, когда молодые побеги еще не окрепли, а главное корешки их недостаточно укоренились, происходит гибель таких растений.

У форм, относящихся к третьему типу, т. е. наиболее многолетних, растения выходят из-под снега с многочисленными зелеными побегами (рис. 35, е). Они не так рано начинают вегетировать и стойко переносят возврат холодов и весенних заморозков.

Многолетность различных форм в зависимости от типа отрас-

тания можно охарактеризовать числом сохранившихся растений на второй и третий год вегетации (табл. 23).

У всех линий и сортов независимо от типа отрастания после первой зимовки сохраняются жизнеспособными практически все растения. Таким образом, все они являются высокозимостойкими в первый год вегетации. Сохранение вегетирующих растений в последующие годы в значительной степени зависит от типа отрастания.

ТАБЛИЦА 23

Вегетирующие растения (в %) в первый, второй и третий год плодоношения у форм 56-хромосомных пшенично-пырейных гибридов различного типа отрастания (посев 1965 г.)

Тип отрастания	Номер линии или сорта	1966 г.	1967 г.		1968 г.
		Осень	Весна	Осень	Весна
I	М 2	90,0	2,7	0,0	0,0
I	ЗП 1338	89,7	5,1	2,6	0,0
II	М 115	97,0	80,0	54,2	21,7
II—III	М 706	98,2	94,5	70,9	32,8
II—III	М 707	98,2	93,1	66,1	47,4
III	М 470	96,5	95,8	64,3	57,1
III	М 695	95,4	90,7	76,7	69,8

У форм М 2 и ЗП 1338, по характеру отрастания относящихся к первому (яровому) типу, после второй зимовки сохраняются только единичные растения (2,7—5,1%). У линий М 115, М 706 и М 707, имеющих второй и промежуточный между вторым и третьим типы отрастания и являющихся по существу двухлетними, процент сохранившихся растений на второй год вегетации также высокий — 80,0—94,5%, а на третий год, как правило, значительно ниже, чем у третьего типа. Но иногда и у них на третий год сохраняется высокий процент живых растений (например, у М 706 и М 707).

У М 470 и М 695, по характеру отрастания относящихся к третьему типу, на второй год вегетации сохранилось живых растений соответственно 95,8 и 90,7% и на третий год — 69,8% и 57,1%. Таким образом, у них хорошо проявляется многолетность.

Но необходимо подчеркнуть, что процент сохранившихся растений на второй и третий год вегетации зависит в большой степени от условий закалки растений перед зимовкой и от возвратных холодов в весенний период. Нередко подсчет растений, проведенный сразу после схода снега и затем после весенних возвратных холодов, показывает значительную гибель растений от возвратных холодов. И в этом случае особенно страдают фор-

мы первого и второго типа отрастания, в то время как формы третьего типа погибают в меньшей степени.

В процессе дальнейших исследований по созданию новых форм многолетней пшеницы выявилась необходимость углубить разработку методики определения наиболее многолетних форм пшенично-пырейных гибридов в первый год их плодоношения. С этой целью были проведены фенотипические исследования различных форм пшенично-пырейных гибридов в сопоставлении с другими многолетними злаковыми травами и в зависимости от характера их летне-осеннего отрастания, т. е. после уборки на зерно.

По принятой нами методике оценку летне-осеннего отрастания мы производим по двум признакам: 1) мощность отрастания растений (по пятибалльной шкале) для выявления количества зеленой массы, которую могут дать растения дополнительно к урожаю зерна; 2) характер роста и развития побегов путем выделения типов отрастания.

Наблюдения за характером отрастания пшенично-пырейных гибридов в летне-осенний период дают возможность выявить продолжительность цикла развития их побегов возобновления. Эти данные представляют большой интерес для прогноза степени многолетности пшенично-пырейных гибридов.

При исследовании биологии многолетних дикорастущих злаков выявилось, что продолжительность цикла развития побегов возобновления от начала их роста из почек до плодоношения неодинакова у разных видов и форм многолетних злаков: наиболее долговечные из них имеют продолжительный цикл развития побегов возобновления. Изучение характера роста и развития растений осенью представляет большой интерес и для выяснения степени приспособленности их к перезимовке. К настоящему времени установлена зависимость между характером летне-осеннего роста растений и их морозостойкостью.

Мы ставили себе задачу изучить характер роста и формирования побегов возобновления многолетних пшенично-пырейных гибридов разного происхождения и разных поколений в летне-осенний период и проследить особенности перезимовки гибридных растений с разными типами летне-осеннего отрастания. При этом главной целью было уточнить методику определения типа отрастания и выяснить возможность использования этого признака для прогноза зимостойкости и многолетности гибридов.

Необходимо было провести это исследование и сравнить характер отрастания многолетних пшенично-пырейных гибридов с характером развития в летне-осенний период их дикорастущих родичей — пырея сизого (*A. glaucum*) и пырея удлиненного (*A. elongatum*), а также других многолетних злаков, в разной степени приспособленных к перезимовке.

Вопросы биологии роста и развития многолетних злаков глубоко изучены на примере многих луговых трав. Большинство лу-

говых злаков характеризуется озимым моноциклическим типом развития побегов. Рост побегов возобновления у них начинается в летне-осенний период во время цветения или в начале фазы созревания семян. Эти побеги уходят в зиму укороченными. Удлинение побегов возобновления и переход их к генеративному состоянию наступает на следующий год после перезимовки. Озимым моноциклическим типом развития характеризуются такие злаки, как пырей ползучий (*A. repens*), лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis* L.), овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.), костер безостый (*Bromus inermis* Leyss), ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.), бекмания обыкновенная [*Beckmannia cruciformis* (L.) Host.].

Как показали наши наблюдения, пырей сизый и пырей удлиненный, вовлекаемые в скрещивание с пшеницей, характеризуются следующим: начало роста побегов возобновления у этих растений наблюдается во время цветения или в фазе молочной спелости, до ухода в зиму эти побеги остаются укороченными. Выход в трубку и колошение этих побегов наступает на следующий год после перезимовки.

Таким образом, характерной особенностью видов пырея является задержка роста стебля побегов в летне-осенний период, уход растений в зиму в фазе укороченных побегов (в розеточном состоянии), т. е. озимый тип летне-осеннего отрастания.

Степень сформированности верхушечной почки укороченных побегов многолетних злаков перед уходом в зиму различна. Одни из них уходят в зиму в вегетативном состоянии, у других с осени закладывается соцветие. Развитие соцветия чаще останавливается на ранних этапах формирования, в некоторых случаях соцветие формируется полностью, включая цветки.

Из исследованных нами 21 вида многолетних дикорастущих злаков к группе растений, зимующих с заложившимся с осени соцветием, относятся: элимус песчаный (*Elymus arenarius* L.) (рис. 36), элимус мягкий (*E. mollis* Trin.), щучка [*Deschampsia caespitosa* (L.) P. B.], овсец пушистый (*Avenastrum pubescens* Huds.) и овсяница красная (*Festuca rubra* L.).

Среди многолетних злаков, зимующих в вегетативном состоянии, выделяются две группы растений, различающихся по сформированности конуса нарастания побегов.

1. Верхушечная часть конуса нарастания короткая, однородная (рис. 37, а — в). Формируются листья и узлы стебля побега. В эту группу входят: пырей удлиненный, пырей ползучий, пырей Смита (*A. smithii* Rydb.), овсяница гигантская (*Festuca gigantea* Vill.), овсяница луговая (*F. pratensis* Huds.), ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.), костер безостый (*Bromus inermis* Leyss), костер прямой (*B. erectus* Huds.).

2. Верхушечная часть конуса нарастания стебля находится в фазе удлинения и сегментации с заложением листовых валиков в основании (рис. 37, г — е). Эта фаза в развитии побега является



РИС. 36. Образование соцветия перед зимовкой
а — элимус песчаный (*E. arenarius*) (анализ 11.XI); б — щучка (*Deschampsia caespitosa*) (анализ 11.XI); в — овсец пушистый (*Avenastrum pubescens*) (анализ 6.XI)

начальным этапом формирования соцветия, так как удлиненная вершина конуса нарастания представляет собой зачаток оси будущего соцветия, а в пазухах листовых валиков развиваются колоски или бугорки ветвей соцветия. Степень дифференциации удлиненной верхушечной части конуса нарастания стебля неодинакова у разных видов злаков.

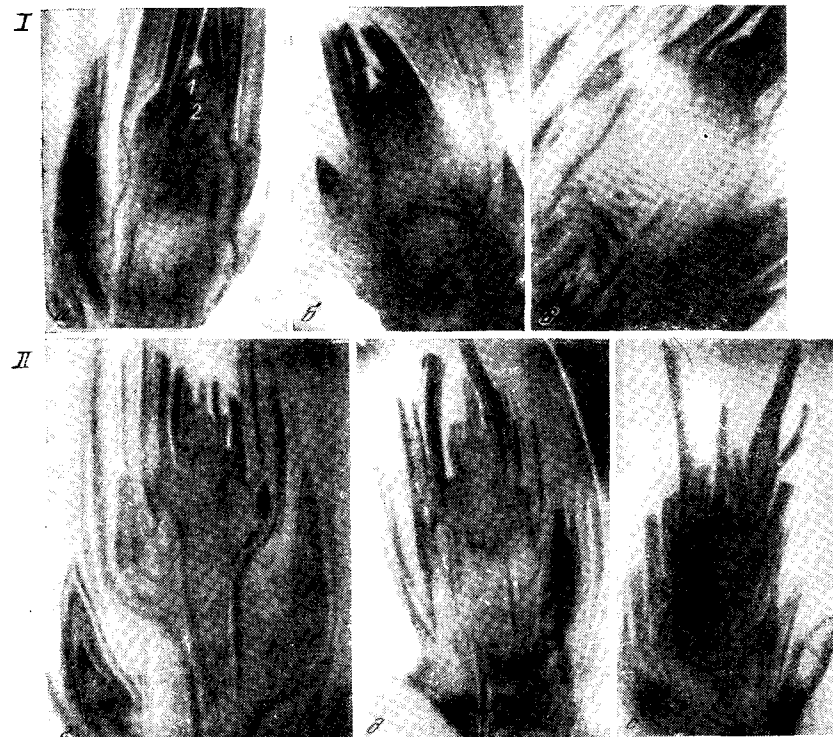


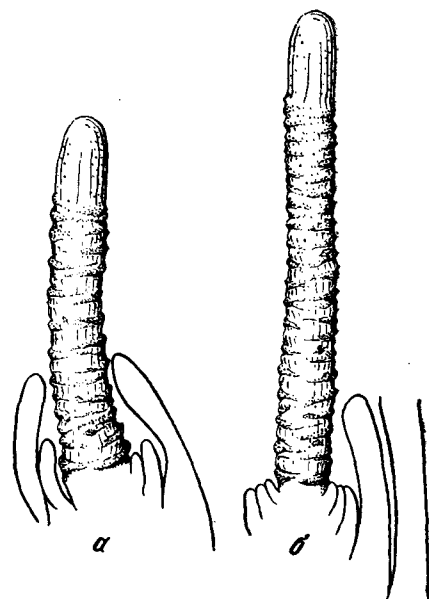
РИС. 37. Основания побегов перед зимовкой (анализ 11.XI)

I — формируются листья (1) и узлы стебля (2) у пырея удлиненного (*A. elongatum*) (а), у овсяницы луговой (*Festuca pratensis*) (б), у ежи сборной (*Dactylis glomerata*) (в); II — верхушечные почки побегов в фазе удлинения и сегментации конуса нарастания с образованием листовых валиков у пырея сизого (*A. glaucum*) (г, д) и у пырея гребчатого (*A. cristatum*) (е)

В одних случаях верхушечная часть конуса нарастания стебля достигает небольшой высоты и сегментируется относительно слабо, на ней образуется от 8 до 12 валиков. Такую степень дифференциации конуса нарастания стебля имеют побеги пырея сизого, тимофеевки луговой (*Phleum pratense* L.), канареечника тростниковидного (*Phalaris arundinacea* L.) и райграсса пастбищного (*Lolium perenne* L.). В побегах пырея гребчатого, элимуса гигантского и *E. condensatus* верхушечная часть конуса нарастания стебля вытягивается и сегментируется очень сильно. У пырея гребчатого закладывается с осени до 30 валиков, а у некоторых форм элимуса гигантского — до 30—40 валиков. Формы элимуса гигантского разного происхождения имеют неодинаковую степень сегментации верхушки побегов перед уходом в зиму.

Следует отметить, что ритм развития многолетних злаков и некоторые особенности строения их соцветий отчасти зависят

РИС. 38. Удлинение и сегментация верхушки конуса нарастания побегов элимуса гигантского (*E. giganteus*) из Западного Казахстана (№ 61) (а) и Восточного Казахстана (№ 58) (анализ 3.XI) (б) перед зимовкой



от характера формирования побегов возобновления в летне-осенний период. Так, у пырея ползучего и пырея удлиненного, побеги которых зимуют в фазе формирования листьев, фаза формирования колосков весной начинается позже, чем у пырея сизого (у последнего с осени начинается вытягивание и сегментация конуса нарастания стебля). Еще раньше начинается формирование колосков у пырея гребенчатого, в побегах которого верхушечная часть конуса нарастания стебля вытягивается и сегментируется очень сильно с осени. Пырей гребенчатый выделяется среди названных видов пырея большим числом колосков в колосе. Число колосков в колосе у пырея гребенчатого колеблется от 37 до 67, тогда как у пырея сизого максимальное число их не превышает 27, а у пырея удлиненного — 25 (рис. 38).

Формы элимуса гигантского из разных географических пунктов имеют неодинаковую степень сегментации конуса нарастания стебля в осенних побегах и цветут в разное время. Раньше зацветают те из них, которые отличаются наиболее сегментированной вершиной конуса нарастания стебля с осени. Число колосков в колосе этих растений элимуса гигантского достигает 250. В то же время у других форм этого вида, у которых с осени верхушечная часть конуса нарастания стебля дифференцируется слабее, в колосе образуется не более 90—120 колосков. Эти наблюдения показывают, что фаза вытягивания и сегментации верхушки стебля побега представляет собой начальный этап формирования соцветия.

Процессы сегментации верхушки побегов и формирование соцветия у многолетних злаков осенью не связаны с началом ро-

ста их стебля растяжением междоузлий. Узлы стебля побегов растений с соцветиями в верхушечной почке сформированы, но остаются тесно сближенными (см. рис. 36, б, в). В результате задержки роста стебля верхушечные генеративные почки этих злаков остаются приземными, а побеги укороченными, озимыми, как у злаков, уходящих в зиму в вегетативном состоянии.

При изучении однолетних культурных злаков установлено, что способность приспособления к морозам резко снижается при переходе растений в фазу формирования соцветий, после прохождения растениями необходимых для его развития процессов яровизации и световой стадии. У многих дикорастущих многолетних злаков этой закономерности не наблюдается. Среди них встречаются виды, сохраняющие высокую морозостойкость в фазе формирования соцветия. Так, элимус песчаный и элимус мягкий, уходящие в зиму в фазе формирования колосков, отличаются высокой степенью морозостойкости.

Решающее значение для развития морозостойкости имеет общий ритм процессов роста органов растения, который складывается неодинаково у форм разного происхождения и является наследственно закрепленным. В тех случаях, когда развитие соцветий связано с нарастанием интенсивности процессов роста всех органов растения, способность к развитию морозостойкости растением утрачивается. Если же эти процессы протекают при торможении роста побегов, как это наблюдается у дикорастущих злаков с закладывающимися с осени соцветиями, растения сохраняют свойство морозостойкости.

Задержка роста побегов возобновления в летне-осенний период и уход растений в зиму в розеточном состоянии, как показано многими исследователями, имеют большое приспособительное значение для перезимовки.

Важной особенностью в развитии многолетних дикорастущих злаков в осенний период является задержка роста стеблей побега — озимый тип роста побегов. Побеги озимого типа по сформированности верхушечной почки могут быть вегетативными или генеративными. Заложение соцветия с осени при торможении роста стебля побега не приводит к снижению морозостойкости растения. Хорошим приспособлением для перезимовки является развитие корневищных побегов и расположение почек возобновления глубоко в земле.

На основании данных, полученных при изучении биологии дикорастущих многолетних злаков, при оценке типов отрастания пшенично-пырейных гибридов в связи с их способностью к перезимовке необходимо учитывать следующие основные моменты их роста и развития в летне-осенний период: а) характер роста и скорость формирования побегов возобновления; б) тип кущения растения, в) глубину залегания узла кущения побегов.

В настоящей работе приводятся предварительные данные по оценке типов летне-осеннего отрастания многолетних пшенично-

пырейных гибридов разного происхождения с учетом перечисленных выше особенностей их роста и развития. Материалом для исследования послужили следующие растения.

1. Пшенично-пырейные гибриды разных поколений, полученные от скрещивания озимой пшеницы и пшенично-пырейных гибридов с пыреем сизым, пыреем удлиненным и гибридным — *A. glael Cicin*, полученным от скрещивания сизого пырея с удлиненным. Исследовали растения, прожившие в полевых условиях в течение трех—пяти лет.

2. Пшенично-пырейные гибриды первого, второго и третьего поколений (F_1 , F_2 , F_3) от межгибридных скрещиваний. Эти гибриды отличаются от вышеуказанных гибридов первой группы сочетанием многолетнего образа жизни с относительно высокой плодотворностью.

3. Многолетняя пшеница М 2 — стабильная фертильная форма.

Наблюдения за ростом и развитием побегов проводили осенью в два срока: 1) в конце сентября или в первых числах октября, перед подкашиванием гибридов на сено, через 1—1,5 мес. после уборки их на зерно (подкашивание на сено отрастающих гибридных растений по принятой в Отделе отдаленной гибридизации методике производится с оставлением отавы высотой 8—10 см); 2) перед уходом растений в зиму (в конце октября или в начале ноября).

В названные сроки брали пробы путем отделения части побегов от каждого исследуемого куста растения. Для оценки типа отрастания учитывали следующие основные показатели: 1) высоту отрастания; 2) сформированность стебля и его длину; 3) сформированность конуса нарастания побегов. Отмечались следующие основные фазы: а) формирование листьев и узлов стебля побега; б) удлинение и сегментация верхушечной части конуса нарастания стебля; в) формирование колосковых бугорков (колосковые бугорки однородны); г) формирование цветочных бугорков (цветочные бугорки однородны); д) формирование цветков; е) развитие половых клеток.

При взятии пробы отмечали тип кущения растений: плотнокустовой, рыхлокустовой, корневищный, и глубину залегания узла кущения.

Определение сформированности укороченных побегов и почек возобновления производили на продольном срезе, сделанном от руки через основание живого побега. Срезы изучали в воде или предварительно обрабатывали их водным раствором J+KJ с последующим погружением в глицерин. Окрашивание по Люголю дает возможность выявить локализацию крахмала и отчасти белков в узлах кущения побегов.

Для выявления характера перезимовки растений разных типов летне-осеннего отрастания производили оценку их состояния после выхода растений из-под снега. Учитывали также степень и характер повреждений побегов разной сформированности.

Наблюдения производили весной 1954, 1955 и 1956 гг., после перезимовки растений под снежным покровом. Зимы 1953/54 и 1954/55 гг. характеризовались разными режимами. Зима 1953/54 г., несмотря на умеренные морозы, была сравнительно суровой ввиду малого снежного покрова (до 18 см). Минимальные температуры на уровне узла кущения растений достигли —9, —12°. Зима 1954/55 г. была теплой и многоснежной (снежный покров достигал высоты 60 см). Минимальная температура на уровне узла кущения растений не снижалась ниже —4°. Большой снежный покров при мягком температурном режиме создавал угрозу выпревания растений. Благодаря различию режимов перезимовки в эти годы мы имели возможность выявить устойчивость растений разного типа отрастания против пониженных температур и способность их противостоять выпреванию.

Рост побегов возобновления у многолетних пшенично-пырейных гибридов начинается, как и у пырея, в конце цветения основных побегов или во время их созревания в зависимости от условий погоды и состояния растений. Характер роста и развития побегов возобновления у пшенично-пырейных гибридов разного происхождения неодинаков. Среди многолетних пшенично-пырейных гибридов разного происхождения нами установлено наличие следующих основных типов развития побегов возобновления в период летне-осеннего отрастания.

Озимый тип развития побегов возобновления. Растения отрастают укороченными побегами, узлы стебля сближены. Конус нарастания побега находится на высоте 0,5—0,8 см от его основания. Верхушечная почка укороченного побега находится в вегетативном состоянии на высоте 0,5—0,8 см от его основания. По степени сформированности конуса нарастания различаются две группы растений: у первой группы верхушечная часть конуса нарастания укороченная, однородная (как у *A. elongatum*); у второй — верхушечная часть конуса нарастания удлиненная, причем закладывается от 7 до 12 валиков (как у *A. glaucum*).

По характеру кущения растения с озимым типом отрастания могут быть плотнокустовыми, рыхлокустовыми, корневищными. Положение узла кущения побегов неодинаково у разных растений.

Яровой тип развития побегов возобновления. Растения отрастают удлиненными генеративными побегами. В зависимости от темпов роста и скорости формирования побегов выделяются три формы ярового типа отрастания.

I. Растения отрастают удлиненными генеративными побегами, имеющими короткий цикл развития. Скорость прохождения цикла развития от начала роста до цветения изменяется в зависимости от условий роста и состояния растений. Обычно основные побеги выколашиваются ко времени осеннего подкашивания (в конце сентября). Часть удлиненных побегов задерживается в разви-

тии на ранних этапах формирования колоса (скрытогенеративные) или в вегетативном состоянии (удлиненные вегетативные).

После осеннего подкашивания рост побегов продолжается до ухода растений под снег. Рост этих побегов также происходит вследствие растяжения междоузлий стебля и сопровождается развитием колоса. Растения ярового типа отрастания могут быть рыхлокустовыми и корневищными.

II. Растения отрастают удлиненными побегами. Верхушечная почка удлиненных побегов остается чаще в вегетативном состоянии (рис. 39), реже образуются колосковые бугорки. Рост стебля побегов за счет растяжения междоузлий продолжался и после их подкашивания, до ухода растений в зиму. Отрастание удлиненными вегетативными и скрытогенеративными побегами мы наблюдали преимущественно у форм с корневищным типом кущения.

III. Растения отрастают короткими генеративными побегами. Высота отросших побегов 40—50 см. Длина стебля основных побегов от 1 до 5—8 см. По внешнему виду рост стебля этих побегов остается часто незамеченным и растения этого типа относят при визуальной оценке к группе озимых. В основных побегах ко времени осеннего подкашивания формируется колос с однородными колосковыми бугорками или закладываются цветочные бугорки (рис. 40).

При подкашивании в начале октября конус нарастания этих побегов остается неповрежденным, и побеги летней вегетативной генерации продолжают свой рост и развитие до ухода в зиму. Рост стебля в октябре задерживается. Развитие колоса также тормозится.

В зависимости от условий развития яровость этих растений может быть больше или меньше выражена. На плодородных участках во влажное лето растения сильнее уклоняются в росте стебля и в развитии колоса в сторону яровости; на менее плодородных участках в засушливое лето побеги растений задерживаются в росте и формировании колоса на более ранних этапах.

По типу кущения эти растения бывают, как правило, рыхлокустовыми и корневищными, по глубине залегания узла кущения различаются растения с глубоким, средним и поверхностным залеганием.

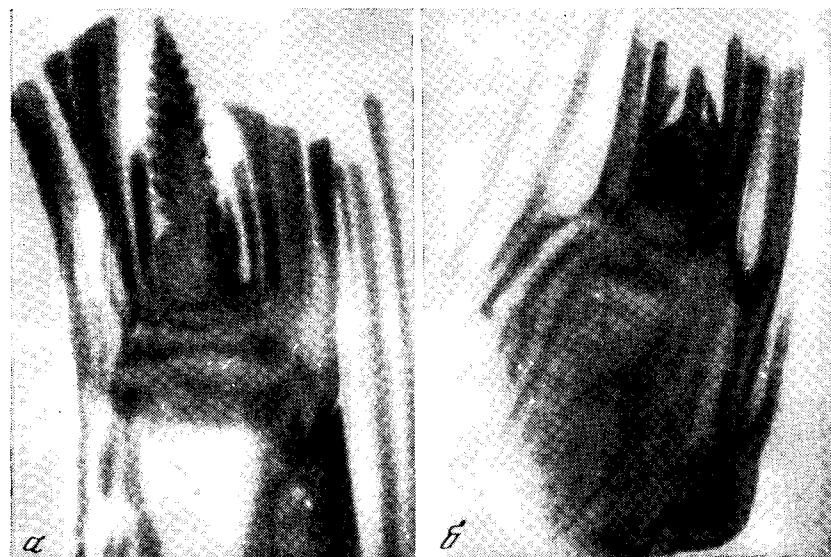
Наши наблюдения показали, что при визуальной оценке типа побегов летне-осеннего отрастания по внешнему виду во многих случаях допускаются ошибки: так, яровые, медленно растущие формы причисляются к группе озимых; среди растений, отрастающих удлиненными побегами, не различаются формы с вегетативными и генеративными побегами. Оценку типа летне-осеннего отрастания гибридных растений необходимо давать на основании анатомического анализа строения побега на продольном срезе. При помощи ручной лупы легко установить сформированность стебля и степень дифференциации верхушечной почки побега.

РИС. 39. Сформированность верхушечной почки удлиненного побега летнего отрастания гибрида № 4774/53 (ППГ 599×пырей сизый)



РИС. 40. Сформированность побегов гибрида № 1562/50 F₁ (многолетняя пшеница М 2×А. glael) летне-осеннего отрастания (анализ 3.XI)

а — генеративный побег в фазе формирования цветочных бугорков; б — более молодые побеги в вегетативном состоянии



Данные о распространении названных выше типов отрастания пшенично-пырейных гибридов приводятся по некоторым изученным комбинациям скрещивания в табл. 24.

ТАБЛИЦА 24

Результаты определения типа летне-осеннего отрастания и типа кущения пшенично-пырейных гибридов первого поколения разного происхождения

Комбинация скрещивания	Число исследованных растений	Год возделывания	Тип кущения	Тип летне-осеннего отрастания
Пшенично-пырейный гибрид 559 × пырей сизый	5	Третий	Корневищный	Яровой (с преобладанием удлиненных вегетативных побегов)
То же	2	»	»	Озимый
Многолетняя пшеница М 2 × пырей сизый	4	Пятый-шестой	»	Яровой (с удлиненными генеративными побегами)
T. turgidum × пырей сизый	1	Третий	»	Яровой (с короткими генеративными побегами)
Пшенично-пырейный гибрид 599 × пырей удлиненный	3	Пятый	Плотнокустовой	Озимый
Многолетняя пшеница М 2 × пырей удлиненный	1	Второй	Рыхлокустовой	Яровой (с короткими генеративными побегами)
То же	2	»	Плотнокустовой	Озимый
Дикая полба × пырей удлиненный	1	Шестой	То же	»
T. turgidum × пырей удлиненный	4	Третий	»	»
Пшенично-пырейный гибрид 599 × глянел	1	»	Рыхлокустовой	Яровой (с короткими генеративными побегами)
Пшенично-пырейный гибрид 186 × глянел	7	»	То же	То же
Многолетняя пшеница М 2 × глянел	13	Пятый	»	То же
То же	1	Шестой	Корневищный	Яровой (с преобладанием удлиненных вегетативных побегов)
T. turgidum × глянел	4	Второй	Рыхлокустовой	Яровой (с короткими генеративными побегами)

Необходимо отметить, что в каждой из перечисленных комбинаций анализировалось сравнительно небольшое число растений. Полученные данные не могут служить для характеристики наследования типа отрастания побегов возобновления. Исследования в этом направлении должны быть продолжены. При анализе гибридных растений первого поколения выявлено, что виды пырея сизого и удлиненного различаются по силе передачи потомству типа летне-осеннего отрастания. В первом поколении от скрещивания озимой и яровой пшеницы с пыреем удлиненным наследуется тип отрастания пырея. Гибридные растения первого по-

коления, полученные от скрещивания с пыреем удлиненным, характеризуются озимым типом летне-осеннего отрастания и плотнокустовым типом кущения. Конус нарастания побегов в осенний период до ухода растений в зиму остается в молодом вегетативном состоянии, как и у пырея удлиненного.

Среди гибридных растений первого поколения от скрещивания пшеницы с пыреем сизым преобладают формы с яровым типом летне-осеннего отрастания. Интересно, что все многолетние растения от скрещивания озимого сорта пшенично-пырейного гибрида — ППГ 599 с пыреем сизым были корневищными. Рыхлокустовых форм в группе многолетних растений этой комбинации нами не встречено. Среди многолетних гибридов старших поколений, сочетающих плодовитость с многолетностью, преобладают формы с яровым типом отрастания, но с замедленным темпом роста и формирования побегов осенью.

После зимы 1953/54 г. в наилучшем состоянии вышли из-под снега плотнокустовые и рыхлокустовые гибриды с озимым типом летне-осеннего отрастания, происходящие от скрещивания пшеницы и пшенично-пырейных гибридов с пыреем удлиненным. Эти гибриды перезимовали в зеленом состоянии, изредка повреждались лишь нижние листья побегов. При анализе состояния узла кущения побегов этих растений выявлено, что только единичные растения имели слабые повреждения проводящих пучков узла кущения (рис. 41).

Высокая морозостойкость гибридов первого поколения, полученных от скрещивания пшеницы с пыреем удлиненным, отмечается нами на протяжении всех лет работы с ними. Среди названных гибридов с озимым типом летне-осеннего отрастания растения с зимующими побегами с недифференцированной точкой роста (типа пырея удлиненного) весной задерживаются в развитии (фаза укороченных побегов). Формирование колоса и интенсивный рост стебля побегов начинается у этих растений через



РИС. 41. Повреждение морозом основания побега F₁ гибрида № 1552/50 (многолетняя пшеница М 2 × A. glauca) после зимы 1953/54 г.

15—20 дней после начала весеннего роста. У гибридных растений, у которых с осени начинается удлинение и сегментация конуса нарастания, формирование колоса происходит значительно раньше, и они раньше выходят в трубку.

После зимы 1955/56 г. у первого, второго и третьего поколений, полученных от межгибридных скрещиваний, благополучно перезимовали главным образом формы растений с озимым типом летне-осеннего отрастания. Однако среди этих растений, наряду с жизнеспособными, встречались и растения неморозостойкие, с низкой жизнеспособностью, получившие глубокие повреждения в узле кущения побегов при сравнительно мягких условиях зимы 1955/56 г. Озимый тип летне-осеннего отрастания гибридов — лишь одно из необходимых условий развития морозостойкости. Морозостойкость растений зависит, как известно, от совокупности большого числа факторов, среди которых основную роль играют наследственные особенности гибридного растения.

Растения с яровым типом летне-осеннего отрастания отличаются разной способностью к перезимовке. Большое значение при этом имеет интенсивность их роста и скорость формирования побегов осенью, а также тип кущения растений.

Среди гибридов с яровым типом отрастания различаются по характеру перезимовки растения с корневищным и рыхлокустовым типом кущения. Среди жизнеспособных многолетних пшенично-пырейных гибридов мы не встречали форм с типично яровым отрастанием (с коротким циклом развития побегов возобновления) в сочетании с рыхлокустовым типом кущения. Только в двух случаях у гибридов трехлетнего возраста F_1 и F_2 от скрещивания многолетней пшеницы М 2 с *A. glael* мы наблюдали растения с летне-осенним отрастанием ярового типа. При анализе этих растений после перезимовки 1953/54 г. установлено, что все удлиненные побеги их были мертвыми, сохранились лишь укороченные молодые побеги, которые имели сильные повреждения. Повреждались сосудисто-волокнистые пучки и паренхима осевого цилиндра в узле кущения. Весной эти растения отрастали слабо и медленно.

Более подробно особенности перезимовки рыхлокустовых гибридных растений с типично яровым отрастанием прослежены на примере многолетней пшеницы М 2. Поскольку этот гибрид представляет собой стабильную форму, зарекомендовавшую себя с положительной стороны по целому ряду хозяйственно-ценных признаков, наблюдения за ее отрастанием проводили более подробно, что важно для характеристики ее биологических особенностей как многолетней культуры.

Рост побегов возобновления у многолетней пшеницы М 2, как и у пырея сизого, начинается обычно в фазу цветения основных побегов. В сухое жаркое лето начало их роста задерживается и смещается на более поздний период — фазу созревания. К концу сентября побеги возобновления многолетней пшеницы М 2 в уме-

ТАБЛИЦА 25

Количество побегов возобновления (в %) многолетней пшеницы М 2 различной степени развития перед осенним подкашиванием

Фаза развития побега	Длина стебля, см				
	до 0,7	0,71—10	10,1—20	20,1—40	40,1—60
Формирование листьев	9				
Удлинение и сегментация верхушки конуса нарастания побегов	21,6	7,2	3,6		
Формирование колосков		15,4	8,9	10,8	
цветков			1,8	9,1	
половых клеток				3,6	6,3
Цветение					2,7

Примечание. Анализ проводили 6.X 1954 г., начало роста побегов отмечено 10.VII, уборка на зерно — 8.VIII.

ренно влажную погоду достигают высоты 70 см. Как видно из табл. 25, одни из этих побегов выколашиваются, другие задерживаются в развитии на более ранней стадии. После подкашивания рост растений продолжается вплоть до наступления зимы. Продолжают рост молодые побеги возобновления, не поврежденные при подкашивании, и начинают рост побеги третьего поколения из почек возобновления.

В табл. 26 показано, в каком состоянии многолетняя пшеница М 2 уходит в зиму. Как выяснилось при исследовании, побеги многолетней пшеницы М 2 к окончанию вегетации по состоянию стебля бывают яровыми. Большая часть их имеет заложившийся колос. Остальные, более молодые, побеги имеют сильно сегментированный конус нарастания стебля. Период сохранения жизнеспособности нижних междоузлий стебля генеративных побегов у многолетней пшеницы М 2 короче, чем у дикорастущих многолетних злаков.

Нижняя, подземная часть стеблей побегов пырея сизого после созревания сохраняет жизнеспособность до весны следующего года. Запасные питательные вещества, локализующиеся в ее клетках, используются побегами возобновления; продолжает функционировать после перезимовки и старая корневая система.

У многолетней пшеницы М 2 к наступлению зимнего периода отмирают полностью не только стебли первой генерации побегов, начавших развитие из семени, но и часть побегов второй летней генерации, успевших ко времени осеннего подкашивания выколоситься. Остаются в живых лишь те из побегов летне-осен-

ТАВЛИЦА 26

Количество побегов (в %) многолетней пшеницы М 2
различной степени развития перед уходом в зиму (на 6. X 1954 г.)

Фаза развития побега	Длина стебля, см				
	до 0,7	0,71—1,0	1,1—5,0	5,1—10	10,1—20
Формирование листьев	15,3				
Удлинение и сегментация верхушки конуса нарастания	7,0	16,1	25,2	5,6	
Формирование колосковых буторков			8,4	9,8	3,5
цветочных буторков			1,4	3,5	4,2

него отрастания, верхушечные почки которых не были повреждены при осеннем укосе. Эти побеги развивают новую корневую систему.

Интенсивный рост и развитие побегов многолетней пшеницы М 2 осенью сопровождается активным расходом синтезируемых растением веществ. При гистохимическом анализе обнаруживается, что количество запасных питательных веществ перед зимовкой в побегах многолетней пшеницы М 2 ниже, чем у пырея сизого.

Проверка состояния растений многолетней пшеницы М 2 на второй год перезимовки (в феврале 1955 г.) показала, что почти все жизнеспособные осенние побеги были поражены морозами (под снежным покровом температура не была ниже -9°). После выхода из-под снега лишь единичные растения сохранили отдельные живые побеги, но и они были сильно повреждены морозом (повреждаются верхушечные почки и сосудисто-волокнистые пучки стебля). Эти побеги хирели и засыхали, так как не имели достаточного запаса питательных веществ, необходимого для восстановления поврежденных частей. Лишь у единичных побегов начался рост.

Зимой 1954/55 г. (многоснежной и мягкой) при взятии пробы в феврале более 50% взятых растений многолетней пшеницы М 2 активно отрастали и нормально плодоносили. После выхода из-под снега жизнеспособность сохранили лишь единичные растения. Бедность запасными питательными веществами и интенсивное дыхание растений, связанное с их яровой природой, резко снижают способность растений противостоять выпреванию.

Многолетняя пшеница М 2 в первый год жизни ведет себя как озимая форма: побеги, начинающие развитие из семени, отличаются весьма длительным циклом развития. В первый год перезимовки растения многолетней пшеницы М 2 отличаются

высокой морозостойкостью. По степени морозостойкости многолетняя пшеница М 2 в первый год перезимовки стоит выше, чем самые морозостойкие сорта пшеницы — Лютеценс 329, Лютеценс 116, Ульяновка. Побеги возобновления многолетней пшеницы М 2 во второй и в последующие годы жизни отличаются коротким яровым циклом развития. Морозостойкость растений во второй год жизни сильно снижается.

Интенсивный рост и развитие побегов растений многолетней пшеницы М 2 в летне-осенний период и способность ее расти до наступления зимы открывают большие возможности для использования этой формы как однолетней зернофуражной культуры.

Яровой тип отрастания с быстрым ростом и коротким циклом развития побегов возобновления встречается у многолетних гибридов первого поколения (многолетняя пшеница М 2 × A. glaucum), имеющих корневищный тип кущения. В период летне-осеннего отрастания у этих растений, наряду с ростом удлиненных генеративных побегов, в большом количестве образуются корневищные побеги. Эти побеги имеют длинную горизонтальную подземную часть и укороченную надземную. Корневищные побеги по сформированности чаще остаются вегетативными и отличаются более длительным циклом развития.

После зимы 1953/54 г. у гибридов этой группы сохранились живыми лишь молодые корневищные побеги. У некоторых растений и корневищные вегетативные побеги были повреждены. Повреждаются главным образом проводящие пучки у основания побегов. Точки роста побегов более морозостойки (рис. 42). В более мягкие зимы 1954/55 и 1955/56 гг. у гибридов этой группы отмирали лишь верхние части удлиненных побегов, нижние междоузлия стебля с молодыми побегами и почками в узле кущения сохранялись так же, как и корневищные побеги, а весной они дружно отрастали.

Таким образом, растения с типично яровым отрастанием могут перезимовывать при наличии у них корневищного типа кущения: они зимуют за счет более высокой жизнеспособности корневищных молодых (по сформированности) побегов, развивающихся в период летне-осеннего роста наряду с удлиненными генеративными побегами.

По характеру перезимовки к растениям этой группы близки корневищные растения, отрастающие удлиненными вегетативными и скрытогенеративными побегами. Такие растения часто встречаются в первом поколении от скрещивания озимой пшеницы с пыреем сизым. Весеннее отрастание гибридов этой группы происходит различно в зависимости от степени их морозостойкости. Растения слабоморозостойкие, получившие повреждения после перезимовки, отрастают плохо, медленно.

Среди многолетних пшенично-пырейных гибридов часто встречаются растения, отрастающие короткими генеративными побе-



РИС. 42. Повреждение морозом основания корневищных побегов гибрида № 4401 (пшенично-пырейный гибрид 599 × пырей сизый)

а — сосудисто-волокнистые пучки;
б — первичная кора



РИС. 43. Повреждение морозом верхушки короткого генеративного побега гибрида № 1562/50 (многолетняя пшеница М 2 × A. glael) после зимы 1953/54 г. (основание побегов и боковые почки остаются жизнеспособными)

гами возобновления. Гибриды с таким отращиванием мы наблюдали в первом поколении от скрещивания многолетней пшеницы М 2 с глель, многолетней пшеницы М 2 с пыреем удлиненным, а также у многих растений первого, второго и третьего поколений межгибридных скрещиваний и у некоторых других пшенично-пырейных гибридов.

Во время перезимовки у коротких генеративных побегов возобновления этих гибридов, как правило, повреждаются морозами верхушечные почки (рис. 43). Подземные части стеблей этих побегов, их листья, а также вегетативные побеги каждого из растений остаются живыми. Жизнеспособность узлов кушения основных и боковых, более молодых, побегов различна у гибридов разного происхождения и одной комбинации скрещивания: во многих случаях эти растения получают сильные повреждения сосудисто-волокнистых пучков в основании перезимовавших побегов, однако среди гибридов этой группы нередко встречаются и весьма морозостойкие растения, благополучно зимующие в фазе формирования колосков.

По устойчивости против выпревания разные гибридные растения, отрастающие короткими генеративными побегами, вели себя неодинаково. Наряду с растениями, плохо переносящими мягкие многоснежные зимы, встречаются растения, устойчивые против выпревания. Весной эти растения рано и быстро трогаются в рост растяженным стеблем, и у них очень рано начинает формироваться колос.

Наблюдения за перезимовкой гибридов, отрастающих короткими генеративными побегами, показывают, что из них могут быть выделены жизнеспособные многолетние формы. Эти растения более интересны, чем растения с озимым типом отращивания, благодаря способности давать, кроме урожая зерна, большое количество зеленой массы.

Изучение особенностей перезимовки пшенично-пырейных гибридов с отращиванием разного типа показывает, что наиболее зимостойкие из них имеют приспособительные черты, присущие многолетним дикорастущим травам: озимый тип осеннего роста побегов, задержку роста побегов, корневищный тип кушения, глубокое залегание узлов кушения побегов.

Гибриды рыхлокустовые, с типично яровым летне-осенним отращиванием, отличающиеся слабой морозостойкостью, неперспективны как многолетние формы. Эти формы представляют интерес для создания однолетних двуукосных зернокармливых культур.

Наблюдения показали, что некоторое исключение представляют формы с корневищным типом кушения, которые несмотря на интенсивный летне-осенний рост характеризуются высокой морозостойкостью. Однако корневищный тип кушения среди гибридов старших поколений почти не встречается. Выявилась относительно высокая морозостойкость некоторых форм пшенично-

пырейных гибридов в фазе формирования колоса при замедленном росте стебля побегов осенью. Отбор таких форм даст возможность создать многолетние двуукосные культуры, активно отращающие весной.

В группу многолетних попадают нередко пшенично-пырейные гибриды с очень слабой морозостойкостью, перезимовывающие в сравнительно мягкие зимы. Для скрещивания, проводящегося в целях повышения многолетности, необходимо среди многолетних гибридов как младших, так и старших поколений выделять наиболее морозостойкие формы путем испытания их морозостойкости прямыми методами. Одним из приемов, позволяющих выявить слабозимостойкие формы, может служить проверка состояния побегов после перезимовки на продольном срезе. В этом случае удается обнаружить повреждения, которые иначе остаются незамеченными и, благодаря регенерационной способности растений, сглаживаются в процессе их роста.

Исследования феногенетических особенностей морфофизиологических механизмов признака многолетности у многолетних форм позволили нам сформулировать следующие выводы.

Характерной особенностью большинства многолетних дикорастущих злаков является задержка роста стебля побегов возобновления в летне-осенний период. Укороченные побеги — побеги озимого типа — могут быть вегетативными или генеративными. Заполнение соцветия с осени при задержке роста стебля побегов не приводит к снижению морозостойкости растений. Необходимым условием для морозостойкости является задержка роста побегов растений в период осенней вегетации. Более морозостойкими являются корневищные злаки, отличающиеся наиболее глубоким залеганием почек возобновления.

Виды пырея *A. glaucum* и *A. elongatum*, участвующие в скрещиваниях с пшеницей, характеризуются озимым моноциклическим типом развития побегов возобновления. Побеги возобновления начинают свой рост в фазу цветения и до конца вегетации остаются укороченными, озимыми. Оба вида пырея по сформированности побега уходят в зиму в вегетативном состоянии. Побеги пырея удлиненного осенью остаются в фазе формирования листьев и узлов стебля, а у пырея сизого начинается сегментация и удлинение конуса нарастания.

При оценке типа летне-осеннего отращивания пшенично-пырейных гибридов необходимо учитывать, исходя из наблюдений за дикорастущими многолетними злаками, темп роста и формирования их побегов возобновления, тип кущения и глубину залегания узла кущения побегов.

Оценку сформированности побегов необходимо проводить на продольном срезе через их основание. При помощи лупы можно установить степень сформированности стебля и верхушечной почки побегов. При визуальной оценке не выявляются ранние фазы роста стебля и формирования колоса, поэтому часто яровые мед-

ленно растущие формы причисляют к группе озимых. Среди яровых быстро растущих форм не выявляются формы, отращающие удлиненными вегетативными побегами.

Среди многолетних пшенично-пырейных гибридов установлены два типа летне-осеннего отращивания: 1) озимый тип — отращивание осуществляется укороченными вегетативными побегами, стебель побега имеет тесно сближенные узлы; 2) яровой тип — отращивание осуществляется стеблевыми генеративными побегами.

В зависимости от скорости роста и развития побегов выделяются три формы ярового типа отращивания:

а) растения отращивают удлиненными генеративными побегами, рост побегов растяжением междоузлий стебля продолжается до наступления морозов;

б) растения отращивают удлиненными вегетативными и скрыто-генеративными побегами, рост побегов растяжением междоузлий стебля продолжается до наступления морозов;

в) растения отращивают короткими генеративными побегами, рост стебля побегов задерживается в октябре.

Наблюдения за перезимовкой пшенично-пырейных гибридов с разными типами летне-осеннего отращивания показывают, что наиболее морозостойкие жизнеспособные гибриды несут те или иные приспособительные черты, присущие многолетним дикорастущим злакам: озимый тип отращивания, задержку роста побегов осенью, корневищный тип кущения, глубокое залегание узлов кущения побегов.

Пшенично-пырейные гибриды с типично яровым отращиванием и рыхлокустовым типом кущения — слабозимостойки, неперспективны как многолетние растения; они представляют интерес для создания однолетних двуукосных форм.

Исключением являются формы с корневищным типом кущения, которые при интенсивном летне-осеннем росте характеризуются хорошей морозостойкостью. Однако корневищный тип кущения не сохраняется у растений старших поколений пшенично-пырейных гибридов. Нами выявлена высокая жизнеспособность и морозостойкость некоторых форм пшенично-пырейных гибридов в фазе формирования колоса при торможении их роста и развития осенью. Среди них выделяются многолетние жизнеспособные двуукосные активно отращивающие весной растения.

Определение типа летне-осеннего отращивания пшенично-пырейных гибридов с учетом характера их кущения и глубины залегания узла кущения может служить для прогноза особенностей перезимовки гибридов, а также характера их весеннего роста. Но эти анализы совершенно недостаточны для оценки степени их морозостойкости. Наблюдения за перезимовкой гибридов показали, что растения одной комбинации скрещивания с одинаковым типом летне-осеннего отращивания сильно различаются по степени морозостойкости; необходимо проводить оценку их морозостойкости прямыми методами.

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ МНОГОЛЕТНИХ ПШЕНИЦ М 2 И М 3

Многолетние пшеницы М 2 и М 3 и их родительские формы (яровая пшеница 'Лютесценс 62' и пырей сизый) были подвергнуты тщательному цитозембриологическому исследованию. Материал для этого (корешки, тычинки и завязи) был зафиксирован, причем наиболее хорошие результаты дали фиксаторы Навашина и Карнуа.

Для фиксации брали цветки с самого начала их развития до полного созревания зерновки. Для исследования прорастания пыльцы на рыльце, роста пыльцевых трубок, процесса оплодотворения, развития зародыша и эндосперма производились фиксации по срокам и исследование материала через 1—6, 12—24, 48 ч, через 3, 5, 7, 10, 15, 20, 25, 30 и 35 дней после самоопыления и перекрестного опыления при изоляции и искусственном опылении, а также при свободном цветении, причем для искусственного опыления использовалась как свежесобранная, так и пыльца, хранившаяся в лаборатории в течение различного времени.

Зафиксированный материал исследовали на постоянных препаратах с использованием парафиновой заливки и на ацетокарминовых препаратах. Ускоренным методом исследовали только развитие пыльцы, прорастание ее на рыльцах и на искусственной среде. Парафинированный материал резали на микротоме: корешки толщиной 16—18 мкм, тычинки и завязи — 18—20 мкм. Микротомные срезы окрашивали железным гематоксилином Гейденгайна, либо гематоксилином Делафиляда с подкрашиванием эозином. Непостоянные препараты окрашивали кармином и просветляли хлоралгидратом или глицерином.

Как показали наши исследования, многолетние пшеницы М 2 и М 3 имеют по 56 хромосом (рис. 44). Хромосомы этих форм пшенично-пырейных гибридов весьма сходны с хромосомами мягкой пшеницы и пырея: как и у последних, здесь имеется некоторое количество более или менее длинных равноплечих и неравноплечих хромосом, среди последних две пары имеют крупные придатки. Ввиду значительной длины хромосом и большого числа их у пшенично-пырейных гибридов они обычно плохо располагаются в пластинках, что, впрочем, характерно и для многохромосомного вида мягкой пшеницы и пырея.

При изучении развития пыльцы у исследованных форм многолетней пшеницы установлено, что, наряду с нормальным течением мейоза, наблюдается и ненормальное его течение, следствием чего является частичная стерильность пыльцы. Однако нарушение правильности течения мейоза не столь значительно, если принять во внимание, что многолетняя пшеница является продуктом скрещивания довольно далеких друг от друга родов. И наоборот, для такого отдаленного гибрида, как многолетняя пшени-

ца, поразительным является ее относительно высокие фертильность и константность.

Нарушение нормального течения мейоза при образовании пыльцы у многолетней пшеницы, как и у других гибридов, выражается в образовании унивалентов, в неправильном и неодновременном расхождении их хромосом к полюсам, в образовании микронуклеусов, многоядерных клеток и полиад, что приводит к частичной дегенерации пыльцы, а следовательно, и к понижению фертильности.

Рис. 45 и 46 иллюстрируют нормальное и ненормальное течение I и II делений мейоза при образовании пыльцы у многолетней пшеницы М 2, приводящих к образованию полиад и микронуклеусов. У многолетней пшеницы М 2, которая наиболее детально исследовалась нами, течение мейоза при образовании пыльцы характеризуется большим разнообразием. В тесной связи с характером течения мейоза находится фертильность пыльцы гибридов. Наряду с хорошо выполненной, трехъядерной пыльцой здесь встречаются недоразвитые одно- и двухъядерные пылинки, а также пустые, сморщенные пылинки, которые весьма разнообразны по размерам: наряду с крупными имеются карликовые пылинки и пылинки промежуточных размеров. Однако количество хорошо выполненных пылинк нередко бывает довольно значительно (80—90%). На рис. 47 изображена морфологически неоднородная пыльца из одного и того же пыльника многолетней пшеницы М 2. У исследованных сортов мягкой пшеницы и обоих видов пырея мейоз при образовании пыльцы протекает нормально, без каких-либо отклонений, поэтому пыльца их морфологически однородна и вполне фертильна.

У пшенично-пырейных гибридов, как и у других злаков, в том числе у мягкой пшеницы и пырея, тип образования пыльцы трехъядерный, так как спермии здесь возникают в пылинке. По строению нормальных пылинк исследованные формы пшенично-пырейных гибридов больше напоминают пшеницу, чем пырей: пылинки гибридов, как и пылинки пшеницы, округлой формы, с узкими, длинными спермиями. В процессе спермиогенеза исследованных нами форм пшенично-пырейных гибридов, а также мягкой пшеницы и пырея ядра спермиев постепенно удлиняются. Пылинки пырея, особенно *A. elongatum*, отличаются от пылинк пшеницы и пылинк пшенично-пырейных гибридов несколько меньшими размерами, слегка эллиптической формой и более крупными и массивными спермиями. Что касается вопроса о жизнеспособности пыльцы во времени, то такое исследование нами было проведено с пыльцой многолетней пшеницы.

Известно, что пыльца большинства злаков сохраняет свою жизнеспособность не более одного—трех дней. Как показали наши опыты, жизнеспособность пыльцы всех исследованных нами форм многолетней пшеницы крайне непродолжительна: при хранении пыльцы в пробирках с корковой пробкой при комнатной

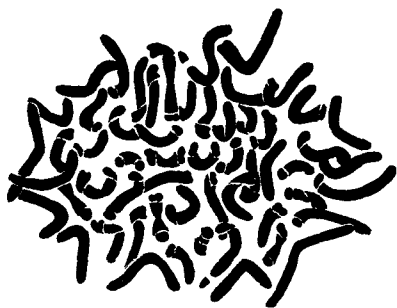


РИС. 44. Пластинка хромосом много-
летней пшеницы М 2

температуре она сохраняется не более 4 ч. Исследование жизне-
способности пыльцы и способов ее хранения у форм многолетней
пшеницы производилось методом проращивания пыльцы на рыль-
цах, так как поставленные нами опыты с проращиванием пыльцы
многолетней и однолетней пшеницы на искусственной среде окон-
чились неудачей. В то время как пыльца пырея сизого и пырея
удлиненного не позднее чем через час после посева хорошо про-
растала на искусственной среде, состоящей из 1%-ного агар-ага-
ра и 30—40% сахара, пыльца как многолетней, так и однолетней
пшеницы не проросла ни на этой, ни на какой-либо другой
среде.

Рыльца многолетней пшеницы, опыленные пылью, хранив-
шейся в лаборатории более или менее продолжительное время (от
часа до трех дней), исследовали ускоренным методом микроскопи-
ческого анализа на препаратах с ацетокармином в смеси с глице-
рином (в равных частях). При этом только в первых четы-
рех пробах, в которых брались рыльца, опыленные пылью,
хранившейся 1, 2, 3 и 4 ч, было обнаружено прорастание
пыльцы.

Одновременно с исследованием мейоза при образовании пыль-
цы у многолетних пшенично-пырейных гибридов, а также у мяг-
кой пшеницы некоторых разновидностей и пырея некоторых ви-
дов нами исследовался мейоз при образовании макроспор. Как и
у всех злаков, мейоз у однолетней пшеницы и у пырея при об-
разовании макроспор протекал обычным способом, в результате
возникла правильная тетрада макроспор, из нижней клетки кото-
рой образовался зародышевый мешок. Что же касается исследова-
ния мейоза при макроспорогенезе у многолетней пшеницы, то на-
ми обнаружено, что у каждой из исследованных форм течение
его частично нарушено, как и при образовании пыльцы.

Неправильности течения мейоза при образовании макроспор
у многолетней пшеницы, как и у других гибридов, выражаются

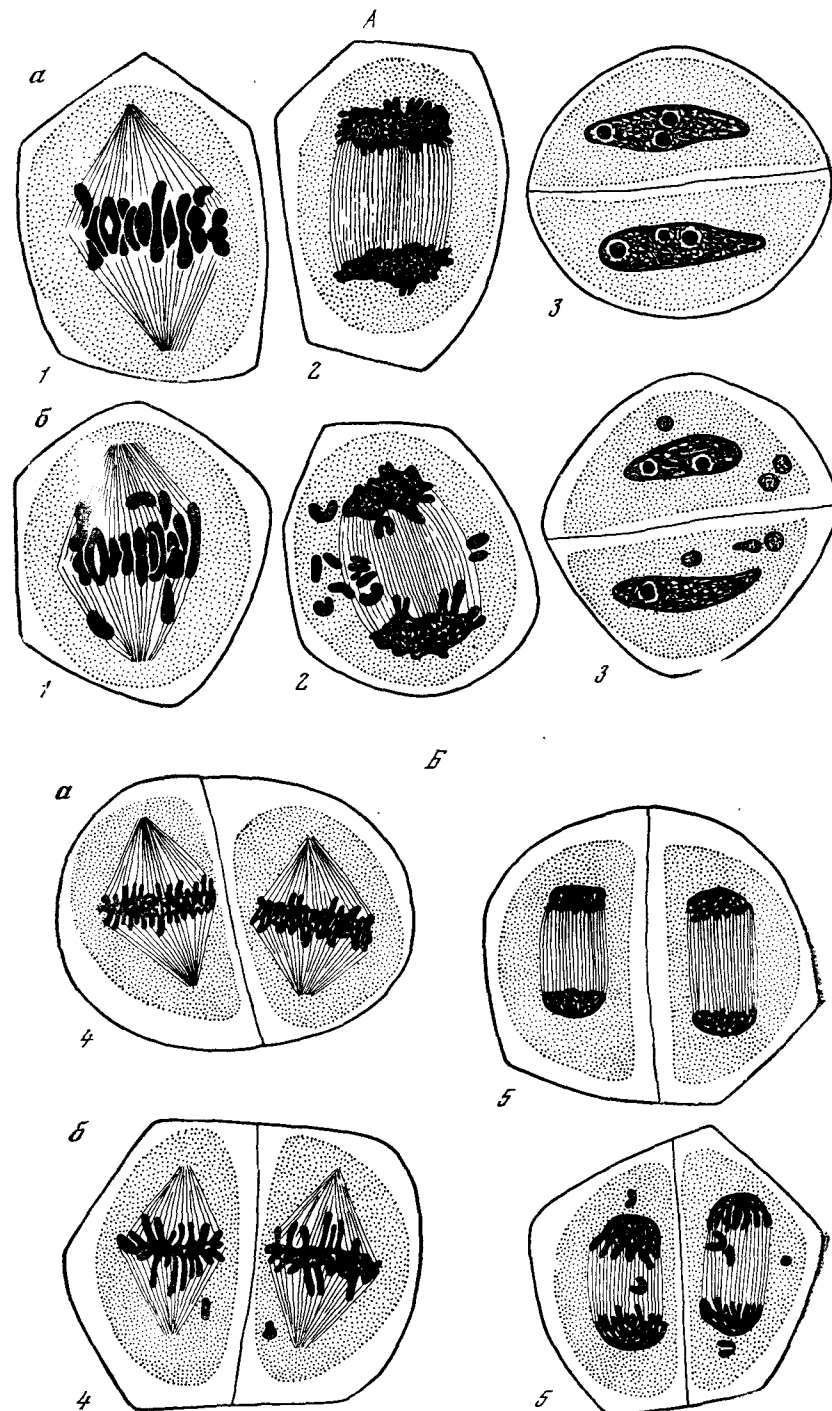


РИС. 45. Микроспорогенез у многолетней пшеницы М 2

А — I деление мейоза; Б — II деление мейоза; а — нормально протекающий мейоз;
б — ненормально протекающий мейоз; 1 — метафаза; 2 — анафаза; 3 — телофаза-ди-
ада; 4 — метафаза; 5 — телофаза

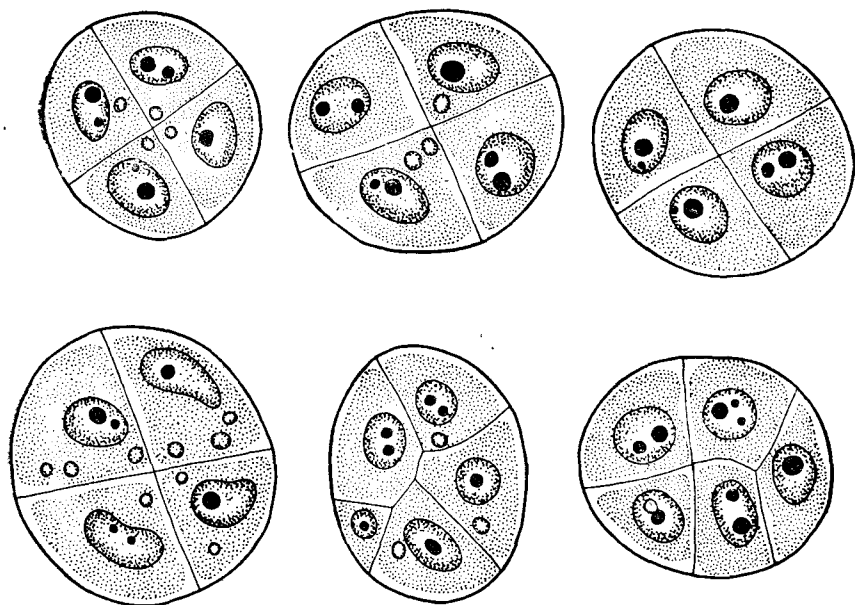


РИС. 46. Конечные фазы микроспорогенеза у многолетней пшеницы М 2
Тетрады и пентады, большинство из которых имеют 1—3 микронуклеуса

в образовании унивалентов, в неправильном и неравномерном расхождении хромосом к полюсам, в образовании микронуклеусов, в нарушении нормальных поляризации и дифференциации зародышевого мешка. В других случаях мейоз при образовании макроспор у многолетней пшеницы протекает обычно (рис. 48).

При возникновении зародышевого мешка многолетних форм пшенично-пырейных гибридов, как у пшеницы и пырея, является восьмиядерным, с тремя одноядерными клетками антипод. Но вскоре, по мере дальнейшего развития зародышевого мешка, число ядер и клеток антипод в нем увеличивается, образуется многоклеточный антиподальный аппарат, причем клетки и ядра антипод увеличиваются в размерах (рис. 49). Такое поведение антипод характерно не только для пшениц и пырея — ближайших родичей исследовавшихся нами гибридов, но и для других представителей семейства злаков. Следовательно, образование многоклеточного комплекса антипод является систематическим признаком, характерным для всего семейства.

Наряду с исследованием развития и строения пыльцы и зародышевого мешка у многолетних форм пшенично-пырейных гибридов, а также у пшеницы и пырея исследовали развитие их зародыша и эндосперма по указанным выше срокам.

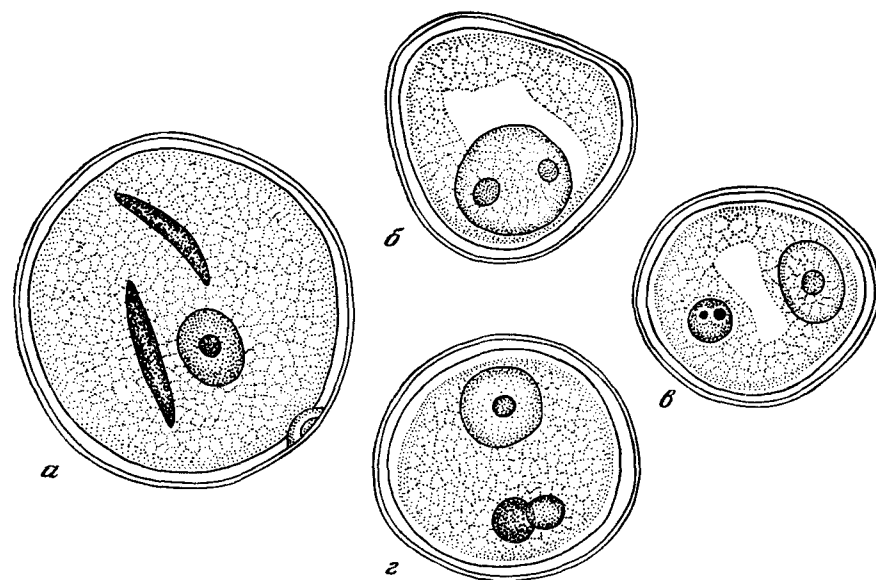


РИС. 47. Морфологически неоднородная пыльца многолетней пшеницы М 2
а — нормально выполненная пылинка с хорошо развитыми спермиями; б — одноядерная пылинка; в — двухъядерная пылинка; г — трехъядерная пылинка с недоразвитыми спермиями

В отношении характера опыления подтверждаются наши прежние данные о том, что многолетняя пшеница может быть как самоопыляющейся, так и перекрестноопыляемой, причем отдельные ее формы одновременно являются само- и перекрестноопыляемыми.

Пыльца у многолетней пшеницы М 2 в благоприятных условиях начинает прорастать на рыльце не позднее чем через час после опыления (рис. 50). Через несколько часов после опыления пыльцевые трубки проникают в зародышевой мешок, после чего вскоре наступает оплодотворение.

У различных сортов пшеницы, по нашим наблюдениям, через день после опыления были обнаружены двухклеточные зародыши и несколько ядер эндосперма, через 3—4 дня — многоклеточные зародыши и эндосперм, через 7 дней в зародыше намечалось образование семядоли и точки роста стебля, через 10—15 дней в зародыше были обнаружены зачатки всех частей, типичных для зародыша злаков: coleoptile — влагалищного листа, почки первых листочков; эпибласта — зачаточной семядоли (по предположению некоторых исследователей), корешка с чехликом; coleorhизы — пленчатого влагалища вокруг корешка; щитка — семядоли. Через 20—25 дней обнаружен вполне дифференцирован-

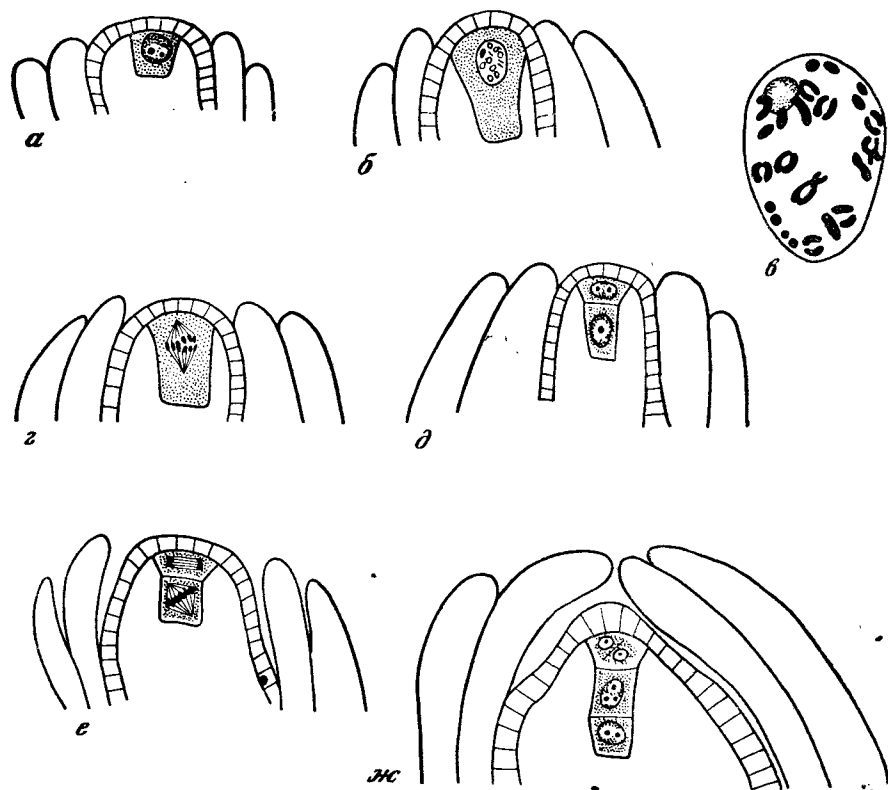


РИС. 48. Макроспорогенез многолетней пшеницы М 2

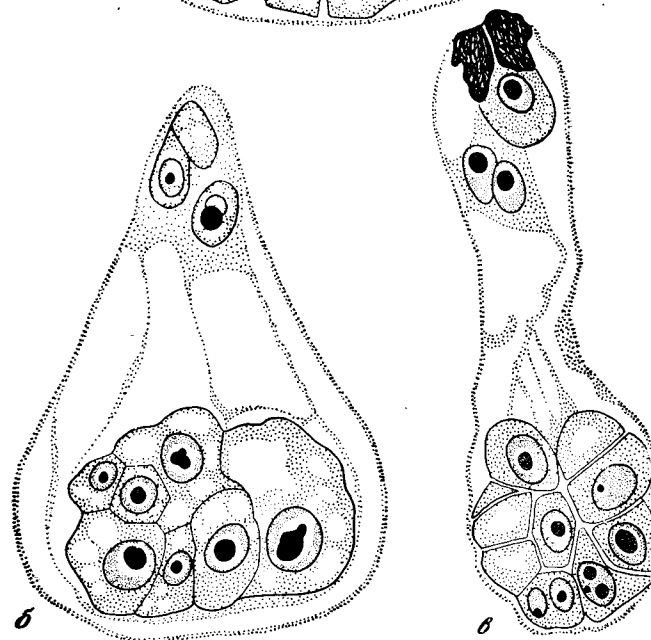
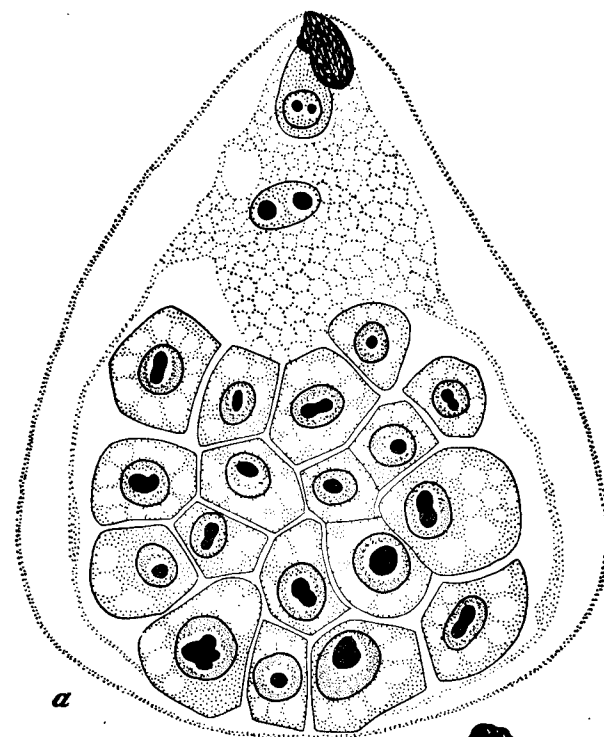
а — заложение археспоральной клетки; б — диакинез; в — диакинез (увеличено); г — метафаза I деления мейоза; д — диада макроспор; е — II деление мейоза; ж — тетрада макроспор

ный, типичный для злаков зародыш с хорошо развитыми частями (рис. 51). Таким же образом протекает развитие зародыша и эндосперма у других злаков.

У многолетней пшеницы М 2 через день после опыления были обнаружены первое деление яйцеклетки и двухъядерный эндосперм, через 3—5 дней — многоклеточные зародыши и эндосперм. Спустя 7 дней зародыш, хотя и достигал значительной величины, но дифференциация в нем не намечалась; через 10 дней в зародыше были обнаружены зачаток семядоли и точки роста стебля, а через 15—20 дней — все остальные части: coleoptile,

РИС. 49. Зрелый зародышевый мешок

а — мягкая пшеница, сорта Лютецксне 662; б — многолетняя пшеница М2; в — пырей сизый



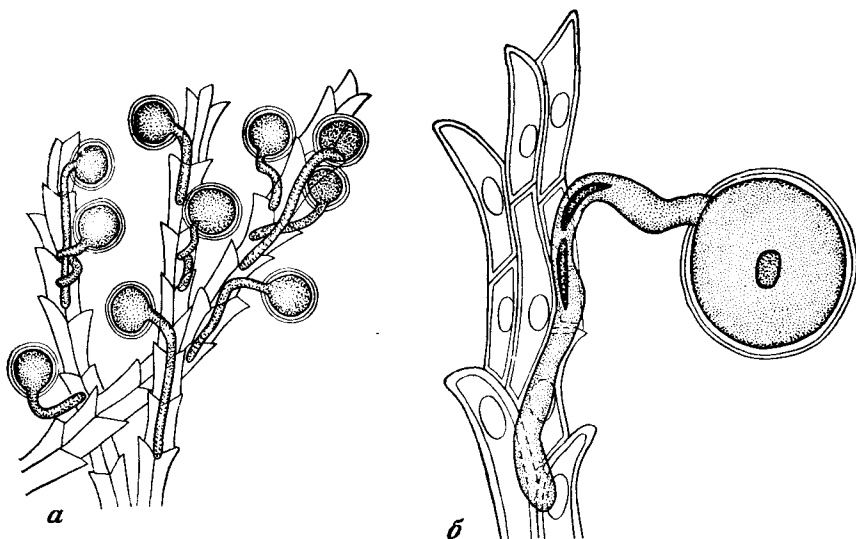


РИС. 50. Прорастание пыльцы многолетней пшеницы М 2 (схема)

а — волоски рыльца с прорастающей на них пыльцой; б — один волосок рыльца с прорастающей на нем пылинкой

почечка, эпибласт, корешок с чехликом и колеориза. По истечении 25 дней был обнаружен вполне дифференцированный зародыш (рис. 52).

У обоих исследованных нами видов пырея (*A. glaucum* и *A. elongatum*) образование двухклеточного зародыша и нескольких ядер эндосперма было обнаружено через 3 дня после опыления; через 5—7 дней после опыления были обнаружены многоклеточные зародыши и эндосперм; через 10—15 дней в зародыше слегка наметилось образование семядолей и точки роста стебля; через 20 дней, наряду с семядолями и точкой роста стебля, в зародыше намечаются колеоптиле, почечка, эпибласт и колеориза; через 25 дней, кроме упомянутых выше частей, был обнаружен зачаток корня с чехликом, а через 30 дней — вполне дифференцированный зародыш с хорошо развитыми семядолями, колеоптиле, почечкой, эпибластом, корешком с чехликом и колеоризой (рис. 53). Зерновки и зародыши исследованных нами многолетних форм пшенично-пырейных гибридов, как и мягкой пшеницы некоторых разновидностей, были значительно крупнее (см. рис. 51—53). Зерновки пырея отличаются от зерновок однолетней и многолетней пшеницы не только величиной, но и формой: они более узкие и удлинённые.

Из сопоставления развития зародыша и эндосперма однолетней и многолетней пшеницы и некоторых видов пырея с развитием зародыша и эндосперма других злаков (ржи, овса, кукурузы,

ячменя и т. д.) видно, что тип развития и строения зародыша и эндосперма при разных темпах развития и варьирования в деталях, в общем, сходен для всего семейства. Все исследованные представители семейства злаков имеют ядерный тип эндосперма и характерное строение зрелого зародыша с наличием одной семядоли — щитка, точки роста стебля, закладывающейся сбоку от него, колеоптиле, почечки, колеоризы и в большинстве случаев эпибласта.

У многолетней пшеницы наряду с нарушением правильности течения мейоза при образовании пыльцы и зародышевого мешка иногда наблюдается отсутствие процесса оплодотворения, замедленное развитие и частичная дегенерация зародыша, а также эндосперма на разных фазах развития. При замедленном темпе развития зародыша и эндосперма у многолетней пшеницы образование двухклеточного зародыша и двухъядерного эндосперма было обнаружено через 3 дня после опыления, через 5—7 и 10 дней были обнаружены такие многоклеточные зародыши и эндосперм, какими они обычно бывают через 3—5 дней после опыления у однолетней пшеницы. Начало дифференциации зародышей обнаружено не через 7—10—15 дней, а только через 15—25 дней после опыления. Наблюдались случаи, когда при замедленном темпе развития зародыши и эндосперм через 30—35 дней после опыления оставались недоразвитыми, такими, как они обычно выглядят через 10—15 дней после опыления, и иногда начавшие дифференцироваться зародыш и эндосперм дегенерировали.

Отмеченное у многолетних пшениц М 2 и М 3 частичное нарушение правильности течения мейоза при образовании пыльцы и зародышевого мешка, частичное недоразвитие и дегенерация зародышей и эндосперма и даже отсутствие последних из-за выпадения оплодотворения являются причиной того, что многолетняя пшеница обнаруживает частичную стерильность, которая обуславливается ее гибридной природой.

ТАБЛИЦА 27

Характеристика завязей у многолетней пшеницы М 2 на второй год плодоношения

Фаза развития зародышевого мешка	Фенологическая фаза развития растений М 2	Пижные (первый, второй, третий) цветки колоска		Верхние (5—6-й) цветки колоска	
		Исследовано завязей	с нормальным развитием, %	Исследовано завязей	с нормальным развитием, %
Женский археспорий	Выход в трубку (начало)	60	100,0	—	—
Макроспора	Трубкование	80	95,0	—	—
Зрелый зародышевый мешок	Накануне цветения	250	82,4	50	68,4

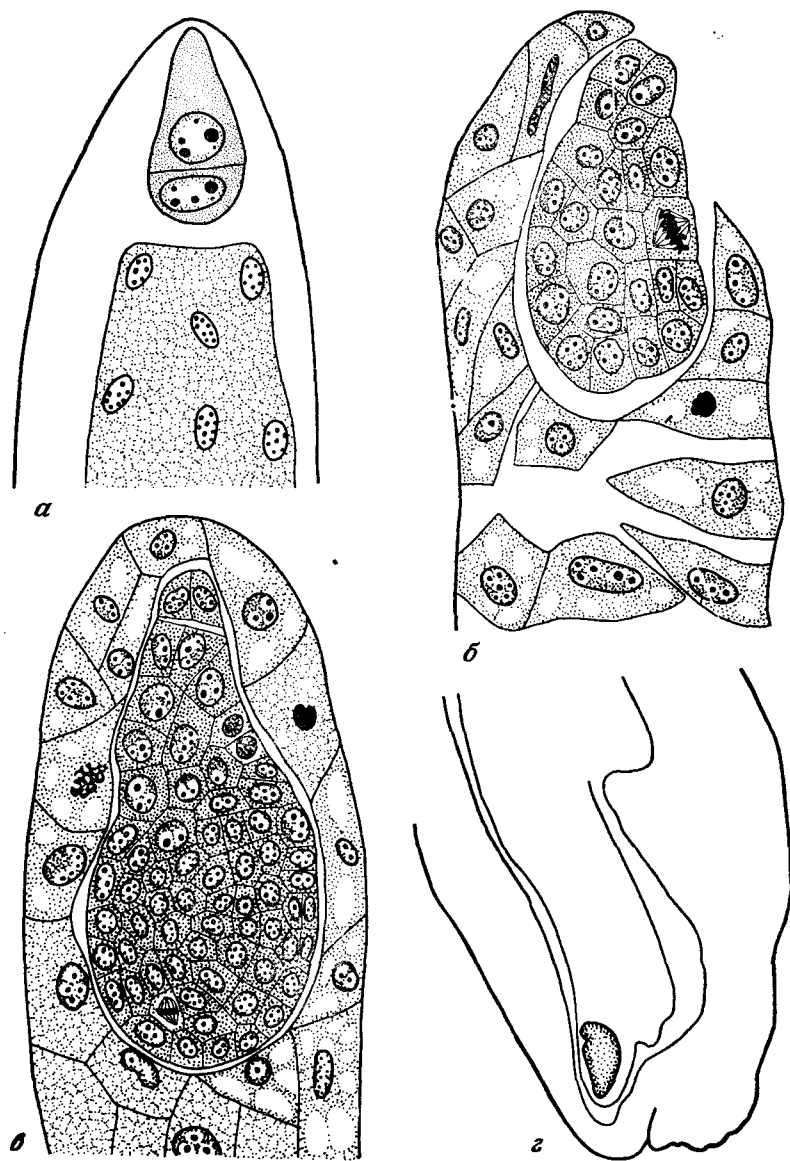
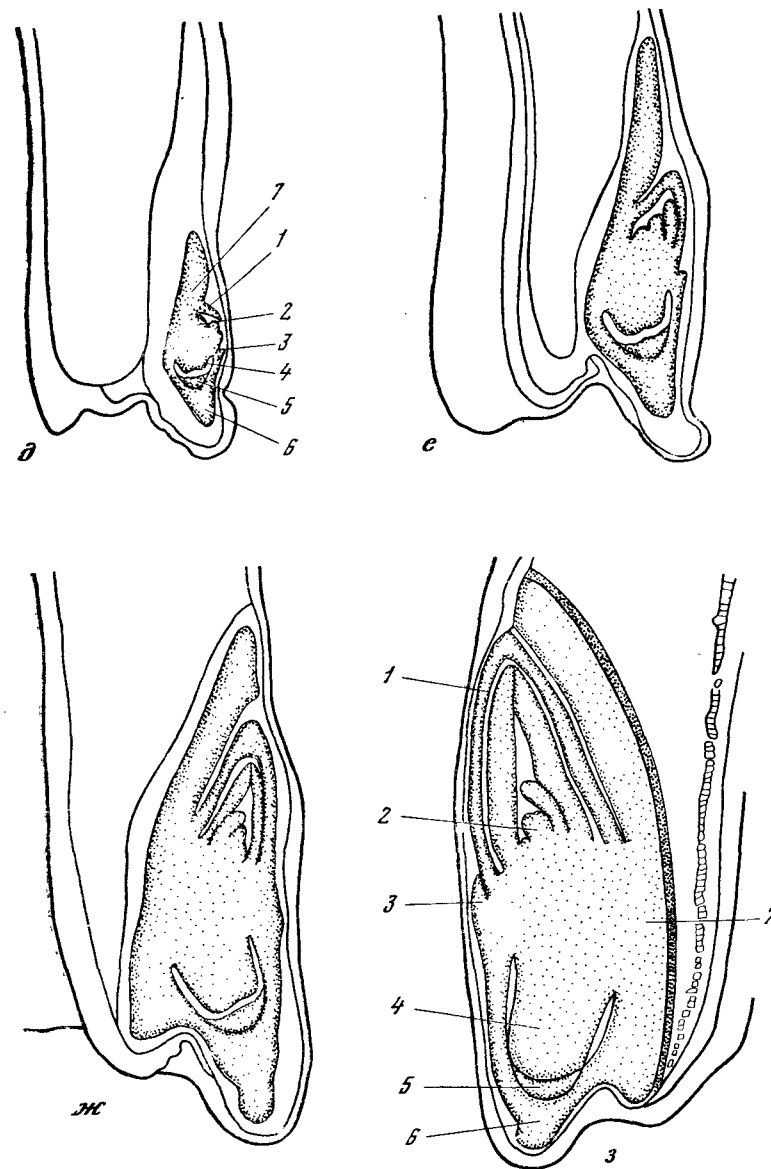


РИС. 51. Развитие зародыша и эндосперма мягкой пшеницы сорта Люте-
ценс 062

а — через день; б — через 3 дня; в — через 5 дней; г — через 7 дней; д — через 10 дней;
е — через 15 дней; ж — через 20 дней; з — через 25 дней после опыления; 1 — колесопитие;
2 — почечка; 3 — эпибласт; 4 — корешок; 5 — чехлик; 6 — колесориза; 7 — щиток



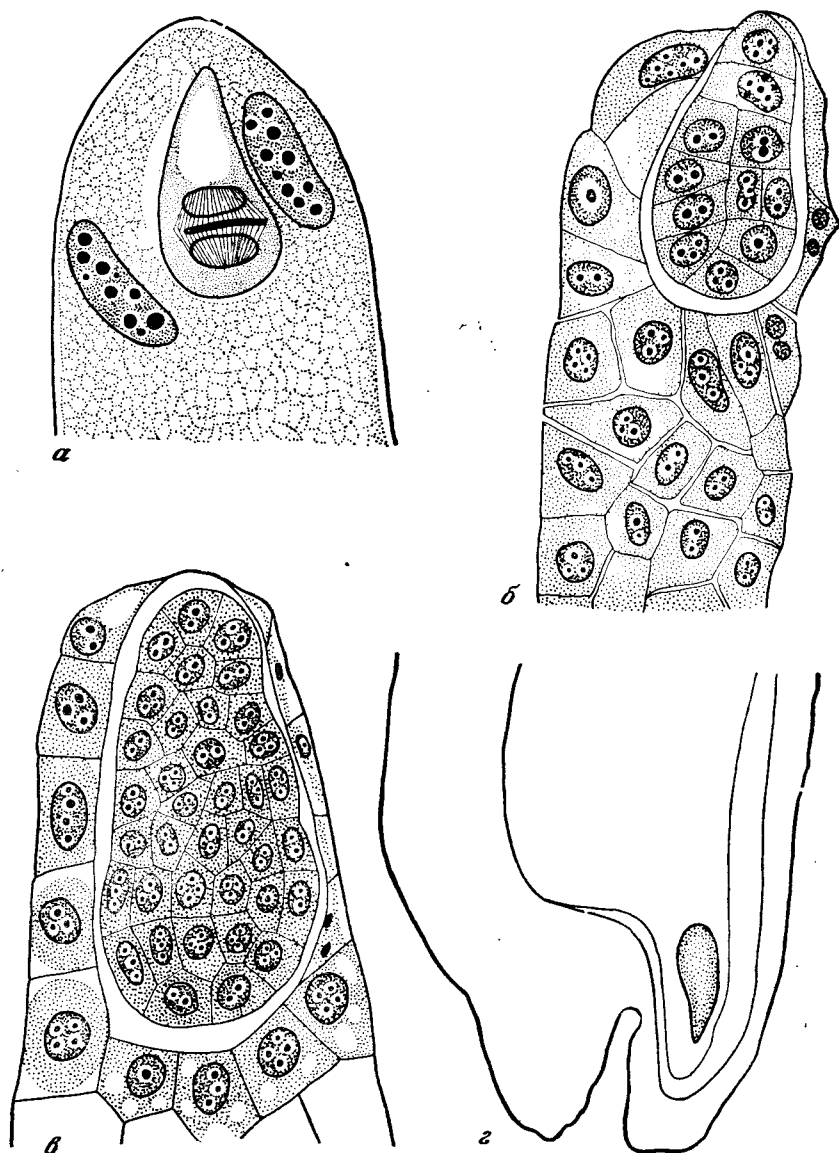
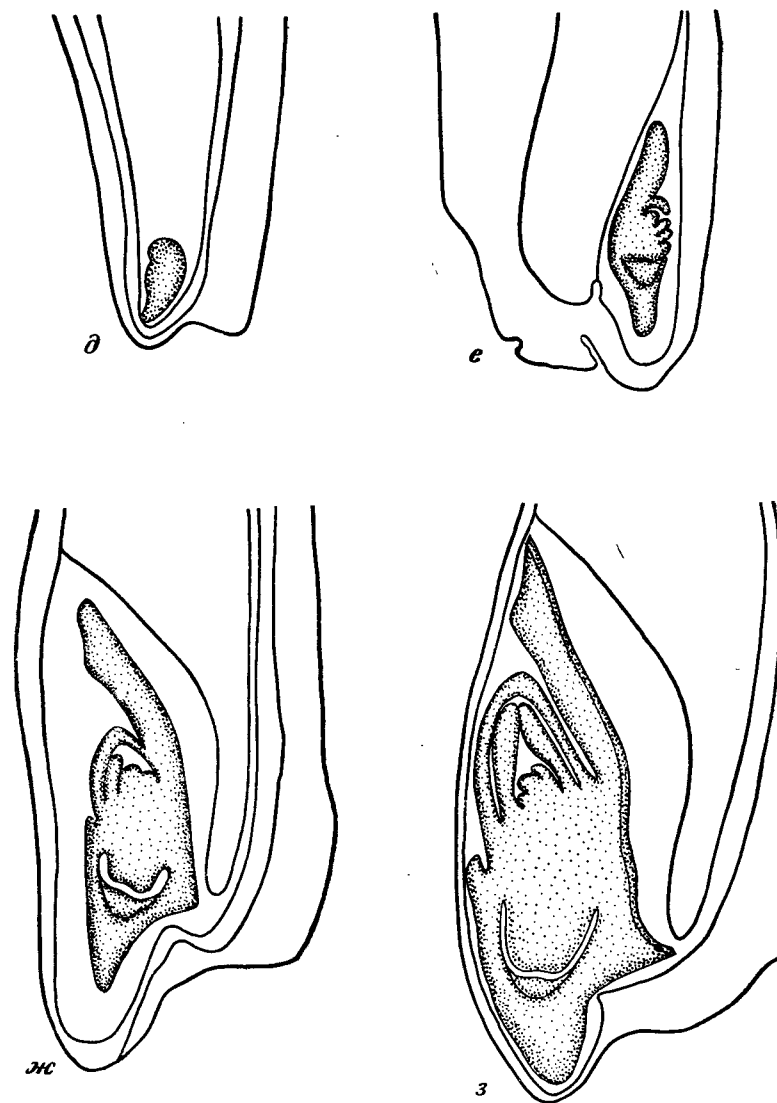


РИС. 52. Развитие зародыша и эндосперма многолетней пшеницы М 2
 а — через день; б — через 3 дня; в — через 5 дней; г — через 7 дней; д — через 10 дней;
 е — через 15 дней; ж — через 20 дней; з — через 25 дней после опыления



С целью выяснения пониженной плодovitости у М 2 было проведено также специальное исследование развития у нее зародышевого мешка по отдельным фазам. Главное внимание обращали на выявление правильности прохождения каждой фазы цикла развития половых клеток и выявление числа цветков в колосе, не имеющих нормально развитого зародышевого мешка перед опылением, а также устанавливали, в какую фазу развития растений происходит их гибель.

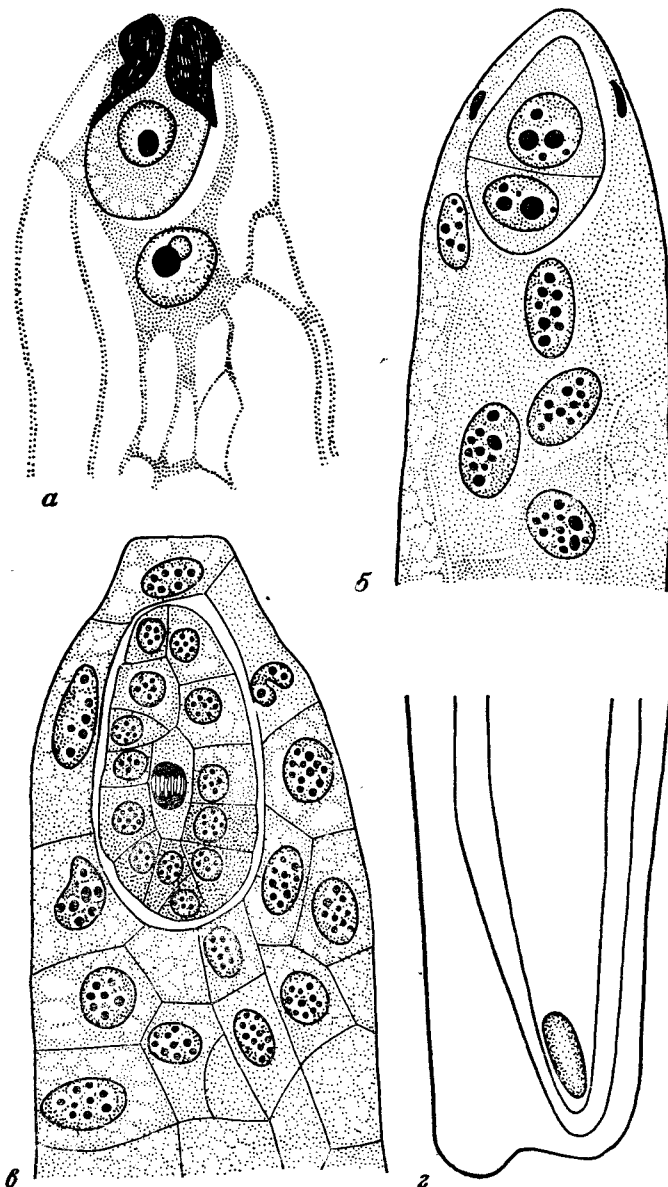
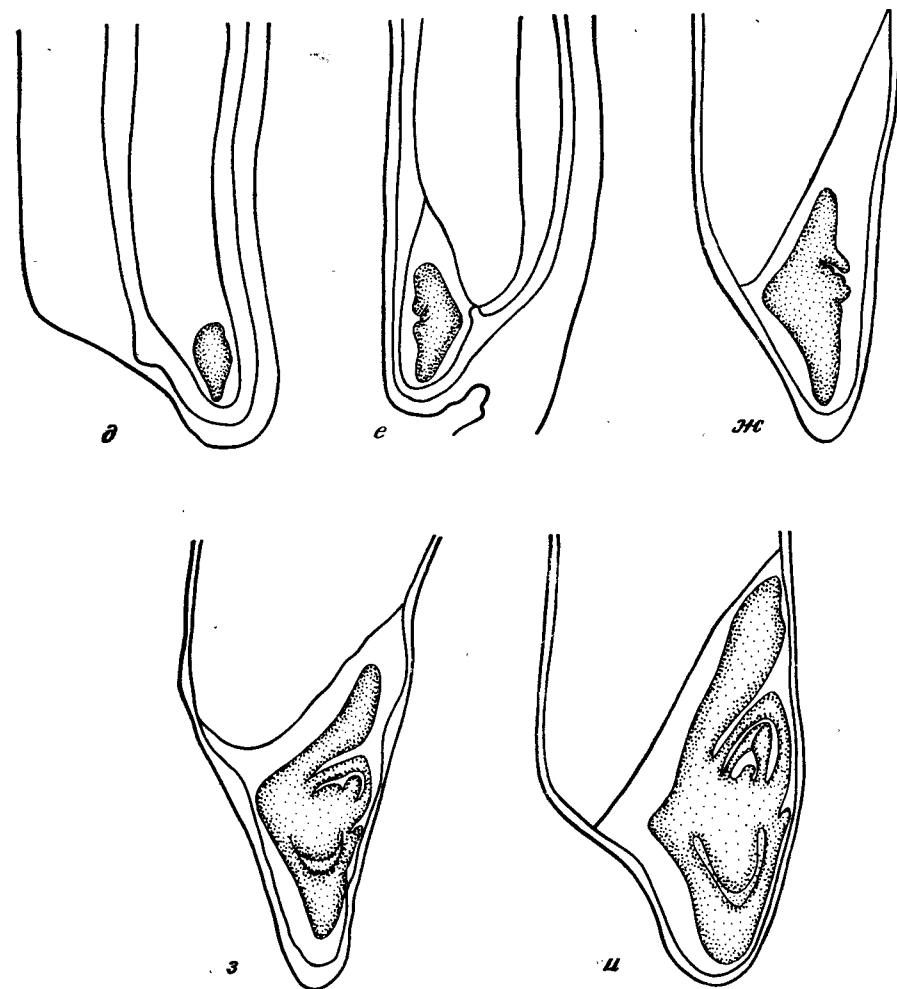


РИС. 53. Развитие зародыша и эндосперма пшеницы сизого

а — через день; б — через 3 дня; в — через 5 дней; г — через 7 дней; д — через 10 дней; е — через 15 дней; ж — через 20 дней; з — через 25 дней; и — через 30 дней после опыления



В табл. 27 приведена характеристика завязей многолетней пшеницы М 2 по отдельным фазам развития зародышевого мешка на второй год плодоношения растений.

Из приведенных данных ясно видно, что процесс развития женских половых клеток многолетней пшеницы М 2 протекает без больших нарушений. В колосе накануне опыления до 80% завязей имели нормально развитый по внешнему виду зародышевый мешок, готовый к оплодотворению и развитию семени. Число цветков в колосе, имеющих нормально организованный зародышевый мешок, у многолетней пшеницы М 2 довольно устойчиво сохраняется в разные годы возделывания, а также в первый и второй год плодоношения.

МУЖСКАЯ СТЕРИЛЬНОСТЬ И ФОРМИРОВАНИЕ МНОГОПЕСТИЧНЫХ ЦВЕТКОВ У МНОГОЛЕТНЕЙ ПШЕНИЦЫ М 2

По биологии цветения и пониженной озерненности колоса М 2 резко отличается от всех других, особенно новых, форм многолетней пшеницы.

Наши дальнейшие исследования показали значительную стерильность М 2 по мужской линии. У нее только часть пыльцы бывает фертильной, причем количество ее варьирует от 0 до 80%. Специальным экспериментом выявлено, что это варьирование в большой степени зависит от температуры и влажности среды во время макроспорогенеза, гаметогенеза и цветения. Умеренная температура и высокая влажность способствуют формированию нормальной пыльцы и растрескиванию пыльников. У отдельных растений, развивающихся при одинаковых условиях, несколько отклоняется соотношение стерильной и фертильной пыльцы, а также процент растрескивающихся пыльников.

В тех редких случаях, когда пыльники у многолетней пшеницы М 2 растрескиваются, она цветет закрыто по типу самоопыляющихся растений. Обычно же во время цветения ее цветки широко открыты и из них выброшены нерастрескивающиеся пыльники. В таком состоянии цветки остаются в течение нескольких часов, затем по мере подсыхания лодикул цветочные чешуи смыкаются, но в результате увеличения объема завязей с еще неоплодотворенными яйцеклетками цветки вновь открываются на неделю и более, пока не произойдут опыление и оплодотворение или пока не подсохнут бесплодные завязи.

При изоляции колосов М 2 пергаментными колпачками озерненность их значительно ниже, чем при обычном свободном цветении, и в среднем составляет 21,8% с варьированием от 0 до 32% от числа нормально развитых цветков (табл. 28). Такая широкая амплитуда колебания по озерненности изолированных колосов объясняется, с одной стороны, генетическими факторами, а с другой — различием температуры и влажности среды во время формирования гамет и цветения. Попытки повысить плодovitость М 2 путем систематических отборов растений с применением изоляции колосов не дали желаемых результатов.

У неизолированных колосов озерненность в два с лишним раза выше, чем у изолированных, в среднем она составила 53,9%. Степень озерненности колосов находится в прямой зависимости от наличия фертильной пыльцы у окружающих пшенично-пырейных гибридов и мягкой пшеницы, с которыми М 2 легко скрещивается. Для уточнения степени опыления и оплодотворения М 2 пыльцой других растений у нее были кастрированы цветки и оставлены для свободного опыления. В результате 38% цветков завязали семена (см. табл. 28).

ТАБЛИЦА 28

Результаты само- и перекрестного опыления М 2 и гибридизации ее с другими сортами и формами пшеницы

Родительская форма		Число опы- ленных цветков	Завязав- шихся семена	Родительская форма		Число опы- ленных цветков	Завязав- шихся семена
♀	♂			♀	♂		
Само- и перекрестное опыление М 2							
М 2	Самоопыление	500	$\frac{109}{21,8}^*$	М 2	М 34085	130	$\frac{52}{40,0}$
М 2	Свободное опыление	1436	$\frac{775}{53,9}$	М 34085	М 2	190	$\frac{36}{18,9}$
М 2	То же	682	$\frac{26}{38,0}$	М 2	А 10	258	$\frac{107}{41,4}$
(с кастра- цией цвет- ков)				А 10	М 2	152	$\frac{73}{29,0}$
Скрещивание М 2 с формами многолетней и зернокармовой пшеницы (2n=56)				М 2	ЗП 1345	164	$\frac{85}{51,7}$
М 2	М 260	250	$\frac{99}{39,6}$	ЗП 1345	М 2	156	$\frac{49}{30,7}$
М 260	М 2	36	$\frac{2}{5,6}$	М 2	ЗП 108	56	$\frac{8}{14,3}$
М 2	М 164	108	$\frac{10}{9,3}$	ЗП 108	М 2	94	$\frac{1}{1,8}$
М 164	М 2	183	$\frac{4}{2,2}$				

* В числителе — число семян, в знаменателе — процент завязавшихся семян.

При скрещивании М 2 с другими формами многолетней пшеницы, а также с сортами мягкой пшеницы, завязывание семян всегда бывает ниже, если в качестве донора используется М 2. Это объясняется тем, что из-за малого количества жизнеспособной пыльцы в ее пыльниках опыление удастся осуществить с трудом, причем приходится применять искусственное вскрытие пыльника.

О высокой степени стерильности М 2 по мужской линии и о естественном опылении ее цветков пыльцой других форм пшеницы свидетельствует большое разнообразие форм в семенном потомстве растений М 2. Среди немногочисленных типичных для М 2 форм, полученных в условиях свободного опыления, большинство растений отличается по тем или иным морфобиологическим признакам и обычно характеризуется очень интенсивным развитием, резко выделяющейся высотой и крупными колосьями, т. е. ярким проявлением гетерозиса. Такой же гетерозис в сильной степени

ТАБЛИЦА 29

Количество нормальной пыльцы и озерненность колосьев у растений М 2 и ее гибридов

Родительская форма		Количество нормальной пыльцы *			Озерненность колосьев			
♀	♂	%	σ	m	Число зерен в одном колосе **	σ	m	к М 2 (самоопыление), %
М 2 от свободного опыления и самоопыления								
М 2	Самоопыление	20,2	11,37	±1,13	0,9	0,60	±0,11	100
М 2	Свободное опыление	50,5	19,83	±2,35	2,0	0,87	±1,14	222
Гибриды от скрещивания М 2 с формами многолетней и зернокарморовой пшеницы (2n=56)								
М 2	М 164	72,0	12,52	±1,28	2,5	0,31	±0,07	277
М 164	М 2	78,5	10,76	±1,72	2,4	0,45	±0,09	266
М 2	ЗП 1345	65,0	11,35	±1,81	3,7	0,59	±0,10	411
ЗП 1345	М 2	83,0	9,71	±0,98	2,0	0,60	±0,11	222
М 2	М 34085	68,0	13,11	±1,32	2,4	0,48	±0,09	266
М 34085	М 2	72,0	10,57	±1,01	1,9	0,59	±0,10	211
М 2	А 10	52,5	9,97	±1,17	1,5	0,60	±0,11	166
А 10	М 2	41,5	9,31	±1,79	1,5	0,51	±0,09	166

* Процент нормальной пыльцы определяли на временных ацетокарминовых препаратах. Приведены средние данные по десяти подсчетам с каждой комбинации.

** Число зерен определяли у пяти колосьев с 30 растений и пересчитывали на один колос.

наблюдается и у большинства гибридов F_1 , полученных от искусственной гибридизации М 2 с другими формами многолетней и зернокарморовой пшеницы, причем в каждой паре реципрокных скрещиваний растения являются выравненными. Но в отношении фертильности пыльцы наблюдается большое разнообразие (табл. 29).

Между отдельными растениями в пределах комбинации скрещивания варьирование по содержанию фертильной пыльцы в пыльниках достигало 19—47%. Вместе с тем выявляется общая тенденция повышения количества фертильной пыльцы по сравнению с растениями М 2 от самоопыления. У большинства гибридов, имевших в качестве материнского растения М 2, количество нормальной пыльцы, как правило, меньше, а размах варьирования выше, чем у гибридов от реципрокных скрещиваний. Исключение составляет гибридная комбинация М 2×А 10.

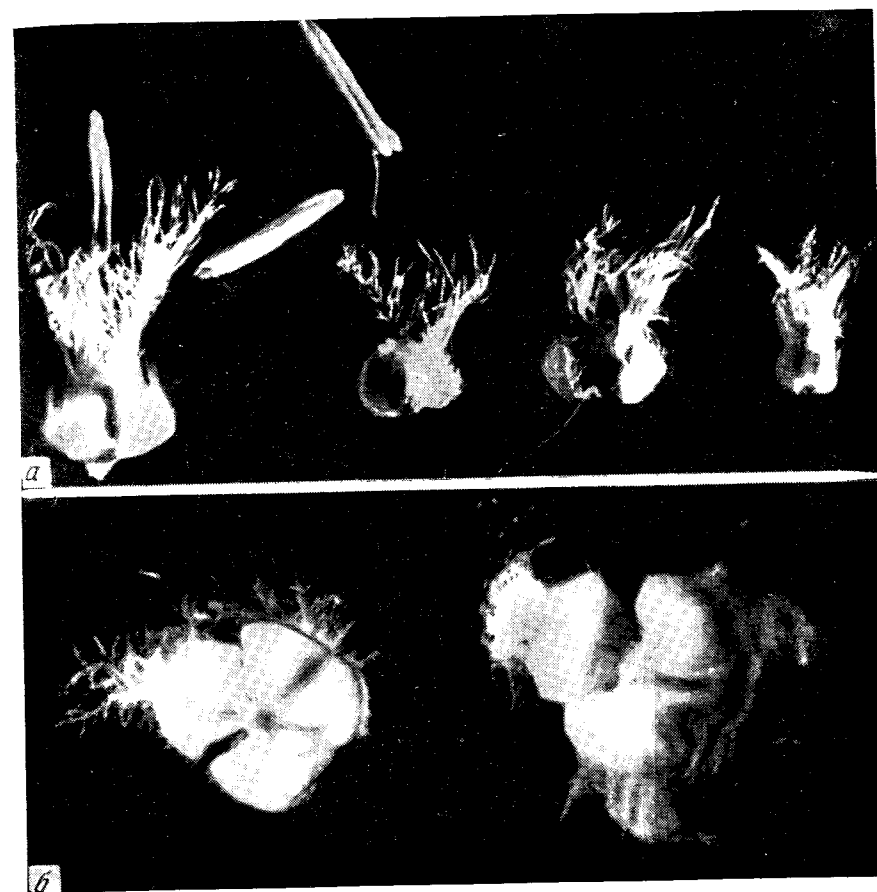


РИС. 54. Генеративные части многопестичного цветка многолетней пшеницы М 2

а — основной пестик с тремя тычинками и три дополнительных пестика, расположенных по убывающей величине; б — пестики из трех- (слева) и четырехпестичных (справа) цветков (пестики расположены рыльцами книзу)

В отношении озерненности колосьев у F_1 выявился определенный гетерозис. Особенно ярко это видно при сравнении с растениями М 2, полученными от самоопыления, где превышение составляет от 66 до 311% (см. табл. 29).

Многолетняя пшеница М 2 обладает еще одной интересной особенностью, свойственной многим растениям с мужской стерильностью. Эта особенность выражается в образовании многопестичных цветков. У некоторых растений М 2 образуются многопестичные цветки (рис. 54, а, б), из которых в дальнейшем развиваются две-три зерновки (рис. 55). Некоторые из этих зерно-

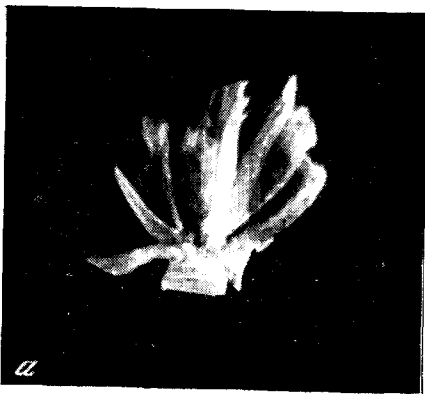
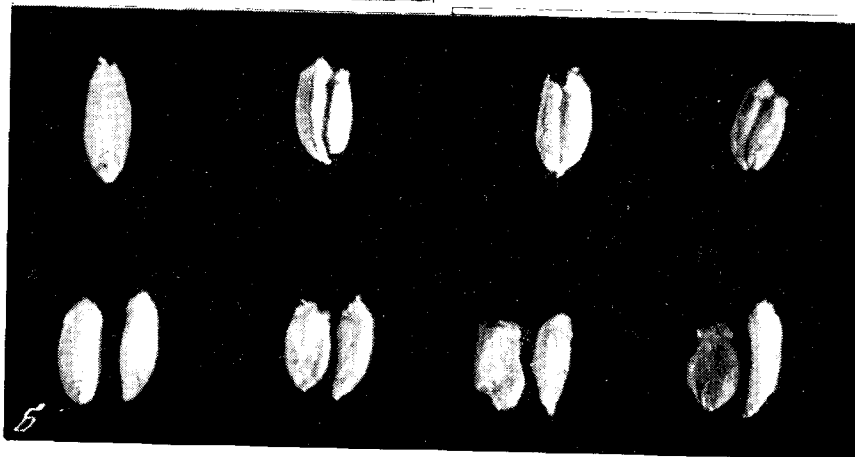


РИС. 55. Двойные зерновки
многолетней пшеницы М 2

а — с цветочными чешуями; б —
первая вверху — из обычного цвет-
ка, остальные — образовавшиеся из
многопестичных цветков



вок имеют два и даже три зародыша, которые при прорастании дают два-три ростка (рис. 56). Эти ростки можно легко разъединить и получить из них самостоятельные растения. Как правило, оба растения из зародышей одного семени являются диплоидными, но иногда одно растение содержит диплоидное, а второе — гаплоидное число хромосом. Об этом феномене было сообщено в 1951 и 1952 гг., но тогда его не связывали с явлениями мужской стерильности у М 2. Новые исследования показали, что в пыльниках многопестичных цветков М 2 особенно в большой степени проявляется стерильность пыльцы. О подобном явлении у растений, обладающих цитоплазматической мужской стерильностью (ЦМС), сообщил Кихара в своем докладе, сделанном в ВАСХНИЛ в июне 1966 г.

В отличие от феномена, где дополнительные пестики в цветках пшеницы с ЦМС образуются за счет тычинок, у М 2 они формируются наряду с пыльниками в обычном числе. Но при гибридизации многопестичных форм М 2 с другими растениями, относящимися даже к другому роду, часто возникают тератологи-

ческие изменения иного порядка, заключающиеся в трансформации андроцея в гинецей. В результате в цветке наряду с основным появляются дополнительные пестики и тычинкопестики, образовавшиеся из тычинок (рис. 57). Степень трансформации тычинок в пестике бывает различной.

Анатомическое строение тычинкопестиков зависит от степени изменения. У мало измененных тычинок только в верхней части имеются элементы рыльца, а в нижней — обычные пыльцевые гнезда. При более сильной степени изменения образуется завязь с семязпочками и зародышевыми мешками. В большинстве случаев из одной тычинки возникают два пестика, которые иногда остаются соединенными вместе и имеют многолопастные рыльца, чаще неправильной формы. На поперечном срезе такого двойного пестика можно видеть завязь с двумя семязпочками (рис. 58).

Исследование гибридов, полученных от скрещивания тератов с однопестичными цветками М 2, дало возможность выявить, что с каждой последующей генерацией уменьшается число тычинкопестиков, а число многопестичных цветков с тремя тычинками увеличивается. Это явление можно рассматривать как процесс некоторой нормализации в строении генеративных органов. Пестики, образовавшиеся из тычинок, принимают полное строение и функции гинецея, а недостающие части цветка, т. е. андроцея, реставрируются из новых плодolistиков. Таким образом, вновь формируются растения с многопестичными цветками типа многолетней пшеницы М 2.

Изложенные материалы свидетельствуют о стерильности М 2 по мужской линии, подобно растениям, обладающим ЦМС. Но у нас нет оснований считать стерильность М 2 цитоплазматической, так как при создании этой пшеницы мягкая пшеница была опылена *A. glaucum*, и, таким образом, хромосомы пырея были включены в цитоплазму пшеницы, а затем при беккроссе F_1 с пшеницей хромосомы пшеницы включались в цитоплазму гибрида, который своим источником имел цитоплазму пшеницы. Но несмотря на это, можно уже теперь с полной уверенностью предположить, что пырей, участвовавший в создании М 2, представляет интерес как новый источник получения форм с мужской стерильностью.

В дальнейших работах с пшенично-пырейными гибридами необходимо обратить внимание на получение форм, у которых реципиентом будет пырей, а донором — многолетняя пшеница.

Полученные результаты по гибридизации М 2 с другими формами многолетней и зернокармовой пшеницы и исследование F_1 дают основание предположить, что у перспективных в практическом отношении зернокармовых пшениц имеются формы, которым можно передать мужскую стерильность М 2, в то же время выявить у этой пшеницы генотипические формы, восстанавливающие фертильность. Это даст возможность эффективно использовать гетерозис для повышения урожая зеленой массы и сена у зернокармовой пшеницы.

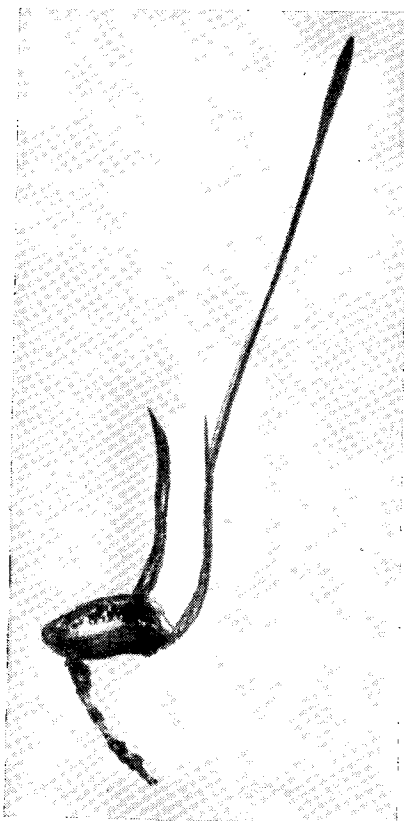


РИС. 56. Два ростка из одного семени многолетней пшеницы М 2

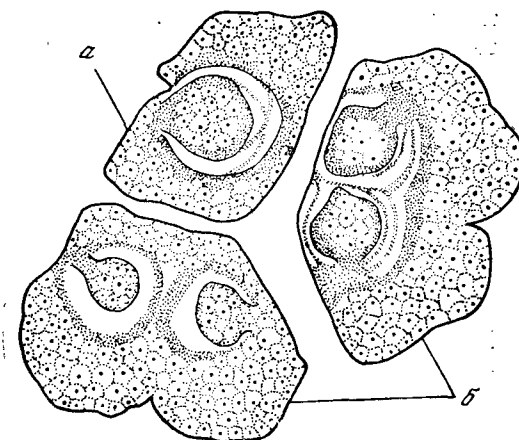


РИС. 57. Тератологические изменения тычинок у гибридов М 2 × *A. glaucum*

Первый слева — основной пестик, остальные — тычинкопестики

РИС. 58. Поперечный срез завязей многопестичного цветка

а — основной пестик, имеющий одну семязпочку; б — двойные пестики, образовавшиеся из тычинок и имеющие по две завязи с двумя семязпочками



В результате исследования микроспорогенеза у М 2 мы пришли к следующему заключению.

Многолетняя пшеница М 2, являющаяся представителем нового синтетического вида — *T. agropyrotriticum* Cicin, обладает значительной стерильностью по мужской линии.

В пыльниках М 2 обычно только часть пыльцы является фертильной, причем количество ее, а также число растрескивающих пыльников изменяются в широких пределах в зависимости от генотипа, температуры, влажности и других условий среды, при которых происходит формирование гамет и цветение.

В результате сильно ослабленной мужской фертильности М 2 большинство ее семян завязывается от перекрестного опыления.

При изоляции колосьев М 2 бумажными колпачками завязывается в среднем 21,8% семян (с колебанием от 0 до 32%) от числа хорошо развитых цветков. При естественном свободном доступе пыльцы с других форм пшеницы процент завязывания семян повышается более чем в два раза и в среднем составляет 53%.

При искусственных реципрокных скрещиваниях М 2 с другими сортами и формами *T. agropyrotriticum* завязываемость семян, как правило, повышается во много раз, если М 2 служит реципиентом.

У гибридов F_1 , полученных от скрещивания М 2 с другими формами пшеницы, ярко проявляется гетерозис как по интенсивности развития растений, так и по плодовитости, которая в большинстве случаев повышается в два-три, а в отдельных комбинациях — даже в четыре раза по сравнению с потомством от самоопыления.

По количеству нормальной пыльцы между отдельными растениями F_1 наблюдается большое разнообразие. У большинства гибридов, имевших в качестве материнского растения М 2, нор-

мальной пыльцы, как правило, меньше, а размах варьирования выше, чем у гибридов от реципрокных скрещиваний.

Пшеница М 2 способна давать многопестичные цветки, подобно некоторым формам с ЦМС. При гибридизации растений М 2, обладающих многопестичными цветками, с растениями других видов и даже родов этот признак передается по наследству, но в форме трансформации тычинок в пестики.

Несмотря на наличие у М 2 свойств, характерных для форм, обладающих ЦМС, она по происхождению отличается от последних, так как при беккроссе F_1 была использована материнская форма. Но с большой уверенностью можно предположить, что пырей, использованный при создании М 2, может служить источником для получения форм с ЦМС.

Мужская стерильность М 2 представляет интерес для передачи ее зернокармным пшеницам и использования их гетерозиса.

IV

НОВЫЙ ВИД ПШЕНИЦЫ T. AGROPYROTriticum CİCİN, ЕГО ПОДВИДЫ И РАЗНОВИДНОСТИ И НОВЫЕ ФОРМЫ МНОГОЛЕТНЕЙ ПШЕНИЦЫ

НОВЫЙ ВИД ПШЕНИЦЫ T. AGROPYROTriticum CİCİN, ЕГО ПОДВИДЫ И РАЗНОВИДНОСТИ

Создание ряда многолетних пшениц, существенно отличающихся от всех других видов рода *Triticum* L., вызвало необходимость описания нового вида и его разновидностей.

Как известно, все существующие виды пшеницы в зависимости от числа хромосом делятся на три группы: 1) диплоидные ($2n=14$), 2) тетраплоидные ($2n=28$) и 3) гексаплоидные ($2n=42$). Созданные нами многолетние пшеницы являются представителями новой группы — октоплоидных пшениц ($2n=56$). Они имеют полный хромосомный комплекс от мягкой пшеницы ($2n=42$) и 14 хромосом от пырея. Этот пырейный геном в сочетании с пшеничными создает те характерные морфобиологические черты, по которым многолетние и зернокармные пшеницы отличаются от всех других видов рода *Triticum*. Поэтому многолетние и зернокармные пшеницы описаны нами под названием *T. agropyrotriticum CİcİN*.

Этот вид характеризуется следующими признаками. Всходы сизо-зеленые или зеленые (от темно- до светло-зеленых) с восковым налетом или без него, опушенные или голые. Опушение бывает различным: от редкого до густого и от короткого до длинноволосистого. У отдельных форм оно бывает двухъярусным с очень длинными волосками верхнего яруса (многолетняя пшеница М 34085). Куст развалистый, полуразвалистый или сомкнутый. Кустистость высокая, особенно при разреженных посевах, и равна 10—30 и даже 60 колосоносных побегов; соломина полая или выполненная с просветом или без просвета, прочная благодаря сильному развитию механической ткани, от 80 до 130 см длиной, а в некоторых случаях до 150 см. У многих форм соломина в зеленом состоянии густо покрыта восковым налетом, отчетливо имеет сизовато-зеленый цвет. У многих форм соломина под колосом с фиолетовым оттенком, степень проявления которого зависит не только от генотипа, но и от условий среды и в первую

очередь от влажности и интенсивности освещения. Узлы соломины голые или слабоопушенные, часто с фиолетовой окраской. Влагалище и пластинка листа голые или опушенные, на месте перехода от влагалища к листовой пластинке имеются лодички и ушки, также нередко с фиолетовыми пятнышками. Лигула, как правило, каемчатая. Листовое влагалище и пластинка листа и многих форм имеют короткие реснички. Длина пластинки листа варьирует от 12 до 31 см, а ширина — от 0,6 до 1,9 см. У многих форм листовые пластинки покрыты восковым налетом. Колосья оригинального строения, совмещающие признаки пшеницы и пырея. Но большинство новых форм многолетних и зернокармликовых пшениц приближаются по структуре колоса к мягким пшеницам. У большинства форм колосья длинные (13—23 см). Число колосков в колосе от 12 до 23 и иногда 27. Плотность колоса (Д) в большинстве случаев сравнительно небольшая (10—13), но имеются формы, у которых плотность колоса равна 15—16. Форма колоса цилиндрическая или веретеновидная. Ширина колоса, как правило, несколько уже, чем у мягких и твердых пшениц. Колосья полустистые и безостые, но длина остей не превышает длины колоса. Остистых форм, у которых ости были бы равны длине колоса, нет.

Колосовой стержень неломкий или ломкий. Членики колосового стержня 4—8 мм длиной, имеют вогнутость, в которой расположен колосок, плотно прилегающий к колосовому стержню.

Колоски четырех — девятицветковые, удлинено-овальные или овальные, длина их в среднем равна 1,8 см, ширина 0,6—1,0 см.

Колосковые чешуи у большинства форм кожистые, ланцетные, ланцетно-овальные, овальные, различной длины (от 7 до 11 мм) и ширины (от 3 до 7 мм) с узким килем, не всегда достигающим до основания чешуи.

В верхней части чешуи киль переходит в зубец (острый или тупой), жилкование чешуи в большинстве случаев хорошо выражено, особенно у бокового зубца, который нередко образует бугорок в верхней части чешуи. Плечо различной скошенности, от узкого до широкого. Цветочная чешуя выпуклая, у полустистых форм она переходит наверху в ость, а у безостых — в остевидное заострение. Ости зазубренные.

Зерна у большинства форм довольно плотно заключены в цветочной пленке, что обеспечивает их высокую устойчивость против осыпания и иногда вызывает трудность обмолота. Но в последние годы получены новые формы с легким обмолотом.

Зерно типа мягкой пшеницы, но, как правило, более удлиненное и имеет удлинено-овальную или удлинено-яйцевидную форму. Зерно средней крупности, масса 1000 зерен 26—34 г, от 5 до 10 мм длиной. Бороздка зерна у большинства форм широкая. Хохолок слабо или средне развит. Консистенция зерна большей частью стекловидная, реже мучнистая. Многие формы и сорта характеризуются высоким содержанием белка.

Большинство форм этого синтетического вида характеризуется высокой устойчивостью против грибных и бактериальных заболеваний.

Наиболее существенной отличительной особенностью *T. agropyrotriticum* является способность к отращиванию и многолетность растений. В то время, как у всех видов пшеницы после созревания зерна заканчивается жизненный цикл растений, у *T. agropyrotriticum* от зоны кущения начинают расти и развиваться новые побеги — побеги возобновления. Благодаря этому растения могут давать за один год урожай зерна и сена, многие формы могут вегетировать в течение двух-трех и более лет.

В зависимости от интенсивности развития побегов возобновления и продолжительности жизнеспособности растений вид *T. agropyrotriticum* мы подразделяем на два подвида. У первого подвида до глубокой осени побеги возобновления остаются укороченными, а колос — в зачаточном состоянии. У форм с таким типом отращивания особенно хорошо проявляется многолетность и они описаны нами как подвид многолетних — *ssp. perenne* *Cicin*.

У второго подвида побеги возобновления растут и развиваются очень интенсивно. Благодаря этому примерно через полтора месяца после уборки урожая зерна с основных побегов побеги возобновления достигают колошения. Этот подвид описан под названием *ssp. submittans* *Cicin*, т. е. отращивающие или, как мы их называем, зернокармливые, так как за один год они дают урожай зерна и укос сена или три укоса на сено.

От других видов пшеницы *T. agropyrotriticum* отличается и по характеру созревания растений. В то время, как у всех видов пшеницы вначале желтеет солома, а затем созревает колос, у многолетних и зернокармливых пшениц созревание протекает сверху вниз: вначале желтеет и созревает колос, а затем соломина.

По признакам окраски, остистости и опушенности колоса, т. е. по признакам, на основании которых различаются разновидности у всех видов пшеницы, мы составили описание для разновидностей *T. agropyrotriticum*.

Эти разновидности следующие:

1. *var. luteolum* *Cicin* — имеет белый, безостый, неопушенный колос с красным зерном;
2. *var. sanguineum* *Cicin* — имеет красный, безостый, неопушенный колос с красным зерном;
3. *var. aristatum* *Cicin* — имеет белый, неопушенный, остистый колос с белыми остями и красным зерном;
4. *var. eritrospicatum* *Cicin* — имеет красный, неопушенный, остистый колос с красными остями и красным зерном;
5. *var. chlorogranum* *Cicin* — имеет белый, неопушенный, остистый колос с красными остями и зеленым зерном;
6. *var. viride* *Cicin* — имеет белый, неопушенный, безостый колос с зеленым зерном;

7. var. *albospicatum* Cicin — с белым, безостым, неопушенным колосом, с белым зерном;

8. var. *albobranum* Cicin — с белым, остистым, неопушенным колосом, с белым зерном;

9. var. *violaceum* Cicin — с белым, безостым, неопушенным колосом, с фиолетовым зерном;

10. var. *lilacinum* Cicin — с белым, остистым, неопушенным колосом, с фиолетовым зерном;

11. var. *alboroseum* Cicin — с красным, безостым, неопушенным колосом, с белым зерном;

12. var. *rubrospicatum* Cicin — с красным, остистым, неопушенным колосом, с белым зерном;

13. var. *anthocyanum* Cicin — с красным, безостым, неопушенным колосом, с фиолетовым зерном;

14. var. *rubroviolaceum* Cicin — с красным, остистым, неопушенным колосом, с фиолетовым зерном;

15. var. *virens* (*glaucum*) Cicin — с красным, безостым, неопушенным колосом, с зеленым зерном;

16. var. *rubroviride* Cicin — с красным, остистым, неопушенным колосом, с зеленым зерном.

К остистым разновидностям мы относим те, у которых длина остей достигает 1/2 или даже только 1/3 колоса. А по систематическим признакам для мягких и твердых пшениц остистыми называются колоса, у которых длина остей равна длине колоса или даже превышает последний.

Отсутствие форм с длинными остями у *T. agropyrotriticum*, по-видимому, объясняется тем, что виды пырея, участвовавшие в их происхождении, являются безостыми, и поэтому большинство форм этого вида также безостые, а у тех форм, которые имеют ости, они не превышают длины колоса.

Также доминированием признаков пырейного родителя объясняется отсутствие среди *T. agropyrotriticum* форм с опушенным колосом. Виды пырея, которые мы использовали в скрещиваниях при создании многолетних пшениц (*A. elongatum*, *A. glaucum* и *A. glael*), имеют неопушенные колосья или иногда имеют слабое опушение, как у некоторых форм *A. glaucum*. Но это опушение при гибридизации с неопушенными сортами мягкой пшеницы не передается гибридам. Несмотря на привлечение в скрещивание с неопушенными пыреями пшениц с опушенным колосом, у гибридов этот признак не проявляется.

Однако при скрещивании пшениц с *A. trichophorum*, имеющим опушенные колосья, в гибридных поколениях имеются формы с опушенным колосом. Так как *A. trichophorum* передает гибридам отрицательные признаки в отношении склонности к поражению ржавчиной и мучнистой росой, а также ломкости колоса, то работа с ними была прекращена. В настоящее время мы намеряем вывести формы *A. trichophorum*, лишенные этих отрицательных признаков. Тогда, вероятно, будут получены и

формы многолетней пшеницы с опушенным колосом. Мы считаем, что опушение колоса не связано с наследованием ценных селекционных признаков.

Необходимо отметить, что все первые многолетние пшеницы и большинство новых форм имеют красное зерно. Но в последние годы нам удалось получить белозерные формы. Некоторые из этих форм возникли как мутации. Кроме того, многие формы *T. agropyrotriticum* имеют фиолетовый, а некоторые — зеленый цвет зерна различной интенсивности.

МНОГОЛЕТНИЕ ПШЕНИЦЫ М 115, М 458 И М 470 И ИХ МОРФОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

После создания первых многолетних пшениц (М 23086, М 34085, М 2, М 164) в работе наступила сравнительно длительная пауза в связи с Великой Отечественной войной. С 1949 г. работа по отдаленной гибридизации была начата в Главном ботаническом саду АН СССР.

Для создания новых форм многолетней пшеницы были начаты новые скрещивания пшеницы с пыреем и межгибридные на октоплоидном уровне, показавшие хорошие результаты. Была разработана специальная методика и схема межгибридных скрещиваний. Этот метод заключается в скрещивании многолетних пшенично-пырейных гибридов, характеризующихся комплексом положительных признаков и в первую очередь многолетностью, с другими, также многолетними гибридными формами. Часто для таких межгибридных скрещиваний используются гетерозиготные растения, имеющие почти пырейный колос, слабую фертильность, анеуплоидное число хромосом ($2n=55-63$), но отличающиеся хорошо выраженной многолетностью.

При межгибридных скрещиваниях формообразовательный процесс идет особенно широко, появляется очень много совершенно новых, оригинальных, в том числе перспективных форм. В этих скрещиваниях были использованы двухлетние растения многолетних пшениц М 2, М 164 и многолетние растения пшенично-пырейных гибридов различных типов и различных поколений. В последующие годы в межгибридных скрещиваниях включали все новые и новые формы, у которых постепенно аккумулировались полезные признаки.

Успех скрещивания в разных гибридных комбинациях очень пестрый и зависит в первую очередь от степени фертильности гибридов, используемых для гибридизации, а также от метеорологических условий во время гибридизации.

Как уже было отмечено ранее, гибридные формы при формировании половых клеток в большей степени, чем стабильные сорта, реагируют на условия влажности и температуры. Особенно это проявляется у форм со склонностью к мужской стерильности,

например, у М 2. При гибридизации М 2 с другими гибридами наблюдается большое различие в реципрокных скрещиваниях; когда М 2 является материнским растением, процент удаchi выше, чем когда эта пшеница служит пыльцевым родителем, особенно если опыление совпадает с сухой и жаркой погодой.

Гибридные семена, полученные от межгибридных скрещиваний, различны по величине, выполненности, развитию зародыша в пределах каждой гибридной комбинации, что объясняется большой гетерозиготностью родительских растений.

Выполненные семена с хорошо сформированным зародышем высевают непосредственно на грядки питомника с площадью питания 20×30 см или в широкоряднике, где площадь питания равна 10×50 см. Щуплые и недоразвитые семена предварительно проращивают в чашках Петри на фильтровальной бумаге, затем при появлении проростка и корешков высаживают в пикировочные ящики с плодородной легкой почвой. В конце сентября подросшие и раскустившиеся растения высаживают на грядки питомника.

Учитывая, что большинство многолетних пшенично-пырейных гибридов легко опыляются пылью мягкой пшеницы, в результате чего в дальнейших поколениях хромосомы пырейного генома элиминируются и таким образом у гибридов теряется многолетность и другие ценные признаки пырея, посевы этих гибридов размещают на участках, изолированных от однолетних пшениц.

У большинства растений первого поколения от межгибридных скрещиваний на октоплоидном уровне наблюдается хорошо выраженный гетерозис. Они имеют высокую кустистость и мощное развитие. После первой зимовки выпадов растений, как правило, не бывает. Так же, как и родительские гибридные формы, гибриды от межгибридных скрещиваний устойчивы против мучнистой росы, ржавчины и головни.

Во время колошения и созревания растения в пределах комбинаций на первый взгляд часто выглядят однообразно, но при детальном анализе гибридов выявляется их различие по морфологическим признакам, типу цветения, фертильности, размеру семян и другим признакам, что объясняется большой гетерозиготностью форм, участвовавших в скрещиваниях.

По многолетности, т. е. сохранению растений на второй и третий год вегетации, между различными комбинациями скрещивания отмечается очень большое разнообразие. И в пределах комбинаций по этому признаку также наблюдаются существенные различия. Как показали наши исследования, у гибридов многолетность является рецессивным признаком. Поэтому урожай растений первого поколения, независимо от степени отрастания, по каждой гибридной комбинации убирают вместе за исключением плохих, которые выбраковываются на корню в поле. Растения, выделяющиеся особо по каким-либо положительным признакам, убирают и анализируют отдельно. Если они и по зерну имеют

хорошие показатели, то и посев их для получения второго поколения производится под своим номером.

Второе поколение от межгибридных скрещиваний, как правило, высевают широкорядно с площадью питания 10×50 см, причем каждая гибридная комбинация и потомство от выделенных в F_1 растений под отдельными номерами. В этом поколении наблюдается особое обилие различных форм, что объясняется процессом гибридного расщепления и перекрестным опылением растений первого поколения. В результате перекрестного опыления во втором поколении много гетерозиготных растений.

Начиная со второго поколения ведется отбор элитных растений. После лабораторного анализа таких растений худшие выбраковывают, а урожай семян с лучших элит высевают в селекционном питомнике.

Среди большого числа гибридных комбинаций, полученных в результате межгибридных скрещиваний, выявились перспективные, среди которых чаще встречаются многолетние формы с колосом первого или второго промежуточных типов, т. е. по структуре приближающимся к мягкой пшенице¹ (рис. 59).

Наиболее перспективными комбинациями пятидесятих годов оказались следующие: К 197, К 225 и К 227, из которых в дальнейшем было выделено большое число перспективных линий многолетней пшеницы и созданы сорта: М 115, М 458 и М 470.

Родословную этих многолетних пшениц в кратких чертах можно охарактеризовать следующим образом. В гибридной комбинации № 197 в качестве материнского растения была взята многолетняя пшеница М 2 второго года вегетации, подробное описание которой приведено ранее. Отцовской формой были гибридные растения третьего поколения: $F_3\{[(\text{многолетняя пшеница М 34085}) \times (\text{многолетний гибрид № 225 мягкой пшеницы} \times \text{А. elongatum}) \times \text{озимый пшенично-пырейный гибрид № 1}] \times \text{самоопыление}\}$. Растения отцовской формы были первого промежуточного типа, т. е. с колосьями, близкими по своему строению к пшенице разновидности мильтурум; они имели хорошо раскрескивающиеся пыльники и высокий процент фертильной пыльцы. Из 207 кастрированных цветков многолетней пшеницы М 2, опыленных пылью этих гибридных растений, завязалось 103 семени (49,8%).

Гибридная комбинация № 225 получена при скрещивании двух сложных гибридов. Материнской формой были двухлетние растения второго промежуточного типа: растения $F_2\{[(\text{гибриды пятого поколения от скрещивания мягкой пшеницы с пыреем сизым}) \times \text{М 21}] \times \text{самоопыление}\}$. В качестве отцовской формы

¹ У пшенично-пырейных гибридов для удобства их описания мы различаем пять типов колоса: пшеничный; промежуточный I, близкий к пшеничному; промежуточный II, занимающий среднее положение между пшеницей и пыреем; промежуточный III, близкий к пырею; пырейный.

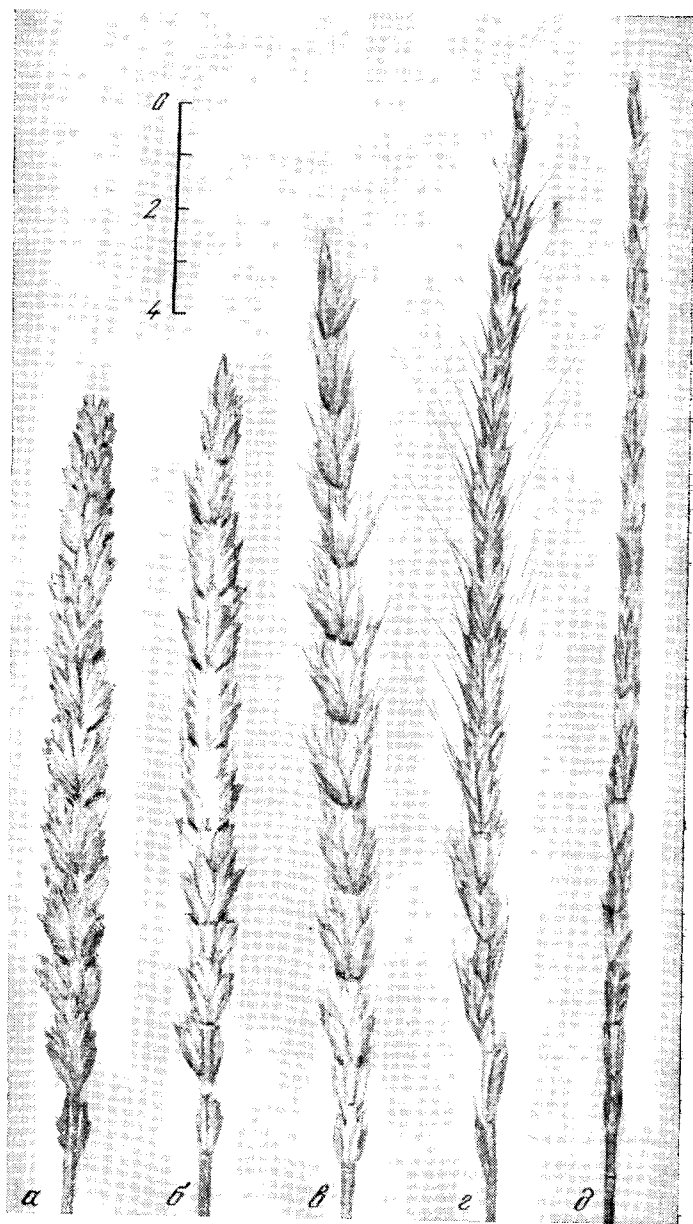


РИС. 59. Типы колоса 56-хромосомных пшенично-пырейных гибридов в том числе многолетних и зернокормовых пшениц

а — пшеничный; б — промежуточный I; в — промежуточный II; г — промежуточный III; д — пырейный

были взяты также двухлетние гибридные растения, по структуре колоса приближающиеся к пырею: F_1 [(‘Лютесценс 329’ × (‘Лютесценс 329’ × *A. elongatum*)] × свободное опыление гибридов. Из 88 кастрированных и опыленных цветков завязалось 33 семени, что составляет 37,5%.

Наиболее сложной была гибридная комбинация № 227. В этом случае двухлетний, высокофертильный гибрид шестого поколения: F_6 [(‘Мильтурум 107’ × *A. elongatum*) × свободное опыление] × × четыре самоопыления, по своей культуре напоминающий больше пырей, чем пшеницу, был скрещен с тем же гибридом третьего поколения, который был опылителем в гибридной комбинации № 197, т. е. F_3 [(многолетняя пшеница 34085 × многолетний гибрид № 225 мягкой пшеницы с *A. elongatum*) × пшенично-пырейный гибрид № 1] × самоопыление. При опылении 62 кастрированных цветков завязалось 42 семени (67,7%).

Таким образом, в происхождении многолетних пшениц М 115, М 458 и М 470 участвовали сорта мягкой пшеницы и два вида пырея: *A. glaucum* и *A. elongatum*. Необходимо отметить, что среди большого числа различных гибридных комбинаций наиболее интересными в отношении многолетней пшеницы в большинстве случаев являются именно те, у которых в качестве отцовского родителя участвовали два вида пырея, т. е. когда скрещиваются гибриды: (мягкая пшеница × *A. glaucum*) с гибридами (мягкая пшеница × *A. elongatum*).

У многих растений F_1 наблюдалось благоприятное сочетание желательных признаков: они характеризовались очень мощным развитием, довольно культурным типом колоса, стекловидным средней крупности зерном и были иммунны против грибных и бактериальных заболеваний. Во втором и третьем поколениях, как и следовало ожидать, наблюдалось расщепление.

В табл. 30 приведены основные показатели колоса и его озерненности у гибридов первого поколения описываемых комбинаций. Для гибридной комбинации № 197 наиболее характерны колосья II и III промежуточных типов разновидности *var. sanguineum*, но было несколько растений разновидности *var. luteolum*. Отмечалось большое разнообразие по озерненности. В гибридной комбинации № 225 колосья разновидности *sanguineum* сравнительно хорошо озернены, но встречались и колосья более дикого типа (промежуточный III и пырейный типы). В гибридной комбинации № 227 растения были менее разнообразны и все они относились к разновидности *luteolum* промежуточного типа III с большими колебаниями по озерненности. Большинство растений цвело открыто и благодаря этому у них легко осуществлялось свободное перекрестное опыление. Осенью, еще до уборки созревших колосьев, из-за обильных осадков, выпавших в первых числах августа, началось интенсивное отрастание новых побегов, которое еще более усилилось после уборки урожая. Необходимо отметить, что у гибридов ярко выявился различный тип послеуборочного, осенне-

ТАБЛИЦА 30

Основные показатели, характеризующие колос у растений F_1 от межгибридных скрещиваний

Номер гибридной комбинации	Число анализируемых растений	Тип колоса	Разновидность	Длина колоса, см		Число колосков на одном колосе		Число зерен на один колос	
				от и до	в среднем	от и до	в среднем	от и до	в среднем
197	35	II, III	Sanguineum	12,5–	16,5	17,0–	20,1	0–	16,9
			Luteolum	20,4		22,5		52,0	
225	14	III, пырейный	Sanguineum	9,2–	19,9	10,4–	19,4	7,6–	24,1
				25,0		22,0		35,3	
227	6	III	Luteolum	13,3–	15,5	16,4–	18,0	1,4–	11,5
				17,8		19,2		27,0	

го отрастания. Некоторые гибриды отрастали по типу пырея озимыми укороченными побегами, у которых колосья осенью не развиваются; эти побеги имеют длинные листья, образующие довольно большую зеленую массу. У других гибридов наблюдался яровой тип отрастания, т. е. у молодых побегов, развивающихся после уборки основных побегов, в том же году формировался колос, наступала фаза выхода в трубку и затем колошение. По такому типу отрастает многолетняя пшеница М 2, взятая нами в качестве контроля. У многих гибридов наблюдался промежуточный тип отрастания: побеги несколько укороченные по сравнению с М 2, но густо облиственные, колошение у молодых побегов этого типа, как правило, осенью не наступает. Кроме того, выявилось различие по высоте и интенсивности отрастания в каждом из приведенных типов. У растений гибридных комбинаций № 225 и 227 в первом поколении отмечен, главным образом, озимый тип отрастания высокой интенсивности. Растения имели большое количество молодых побегов средней высоты (20–25 см) и все они имели в этом отношении наивысшие оценки¹. Растения гибридной комбинации № 197 отрастали также очень хорошо, но по второму, т. е. промежуточному типу.

В начале октября был проведен подкорм растений и в зиму они ушли в хорошем состоянии. На следующий год выявилось большое разнообразие растений по многолетности. По некоторым комбинациям сохранилось до 70% растений, но в большинстве случаев не осталось ни одного. Многолетняя пшеница М 2 после зимы 1951/52 г. на питомнике имела около 1% отрастающих растений.

¹ Наилучшее отрастание выражается баллом 5, слабое — 1.

По комбинации № 197 не сохранилось ни одного растения, т. е. все они оказались недостаточно зимостойкими на второй год вегетации. По гибридной комбинации № 225 сохранилось 13 растений (61,9%), по комбинации № 227 — четыре растения (21,1%).

Необходимо отметить различный тип весеннего отрастания многолетних растений. Большинство гибридов в питомнике так же, как и многолетняя пшеница М 2, вышли из-под снега без зеленых побегов и листьев. Затем у многих растений от узла кущения начали появляться маленькие зеленые побеги. У одних кустов сразу появилось по нескольку побегов и они росли быстро. У других отрастание было очень слабым и нередко появившиеся молодые побеги гибли. В этом же питомнике имелись растения, вышедшие после зимовки, подобно пырею, в виде больших зеленых кустов с многочисленными очень хорошо сохранившимися побегами, но таких было сравнительно немного. Именно такими были перезимовавшие кусты гибридных комбинаций № 225 и 227, имевшие колосья в основном промежуточных II и III типов.

В силу того, что в питомнике в целом по многим комбинациям после второй и третьей зимовки обычно выпадает большое количество гибридов, мы почти каждую весну для удобства обработки питомников пересаживаем сохранившиеся растения на новые делянки, причем многие из них клонируем на два-три клона, в зависимости от величины куста и перспективности гибрида.

Сохранившиеся растения F_1 гибридных комбинаций № 225 и 227 также были пересажены и расклонированы. Тип куста и отрастания у клонов сохранился и во все последующие годы, но они отличались между собой по мощности развития. Некоторые клоны этих комбинаций сохранились в течение десятка лет.

Семена с гибридных растений первого поколения были высеяны осенью 1953 г. широкорядным способом, площадь питания 5×50 см. В зависимости от количества семян каждая семья (потомство с одного растения) занимала один-два ряда длиной 5,5 м. Отдельные семьи занимали около полряда. Такой способ посева дает возможность легко сравнивать семьи и гибридные комбинации между собой и в то же время легко выделять интересные растения.

Во втором поколении наблюдалось исключительное разнообразие форм от пшеничного до пырейного типа, отличающихся по остиности, окраске колоса, по характеру цветения, фертильности, отрастанию, многолетности и т. д. Появилось много своеобразных растений, не похожих ни на одно из родительских. В то же время каждая семья, а тем более каждая гибридная комбинация, имела свои характерные черты.

Особенно большим разнообразием отличалась гибридная комбинация № 197. При анализе трех семей у нее было выделено 43 фракции четырех разновидностей, относящихся к пшеничному

и трех промежуточным типам колоса (табл. 31). Однако не все семьи были в одинаковой степени разнообразны. По некоторым семьям было выделено только по две фракции, а в других — 9—10.

В гибридной комбинации № 225 разнообразие было несколько меньше. В основном были растения промежуточных типов II и III; кроме разновидности *sanguineum*, к которой относятся растения F_1 , появились формы *luteolum* и *erythrospicatum*.

В гибридной комбинации № 227 появились растения с более культурным колосом, чем F_1 , относящиеся к промежуточным типам II и III. Кроме разновидности *luteolum*, появилось много растений *sanguineum*, что свидетельствует об опылении цветков F_1 пылью с красноколосых растений.

По всем комбинациям отмечено большое разнообразие по озерненности колоса, крупности, форме, консистенции и выполненности зерна.

Наблюдалось большое разнообразие и по типу осеннего и весеннего отрастания растений. Осенью отбирали растения с мощным отрастанием ярового типа для выведения зернокармливых пшениц, а также отрастающие по типу пырея и промежуточному для выведения многолетних пшениц.

На второй год вегетации по многим гибридным комбинациям сохранилась значительная часть растений, поэтому питомник (около 1000 м²) был оставлен на прежнем месте. Благодаря этому двухлетние растения разрослись особенно пышно. Кустистость их достигла 50—60 колосконосных стеблей на одно растение. Озерненность колосов также значительно увеличилась по сравнению с наблюдавшейся в первый год вегетации. У некоторых растений озерненность колосов увеличилась на 15—20%. Такая же закономерность в увеличении плодovitости на второй год вегетации у многолетних пшенично-пырейных гибридов наблюдалась в последующие годы работы. Следует отметить, что вынужденная пересадка гибридов на второй и третий год вегетации приводит к резкому ослаблению растений.

По типу и интенсивности весеннего отрастания растений появилось очень большое разнообразие. В весенний период, на второй год вегетации, особенно хорошим отрастанием выделялась гибридная комбинация № 227. По некоторым семьям у нее сохранилось 80—90% растений, и многие из них имели тот же тип отрастания, который был в первом поколении. Растения вышли из-под снега с зелеными побегами и очень рано тронулись в рост. Каждый куст имел большое число молодых крепких побегов в виде щетки.

Несколько слабее было отрастание у гибридной комбинации № 197. Но несмотря на то, что в первом поколении у этой комбинации не было ни одного многолетнего растения, во втором поколении по некоторым семьям на второй год вегетации сохранилось до 50% растений. Появление свойств, обуславливающих

ТАБЛИЦА 31

Основные показатели, характеризующие колос трех комбинаций F_2 — F_3

Основные показатели, характеризующие колос трех комбинаций 12-13						Число зерен на один колос		
Поколение	Номер гибридной комбинации	Число анализированных растений	Число фракций *		Тип колоса	Разновидность	от и до	в среднем
			от и до	всего				
F ₂	197	9	2-10	43	Пшеничный I, II, III	Luteolum, sanguineum, aristatum, erythrospicatum	0,6-49,0	21,3
	225	5	2-3	11	II, III	Luteolum, sanguineum, erythrospicatum	4,3-66,3	15,8-56,0
	227	6	1-3	15	II, III	Sanguineum, luteolum	11,3-55,7	21,5-36,5
F ₃	197	85	1-5	135	I, II, III	Luteolum, sanguineum (преобладающая), aristatum	0,8-88,3	38,8-60,4
	225	180	1-3	236	I, II, III	Luteolum (преобладающая), sanguineum	8,0-103,8	43,7-67,5
	227	50	1-4	68	I, II, III	Luteolum, sanguineum (преобладающая), aristatum, erythrospicatum	4,2-89,6	37,5-49,8
F ₄ -F ₅	197	14			II, III	Luteolum, sanguineum (преобладающая)	36,0-67,0	55,9
	225	111			I, II, III	То же	19,0-89,0	44,5-56,3
	227	69			I, II, III	Luteolum, sanguineum (преобладающая), aristatum	6,0-85,0	39,9-44,8

* Фракции — группы растений, различающиеся по типу колоса и разновидности.

многолетность, в данном случае объясняется естественным опылением многих цветков растения F_1 пылью соседних многолетних растений. В гибридной комбинации № 225 отращивание растений второго поколения в этот год было сравнительно слабым.

На второй год вегетации во всех гибридных комбинациях так же, как и в последующих поколениях, заметно изменился состав растений в сторону преобладания форм дикого типа. В этом отношении очень ярко проявляется корреляция признаков. Формам, наиболее приближающимся к пырею, свойственна большая многолетность, а формы с более крупным широким колосом по биологии развития ближе к мягкой пшенице и выпадают быстрее. В дальнейшем эту корреляцию удалось несколько нарушить и получить многолетние формы с довольно культурным типом колоса.

Очень ярко проявляется еще одна закономерность гибридов, заключающаяся в том, что более стерильные формы дают более мощные кусты и являются более многолетними по сравнению с высокоплодовитыми.

В питомнике растений F_2 второго года жизни были отобраны наиболее интересные формы, семена с которых также были высеяны отдельными семьями шпорок-рядным способом. Кроме того, ежегодно высеваются семена с сохранившихся растений F_1 . Необходимо заметить, что и в последующих поколениях отбор элитных растений проводится на двух-трехлетних посевах. На однолетних посевах отбираются главным образом элиты зернокультурного типа.

В третьем и последующих поколениях гибридов по большинству гибридных комбинаций наблюдается почти незатухающее расщепление благодаря тому, что многие растения опыляются перекрестно. Большое значение в этом отношении имеет и несбалансированность наборов хромосом у многих гибридов. Вместе с тем встречаются гибридные комбинации или отдельные семьи в гибридных комбинациях, которые уже с третьего поколения выравнены по основным морфологическим и биологическим признакам.

В табл. 31 приведены данные, характеризующие состав трех гибридных комбинаций по разновидности, типу и озерненности колоса. У большинства этих семей цветение происходит по типу самоопыляющихся растений. Посев этого гибридного материала проводится на изолированных участках при соответствующей группировке по типам растений. В табл. 32 приведены данные, характеризующие наличие семей с многолетними растениями в F_2 — F_3 по трем гибридным комбинациям. В настоящее время по многим комбинациям имеются уже пяти-шестилетние растения и получены новые многолетние пшеницы. Наиболее перспективными из них являются М 470, М 458 и М 115, краткую характеристику которых приводим ниже.

Многолетняя пшеница М 470. Первые отборы лучших растений были начаты со второго поколения из гибридной комбинации

ТАБЛИЦА 32

Наличие семей типа многолетней пшеницы по годам вегетации в различных поколениях в трех комбинациях скрещивания

Номер гибридной комбинации	Покоренное гибрида	Число растений в первый год вегетации	Сохранилось растений после выбраковки и перезимовки по годам вегетации									
			Второй год		Третий год		Четвертый год		Пятый год		Шестой год	
			Число	%	Число	%	Число	%	Число	%	Число	%
197	F_1	61	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	F_2	12	12	100	4	33,3	1	8,4	—	—	—	—
	F_3 — F_6	422	120	28,4	56	13,2	21	4,9	1	0,2	1	0,2
227	F_1	19	4	21,1	2	10,5	2	10,5	—	—	—	—
	F_2	43	29	67,4	1	2,3	1	2,3	—	—	—	—
	F_3	539	190	35,2	70	14,8	21	3,9	2	0,33	1	0,2
225	F_1	21	13	61,9	10	47,6	9	4,3	—	—	—	—
	F_2	58	38	65,5	18	31,3	2	3,4	2	3,4	2	3,4
	F_3 — F_6	236	192	81,3	83	35,1	36	11,0	16	6,9	1	0,4

№ 227 в посевах 1955 г. В третьем и четвертом поколениях наблюдалось расщепление, поэтому ежегодно проводили повторные соответствующие отборы лучших растений и закладку новых элит. Выравненность растений по всем основным признакам наступила в пятом поколении, особенно после проведения посева на отдельном, изолированном от других посевов участке.

Тип осеннего и весеннего отращивания сохранился тот же, который наблюдался у младших поколений гибридной комбинации № 227. Ранней весной на второй год жизни растения выходят из-под снега в зеленом состоянии и, кроме того, у этой многолетней пшеницы очень рано начинается отращивание большого числа новых побегов. Через несколько дней после того, как сойдет снег, новые побеги дружно отрастают и быстро развиваются. На рис. 60 изображено весеннее отращивание многолетней пшеницы М 470 на второй год плодоношения. Зимостойкость у М 470 высокая. В первую зиму растений не наблюдается, после второй зимовки сохраняется 90—100% растений, причем растения на второй год жизни становятся более мощными, с высокой продуктивной кустистостью. Увеличивается размер колосов и озерненность. Растения высотой 105—115 см устойчивы против полегания, иммунны против поражения мухливой росой и бурой ржавчиной, но желтой ржавчиной поражаются. Созревание зерна наступает в первой декаде или начале второй декады августа, т. е. на 10—15 дней позднее, чем у озимых среднеспелых сортов пшеницы.

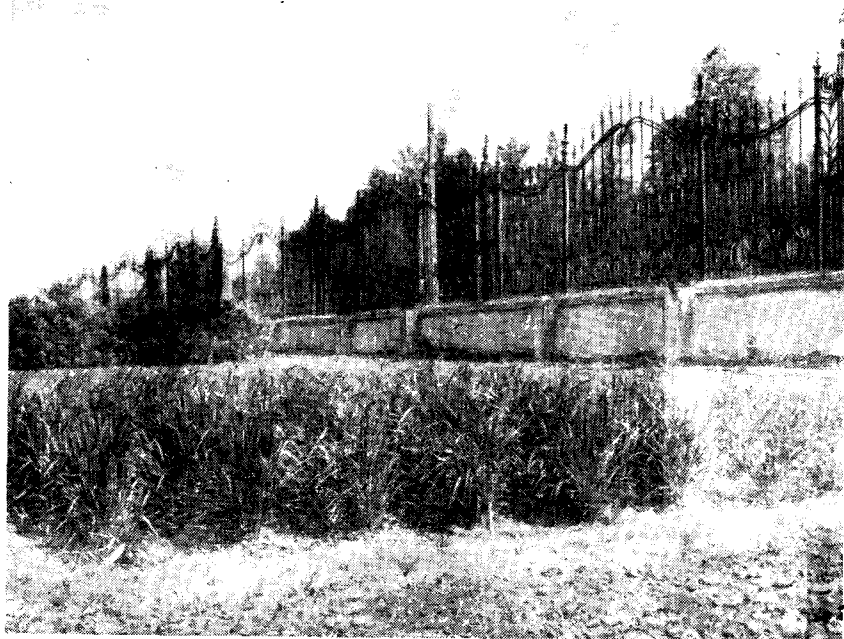


РИС. 60. Весеннее отрастание многолетней пшеницы М 470 на второй год вегетации

После уборки урожая на зерно осеннее отрастание бывает промежуточного типа. К концу сентября стебли достигают высоты 30—35 см и имеют большое количество мягких длинных листьев. По типу отрастания М 470 относится к третьему типу, второго колошения после уборки урожая зерна не наступает. Отава дает сено с очень высоким содержанием протеина (18—19%).

Многолетняя пшеница М 470 относится к разновидности *luteolum* (рис. 61). Колосья безостые, белые, неопушенные, зерно красное. Колосья по структуре занимают среднее положение между вторым и третьим промежуточными типами, они отличаются от пшеницы сравнительно большей рыхлостью колоса и узкими колосками. Колосья в среднем 13—14 см длиной, сравнительно узкие (около 1 см). Плотность колоса в среднем равна 12,3, причем в нижней части колоса членики колосового стержня длиннее и колос благодаря этому более рыхлый, а к вершине он плотный.

Колосовые чешуи удлинено-ланцетные, с хорошо очерченным килем и тупым коротким колосовым зубцом. Пленки плотно охватывают зерно. Колосовой стержень неломкий. Обмолот зерна тугой. Число зерен на колос колеблется в довольно широких пределах, от 36 до 53, и на один колосок — от 1,7 до 3,3.

Зерно — типичное для пшеницы средней крупности (масса 1000 зерен составляет 29,0—29,5 г), стекловидное, овальной формы. Бороздка зерна развалистая, широкая, с довольно угловатыми грапиями. Зародыш небольшой. Хохолок зерна сравнительно узкий и короткий. Зерно, как правило, хорошо выполнено и довольно выравнено по размеру. В табл. 33 приведены основные показатели колоса и зерна новых многолетних пшениц.

ТАБЛИЦА 33

Основные показатели колоса и зерна у новых многолетних пшениц в сравнении с М 2

Номер гибрида	Длина колоса, см	Число колосков	Плотность колоса (в среднем)	Число зерен на один колос	Число зерен на один колосок	Масса 1000 зерен, г
М 115	13—15	22—23	15,1	50—56	2,4	24,4
М 458	12—13	18—20	14,3	36—40	1,8	25,5
М 470	13—14	17	12,3	36—53	1,7—3,3	29,2
М 2	17	20	11,0	44,8	2,1	27,1

Многолетняя пшеница М 458. Выделена из третьего поколения растений второго года жизни. Этот сорт отличается колосом, близким к пшеничному типу (рис. 62). Потомство от выделенного растения было выравнено по морфологическим признакам, но по биологическим свойствам оно неоднородно. В посевах каждого года наблюдается выщепление однолетних форм, однако двухлетние растения сохраняются и на третий год жизни. Весеннее отрастание менее мощное, чем у пшеницы М 470, но молодые побеги растут также интенсивно, высота растений 80—85 см, они устойчивы против полегания, мучнистой росы, бурой и желтой ржавчины. Созревание наступает на два — семь дней раньше, чем у пшеницы М 470. Побеги послеуборочного осеннего отрастания средней высоты (30—35 см), промежуточного типа.

По морфологическим признакам М 458 относится к разновидности *luteolum*. Колосья безостые, белые, неопушенные, зерно красное. Тип колоса пшеничный. Колосья 12—13 см длиной и около 1 см шириной. Число колосков в колосе 18—20, плотность колоса равна 14,3. Колоски сравнительно широкие. Колосковая чешуя ланцетная с широким плечом, узким килем, оканчивающимся коротким зубцом. Цветочные пленки средней длины с короткими остевидными заострениями. В колосе развивается 36—40 зерен. Обмолот средний.

Зерно средней крупности, масса 1000 зерен в среднем составляет 25,5 г. Зерно яйцевидно-овальной формы, бороздка широкая,

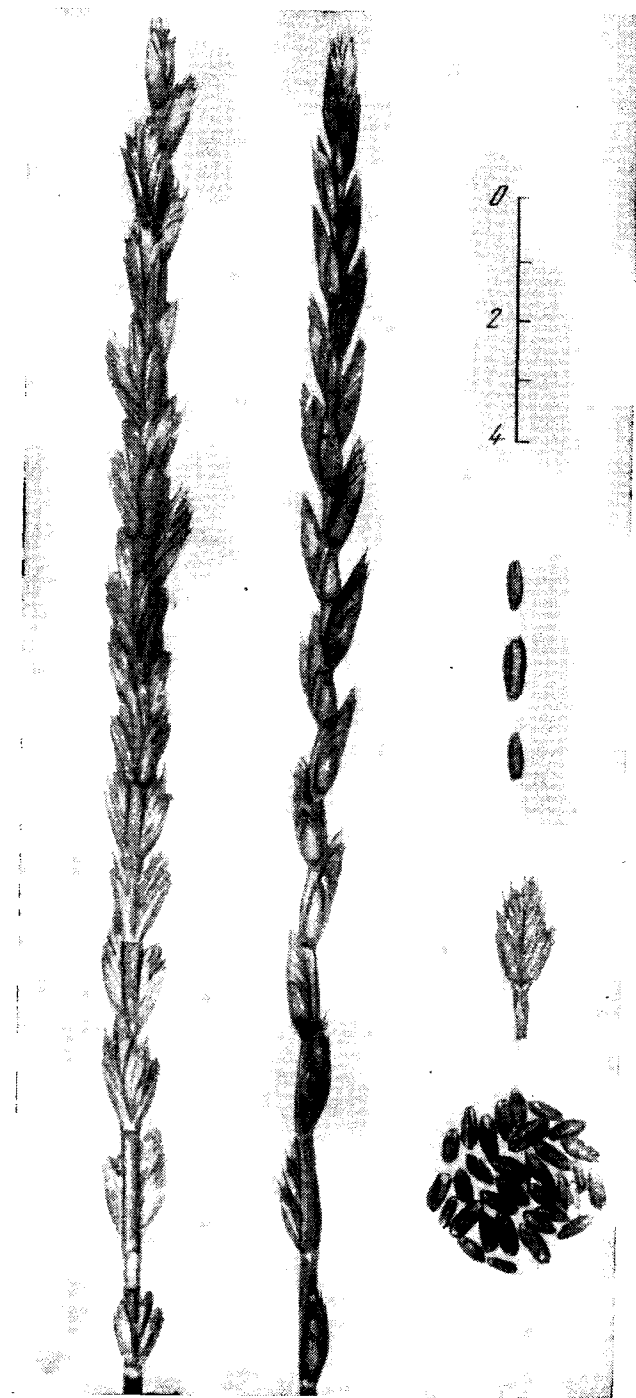
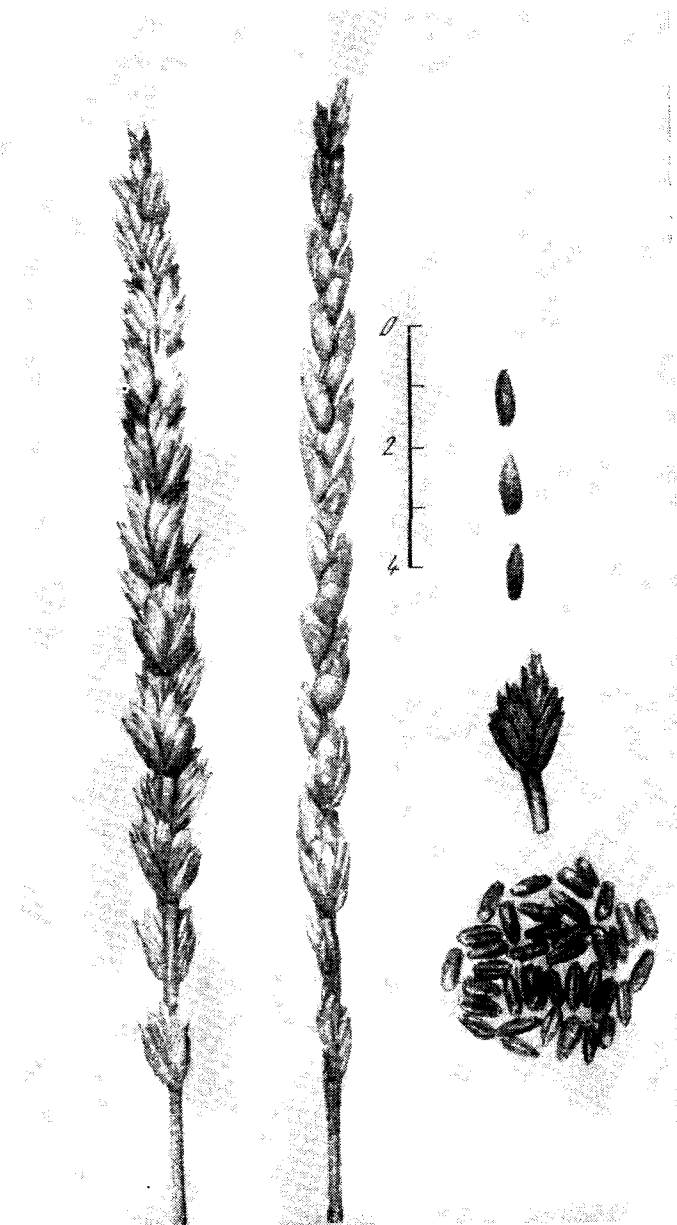


РИС. 62. Колосья и зерно многолетней пшеницы М 458

←
РИС. 61. Колосья и зерно многолетней пшеницы М 470



но неглубокая. Зародыш и хохолок небольшие. Выполненность зерна сравнительно хорошая, но со спинной стороны наблюдается амальгамированность.

Растения второго и всех последующих поколений положительно реагируют на увеличение площади питания. Эта реакция проявляется в большей степени, чем у однолетних пшениц, что объясняется, по-видимому, очень мощной корневой системой. Все краевые растения всегда выделяются значительной величиной куста и колосьев.

Многолетняя пшеница М 115 выравнена по отрастанию. Весной из-под снега выходит в зеленом состоянии. В отличие от сорта М 470 кусты более рыхлые, но интенсивность отрастания также высокая. Высота растений 110 см; устойчивы против грибных и бактериальных заболеваний. Созревание наступает в начале августа на два-три дня раньше, чем у сорта М 458. Послеуборочное отрастание более интенсивное, чем у двух предыдущих сортов.

Многолетняя пшеница М 115 относится к разновидности *violaceum* (рис. 63). Колосья безостые, красные, неопушенные, зерно фиолетовое; колосья веретеновидной формы, 13—15 см длиной, сравнительно узкие, причем двурядная сторона значительно шире лицевой. С двурядной стороны ширина колоса около 1 см, с лицевой — 0,5—0,6 см. В колосе развивается до 22—23 колосков. Плотность колоса равна 15—16 члеников колосового стержня на 10 см длины колосового стержня, она такая же, как у мягких пшениц со средней плотностью колоса. Колоски длинные, узкие. Колосковые чешуи удлинненно-ланцетные, с ярко выраженным килем и с коротким широким зубцом. Плечо у колосковой чешуи широкое. Цветочные пленки узкие, длинные с остевидным заострением до 2—3 мм.

Число зерен в колосе в среднем равно 50—56. Обмолот зерна тугой. Зерно удлинненно-овальной формы с неширокой бороздкой, хорошо выполнено. Зародыш и хохолок небольшой величины. Крупность зерна средняя, масса 1000 зерен составляет 24—30 г. Зерно стекловидное, оригинального фиолетового цвета.

Осенью 1961 г. наряду с другими линиями новые многолетние пшеницы посеяны в контрольном питомнике для дальнейшей оценки и изучения.

У этих форм так же, как у большинства других сортов многолетней пшеницы, выявилась значительная склонность к перекрестному опылению, поэтому систематически проводили изоляцию колосьев и зерен, закладывали линии с растений, дающих высокую озерненность при самоопылении. Полученные таким образом линии по каждому перспективному сорту высевали на отдельные изолированные участки, между которыми размещали посадки туй, клена и других древесных растений. Это дало возможность выравнивать сорта по их морфобиологическим признакам и понизить их склонность к перекрестному опылению, особенно у сорта М 115.

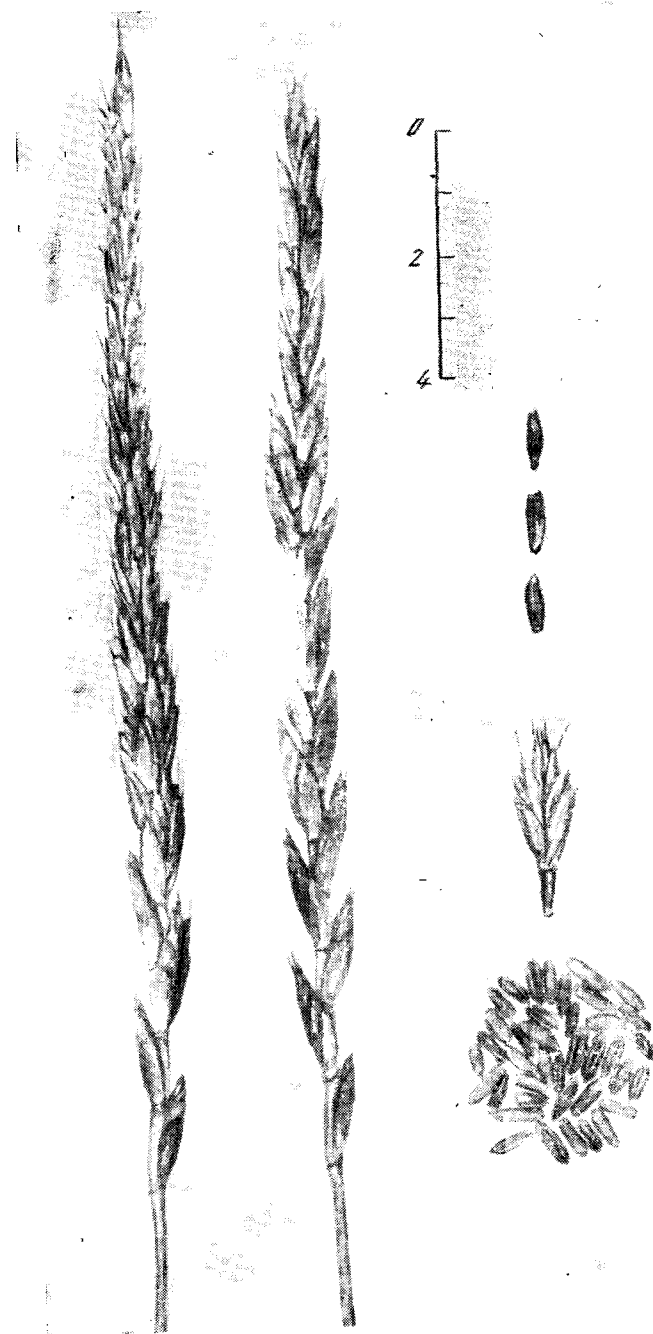


РИС. 63. Колосья и зерно многолетней пшеницы М115

Изучение этих многолетних пшениц при рядовом сеялочном посеве в сортоиспытании на делянках с учетной площадью, равной 50 м², в четырехкрайной поверхности выявило урожайность в первый год вегетации. В среднем за три года эти сорта дали следующие урожаи зерна: М 115 — 11,9±0,3, М 458 — 19,2±0,4 и М 470 — 8,8±0,1 ц/га. Кроме этих сортов, перспективными одно время считались сорта М 744 и М 739, которые дали урожай зерна, равный 18,5±0,1 и 8,5±0,2 ц/га соответственно. Таким образом, в первый год вегетации лучшие урожаи получены у сортов М 458 и М 744; М 115 занял третье место.

Но на второй год вегетации у М 458 и М 744 процент сохранившихся растений бывает значительно ниже, чем у М 115 и М 470. Превосходя по ряду таких ценных признаков, как культурный тип колоса, скороспелость, урожайность в первый год вегетации, они уступают М 115 и М 470 по многолетности и это особенно проявляется при рядовом сеялочном посеве. При широкорядном посеве с большой площадью питания на второй год вегетации сохраняется значительно большее (в процентном отношении) число растений.

У многолетней пшеницы М 470 и М 115 на второй год вегетации иногда сохраняется 70—80% растений из числа ушедших в зиму. Благодаря хорошей регенерационной способности густота стеблестоя у них становится почти нормальной, а урожай зерна близок к показателям первого года. На рис. 64 представлены делянки сортоиспытания М 115 и М 470 на второй год вегетации (1966—1968 гг.). У сортов сохранилась нормальная густота стеблестоя. На рис. 65 — делянки М 115 на третий год вегетации.

В дальнейших опытах по сортоиспытанию многолетних пшениц М 115 была принята за стандарт, а по остальным описываемым сортам проводились только небольшие посевы с целью использования их ценных качеств путем гибридизации. Так, М 470 широко использовался в скрещиваниях как один из наиболее многолетних сортов. От М 458 мы стремились взять для дальнейших гибридов его культурный тип колоса и сравнительно крупное зерно, а также скороспелость. В отношении скороспелости наиболее хорошие показатели были у сорта М 744, но многолетность у него была слабая. Для этого сорта мы подбирали пары с хорошей многолетностью, которые, как правило, являются позднеспелыми. Сорт М 739 характеризуется высокими показателями по хлебопекарно-мукомольным свойствам и высокому содержанию белка в зерне. Поэтому мы этот сорт используем для гибридизации с сортами, обладающими высокой многолетностью, но имеющими недостаточно хорошие показатели по хлебопекарным качествам.



РИС. 64. Делянки из сортоиспытания многолетней пшеницы М 115 (слева) и М 470 (справа) на второй год вегетации 1966—1968 гг.



РИС. 65. Делянка из сортоиспытания многолетней пшеницы М 115 на третий год вегетации 1966—1969 гг.

НОВЫЕ ФОРМЫ МНОГОЛЕТНЕЙ ПШЕНИЦЫ

М 706, М 78, М 990 И М 62

Разностороннее исследование большой серии созданных нами многолетних пшениц, часть из которых описана ранее, позволило уточнить основное направление, в котором следует вести дальнейшие селекционно-генетические работы по созданию новых форм многолетней пшеницы. Исследования широкого формообразовательного процесса при различных комбинациях межгибридных и межсортовых скрещиваний многолетних пшениц, а также выявление наследования основных признаков у этой новой культуры дали возможность целенаправленно получить новый селекционный материал, характеризующийся рядом положительных свойств. На рис. 66 представлен общий вид селекционных посевов многолетней пшеницы на второй год жизни.

Особенно большое внимание было обращено на усиление признака многолетности в сочетании с культурным типом колоса. Уже было отмечено, что у октоплоидных форм пшенично-пырейных гибридов типа многолетней и зернокумовой пшеницы наблюдается тесная корреляция многолетности с пырейным типом колоса. Гибридные формы, более близкие к пырею по многолетности и по структуре колоса, имеют много черт от этого родителя. Потребовалось проведение многочисленных специальных скрещиваний и отборов, чтобы нарушить эту очень тесную корреляцию и получить формы с хорошей многолетностью, у которых колос сравнительно близок к пшеничному.

Очень большое внимание и специальные исследования пришлось посвятить получению самоопыляющихся многолетних пше-

ниц. Создание таких форм представляет немалые трудности, но в то же время имеет очень большое значение при испытании и тем более при предстоящем возделывании многолетних пшениц в производственных условиях. Мы уже отмечали, что при опылении многолетней пшеницы однолетней озимой или яровой в последующих генерациях элиминируются пырейные хромосомы, а вместе с тем теряются многолетность и другие признаки этого рода. В селекционном материале последних лет в отношении увеличения самоопыления получены существенные результаты.

Из новых форм многолетних пшеницы заслуживают внимания М 706, М 78, М 990 и М 62.

Многолетняя пшеница М 706 получена в результате сложных многократных скрещиваний. В ее происхождении принимали участие сорта озимой мягкой пшеницы Лютеценс 329 и ППГ 599, виды пырея *A. glaucum* и *A. elongatum*. Полученные гибриды были подвергнуты многократным межгибридным скрещиваниям и направленным отборам. При этом имело место и свободное перекрестное опыление как в младших поколениях, так в некоторой степени и в старших (8—12) генерациях. Из гибридной популяции, основная масса растений которой характеризуется сравнительно слабой многолетностью, но хорошим колосом, по структуре приближающимся к мягкой пшенице, в 1966 г. было выделено элитное растение, послужившее родоначальником сорта М 706. Этот сорт по ряду признаков превосходит сорта, созданные ранее, в том числе и М 115, принятый за стандарт.

Зимостойкость у большинства многолетних пшениц очень высокая. Практически после первой зимовки в условиях Подмос-

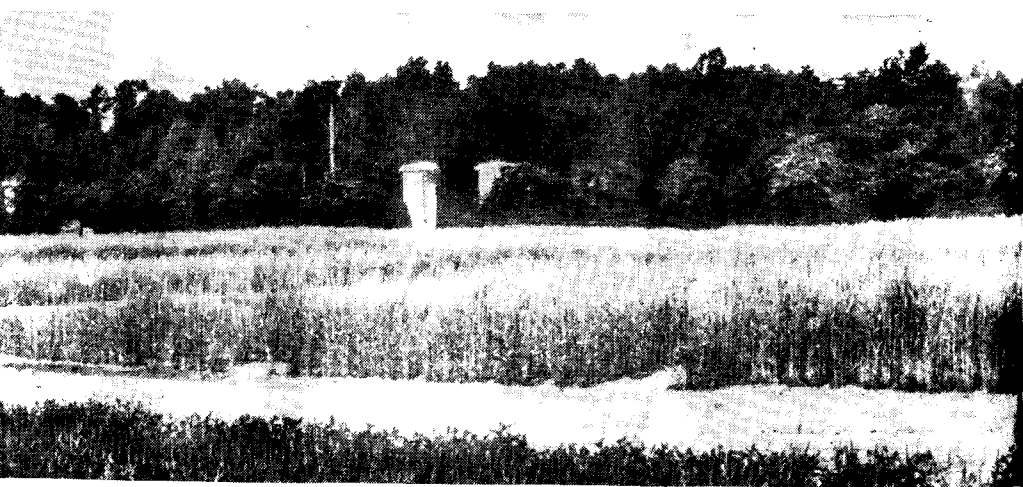


РИС. 66. Общий вид селекционных посевов многолетней пшеницы на второй год вегетации



РИС. 67. Многолетняя пшеница М 706 на второй год вегетации

ковья у них, как правило, сохраняются почти все растения. Но на второй год многолетние пшеницы по степени многолетности представляют большое разнообразие. И в этом отношении М 706 имеет хорошие показатели. На рис. 67 представлена М 706 на второй год вегетации.

В табл. 34 приведены данные по перезимовке растений в первый и второй год вегетации у М 706 и для сравнения — у сортов М 115 и М 470, выведенных ранее, которые относятся к группе многолетних пшениц с хорошо выраженной многолетностью.

Результаты подсчетов показывают, что на посевах М 706 нередко после двух зимовок сохраняется 72,1—72,2% вегетирующих растений. Иногда этот процент снижается и бывает равен 37,2—40,2. Но благодаря увеличению продуктивной кустистости растений, которая, как правило, наблюдается на посевах многолетних пшениц, густота стеблестоя не выглядит изреженной. Однако урожай снижается.

В некоторые неблагоприятные годы на второй год вегетации процент сохранившихся растений резко снижается, как, напри-

ТАБЛИЦА 34

Учет сохранившихся растений (в %) у сортов многолетней пшеницы в первый, второй и третий год вегетации на пробных площадках за 1970—1976 гг.

Год посева и учета урожая	Год плодотворения	М 470	М 115	М 706
1970—1971	Первый	56,1	87,4	76,3
1970—1972	Второй	44,2	40,0	72,1
1970—1973	Третий	5,0	7,0	52,5
1971—1972	Первый	62,1	77,4	72,6
1971—1973	Второй	67,4	84,5	72,2
1971—1974	Третий	0	16,6	8,7
1972—1973	Первый	52,3	54,4	79,0
1972—1974	Второй	7,2	30,5	13,1
1973—1974	Первый	88,5	65,0	62,8
1973—1975	Второй	37,5	29,7	40,2
1974—1975	Первый	40,2	43,6	47,9
1974—1976	Второй	15,6	44,9	37,3
Среднее:				
по первому году вегетации за пять лет		59,8	65,6	66,1
по второму году вегетации за пять лет		34,4	45,9	47,0
по третьему году вегетации за два года		—	11,8	30,6

мер, в 1974 г. на посевах 1972 г. В этом случае большая гибель растений была вызвана неблагоприятными условиями после уборки урожая в первый год. Осенний период 1973 г., когда был собран первый урожай, характеризовался пасмурной погодой с низкими температурами, в результате чего растения не могли пройти нормальную закалку и отрастание их было слабым. Кроме того, весной 1974 г. наблюдались продолжительные возвратные холода после начала весенней вегетации растений. Это неблагоприятно сказалось не только на двухлетних посевах, но и на новых посевах 1973 г. Низкий процент сохранившихся двухлетних растений в 1974 г. резко снизил средний показатель за пять лет (47,0%).

Несколько ниже был процент сохранившихся растений на второй год вегетации в среднем за пять лет у сорта М 115 (45,9) и значительно ниже — у М 470 (34,4), также в основном за счет неблагоприятной зимовки 1973/74 г.

На третий год вегетации, как правило, на посевах М 706 сохраняется небольшой процент живых растений и поэтому в боль-

шинстве случаев они подлежат перепашке с отбором отдельных элит.

Но в некоторых случаях и на третий год сохраняется высокий процент живых растений, как, например, на посевах 1970 г., когда к 1973 г. осталось 52,5% вегетирующих растений. У М 115 этот процент значительно ниже — 11,8. Поэтому большинство имеющихся к настоящему времени многолетних пшениц практически можно рассматривать как двухлетние.

Необходимо подчеркнуть, что на ширококорядных селекционных посевах процент сохранившихся растений у многолетней пшеницы всегда бывает значительно выше, чем на рядовых сеялочных. И, как правило, чем реже посевы в первый год жизни, тем больший процент растений остается вегетировать во второй и третий год. Это связано с тем, что при ширококорядном посеве более благоприятные условия для отрастания новых побегов и для прохождения ими закалки.

При селекции многолетней пшеницы большое внимание обращено на создание сортов с интенсивным ростом в первые фазы развития и наиболее скороспелых. Многолетние пшеницы по сравнению с озимыми развиваются и растут медленнее, созревают позднее. Уже начиная с появления всходов и наступления кущения большинство многолетних пшениц значительно отстают от озимых. А между тем, сравнительно более интенсивный рост и кущение в осенний период имеют очень большое значение в том отношении, что такие растения меньше страдают от повреждения шведской мухой и в большей степени затеяют почву. Благодаря этому меньше испаряется влаги и, кроме того, создается препятствие для роста сорняков.

Многолетняя пшеница М 706 по развитию очень близка к М 115, которая относится к группе скороспелых многолетних пшениц. Но по сравнению с однолетней пшеницей они развиваются медленнее и созревают позднее. Всходы появляются на 2—3 дня, а кущение наступает на 5—6 дней позднее, чем у средне-спелой озимой пшеницы. Колошение протекает в третьей декаде июля. От колошения до созревания проходит 40—45 дней, в зависимости от метеорологических условий года. Восковая спелость зерна в Подмоскowie наступает обычно во второй или третьей декаде августа, на 10—15, а иногда большее число дней позднее, чем у озимой пшеницы.

Разрыв во времени созревания озимой и многолетней пшеницы и между различными формами многолетней пшеницы зависит от метеорологических условий во время налива и созревания зерна. В том случае, когда в конце июля и в августе стоит жаркая и сухая погода, этот разрыв не так значителен. Многолетняя пшеница в такие годы созревает в первых числах августа, например в 1972 г. Но и в таком случае налив зерна бывает недостаточно хорошим, особенно у позднеспелых сортов, и из-за этого резко снижается их урожай.

В те годы, когда налив зерна и его созревание у многолетних пшениц совпадает с прохладной и влажной погодой, разрыв между озимой и многолетней пшеницей достигает двух-трех недель. В этом случае у наиболее скороспелых сортов многолетней пшеницы созревание зерна наступает в начале сентября, а у позднеспелых — иногда даже в конце сентября. При таких погодных условиях уборка позднеспелых сортов многолетней пшеницы бывает очень затруднена, так как побеги возобновления интенсивно растут еще до скашивания основных побегов и иногда достигают высоты последних. В результате просушка сжатых или скошенных растений вызывает трудности. Поэтому селекция на скороспелость для многолетней пшеницы является одной из главных задач.

Как уже отмечалось, у многолетней пшеницы наблюдается тесная корреляция между позднеспелостью и многолетностью. Создание нового сорта М 706, который наряду с хорошо выраженной многолетностью является и скороспелым, представляет большой интерес.

Созревание у М 706 так же, как и у других многолетних пшениц, начинается с колоса и распространяется на соломину. И в случае, когда стоит прохладная и влажная погода во время созревания многолетней пшеницы ее колос становится белым, зерно достигает восковой спелости, а соломина остается зеленой, содержащей значительное количество питательных веществ, в том числе 5,5—7,0% сырого протеина.

Сорт М 706 наиболее низкорослый по сравнению с другими сортами многолетней пшеницы, что является также существенным положительным признаком (рис. 68). Высота растений у М 706 колеблется от 80 до 100 см, в зависимости от метеорологических условий года. Соломина, как и у других многолетних пшениц, полая, но с укороченными междоузлиями и устойчива против полегания.

Низкорослость и устойчивость против полегания представляет большое преимущество сорта М 706 по сравнению с М 115 и другими сортами. У многолетней пшеницы эти признаки особенно важны. Высокорослые и не устойчивые против полегания сорта даже при незагущенном посеве сильно затеяют нижние части растений, в том числе зону кущения, в результате чего создаются неблагоприятные условия для отрастания побегов возобновления и для прохождения процессов, связанных с предзимней закалкой растений. Поэтому у высокорослых сортов отрастание и перезимовка на второй год вегетации бывает поплеженной, особенно в годы, когда наблюдается сильное полегание растений.

Продуктивная кустистость у М 706 так же, как и у других многолетних пшениц, варьирует в широких пределах в зависимости от почвенных и метеорологических условий и от способа посева. На ширококорядных посевах продуктивная кустистость значительно выше и равна 3,6—4,6, на сеялочных посевах — 1,8—2,7.

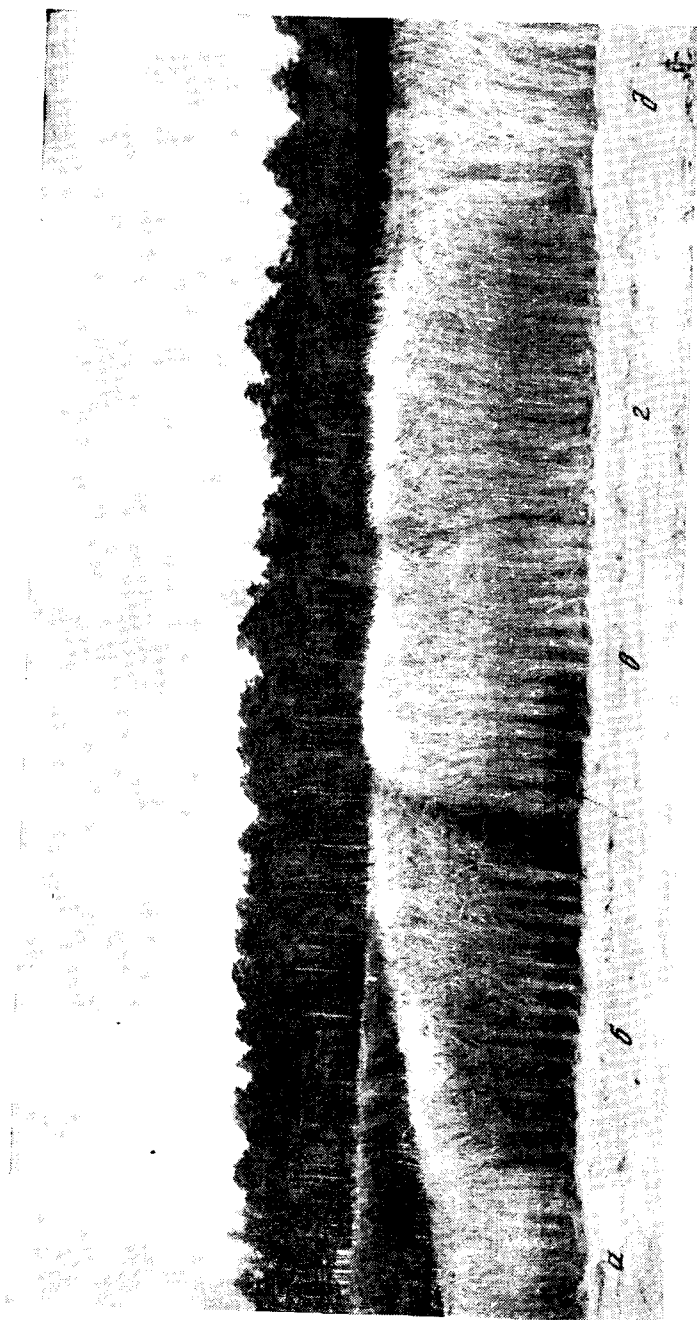


РИС. 68. Сортоиспытание многолетней пшеницы

а — М 706 (выделится низким ростом); б — М 115; в — М 739; г — М 470; д — М 116

На второй и третий год вегетации продуктивная кустистость повышается и у М 706 достигает 6—7 продуктивных побегов на одно растение.

М 706 характеризуется высокой устойчивостью против видов ржавчины, головни, а также бактериальных заболеваний.

По урожаю зерна созданные к настоящему времени многолетние пшеницы еще уступают сортам озимой пшеницы, особенно в засушливые годы. В табл. 35 приведены данные по урожаю зерна за 1970—1976 гг. М 706 в сравнении с сортами, выведенными ранее.

В первый год вегетации М 706 в среднем за пять лет дал урожай зерна, равный 20,1 ц/га. В благоприятные 1972—1973 и 1974—1975 гг. урожай этого сорта составил 25,8 и 25,0 ц/га соответственно. На второй год вегетации урожай зерна снижается, причем, как правило, если в первый год урожай был высоким,

ТАБЛИЦА 35

Урожай зерна (в ц/га) многолетней пшеницы за 1970—1976 гг. в первые и вторые годы вегетации

Год посева и уборки	Год плодonoшения	М 470	М 115	М 706
1970—1971	Первый	6,5	11,7	21,2
1970—1972	Второй	2,4	6,0	10,0
За два года		8,9	17,7	31,2
1971—1972	Первый	5,0	13,0	11,8
1971—1973	Второй	7,4	5,4	11,0
За два года		12,4	18,4	22,8
1972—1973	Первый	14,2	15,6	25,8
1972—1974	Второй	Посев изрежен, использован для закладки элит		
1973—1974	Первый	10,0	18,4	16,8
1973—1975	Второй	0,7	1,7	6,8
За два года		10,7	20,1	23,6
1974—1975	Первый	22,4	13,8	25,0
1974—1976	Второй	4,2	8,9	6,3
За два года		26,6	22,7	31,3
Среднее:				
по первому году вегетации за пять лет		11,6	14,5	20,1
по второму году вегетации за четыре года		3,7	5,5	8,5

на второй год наблюдается резкое снижение (например, в 1970—1971 и 1970—1972 гг. и особенно в 1972—1973 и 1972—1974 гг.). В тех случаях, когда урожай в первый год невысокий, на второй год сохраняются почти все растения, и урожай иногда практически остается равным первому году вегетации. Например, в 1971—1972 и 1971—1973 гг. он соответственно был равен 11,8 и 11,0 ц/га. Такая до некоторой степени закономерность объясняется теми же факторами, которые влияют на отрастание молодых побегов, закалку и выживаемость на второй год вегетации. Таким образом, на разреженных посевах первого года вегетации на второй год сохраняется большой процент живых растений, имеющих хорошую продуктивную кустистость.

По сравнению с ранее выведенными сортами (М 115 и М 470) М 706 имеет, как правило, значительные преимущества в первый и во второй год плодоношения, за исключением 1971—1972 и 1973—1974 гг., когда урожай зерна был немного выше у М 115. В среднем за пять лет М 706 дал урожай зерна в первый год вегетации 20,1 ц/га, превысив М 115 на 5,6 и М 470 на 8,5 ц/га. Во второй год вегетации средний урожай М 706 составил 8,5 ц/га, превысив урожай за эти же годы М 115 на 3 ц/га, а М 470 — на 4,8 ц/га.

Обмолот зерна у М 706 сравнительно легкий и в то же время оно не осыпается. Удовлетворительный обмолот зерна у М 706 является особенно большим преимуществом по сравнению с большинством других пшенично-пырейных гибридов типа многолетней пшеницы, в том числе М 115, принятого за стандартный сорт.

У М 706 зерно пшеничного типа, средней крупности. Масса 1000 зерен варьирует от 23 до 32 г в зависимости от метеорологических условий и года плодоношения. Как правило, на второй год вегетации зерно крупнее, что, по-видимому, можно объяснить более мощным развитием растений и особенно корневой системы. Выполненность зерна, как правило, хорошая. Стекловидность варьирует в широких пределах от 40 до 70%. Содержание протеина в зерне составляет 15—17%. В этом отношении сорт уступает некоторым другим сортам многолетней пшеницы.

Показатель седиментации (набухание муки в уксусной кислоте) у М 706 средний и колеблется от 25 до 32 мл. Содержание клейковины высокое (31,6—41,8% в зерне и 33,8% в муке), качество клейковины относится к I группе. По содержанию клейковины зерно урожая 1977 г. значительно превышает озимую пшеницу 'Мироновская 808'. Сила муки по альвеографу средняя и низкая (38—165 Дж) при 164 Дж у 'Мироновской 808'. Выпечка хлеба с улучшателем дала хорошие результаты (объем хлеба 710 мл, пористость 3,5, общая оценка 3,8 — хорошая). У 'Мироновской 808' эти показатели равны: объем хлеба — 740 мл, пористость — 5, общая оценка — 4,6 (отличная).

После уборки урожая зерна у М 706 начинают интенсивно отрастать побеги возобновления, которые в осенний период достигают 25—30 см. При скашивании их можно дополнительно к зер-

ну получить 5—10 ц сена, которое содержит до 19% протеина. В том случае, когда осень сухая или когда из-за позднего созревания уборка проведена в сентябре, интенсивность отрастания резко снижается.

Растения многолетней пшеницы М 706 светло-зеленые, без воскового налета. Листовая пластинка средней длины (20—25 см) и средней ширины (5—7 мм). Язычок среднего размера, ушки короткие, иногда с антоциановой окраской.

По морфологическим признакам многолетняя пшеница М 706 относится к разновидности *luteolum*, колос белый, неопушенный, безостый, зерно красное. Колос цилиндрический, пшенично-промежуточного типа, т. е. по структуре он приближается к пшенице (рис. 69). Длина колоса в среднем равна 12—14 см. Плотность колоса равна 13,5—15,0 члеников колосового стержня на 10 см его длины. Среднее число колосков на колосе равно 16—17. Колоски четырех-пятнадцатые. Среднее число зерен на колос варьирует от 40 до 70, на один колосок приходится 2,8—3,7 зерен. Членики колосового стержня по ребрам слабо опушены. Колоски сравнительно широкие, равные 0,8—1,0 см. Колосковые чешуи ланцетно-удлиненной формы, с хорошо выраженным узким килем, доходящим до основания чешуи. Плечо колосковой чешуи средней ширины, скошенное в нижней части колоса; у верхних колосков оно узкое, резко скошенное.

Цветочные чешуи средней длины и ширины с короткими остевидными заострениями, которые у верхних цветков достигают 2 мм. Зерно удлинено-овальной формы с широкой, но не глубокой бороздкой. Зародыш зерна небольшой, хохолок четко выражен.

По характеру цветения М 706 относится к факультативно самоопыляемым растениям. Но если период цветения совпадает с жаркой и сухой погодой, то отдельные цветки раскрываются, и в этом случае не исключено перекрестное опыление, в результате чего в последующих поколениях иногда среди основной массы выравненных по всем основным признакам растений появляются гибридные. Ведется дальнейшая работа по выравниванию сорта в отношении его самоопыления. Это необходимо и в том отношении, чтобы сохранить все основные черты многолетней пшеницы при высевае ее в непосредственной близости с однолетними сортами пшеницы.

Необходимо подчеркнуть, что при опылении многолетней пшеницы однолетней озимой в последующих поколениях будет потеряна многолетность, так как пырейные хромосомы в таком случае элиминируются.

Таким образом, в результате селекции многолетней пшеницы создан новый сорт М 706, который очень существенно отличается от ранее созданных сортов рядом положительных признаков.

При многолетности, равной наиболее многолетним сортам (М 470, М 115), новый сорт М 706 имеет колос с легким обмолотом. Это является его большим преимуществом по сравнению с

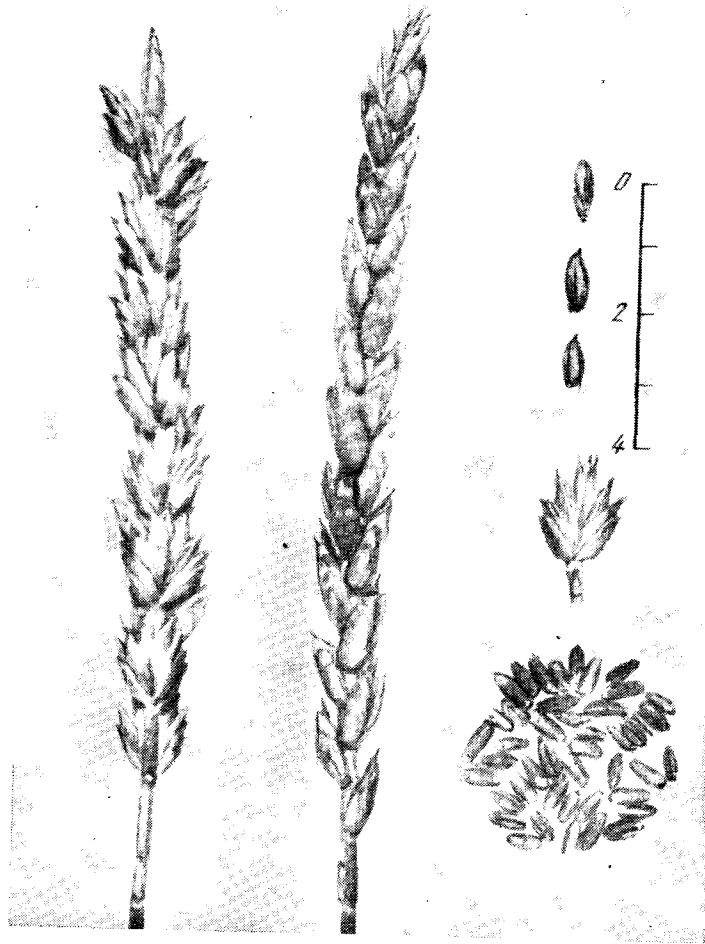


РИС. 69. Колосья и зерно многолетней пшеницы М 706

другими сортами. Кроме того, М 706 относится к среднерослым сортам, высота растения равна 80—100 см, в то время как у других сортов она составляет 120—130 см. Благодаря укороченному стеблю, а также его прочности, многолетняя пшеница М 706 высокоустойчива против полегания. По урожаю зерна М 706 в стационарном сортоиспытании как в первый, так и во второй год вегетации, как правило, превышает на 17—30% М 115, принятый за стандарт. Сорт устойчив против головни и ржавчины.

В настоящее время проводят дальнейшее улучшение сорта, заложены семенные питомники, продолжено его испытание и разработка агроприемов возделывания.

Многолетняя пшеница М 78 получена в результате межгибридных скрещиваний 56-хромосомных пшенично-пырейных гибридов (гибридная комбинация № 1261). Многолетний гибрид пятого поколения № 749 с колосом пырейного типа был скрещен с зернокармальной пшеницей ЗП 108, характеризующейся очень интенсивным отращиванием побегов возобновления и колосом второго промежуточного типа. Растения первого поколения были неоднородны как по биологическим, так и по морфологическим признакам из-за высокой гетерозиготности гибрида № 749. На посевах второго года вегетации из этой гибридной комбинации по комплексу положительных признаков были выделены наиболее интересные растения. Во втором поколении многие из них цвели открыто и свободно опылялись пылью окружающих гибридов. В третьем поколении были заложены элиты из закрытоцветущих растений.

Потомством одной из этих элит, показавшей хорошие результаты при испытании в селекционном, контрольных питомниках и сортоиспытании, является сорт М 78. По характеру развития М 78 близок к стандарту — М 115, но в некоторые годы созревает на 2—3 дня раньше последнего. Характеризуется и другими положительными признаками. Имеет более мощную корневую систему, чем стандарт, хорошую устойчивость против полегания, при высоте растения 120—160 см имеет не поникающий при созревании колос. По урожаю зерна М 78 близок к М 115 и, к сожалению, имеет также тугой обмолот зерна.

М 78 относится к разновидности *sanguineum*. Колос красный, безостый, неопушенный, зерно красное. Колос второго промежуточного типа, средней плотности ($D=15-16$), длина его варьирует от 11 до 15 см, с числом колосков, равным 16—20. На рис. 70 изображен колос и зерно этого сорта. Среднее число зерен на колос в сеялочных посевах колеблется от 40 до 60, в широко-рядных посевах — до 90. Зерно средней крупности. Масса 1000 зерен колеблется по годам от 22 до 27 г. Сорт характеризуется высокой стабильностью.

Многолетняя пшеница М 990 получена от межсортного скрещивания многолетних пшениц М 115×М 470. Из этой гибридной комбинации было отобрано большое число элитных растений с пшеничным типом колоса. М 990 имеет слегка скверхедный колос, плотность его высокая — на 10 см длины колоса приходится 16—18 члеников колосового стержня. Сорт относится к разновидности *luteolum*. Колос безостый, белый, неопушенный, с красным зерном.

Растения среднерослые, высота их колеблется от 120 до 130 см, устойчивые против полегания. Созревают на 2—3 дня раньше М 115. Обмолот зерна легкий, зерно средней крупности. Масса 1000 зерен равна 25—30 г, стекловидность зерна высокая, содержание сырого протеина в зерне также высокое и равно 17—18%. Хорошие показатели по хлебопекарно-мукомольным качествам. Но сорт склонен к перекрестному опылению, особенно если его

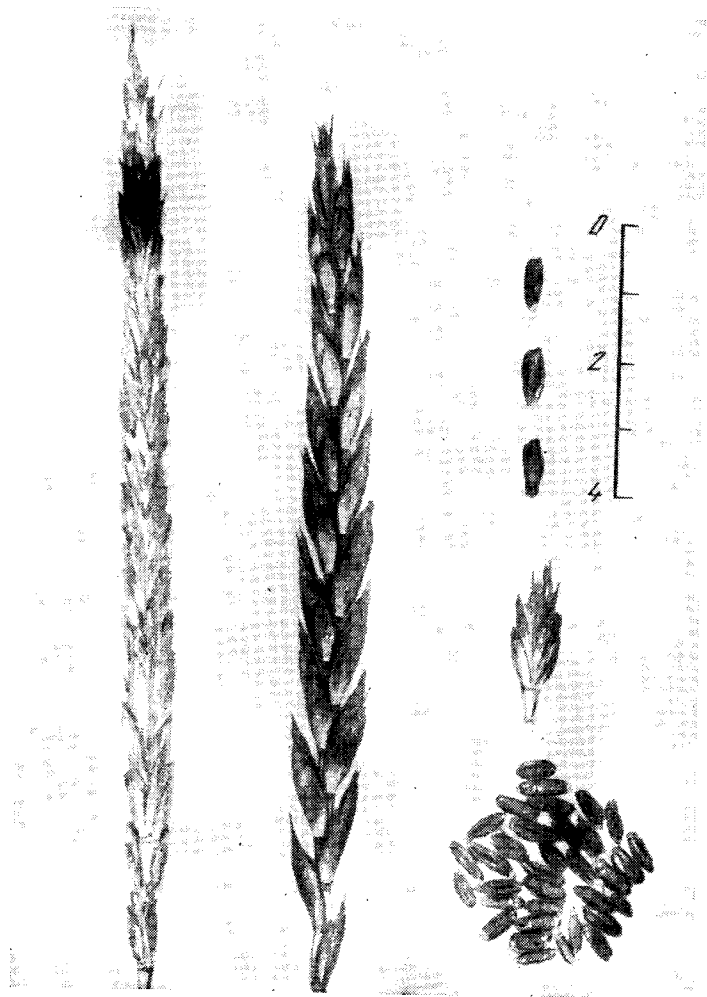


РИС. 70. Колосья и зерно многолетней пшеницы М 78

цветение совпадает с сухой и жаркой погодой, поэтому он еще недостаточно выравнен.

Многолетняя пшеница М 62 получена в результате гибридизации двухлетних растений М 115 с растением, выделенным из сорта М 470, имеющим хорошо выраженную многолетность (гибридная комбинация № 990). Первое и последующие поколения были предоставлены свободному опылению, в результате чего наблюдалось не только расщепление, но и образование форм с признаками, не характерными для родительских сортов. Из этой комбинации скрещивания было отобрано большое число форм с колосом

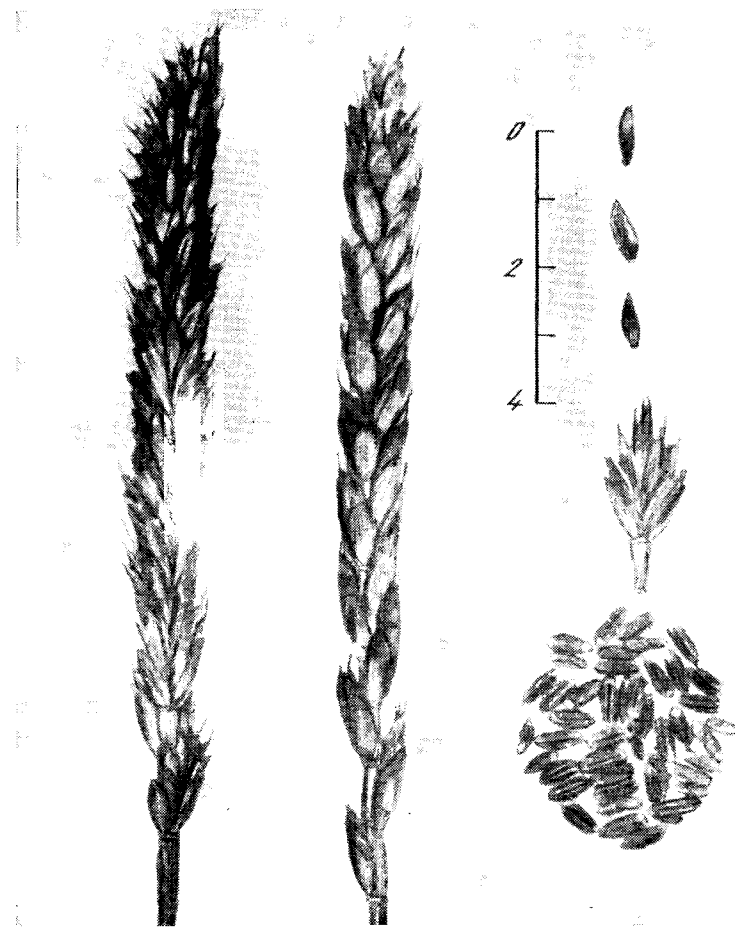


РИС. 71. Колосья и зерно многолетней пшеницы М 62

пшеничного типа. Элитное растение было отобрано в третьем поколении, но затем в заложенных линиях наблюдалось новое расщепление по ряду признаков из-за перекрестного опыления в предыдущих поколениях, поэтому повторили индивидуальные отборы в четвертом-пятом поколениях с особым вниманием на самоопыление растений. Получен ряд выравненных перспективных самоопыляемых линий.

М 62 относится к разновидности *sanguineum*, имеет безостый, неопушенный красный колос с красным зерном. Колос 10—13 см длиной, цилиндрический, слегка булавовидный, с высокой плотностью ($D=18-20$) (рис. 71). Озерненность колоса высокая, равна 60—75 зернам и выше на один колос. Обмолот зерна легкий.

ТАБЛИЦА 36
Анализ зерна М 62 урожая 1977 г.

Показатель	М 62	М 115	Мироновская 808'
Масса 1000 зерен, г	26,9	22,5	38,7
Натура, г/л	756	753	815
Стекловидность зерна, %	69	62	62
Содержание белка, %	—	—	11,69
Содержание сырой клейковины в зерне, %	41,8	38,0	22,5
Группа клейковины в зерне	II	II	II
Выход муки, %	62	62	71
Содержание клейковины в муке, %	45	40,8	24,8
Группа клейковины в муке	I	II	I
Показатель седиментации, мл	24	35	31
Сила муки, W ₁₀₋₄ Дж	113	86	164
Объем хлебцев, мл	740	660	740
Пористость, балл	5,0	3,5	5,0
Общая оценка, балл	4,5	3,7	4,6
	(отличная)	(удовлетворительная)	(отличная)

По характеру развития растений имеет преимущества по сравнению со стандартным сортом М 115. После посева всходы появляются на 4—5-й день, т. е. почти одновременно с озимой пшеницей. Также быстрее, чем у первых многолетних пшениц, наступает кущение. Благодаря этому растения сравнительно быстро покрывают почву и в зиму уходят в окрепшем состоянии. Зимостойкость так же, как у других многолетних пшениц, высокая, практически не происходит выпадения растений после первой зимовки.

Многолетность М 62 сильно варьирует в зависимости от условий в осенний период после уборки урожая в первый год вегетации. В том случае, если осень солнечная, а влажность почвы умеренная, т. е. условия благоприятные для прохождения закаливания, на следующий год сохраняется до 60% вегетирующих растений. После пасмурной затяжной осени на следующий год двухлетние растения остаются в небольшом количестве. Таким образом, у этого сорта проявляется особенно высокая реактивность растений в отношении предзимней закаливания. Кроме того, этот сорт очень реагирует на почвенные условия. Растения имеют хорошую облиственность (5—6 листьев на стебле), ширина листовая пластинки равна 1,0—1,2 мм.

Сорт среднеспелый, восковая спелость наступает, как правило, в конце августа. Сорт сравнительно высокорослый, высота его

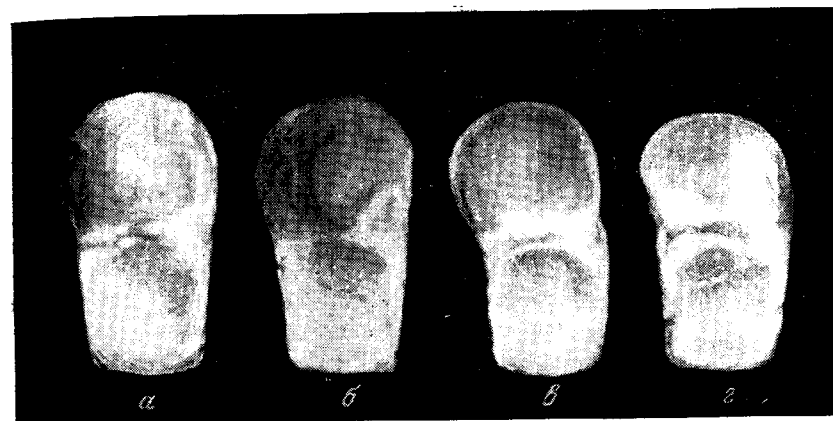


РИС. 72. Хлебцы сортов многолетней пшеницы
а — стандарт — озимая пшеница 'Мироновская 808'; б — М 62; в — М 706; г — М 115

колеблется по годам от 138 до 160 см. Соломина толстая (до 4,5 мм), упругая, благодаря чему М 62 устойчив против полегания. Сорт не поражается бурой и стеблевой ржавчиной, а также мучнистой росой, очень слабо поражается желтой ржавчиной. Обмолот зерна легкий, что наряду с другими признаками выгодно отличает этот сорт от М 115. По урожаю зерна превышает стандартный сорт М 115 на 3—5 ц/га. В среднем за три года по первому году вегетации дает урожай, равный 22 ц/га, на второй год — 5—7 ц/га.

Зерно овальной формы с довольно широкой бороздкой. Масса 1000 зерен колеблется от 25 до 30 г. Зерно стекловидное с высокими хлебопекарно-мукомольными качествами (табл. 36).

На рис. 72 представлены хлебцы лабораторной выпечки многолетних пшениц в сравнении со стандартным сортом озимой пшеницы Мироновская 808.

Таким образом, новый сорт многолетней пшеницы по хлебопекарно-мукомольным качествам не уступает высококачественному сорту озимой пшеницы — Мироновская 808. А по некоторым показателям, например, содержание сырой клейковины в зерне и муке, имеет значительно более высокие показатели. По сравнению с ранее выведенным сортом многолетней пшеницы М 115 новый сорт М 62 имеет значительные преимущества.

Следовательно, новые многолетние пшеницы в некоторой степени приближают нас к намеченной цели — созданию многолетней пшеницы производственного значения. Однако наряду с селекционно-генетическими работами нам предстоит разработать и уточнить приемы возделывания наиболее перспективных сортов этой совершенно новой сельскохозяйственной культуры.

ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА ИНДУЦИРОВАНИЯ МУТАЦИЙ

В последние годы в работе с многолетними пшеницами мы начали применять метод индуцирования мутаций. В качестве мутагенных факторов использовали протоны высоких энергий. Следует отметить, что в селекционной работе данный вид воздействия применяется впервые. Семена облучали в дозах 1, 2, 4, 8 и 10 крад при мощности дозы 16,5 рад/с и энергии 630 МэВ. Для рентгеновских и гамма-лучей дозы равнялись 5, 7, 10, 12 и 15 кР. Использовались установка РУП — мощность дозы составила 526 Р/мин и установка ГУПОС- Cs^{137} — мощность дозы 620 Р/мин. В канале реактора семена облучались быстрыми нейтронами в дозах 200, 300, 400, 500, 600 и 1000 рад при мощности дозы 33,3 рад/мин. Применялись источники лазерного излучения. Из химических мутагенов опыты проводили с веществами, входящими в группу алкилирующих соединений. Семена замачивали в водных растворах этиленимина, диэтилсульфата, диметилсульфата, этилметансульфоната, нитрозоэтилмочевины и др. Изучалась эффективность этих мутагенов на частоту создаваемых мутаций и их спектра.

Во втором, третьем и последующих поколениях измененные растения с ценными признаками отбирали и вовлекали в дальнейший селекционный процесс. Полученные мутанты скрещивали между собой и с исходными сортами или обрабатывали повторно мутагенами.

У многолетних октоплоидных форм пшеницы ($2n=56$) методом искусственного мутагенеза нами получен ряд интересных форм: у неполегающего М 115 — № 6 (102), у М 990 — № 15/46, № 15/41 и др. Даже при сильных ветрах и затяжных холодных дождях вегетационного сезона 1976 г. у этих селекционных номеров полегания не было. В группе многоцветковых мутантов число зерен на один колосок колебалось от 4,0 до 5,8, в то время как у контроля (исходные сорта) число зерен на колосок, как правило, было 2,0—2,5. Отдельную очень важную группу составляют формы с повышенным содержанием белка в зерне. Если у исходных сортов в среднем за ряд лет содержание белка было 15,0—16,5%, то у некоторых новых форм — на 3—5% больше. У лучших линий протеина в зерне содержится более 20%.

Многолетние пшеницы в большинстве своем обладают некрупным зерном: масса 1000 зерен — 25—28 г. Нами выделен ряд мутантных форм, которые устойчиво в течение нескольких лет превосходят М 115 и М 990 по этому признаку. В группе крупнозерных мутантов масса 1000 зерен достигает уже 35—42 г.

Таким образом, применение метода искусственного мутагенеза позволяет надеяться на получение мутантов прежде всего с закрепленным комплексным признаком многолетности, повышенным иммунитетом, высоким содержанием белка в зерне, короткостебельностью, многозерностью и др.

V

ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫЕ ГИБРИДЫ ТИПА ЗЕРНОКОРМОВОЙ ПШЕНИЦЫ КАК ПРОИЗВОДНЫЕ МНОГОЛЕТНЕЙ ПШЕНИЦЫ

МОРФОБИОЛОГИЧЕСКИЕ И ХОЗЯЙСТВЕННО-ЦЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЗЕРНОКОРМОВОЙ ПШЕНИЦЫ

В процессе работы по созданию новых форм многолетней пшеницы выявилась группа форм, оригинальных по своему развитию и росту. Эти формы отличаются более интенсивным ростом, чем многолетние, начиная от первых фаз развития. По существу они являются производными от многолетней пшеницы и описаны как подвид зернокармовой, или отрастающих — *T. agropyrotriticum* ssp. *submittans* Cicin.

Так же, как и многолетние, зернокармовые пшеницы характеризуются очень высокой зимостойкостью в первый год вегетации. Специальные опыты показали, что многие формы выдерживают длительное промораживание в фазе кущения при -35° . Но после второй зимовки по сравнению с многолетними у них сохраняются живыми только немногие растения, причем это в значительной степени зависит от метеорологических условий, главным образом от осеннего периода перед уходом во вторую зимовку.

Благодаря интенсивному отращиванию от зоны кущения новых многочисленных побегов, особенно после уборки урожая на зерно или скашивания в период колошения, эти формы представляют интерес для получения урожая зеленой массы или сена. Отращивание побегов возобновления продолжается у этих форм до глубокой осени и они могут быть использованы для выпаса скота до выпадения снега.

Биологические особенности этой группы форм дали возможность создать новое направление, связанное с выведением однолетних отрастающих пшенично-пырейных гибридов зернокармowego типа. Основной задачей этих исследований было получение гибридов, отрастающих после уборки на зерно и дающих в том же сезоне урожай сена, а при использовании на зеленый корм — два-три урожая зеленой массы. К концу пятидесятих годов в отделе отдаленной гибридизации Главного ботанического сада АН СССР было создано значительное число этих оригинальных форм, например А-1, А-3, А-5, А-10 и др., различающихся между собой

как по общей продуктивности, так и по биоморфологическим признакам, и начата их селекционная проработка с целью создания форм, пригодных для производственного использования. Гибриды зернокармowego типа были выделены из F₂ и F₄ поколений пшенично-пырейных гибридов, полученных от скрещивания озимых мягких пшениц с пыреем сизым (*A. glaucum*) и дальнейших межгибридных скрещиваний. По своим биологическим свойствам и морфологическим признакам они относятся к так называемой промежуточной группе озимых однолетних, но двух-трехукосных, стабильных пшенично-пырейных гибридов, своеобразно сочетающих свойства и признаки пшеницы и пырея.

Зернокармовая пшеница имеет разнообразные формы с колосьями промежуточного типа, т. е. совмещающими признаки пшеницы и пырея, но имеющими большее сходство с пшеницей. Зерно их полустекловидное, средней крупности (масса 1000 зерен — 24—28 г) и лишь у отдельных гибридов этот показатель достигает 30—32 г. Стебель устойчивый, прочный, в связи с чем при довольно значительной высоте (120—130 см) растения сравнительно устойчивы против полегания.

По сравнению с сортами обычной озимой пшеницы формы зернокармовой пшеницы развиваются несколько медленнее. Созревают на 5—6 дней позднее, причем процесс созревания растений так же, как у многолетней пшеницы, идет в направлении сверху вниз, а не снизу вверх, как у пшеницы, в результате чего при созревшем колосе стебли еще несколько дней остаются зелеными.

Первые формы зернокармовой пшеницы в значительной степени склонны к перекрестному опылению. Растения отличаются высокой зимостойкостью и устойчивостью против поражения болезнями. Цитологический анализ показал, что эти формы так же, как и многолетние пшеницы, имеют в соматических клетках 56 хромосом.

Наиболее важной и характерной особенностью является присущая им способность к отрастанию после уборки на зерно. Эта биологическая особенность служит основой для комбинированного использования гибридов или в качестве кармовой (получение двух-трех укосов зеленой массы или сена), или в качестве зернокармовой культуры (первый укос на зерно, второй — на зеленый корм или сено).

Первые работы в этом направлении, показавшие его перспективность, были начаты с одной из форм многолетней пшеницы (М 2) при ее однолетнем использовании.

Многолетняя пшеница М 2 относится к группе промежуточных пшенично-пырейных гибридов и характеризуется сравнительно интенсивным послеуборочным отрастанием. При благоприятных условиях она может вегетировать и давать урожай зерна в течение двух лет. Поэтому агротехнические опыты с этим растением могли дать достаточное представление об общей продуктивности и

целесообразности хозяйственного использования зернокармовой пшеницы. Следует сказать, что результаты этих опытов оказались интересными и заслуживают того, чтобы рассмотреть их более подробно. В частности, в опытах отдела отдаленной гибридизации Главного ботанического сада в 1952 г. при использовании М 2 в качестве зернокармовой однолетней культуры (первый укос на зерно, второй — на сено) урожай зерна составил 21,9, а урожай сена — 14,9 ц/га.

На Алма-Атинском опорном пункте Главного ботанического сада АН СССР в 1953 г. с первого укоса было получено зерна 15,6 ц/га и сена за второй укос — 28,2 ц/га. В 1954 г. урожай зерна составил 23,4 ц/га, второй укос дал сена 10,1 ц/га. В среднем за пять лет (1950—1954 гг.) на этом опорном пункте ежегодный урожай зерна многолетней пшеницы М 2 был равен 14,4 ц/га и сена — 14,1 ц/га.

Хорошие результаты были получены и при использовании М 2 в качестве кармовой культуры при уборке только на зеленый корм или сено. За три укоса в 1952 г. урожай сена равнялся 121,8, а в 1953 г. — 103,6 ц/га.

На Алма-Атинском опорном пункте в 1954 г. при трех укосах получен урожай сена, равный 141,5 ц/га. В среднем за пять лет (1950—1954 гг.) урожай сена на опорном пункте составлял 98,2 ц/га. Этими опытами было установлено, что многолетняя пшеница в среднем за три года (1954—1956 гг.) превышала по урожаю сена такие кармные культуры, как могар, чумиза, африканское просо, вико-овсяную смесь, и уступала лишь суданской траве (табл. 37).

Как видно из табл. 37, содержание сырого протеина в сене многолетней пшеницы было значительно большим, чем у всех

ТАБЛИЦА 37

Урожай сена и содержание в нем сырого протеина у многолетней пшеницы М 2 в сравнении с другими кармными культурами при испытании на Алма-Атинском опорном пункте (1954—1956 гг.)

Культура	Дата первого урожая	Урожай сена, ц/га	Отклонение от урожая многолетней пшеницы (±)	Содержание сырого протеина, %
Многолетняя пшеница М 2	19.V—8.VI	78,9	—	14,69
Африканское просо	2—12.VII	38,6	—40,3	6,50
Могар	11—14.VII	57,3	—21,6	5,63
Вико-овсяная смесь	21.VII—6.VIII	60,7	—18,2	9,75
Чумиза	23—28.VII	68,7	—10,2	7,50
Суданская трава	10—19.VII	108,1	+29,2	7,19

других культур, включенных в испытание. Полученные в опытах с многолетней пшеницей интересные данные в значительной мере предопределили дальнейшие работы по отбору и созданию группы однолетних отрастающих гибридов зернокармового типа.

СОРТОИСПЫТАНИЕ ЗЕРНОКАРМОВЫХ ПШЕНИЦ

В 1956—1958 гг.

Как уже отмечалось, в результате селекционно-генетической работы по пшенично-пырейным гибридам типа зернокармовой пшеницы была создана значительная группа стабильных гибридов (А-1, А-3, А-5, А-10 и др.), которые по своей общей продуктивности не уступают, а в ряде случаев превышают М 2. Так, в 1953 г. в контрольном питомнике гибриды А-2 и А-10 дали урожай зерна, равный 15—16 ц/га, а сена за второй укос — 30—35 ц/га. В 1956 г. урожай зерна лучших номеров составил 15—16 ц/га и до 48 ц сена с гектара. С целью выявления наиболее продуктивных форм с 1955 г. были пачаты сравнительные испытания гибридов типа зернокармовой пшеницы в сравнении с многолетней пшеницей М 2 и вико-овсяной смесью. В 1956 г. в эти испытания были включены гибриды А-1, А-3, А-5, А-7, А-8, А-10 и М 164. Среди них наилучшие результаты дали гибриды А-10, А-3, М 164, и А-1, которые при использовании их на корм значительно превысили по урожаю сена вико-овсяную смесь. Наиболее высокий урожай дал гибрид А-10 (табл. 38).

В 1957 г. испытание было ограничено пятью лучшими гибридами (А-1, А-3, А-10, № 36 и М 164), сравниваемыми с многолетней пшеницей М 2, вико-овсяной смесью и озимой ветвистой рожью. Посев проводили сеялкой рядовым способом в четырехкратной повторности. Площадь каждой делянки равнялась 100 м². Учет урожая проводили подробно на делянках по 25 м² в восьми повторениях. Схемой опыта были предусмотрены следующие ва-

ТАБЛИЦА 38

Урожай зеленой массы и сена у гибридов зернокармовой пшеницы в сравнении с М 2 и вико-овсяной смесью (урожай 1956 г.)

Номер гибрида	Урожай за два укоса, ц/га	
	зеленой массы	сена
А-10	321,2	77,0
М 2	254,0	63,5
М 164	234,6	58,8
А-3	220,0	44,0
А-1	190,0	43,7
Вика+овес	206,0	41,0

рианты: 1) уборка только на зеленый корм и сено (два-три укоса); 2) уборка на зерно (первый укос) и последующая уборка (второй укос) на зеленый корм или сено.

Первый укос гибридов на зеленый корм был проведен перед выколашиванием (12 июня), а вико-овсяной смеси — в период полного цветения, в начале образования первых бобов (11 июля). Данные, характеризующие урожайность гибридов при использовании их в качестве кормовой культуры, приведены в табл. 39.

ТАБЛИЦА 39

Сравнительный урожай (в ц/га) зернокармовых гибридов при использовании их в качестве кормовой культуры (1957 г.)

Гибрид	Урожай за первый укос		Урожай за второй укос		Урожай за третий укос		Урожай за три укоса	
	зеленой массы	сена	зеленой массы	сена	зеленой массы	сена	зеленой массы	сена
М 164	191,2	76,7	112,8	40,0	1,6	0,6	305,6	117,3
А-3	201,2	92,5	96,0	33,1	2,2	0,7	299,4	126,0
М 2	182,0	78,2	103,6	33,1	10,2	3,23	295,6	114,5
А-1/1	178,4	73,1	109,6	38,1	7,0	2,1	295,0	113,4
№ 36	197,6	84,1	86,8	26,0	2,2	0,7	286,6	100,8
А-10	178,0	72,2	95,6	33,4	2,8	0,7	276,4	106,3
Озимая ветвистая рожь	216,0	44,6	—	—	—	—	216,0	44,6
Вико-овсяная смесь	359,6	76,6	—	—	—	—	359,6	76,6

Примечание. Время первого укоса гибридов 12 июня, озимой ветвистой ржи — 23 мая и вико-овсяной смеси — 11 июля; время второго укоса 26 июля, время третьего укоса 7 октября.

Основной урожай зеленой массы был получен за первый укос (60—65%), второй укос дал 35—37% общего урожая и лишь 1—2% урожая приходилось на долю третьего укоса. После первого укоса гибриды обычно хорошо отрастают. В 1957 г. после первого укоса (12 июня) гибриды к 26 июля дали за второй укос около 100 ц зеленой массы с гектара. Наиболее высокий урожай зеленой массы в 1957 г. за три укоса дали гибриды М 164 (305,6 ц/га), А-3 (299,4 ц/га), М 2 (295,6 ц/га) и А-1 (295 ц/га). Вико-овсяная смесь дала урожай зеленой массы 359,6 ц/га и заняла среди испытываемых культур первое место, но по урожаю сена она уступала гибридам зернокармовой пшеницы. Если вико-овсяная смесь в пересчете на гектар дала урожай сена 76,6 ц, а озимая ветвистая рожь — 44 ц, то зернокармовые гибриды дали урожай сена свыше 100 ц. К тому же после третьего укоса они образовали отаву, пригодную для выпаса скота.

Зернокармовую пшеницу первый раз можно скашивать на месяц раньше, а второй — на 15—20 дней позже вико-овсяной смеси. Это обстоятельство может иметь определенное практическое значение для животноводческих хозяйств в организации зеленого конвейера примерно такого типа: озимая рожь, зернокармовая пшеница (первый укос) + вико + овес, зернокармовая пшеница (второй-третий укосы).

Хорошие результаты получены в 1957 г. при испытании зернокармовой пшеницы в научно-экспериментальном хозяйстве «Снегири». За два укоса были получены следующие урожаи сена (в ц/га): М 164 — 118,4; А-10 — 113,4; М 2 — 99,4; ветвистая рожь — 47,6.

Испытание гибридов зернокармовой пшеницы с целью использования первого укоса на зерно, а второго — на сено, в 1956 и 1957 гг. вследствие малоблагоприятных метеорологических условий показало менее положительные результаты, нежели испытание гибридов как кармовой культуры. В 1956 г. и особенно в 1957 г. сухая жаркая погода в период налива оказала неблагоприятное влияние на урожай зерна. Если обычно гибриды зернокармовой пшеницы дают урожай зерна 15—18 ц/га, то в 1956 г. он составил 12—14, а в 1957 г. — около 12 ц/га. Отсутствие существенных осадков в конце июля и в августе отрицательно сказалось на послеуборочном отрастании гибридов, убранных на зерно.

По содержанию протеина и белка зерно зернокармовой пшеницы значительно богаче, чем зерно обычных озимых пшениц. По данным Лаборатории физиологии развития Главного ботанического сада АН СССР, зернокармовая пшеница содержит в зерне до 20—21% протеина, а озимые пшеницы — 15—20% (табл. 40).

ТАБЛИЦА 40

Содержание белка и сырого протеина в зерне зернокармовых гибридов (в % на абсолютно сухой вес)

Гибрид	Год урожая	Азот			Сырой протеин (общий азот×5,7)	Белок (белковый азот×5,7)
		общий	белковый	небелковый		
А-1/1	1957	4,0	3,88	0,26	22,8	22,1
№ 36	1957	3,80	3,52	0,28	21,6	20,0
А-3	1957	3,64	3,41	0,23	20,7	19,4
А-10	1957	3,26	3,08	0,18	18,6	17,5
М 2	1957	2,61	2,30	0,31	14,9	13,1
М 2	1954—1955	3,76—3,62	3,46—3,38	0,28—0,24	21,4—20,6	19,8—19,3
М 164	1957	2,41	2,17	0,24	13,7	12,3
М 164	1954—1955	3,26—3,29	3,01—3,04	0,25—0,25	18,5—18,7	17,7—17,3

Как видно из табл. 40, в 1957 г. содержание протеина и белка у гибридов М 2 и М 164 было несколько ниже, чем в предыдущие годы. Обычно у этих гибридов содержание протеина и белка в зерне очень высокое.

ПОЛУЧЕНИЕ НОВЫХ ФОРМ ЗЕРНОКАРМОВОЙ ПШЕНИЦЫ (ЗП 108, ЗП 1343, ЗП 1345 и др.) И ИХ ИСПЫТАНИЕ

В связи с вопросами создания прочной кармовой базы работа с пшенично-пырейными гибридами типа зернокармовой пшеницы, являющаяся новым направлением в наших исследованиях, приобрела особо важное значение.

Среди селекционных посевов многолетней пшеницы было обращено пристальное внимание на формы с более интенсивным отрастанием побегов возобновления, чем у большинства многолетних пшениц.

В результате специальных наблюдений за характером отрастания у огромного разнообразия 56-хромосомных форм пшенично-пырейных гибридов, а также соответствующих анализов продуктивности зерна, зеленой массы и сена и их качественных показателей были отобраны новые формы зернокармовой пшеницы. Таким образом, одновременно с сортоиспытанием первых пшенично-пырейных гибридов зернокармового типа (А-1, А-3, А-5, А-10, М 164, № 36) были созданы новые, более перспективные формы: А 10/2, ЗП 108, ЗП 1343, ЗП 1345 и др. В 1958—1960 гг. проведено испытание этих форм зернокармовой пшеницы в условиях Подмосковья. Для сравнения в испытание были включены: 1) многолетняя пшеница М 2; 2) ветвистая рожь, характеризующаяся мощным вегетативным развитием (созданная нами в 1934—1936 гг. в Омске в результате межсортных скрещиваний различных форм озимой ржи) и 3) вико-овсяная смесь.

По своему происхождению новые формы зернокармовой пшеницы представляют следующее. А 10/2 — элитное растение было отобрано из формы А-10, которая так же, как некоторые другие зернокармовые пшеницы, является сложным гибридом комбинации № 72. Эта комбинация получена от гибридизации многолетнего растения первого поколения (озимая пшеница 'Саратовская 46/131' × *A. elongatum*) с озимым сортом ППГ 599 и затем с многолетней пшеницей М 2 от самоопыления первого года вегетации. Элитное растение отобрано из третьего поколения этого гибрида при его свободном опылении пылью окружающих растений. По структуре колоса А 10/2 относится ко второму промежуточному типу. Колос крупный 14—16 см длиной, средней плотности (Д=13,6), белый, безостый, неопушенный с красным зерном, относится к разновидности *luteolum* (рис. 73). Зерно средней крупности, масса 1000 зерен составляет в среднем

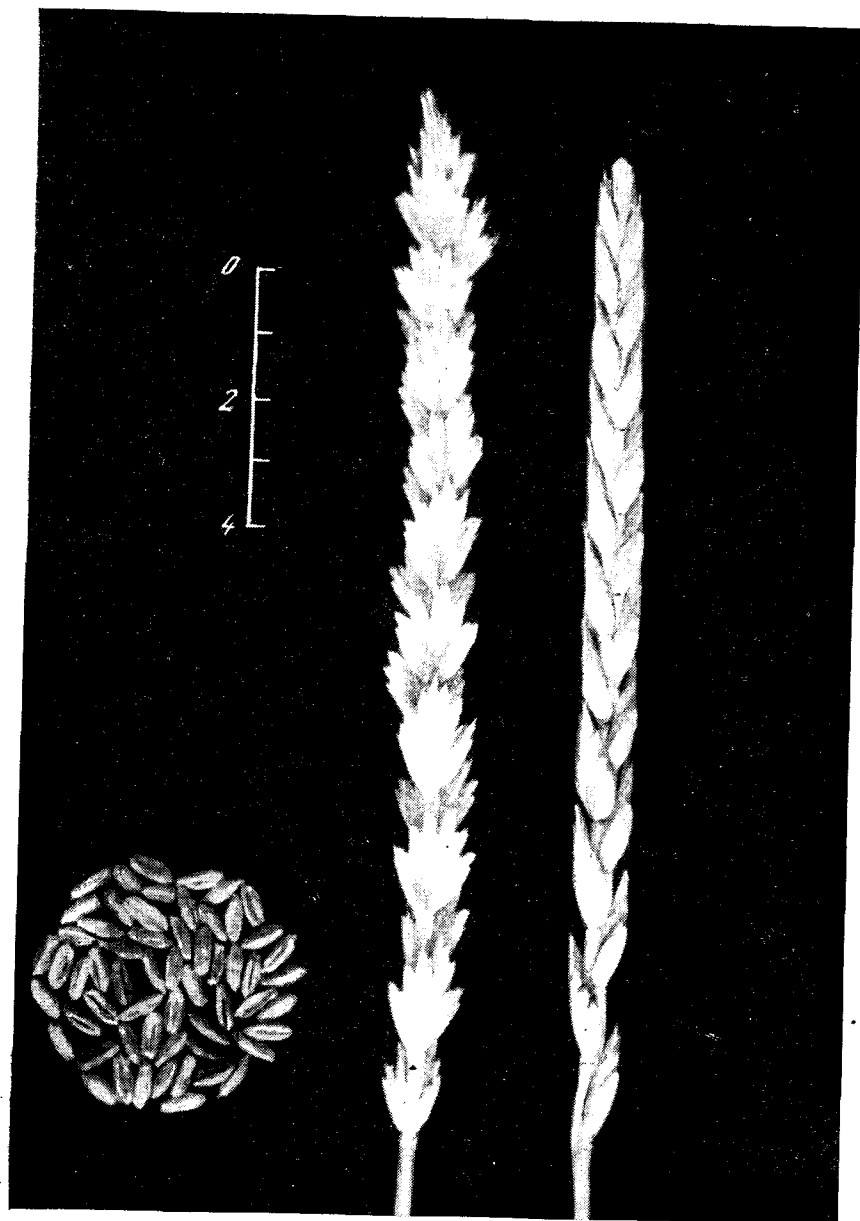


РИС. 73. Колосья и зерно зернокармальной пшеницы А 10/2

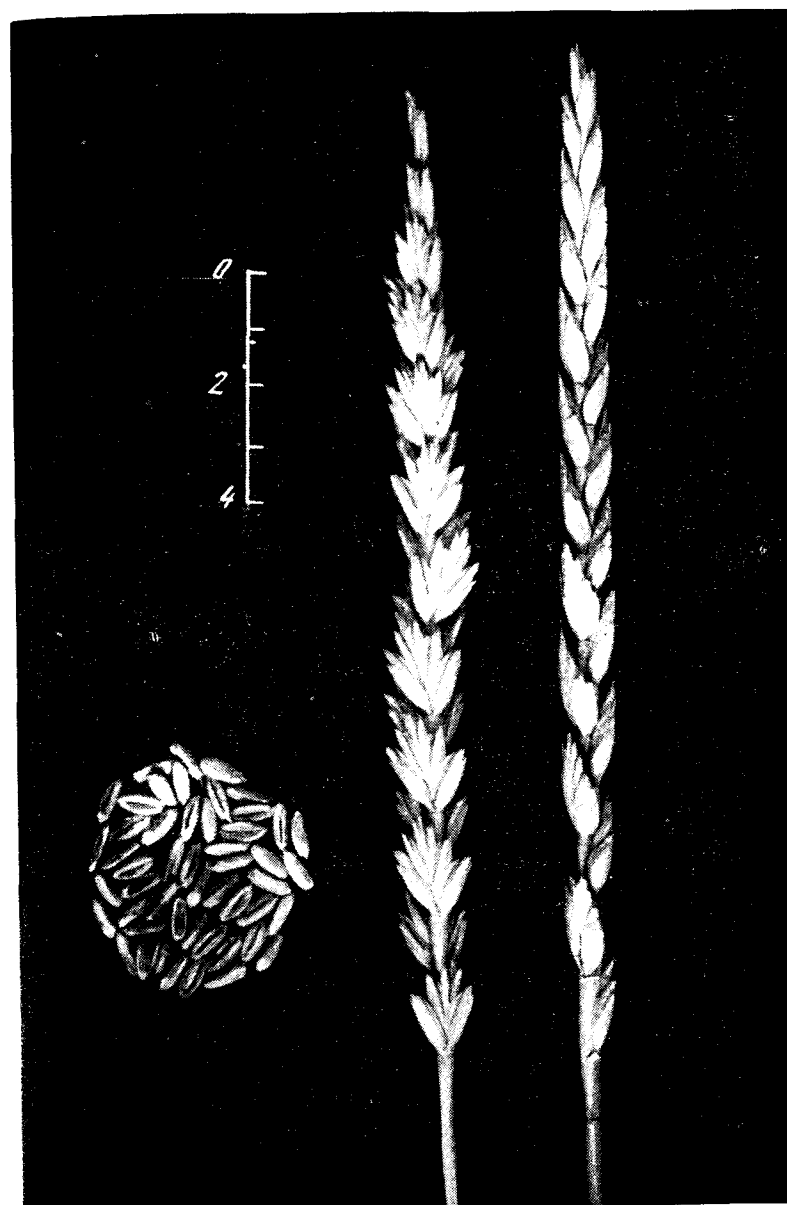


РИС. 74. Колосья и зерно зернокармальной пшеницы ЗП 108

21,5 г. По сравнению с другими сортами зернокармовой пшеницы является скороспелым.

Зернокармвая пшеница ЗП 108 произошла из гибридной комбинации № 216 при гибридизации многолетнего растения F_6 {[(Мильтурум 107 \times *A. elongatum*) \times свободное опыление] \times 4 самоопыления] \times многолетняя пшеница М 164.

У этой пшеницы очень характерный колос с сухой вершиной (рис. 74), несколько уже и рыхлее, чем у А 10/2. Плотность колоса $D=12$, длина 15—16 см. Также относится к разновидности *luteolum*. Зерно сравнительно мелкое, масса 1000 зерен равна 20,8 г. У этой формы очень высокая кустистость, причем новые побеги возобновления непрерывно закладываются и растут. При широкорядном посеве число побегов на одно растение достигает 30—35.

Зернокармвая пшеница ЗП 1343 и ЗП 1345 произошли из комбинации скрещивания № 213, где многолетняя пшеница М 164 была опылена многолетним растением F_2/F_6 {[(Мильтурум Безенчукская 25 \times *A. glaucum*) \times свободное опыление] \times 4 самоопыления] \times М 2 от свободного опыления пылью окружающих растений. Обе формы ЗП 1343 и ЗП 1345 унаследовали от многолетней пшеницы М 64 структуру и красную окраску колоса. Между собой они почти неразличимы, только у ЗП 1345, как правило, немного крупнее колос (рис. 75). Колосья сравнительно длинные 16—20 см, веретеновидные, красные, безостые, непущенные с красным зерном, относятся к разновидности *sanguineum*. Колосья сравнительно хорошо озернены, имеют по 50—60 зерен на колос. Зерно средней крупности, масса 1000 семян — 21,3 г. Оба сорта относятся к средне-поздним.

Таким образом, два из изучаемых гибридов получены при скрещивании озимых пшениц с *A. elongatum*, а два — с *A. glaucum*. Но в результате свободного опыления родоначальных гибридов пылью окружающих гибридов различного происхождения не исключена возможность, что произошло естественное скрещивание гибридов, где в качестве пырейного растения был *A. elongatum*, с теми, где в скрещивании участвовал *A. glaucum*. Это предположение тем более вероятно, что искусственное скрещивание таких гибридов дает наиболее интересные формы.

Испытание зернокармвых гибридов А 10/2, ЗП 108, ЗП 1343 и ЗП 1345 в сравнении с многолетней пшеницей М 2, ветвистой рожью и вико-овсяной смесью проводили в лаборатории отдаленной гибридизации с 1957 г. Гибриды высевали сеялкой с нормой посева 5,5—6,0 млн. зерен на гектар. Каждый сорт размещали на делянке 100 м² в двух-трехкратной повторности.

Следует отметить, что у испытываемых форм зернокармвой пшеницы первые фазы развития протекают значительно медленнее, чем у обычной озимой пшеницы, поэтому посев их проводили на 10—12 дней раньше установленного для озимых пшениц оптимального срока.

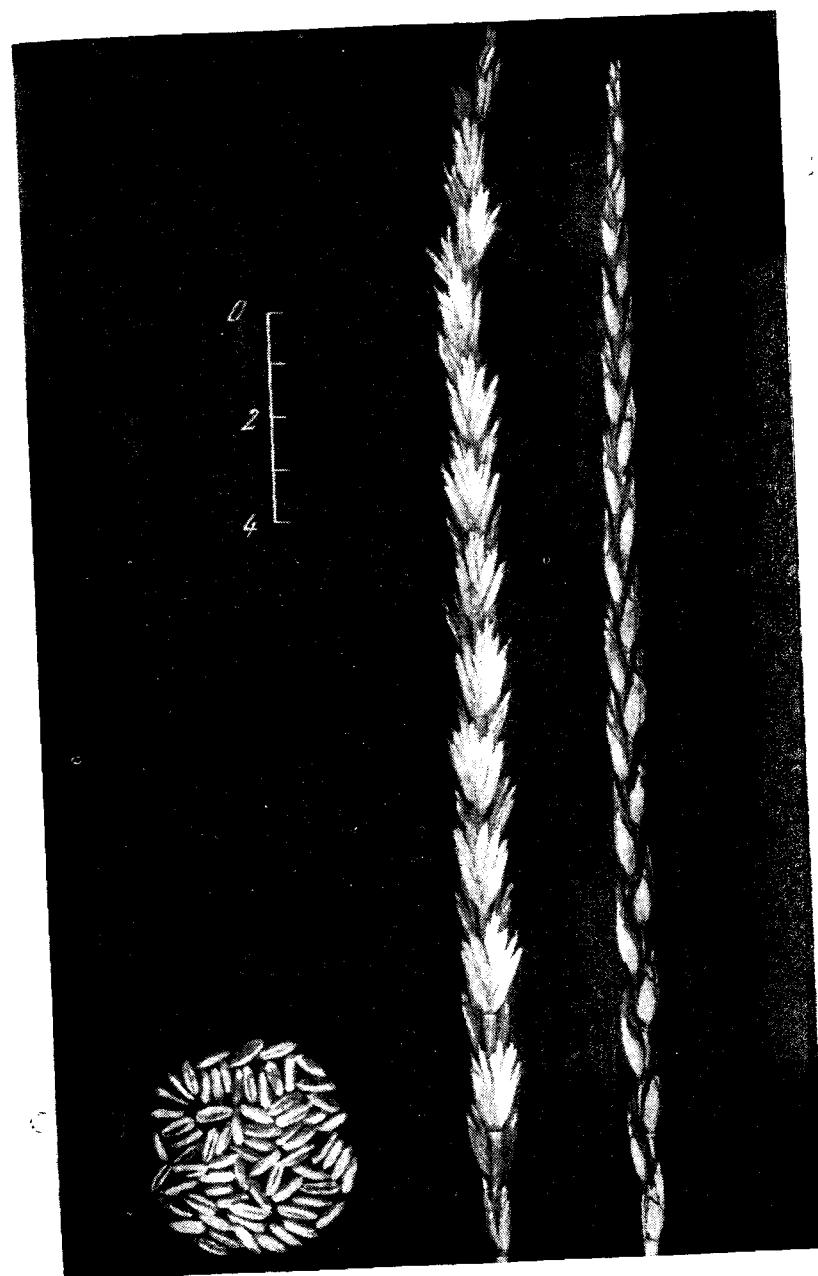


РИС. 75. Колосья и зерно зернокармвой пшеницы ЗП 1345

При испытании гибридов было два варианта опыта: 1) уборка гибридов только на зеленый корм и сено (один—три укоса); 2) уборка гибридов на зерно (первый укос) и последующая уборка на зеленый корм и сено (табл. 41). Учетная площадь под каждым вариантом опыта равнялась 50 м². Первый укос гибридов проводили перед выколашиванием (12—18 июня).

ТАБЛИЦА 41

Урожай зеленой массы и сена зернокармальных гибридов в 1958—1960 гг.
(в ц/га) (среднее за три года)

Гибрид	Первый укос		Второй укос		Третий укос		Всего	
	Зеленая масса	Сено	Зеленая масса	Сено	Зеленая масса	Сено	Зеленая масса	Сено
ЗП 108	322,3	86,1	67,7	18,2	13,8	3,5	403,8	107,8
ЗП 1345	297,2	78,5	65,0	17,4	21,6	5,4	383,8	101,3
ЗП 1343	281,0	73,0	61,8	16,6	9,4	2,4	352,2	92,0
А 10/2	287,3	75,7	52,0	13,9	5,1	1,4	344,4	94,0
М 2	259,5	68,7	47,0	13,3	2,3	0,6	308,8	82,6
Вико-овсяная смесь	123,0	51,8	18,6	4,7	—	—	141,6	56,5

Наиболее хорошие результаты дает кормовое использование гибридов (уборка на зеленый корм и сено) при урожае свыше 400 ц/га зеленой массы. В отдельные годы при благоприятных условиях погоды гибриды хорошо отрастают и могут дать до трех укосов зеленой массы с общим урожаем до 467 ц/га.

Как показали результаты испытания, наиболее перспективными сортами по урожаю зеленой массы и сена оказались гибриды ЗП 108 и ЗП 1345. Первый укос зернокармальных пшениц на зеленый корм или сено можно производить примерно на месяц раньше, чем вико-овсяной смеси. Урожай этих пшениц на зеленый корм вскоре после озимой ржи используется в зеленом конвейере для раннего получения кормов с высоким содержанием белка и витаминов.

Большинство зернокармальных гибридов устойчиво против грибных и бактериальных заболеваний, благодаря чему зеленая масса и сено обладают высокими кормовыми достоинствами.

Зернокармальные пшеницы обладают еще одной важной для практики особенностью, меняющей наши традиционные представления о специфичности высокобелковых сортов пшеницы. Раньше считалось, что по мере продвижения культуры пшеницы с востока на запад и с юга на север в зерне этой культуры значительно уменьшается содержание белка. Например, в пшеницах

юго-востока нашей страны содержится свыше 20% белка, в пшеницах нечерноземной зоны — 14—16%, в пшеницах ГДР и ФРГ — 13% и Англии — до 11%; это представление было правильным и отвечало фактам. Но теперь нами впервые созданы такие виды многолетних и отрастающих пшениц, которые в условиях Московской обл. содержат до 22—25% белка в зерне, т. е. примерно столько же, сколько содержится в зерне многих зернобобовых культур. Более того, сено этих пшениц содержит в среднем до 12—15% белка, т. е. столько же, сколько его имеется в зерне возделываемых в этой зоне обычных пшениц.

Таким образом, зернокармальные гибриды по содержанию белка в сене стоят очень близко к вико-овсяной смеси, а в отдельные годы даже превышают ее (табл. 42).

Интересно в этом отношении привести данные об урожае белка (в пересчете на ц/га) у лучших сортов зернокармальных гибридов и вико-овсяной смеси за 1958 г. (табл. 43).

Таким образом, при пересчете урожая зеленой массы на протеин зернокармальные гибриды имеют большое преимущество по сравнению с вико-овсяной смесью. Первый гибрид превысил вико-овсяную смесь на 8,9, а второй — на 5,6 ц/га. Белок зер-

ТАБЛИЦА 42

Содержание белка в сене зернокармальных гибридов урожая 1960 г.
(в % на абсолютно сухое вещество)

Гибрид	Первый укос (14.VI)		Третий укос (4.X)	
	Протеин	Белок	Протеин	Белок
ЗП 1345	19,4	14,8	20,0	14,8
ЗП 108	19,4	13,9	19,5	14,5
ЗП 412	17,5	12,3	22,7	16,9
А 10/2	17,5	13,7	19,4	14,5
Вико-овсяная смесь	18,8	14,0	—	—

ТАБЛИЦА 43

Урожай сырой массы, протеина и белка (в ц/га)
у зернокармальных гибридов за три укоса 1958 г.

Гибрид	Сырая масса	Сено	Протеин	Белок
ЗП 1345	563,0	151,2	22,4	14,6
ЗП 108	491,9	133,0	19,1	12,4
Вико-овсяная смесь	319,1	80,1	13,5	10,6

нокормовых пшениц характеризуется высокой переваримостью. Так, у пшеницы ЗП 1345 переваримость белка составляет 81%.

Из приведенных данных видно, что зерно кормовые гибриды могут давать хорошие урожаи зеленой массы и сена с высоким содержанием белка и поэтому заслуживают серьезного внимания как новая кормовая культура для внедрения в производство.

Интересные результаты получены нами при испытании зерно кормовых гибридов с целью использования их как зерно кормовой культуры (первый укос на зерно, второй укос на сено). Гибриды дают в благоприятные годы 14—15 ц/га зерна и благодаря их отращиванию после уборки можно получить дополнительно урожай зеленой массы. Несмотря на сравнительно невысокий урожай зерна зерно кормовых гибридов, следует особо подчеркнуть, что зерно этих гибридов обладает высоким содержанием белка и клейковины (табл. 44).

Зерно кормовые гибриды могут накапливать в зерне свыше 20% белка, тогда как у обычных озимых пшениц содержание белка не превышает 14—15%. Из табл. 44 видно, что в зерне зерно кормовых гибридов ЗП 1345, ЗП 108, А 10/2, ЗП 412 содержалось 21,6—22,4% белка, а у однолетнего гибрида озимого сорта ППГ 186, имеющего очень хорошее зерно, содержание белка составляет лишь 15,8%.

В зерне некоторых зерно кормовых гибридов (ЗП 108 и А 10/2) содержится 53—55% сырой клейковины, тогда как в зерне лучших сортов твердых пшениц содержится обычно 40—42% сырой клейковины.

ТАБЛИЦА 44

Содержание белка в зерне зерно кормовых гибридов урожая 1960 г.
(в % на абсолютно сухое вещество)

Гибрид	Протеин (азот общий×5,7)	Белок (азот бел- ковый×5,7)	Гибрид	Протеин (азот общий×5,7)	Белок (азот бел- ковый×5,7)
ЗП 1345	23,1	21,8	А 10/2	22,1	22,3
ЗП 108	23,2	21,6	ППГ 186	17,0	15,8
ЗП 412	23,5	22,4			

Образование в зерне такого большого количества белка и клейковины в условиях нечерноземной зоны говорит о том, что пшенично-пырейные зерно кормовые гибриды представляют большой интерес и требуют дальнейшего внимательного изучения.

Лучшие гибриды в 1959 г. после уборки их на зерно дали 45—65 ц/га зеленой массы, или 12—16 ц/га сена. В период уборки гибридов на зерно (конец июля — начало августа) в Московской обл. нередко наблюдается сухая погода, что очень неблагоприятно сказывается на послеуборочном отращивании гибридов. Этим главным образом и объясняются причины сравнительно не-

высоких урожаев зеленой массы и сена, которые мы имели после уборки гибридов на зерно в 1957—1958 гг.

В 1960 г. в результате установившейся в конце июля — начале августа теплой и влажной погоды создались исключительно хорошие условия для отращивания зерно кормовых гибридов после уборки их на зерно, благодаря чему они дали до 130—150 ц/га зеленой массы, или 32—39 ц/га сена.

Таким образом, зерно кормовые гибриды при благоприятных условиях могут давать после уборки на зерно хорошие урожаи зеленой массы и сена.

Приведенные данные показывают, что работы по созданию гибридов, которые можно было бы использовать для получения зерна и корма, представляют большой практический и теоретический интерес.

НОВЫЕ ПЕРСПЕКТИВНЫЕ ФОРМЫ ЗЕРНО КОРМОВОЙ ПШЕНИЦЫ ЗП 1336 И ЗП 1338

Продолжение работ в этом направлении дало возможность создать серию новых пшенично-пырейных гибридов зерно кормового типа, из них особого внимания заслуживают ЗП 1336, ЗП 1338 и ЗП 1339. Эти формы близки по своим морфологическим и биологическим признакам, отличаясь лишь незначительными чертами и иногда давая несколько различную реакцию на те или иные неблагоприятные климатические условия (возвратные весенние заморозки, устойчивость против засухи и некоторые другие факторы). В конечном счете это отражалось на высоте урожая зерна и зеленой массы. ЗП 1336 и ЗП 1338 имеют белый, неопушенный, безостый колос с красным зерном. Относятся к разновидности *luteolum*. Линия ЗП 1339 отличается остистым колосом и относится к разновидности *aristata*.

Все эти формы получены в результате сложных скрещиваний в гибридной комбинации № 175. Озимая пшеница — Безенчукский гибрид Мильтурум 25 был скрещен с пыреем сизым *A. glaucum*. Первое поколение подверглось свободному опылению, а затем второе, третье и четвертое поколение самоопылялось. Из этой комбинации выделился двухлетний гибрид с колосом третьего промежуточного типа и хорошим отращиванием. Этот гибрид под № 1489/69 был опылен пылью многолетней пшеницы М 2 второго года жизни. Используя принятую символику, происхождение этих гибридов можно отобразить так: ♀ гибрид 1489/69 $F_2\{[(BGM-25 \times A. glaucum \text{ сизый}) \times \text{свободное опыление}] \times 4 \text{ самоопыления}\} \times \sigma \text{ М } 2_n$.

Из этой гибридной комбинации было выделено сравнительно большое число перспективных гибридов зерно кормового типа. При испытании их в селекционном питомнике три указанных линии выделялись по комплексу положительных признаков, но

линия ЗП 1339 давала расщепление на остистые и безостые формы. При новой закладке элит, детальном изучении их в селекционных и контрольных питомниках выяснилось, что они в значительной степени склонны к открытому цветению, как и большинство других форм. В результате чего часто наблюдалось расщепление по тем или иным морфологическим и биологическим признакам, поэтому все потомство ЗП 1339 пришлось забраковать.

Линии ЗП 1336 и ЗП 1338 среди огромного селекционного материала выделялись хорошо выраженной способностью к самоопылению. Специально проведенные опыты, в которые было включено 107 перспективных линий, где по каждой линии изолировалось бумажными изоляторами по 25 растений, показали хорошую завязываемость зерна ЗП 1336 и ЗП 1338 при инбридинге.

В потомстве, полученном от инбридинга этих линий, растения были в основном выравнены. Это дало возможность проводить их испытание как самоопылителей. В селекционных и контрольных питомниках у них были несколько лучшие показатели по сравнению с другими линиями в отношении озерненности колоса, продуктивности растения, а также по устойчивости против бурой и желтой ржавчины. Все это послужило основанием включить ЗП 1336 и ЗП 1338 в предварительное размножение, а затем в сортоиспытание.

В 1963—1967 гг., исключая 1966 г., когда посевы сортоиспытания были забракованы, проведено сортоиспытание этих форм зернокармовой пшеницы (ЗП 1336 и ЗП 1338) в сравнении с озимой рожью 'Вятка московская', районированной в Нечерноземной зоне, а также с озимой пшеницей 'ППГ 599', с вико-овсяной смесью и сортом зернокармовой пшеницы ЗП 1345, который был в испытании в предыдущие годы. ЗП 1345 был включен для сравнения новых сортов с сортами предыдущей серии пшенично-пырейных гибридов зернокармowego типа.

Сортоиспытание зернокармowych пшениц проводили в научно-экспериментальном хозяйстве «Снегири» (Московская обл., Истринский район) в условиях дерново-подзолистой почвы с тяжелосуглинистым составом. Предшественник — занятой пар, па-розанимающая культура — вико-овсяная смесь (на 1 га — 150 кг вики и 100 кг овса при 100%-ной хозяйственной годности семян).

Сортоиспытание проводили в двух вариантах: в первом варианте изучали продуктивность гибридов по урожаю зеленой массы и сена, во втором варианте — продуктивность гибридов по урожаю зерна и последующему урожаю зеленой массы. В каждом варианте было три повторности с учетной площадью делянки, равной 100 м². Делянки обоих вариантов располагались на одном участке по соседству. Укосы зеленой массы у гибридов озимой ржи и озимой пшеницы проводили накануне колошения, а укосы вико-овсяной смеси — в начале цветения вики. Урожай зеленой массы определяли со всей учетной площади делянки,

а выход сена — по средней пробе зеленой массы (10 кг с делянки). Пробы высушивали в марлевых мешках до воздушно-сухого состояния и взвешивали в один день со всех делянок. В табл. 45 приведены результаты многолетних фенологических наблюдений.

ТАБЛИЦА 45

Средние фенологические данные перспективных зернокармowych пшениц (1963—1967 гг., без 1966 г.)

Культура и сорт	Дата			Период от всходов до восковой спелости, дни
	всходов	колошения	восковой спелости	
Озимая рожь Вятка московская	25.VIII	1.VI	29.VII	338
ЗП 1345	27.VIII	23.VI	24.VIII	363
ЗП 1338	26.VIII	20.VI	21.VIII	351
ЗП 1336	26.VIII	19.VI	12.VIII	351

Приведенные данные показывают замедленное развитие гибридов. По сравнению с развитием 'Вятки московской' они отстают в развитии в фазе всходов на 1—2 дня, в фазе колошения — на 18—22 дня, в фазе восковой спелости — на 13—25 дней.

В Московской обл. гибриды дают три урожая зеленой массы. Укосы начинают во второй декаде июня, а в условиях влажного лета — в третьей декаде. Первый укос у гибридов бывает в среднем на 2,5—3 нед позже укоса озимой ржи и на 2—2,5 нед раньше укоса вико-овсяной смеси. Благодаря различию в ритме развития зернокармowych гибридов озимой ржи и вико-овсяной смеси гибриды можно использовать в зеленом конвейере для получения урожая зеленой массы между урожаями озимой ржи и вико-овсяной смеси. В табл. 46 приведены результаты учета урожая зеленой массы и сена.

В табл. 46 нет данных за 1966 г., это объясняется гибелью посева сортоиспытания. Продуктивность сортов лучше сравнивать по урожаю сена как более точному показателю, исключаящему значительную разницу по влажности зеленой массы. Высокой влажностью ежегодно отличалась зеленая масса озимой ржи, в связи с высоким тургором клеток накануне колошения, и поэтому рожь выделяется меньшим выходом сена (19%) по сравнению с вико-овсяной смесью (27%) и гибридом (30%). По урожаю сена испытываемые гибриды ежегодно превосходили все сравниваемые культуры, и только в 1965 г., когда наблюдалось необычайно хорошее развитие вико-овсяной смеси, они уступали ей по урожаю. В среднем за четыре года испытания гибриды дали урожай сена 67,9—71,0 ц/га и превысили по этому показателю

ТАБЛИЦА 46

Урожай зеленой массы и сена перспективных зернокармливых гибридов

Культура и сорт	Зеленая масса, ц/га				
	1963 г.	1964 г.	1965 г.	1967 г.	Среднее
Озимая рожь Вятка московская	248,4	231,9	177,6	299,0	239,2
Озимая пшеница ППГ 599	—	162,5	124,9	176,2	154,5
ЗП 1345	287,2	176,5	198,5	206,4	217,2
ЗП 1338	307,2	206,4	157,8	242,4	229,7
ЗП 1336	304,7	185,9	188,7	239,9	229,8
Вико-овсяная смесь	312,8	120,1	379,1	238,5	203,0

Культура и сорт	Сено, ц/га				Средний урожай сена	
	1963 г.	1964 г.	1965 г.	1967 г.	ц/га	%
Озимая рожь Вятка московская	48,5	44,5	33,1	57,6	44,9	100
Озимая пшеница ППГ 599	—	50,4	33,4	49,6	44,5	99
ЗП 1345	94,1	61,5	57,0	58,9	67,9	148
ЗП 1338	105,7	68,9	41,4	68,0	71,0	155
ЗП 1336	104,8	64,2	48,0	66,2	70,8	154
Вико-овсяная смесь	65,4	39,4	74,3	42,7	55,4	121

озимую рожь на 22—25 ц/га, или на 48—55%. Лучшими и близкими по продуктивности являются гибриды ЗП 1336 и ЗП 1338, у которых средний урожай сена составляет соответственно 70,8 и 71 ц/га.

Многолетние полевые наблюдения показали, что эти гибриды, как и ранее описанные, устойчивы против полегания, поражения твердой и пыльной головней, бурой и желтой ржавчиной, мучнистой росой и снежной плесенью. Следует заметить, что распространение желтой ржавчины в Московской обл. — явление редкое, и поэтому селекция на устойчивость против этого вида патогена не проводилась. Устойчивость гибридов против полегания и поражения болезнями позволяет получать зеленую массу листьев и стеблей высоких кормовых достоинств (рис. 76).

Биохимические анализы, выполненные лабораторией физиологии развития растений Главного ботанического сада, показали, что в сене гибридов первого укоса, составляющего 65—70%

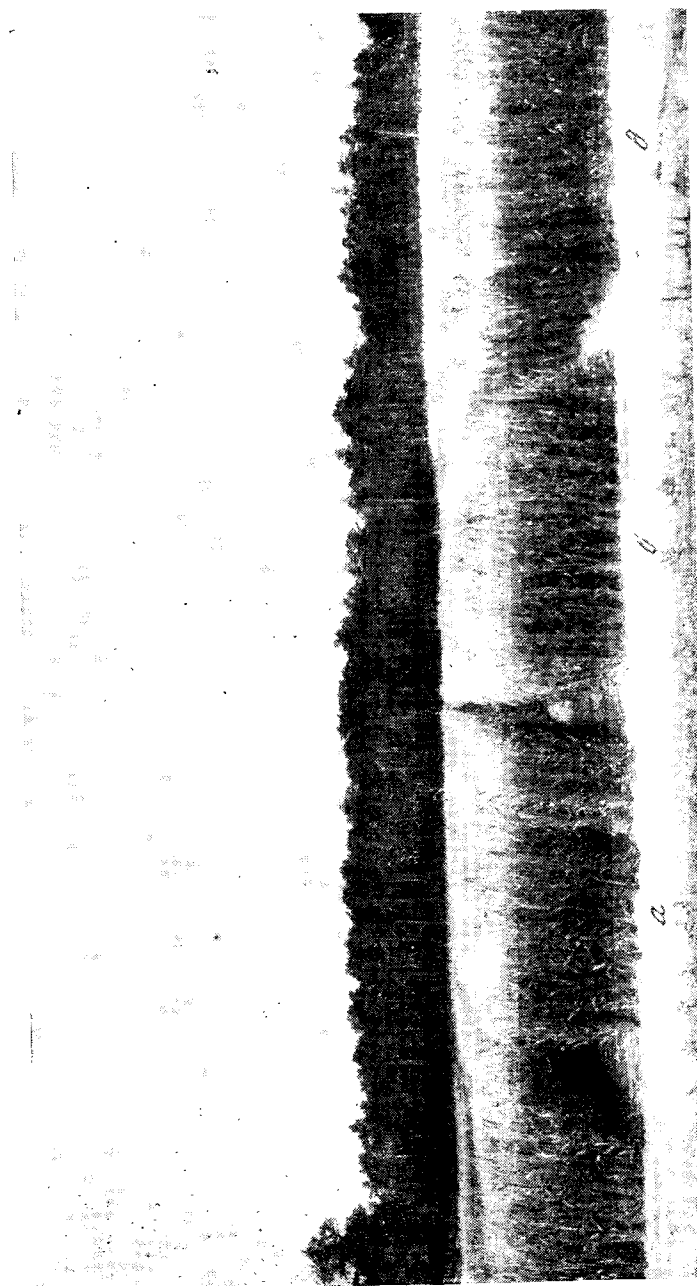


РИС. 76. Общий вид деленок сортоиспытания 1967 г.
а — М 62; б — М 115; в — М 706

общего урожая, в среднем за три года испытания (1963—1965) содержалось: белка (белковый азот $\times 6,25$) 7,4—7,8%, растворимых углеводов 38—40%, клетчатки 31—32%, золы 6,3—6,6%. По сравнению с сеном вико-овсяной смеси у гибридов белка было меньше на 3%, золы — на 2,5, клетчатки — на 1,3% и отмечено большее содержание растворимых углеводов на 14%.

В сене последующих урожаев содержание белка увеличивается. Так, в сене третьего урожая гибридов, составляющем 5—10% общего урожая, содержание белка по сортам достигает 12,8—16,3%. Выращенная в тех же условиях озимая пшеница 'ППГ 599' содержала в зерне 13,1% белка.

Полученные результаты сортоиспытания гибридов в качестве кормовой культуры с использованием на зеленый корм или сено показали, что лучшими и перспективными сортами для внедрения в сельскохозяйственное производство являются гибриды ЗП 1336 и ЗП 1338. Они очень близки по морфологическим признакам и биологическим свойствам, по урожайности и качеству продукции.

Сортоиспытание гибридов по второму варианту, где изучалась их продуктивность по урожаю зерна и последующему урожаю зеленой массы, показало существенную разницу между гибридами по длине вегетационного периода. Так, гибрид ЗП 1345 оказался наиболее позднеспелым, он созревает в конце августа и имеет среднюю длину вегетационного периода (за четыре года испытания) на 3,5 нед больше, чем у озимой ржи. Гибриды ЗП 1336 и ЗП 1338 по биологии развития одинаковы и имеют длину вегетационного периода на 2 нед больше, чем озимая рожь. Гибриды значительно уступают по урожаю зерна озимой ржи и озимой пшенице (табл. 47).

Средний урожай зерна у гибридов за четыре года испытания равняется 10,8—12,1 ц/га, максимальный урожай — 20 ц/га

ТАБЛИЦА 47

Урожай зерна зернокармальных пшениц (в ц/га)

Культура и сорт	1963 г.	1964 г.	1965 г.	1967 г.	Средний урожай	
					ц/га	%
Озимая рожь Вятка московская	43,5	33,5	23,0	32,0	33,0	100
Озимая пшеница ППГ 599	—	25,5	28,4	24,6	26,2	89
ЗП 1345	20,0	7,9	7,8	11,8	11,8	36
ЗП 1338	18,1	8,4	7,7	14,1	12,1	37
ЗП 1336	16,5	9,2	6,9	10,9	10,8	33

при среднем урожае зерна у озимой ржи 33 ц/га и у озимой пшеницы 26,2 ц/га. Представление о крупности зерна дает масса 1000 зерен, которая приведена в табл. 48.

Мелким зерном отличается гибрид ЗП 1345, у которого масса 1000 зерен в среднем равняется 21,3 г. Гибрид ЗП 1336 и гибрид ЗП 1338 по крупности зерна одинаковы, масса 1000 зерен у них равна такому же показателю 'Вятки московской' (29,1 г), считающейся крупнозерным сортом озимой ржи.

ТАБЛИЦА 48

Масса 1000 зерен зернокармальных гибридов (в г) (1963—1965 и 1967 гг.)

Культура и сорт	1963 г.	1964 г.	1965 г.	1967 г.	Средний показатель массы 1000 зерен	
					г	%
Озимая рожь Вятка московская	30,1	27,7	29,6	29,1	29,1	100
Озимая пшеница ППГ 599	—	39,6	40,1	42,7	40,8	142
ЗП 1345	21,9	21,8	19,7	21,9	21,3	73
ЗП 1338	30,1	27,2	29,0	30,5	29,2	100
ЗП 1336	30,2	26,1	30,1	29,4	28,9	99

Результаты биохимического анализа подтвердили, что зерно гибридов отличается высоким содержанием белка (белковый азот $\times 5,7$). В среднем за три года испытания (1963—1965) в зерне гибридов содержалось белка 16,1—16,8%, т. е. выше, чем у озимой ржи на 6% и выше озимой пшеницы — на 4,2%. Растворимых углеводов в зерне в среднем содержалось: у гибридов 68—71, у озимой ржи 76 и у озимой пшеницы 75%. В содержании белка и растворимых углеводов наблюдается обратная корреляция у всех испытываемых культур и сортов.

После уборки урожая зерна у гибридов начинается отрастание отавы. За три года испытания (1964, 1965, 1967) средний урожай отавы по сортам равнялся 22,5—27,8 ц/га и наибольший урожай отавы был 46 ц/га. Во все годы учета урожая отавы условия, определяющие ее урожай, складывались неблагоприятно, особенно в 1965 г., когда уборка урожая зерна задержалась примерно на месяц, что вызвало сокращение периода отрастания растений, снижение интенсивности роста и привело к тому, что позднеспелый гибрид ЗП 1345 оказался без урожая отавы, а гибриды ЗП 1336 и ЗП 1338 дали урожай в пределах 8 ц/га.

Биохимические анализы отавы вскрыли существенную разницу в содержании белка и растворимых углеводов в зависимо-

сти от метеорологических условий, в которых выращивались растения. Во влажные годы по сравнению с засушливыми в отаве содержалось белка больше, а растворимых углеводов меньше. Например, у гибрида ЗП 1338 в урожае отавы в условиях засушливого 1964 г. содержалось 7,3% белка и 41% растворимых углеводов, а в условиях влажного 1965 г. — 17,4% белка и 22,7% растворимых углеводов, т. е. белка содержалось примерно в 2 раза больше чем в 1964 г. Содержание клетчатки в урожае отавы существенно не изменилось по годам.

Полученные результаты сортоиспытания по второму варианту, где гибриды испытывались в качестве зернокармовой культуры, показали, что в этом направлении предстоит еще большая и целенаправленная селекционная работа с учетом специфики новой культуры и получения соответствующих исходных отрастающих форм пшенично-пырейных гибридов.

Дальнейшее испытание и изучение пшенично-пырейных гибридов типа зернокармовой пшеницы подтвердило их высокую перспективность в качестве новой кармовой культуры. Из изучаемых сортов лучшие показатели были у ЗП 1336 и ЗП 1338. В связи с тем, что во все годы испытания они имели близкие показатели почти по всем признакам, а в некоторые годы ЗП 1338 имел некоторые преимущества по урожаю зеленой массы, для дальнейшего испытания был выбран этот сорт. При передаче его в Госкомиссию по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур Министерства сельского хозяйства СССР этот сорт зернокармовой пшеницы был назван 'Отрастающая 38'.

В табл. 49 приведены показатели урожайности по зеленой массе и сена у зернокармовой пшеницы 'Отрастающая 38' в

ТАБЛИЦА 49

Урожай зернокармовой пшеницы (в ц/га) 'Отрастающая 38' в сравнении с другими кармовыми культурами (1968—1971 гг.)

Год	Зеленая масса			Сено		
	Озимая рожь 'Вятка московская'	'Отрастающая 38'	Вико-овсяная смесь	Озимая рожь 'Вятка московская'	'Отрастающая 38'	Вико-овсяная смесь
1968	258,0	165,8	151,6	52,4	51,7	38,5
1969	130,7	229,0	308,0	23,9	66,4	56,6
1970	406,1	310,6	324,6	83,0	101,5	71,4
1971	274,2	299,0	—	70,5	80,6	—

Среднее	267,5 (100) *	251,1 (93,9)	261,4 (97,76)	57,4 (100)	75,5 (131,5)	55,5 (96,68)
---------	------------------	-----------------	------------------	---------------	-----------------	-----------------

* В скобках — данные в процентах.

сравнении со стандартным сортом озимой ржи Вятка московская и вико-овсяной смесью за 1968—1971 гг.

Так же, как и в предыдущие годы, по урожаю зеленой массы зернокармвая пшеница 'Отрастающая 38' иногда уступает озимой ржи и вико-овсяной смеси, но по урожаю сена она всегда значительно превосходит обе эти культуры. В среднем за четыре года (1968—1971) урожай сена 'Отрастающей 38' составил 75,5 ц/га, или 131,5% от урожая сена озимой ржи Вятка московская.

РАЙОНИРОВАННЫЙ СОРТ ОТРАСТАЮЩАЯ 38

С передачей в государственное сортоиспытание первого сорта зернокармвой пшеницы Отрастающей 38 наступил как бы новый этап в изучении этого сорта и его размножении в более широких масштабах.

Этот сорт характеризуется промежуточным типом колоса, в котором при большом сходстве с пшеницей отчетливо проявляются пырейные признаки. 'Отрастающая 38' относится к разновидности luteolum. Колос безостый, белый, неопушенный, с красным зерном. Длина колоса варьирует от 14 до 18 см, в зависимости от площади питания под растениями и от почвенно-метеорологических условий. Плотность колоса средняя (Д=12—13) (рис. 77). Зерно средней крупности, от полустекловидного до стекловидного.

Большим преимуществом сорта 'Отрастающая 38' по сравнению с первыми зернокармовыми пшеницами, относящимися в основном к перекрестноопыляемым растениям или факультативным самоопылителям, является его довольно строгая самоопыляемость.

В связи с тем, что для Московской обл. по озимой ржи вместо 'Вятки московской' был районирован сорт Гибридная 2, выведенный в Научно-исследовательском институте сельского хозяйства нечерноземной полосы, нами в опытах видо-сортоиспытания была произведена соответствующая замена стандарта и дальнейшее описание зернокармвой пшеницы мы будем вести в сравнении с новым стандартом — озимой рожью 'Гибридная 2'.

Одним из главных признаков всех озимых культур является их зимостойкость. Уже было отмечено о высокой зимостойкости зернокармовых пшениц. Представляют интерес данные, полученные при сравнении зернокармвой пшеницы 'Отрастающая 38' с озимой рожью 'Гибридная 2' в полевых условиях за ряд лет (табл. 50).

В табл. 50 отражены результаты по подсчету числа живых растений перед уходом в зиму и после зимовки. Зернокармовые пшеницы в ранне-весенний период, после выхода из-под снега, обычно почти не имеют погибших от вымерзания растений. Но затем с началом вегетации, после возвратных холодов, наблюдается

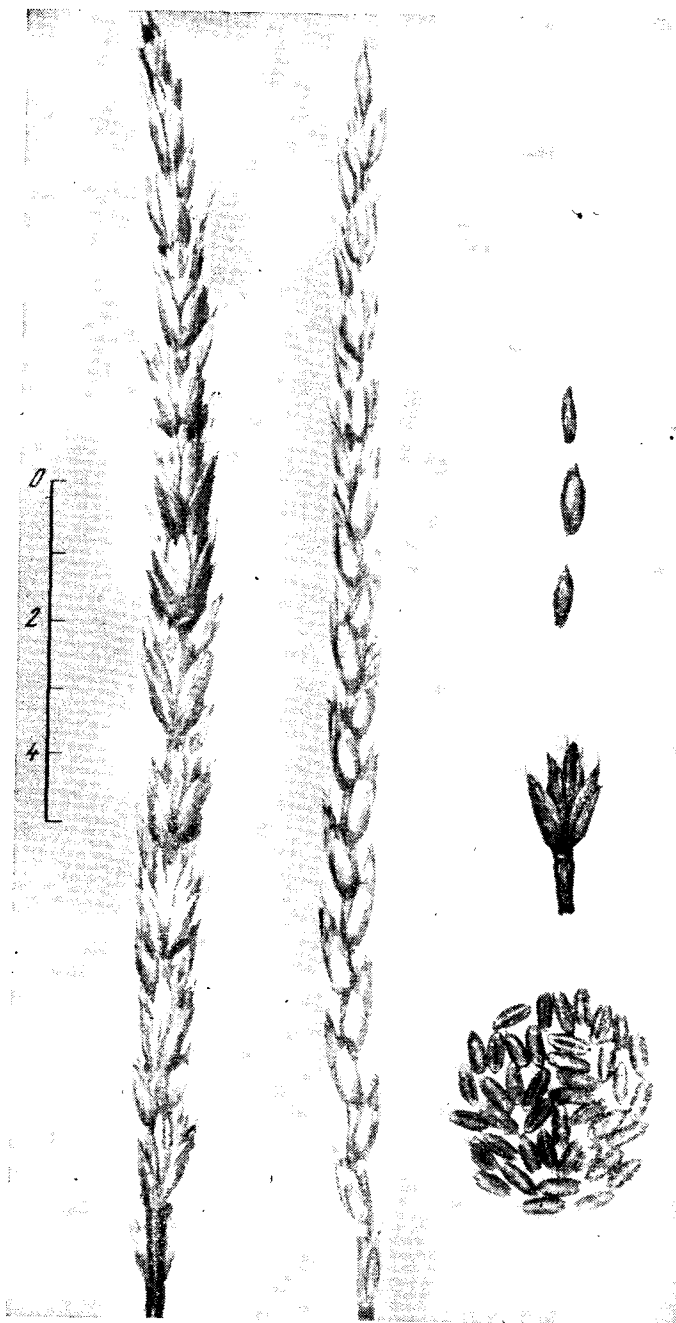


РИС. 77. Колосья и зерно зернокармальной пшеницы 'Отрастающая 38'

ТАБЛИЦА 50

Соотношение числа растений до и после зимовки (в %)

Год урожая	Озимая рожь 'Гибридная 2'	Зернокармальная пшеница 'Отрастающая 38'	Год урожая	Озимая рожь 'Гибридная 2'	Зернокармальная пшеница 'Отрастающая 38'
1973	78,0	82,0(105,1) *	1975	22,0	27,9(126,8)
1974	84,0	93,0(110,7)	1976	53,7	72,7(135,0)
		Среднее			68,9(116,0)

* В скобках — данные в процентах к стандарту.

выпадение некоторых растений в зависимости от температуры и продолжительности весенних холодов. В целом зимостойкость 'Отрастающей 38' даже несколько выше, чем у озимой ржи 'Гибридная 2', и в среднем за четыре года составляет 116% по отношению к стандарту ('Гибридная 2').

На посевах 1974—1975 гг. (см. табл. 50) наблюдалось сильное изреживание посевов 'Отрастающей 38' и 'Гибридной 2', но не из-за вымерзания. Зима была исключительно мягкая (температура воздуха в зимние месяцы была на 3—6° выше средней многолетней, снежный покров был достаточно высокий). Изреживание посевов произошло из-за сильного поражения их снежной плесенью.

Сорт Отрастающая 38 по сравнению с первыми зернокармальными пшеницами является более скороспелым, но озимая рожь 'Гибридная 2' по ритму развития в период от всходов до колошения значительно опережает его (табл. 51).

Выколашивание у озимой ржи наступает, как правило, на 2—2,5 нед раньше, чем у зернокармальной пшеницы и, следовательно, укосы на сено также у озимой ржи проводятся раньше. Особенно большая разница в сроке первого укоса на зеленый корм и сено между культурами была в 1976 г., когда по сравнению с предыдущими годами из-за прохладного дождливого лета колошение задержалось у контроля на 20 дней, а у зернокармальной пшеницы — на 26 дней.

Благодаря одновременности выколашивания и проведения укосов на зеленый корм у озимой ржи и зернокармальной пшеницы создается возможность бесперебойного обеспечения животных водческих комплексов свежими зелеными высокопитательными и высоковитаминными кормами в течение всего летне-осеннего сезона. На рис. 78 представлен посев зернокармальной пшеницы 'Отрастающая 38'. На переднем плане — отращивание растений после первого укоса на сено, на втором плане — часть посева, оставленная для уборки на зерно.

Второй укос у озимой ржи 'Гибридная 2' наступает примерно через месяц после первого. У зернокармальной пшеницы 'Отрастающей

ТАБЛИЦА 51

Наступление основных фаз развития у озимой ржи 'Гибридная 2' и зернокармовой пшеницы 'Отрастающая 38'

Культура и сорт	Год испытания	Всходы	Кущение	Колошение	Полная спелость	Период от всходов до полной спелости, дни
Озимая рожь Гибридная 2	1973	3.IX	18.IX	28.V	1.VIII	331
	1974	2.IX	3.X	10.VI	15.VIII	345
	1975	27.VIII	7.IX	17.V	25.VII	333
	1976	30.VIII	8.IX	6.VI	25.VIII	361
Среднее						342
Зернокармовая пшеница Отрастающая 38	1973	6.IX	28.IX	17.VI	13.VIII	340
	1974	6.IX	8.X	29.VI	28.VIII	354
	1975	29.VIII	14.IX	4.VI	1.VIII	338
	1976	31.VIII	14.IX	2.VII	27.VIII	362
Среднее						348

пшеница 38' — через 1—1,5 мес, в зависимости от метеорологических условий года. Третий укос не всегда учитывается из-за того, что видо-сортотипирование проводится в севообороте с другими культурами.

С целью раннего и одновременного поднятия зяби на всем участке проводится запахивание почвы, включая опытные посевы кормовых культур. Но в 1973 и 1976 гг. был учтен и третий укос у 'Отрастающей 38', а озимая рожь дала третий укос только в 1976 г., а в 1973 г. она после второго укоса не отрастала. В табл. 52 приведены данные по урожаю зеленой массы и сена по отдельным годам и укосам.

Урожай зернокармовой пшеницы и озимой ржи варьируют в широких пределах в зависимости от метеорологических условий года. Как правило, во влажные годы урожай значительно выше. Например, в 1976 г. зернокармовая пшеница дала 587,2 ц/га зеленой массы, или 130,3 ц/га сена, а рожь — соответственно 296,4 и 50,5 ц/га. Исключение составляет 1975 г., когда из-за сильного поражения снежной плесенью посевы были очень изрежены, что естественно сказалось и на их урожае.

Ежегодно зернокармовая пшеница имеет значительное превышение над стандартом по урожаю зеленой массы и особенно сена. При анализе урожая по отдельным укосам можно заметить, что в отдельные годы первый укос зеленой массы выше у озимой ржи, но по урожаю сена, как в целом по годам, так и по отдель-

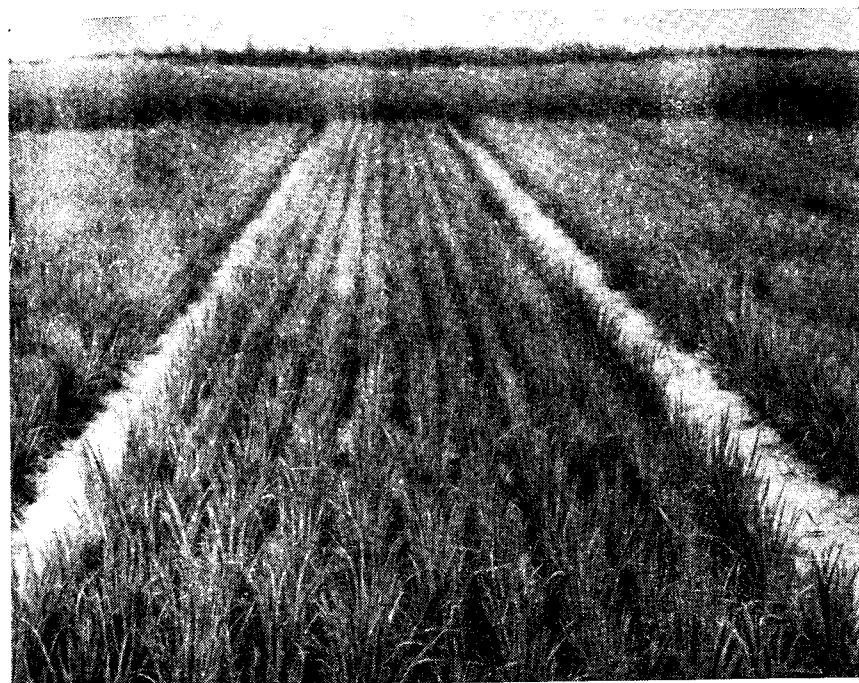


РИС. 78. Посев зернокармовой пшеницы 'Отрастающая 38'

На переднем плане огростание растений после первого укоса на сено, на втором плане — часть посева, оставленная на зерно

ным укосам, всегда преимущество имеет зернокармовая пшеница.

У обеих испытываемых культур первые укосы всегда дают урожай зеленой массы и сена значительно выше, чем вторые (первый укос равен примерно 65—80% от общего урожая за год). Исключение составляет урожай сена у зернокармовой пшеницы в 1975 г., когда в весенний период ощущался недостаток влаги, а обильные осадки, выпавшие после первого укоса, способствовали хорошему отрастанию побегов возобновления.

В среднем за четыре года (1973—1976) урожай зеленой массы у 'Отрастающей 38' составил 390,4 ц/га, превысив стандарт на 41,8%, у которого средний урожай равен 275,3 ц/га. Особенно большая разница в урожае сена: у 'Отрастающей 38' он составил 94,2 ц/га, у 'Гибридной 2' — 48,9 ц/га, т. е. превышение равно 45,3 ц/га, или 192,6%. Таким образом, по урожаю сена 'Отрастающая 38' превысила стандарт практически в два раза (см. табл. 52).

Разница в соотношениях урожаев зеленой массы и сена у этих двух культур объясняется тем, что у ржи всегда значитель-

ТАБЛИЦА 52

Урожай зеленой массы и сена по отдельным годам и укосам у зернокармовой пшеницы 'Отрастающая 38' и у стандарта — озимой ржи 'Гибридная 2'

Номер укоса	Дата укоса	Урожай зеленой массы			Урожай сена			Дата укоса	Урожай, ц/га	
		ц/га	% к стандарту	ц/га	% к стандарту	зеленой массы	сена			
'Отрастающая 38'										
I	15.VI 1973	298,9	87,7	66,8	121,2	25.V 1973	340,9	55,1		
II	30.VII 1973	109,0	217,6	27,9	228,7	25.VI 1973	50,1	12,2		
III	20.IX 1973	47,3		6,8			0,0	0,0		
Общий урожай		455,2	116,4	101,5	150,8		391,0	67,3		
I	26.VI 1974	231,6	94,4	57,6	136,5	6.VI 1974	245,3	42,2		
II	27.VII 1974	128,5	212,4	38,4	307,2	3.VII 1974	60,5	12,5		
Общий урожай		360,1	117,7	96,0	175,5		305,8	54,7		
I	5.VI 1975	78,3	91,0	21,3	118,9	16.V 1975	86,0	17,9		
II	11.VII 1975	80,9	369,4	27,8	534,6	12.VI 1975	21,9	5,2		
Общий урожай		159,2	147,5	49,1	212,6		107,9	23,1		
I	29.VI 1976	511,7	196,9	113,4	270,6	4.VI 1976	259,8	41,9		
II	30.VII 1976	28,6	116,3	6,2	106,9	6.VII 1976	24,6	5,8		
III	17.VIII 1976	46,9	390,8	10,8	385,7	26.VII 1976	12,0	2,8		
Общий урожай		587,2	198,1	130,4	258,2		296,4	50,5		
Среднее		390,4	141,8	94,2	192,6		275,3	48,9		

'Гибридная 2'

но выше содержание влаги в зеленых частях растения. В среднем за четыре года выход сена из зеленой массы зернокармовой пшеницы составляет 23,8%, у озимой ржи — 17,8%. В некоторые годы разница по выходу сена бывает особенно существенной. Так, в 1975 г. эти показатели были равны у озимой ржи 21,4%, а у зернокармовой — 30,8%.

Сено зернокармовой пшеницы и озимой ржи характеризуется высоким содержанием растворимых углеводов и сырого протеина. По содержанию растворимых углеводов зернокармвая пшеница превышает контроль на 4—5%, т. е. у зернокармвой пшеницы сумма растворимых углеводов в среднем составляет 30—32%, в то время как у контроля — 26—27%. В табл. 53 приведены результаты анализа по содержанию сырого протеина в сене и определению его урожая на гектар.

По содержанию сырого протеина в сене лучшие показатели имеет озимая рожь — 'Гибридная 2', но по общему урожаю протеина с единицы площади значительно превосходит зернокармвая. В среднем за четыре года 'Отрастающая 38' дала 11,8 ц/га

ТАБЛИЦА 53

Количество сырого протеина в сене и урожай его у озимой ржи 'Гибридная 2' и зернокармвой пшеницы 'Отрастающая 38'

Сорт	Год испытания	Первый укос			Второй укос			Общий урожай, ц/га	
		Сено, ц/га	Сырой протеин		Сено, ц/га	Сырой протеин		сена	сырого протеина
			%	ц/га		%	ц/га		
Гибридная 2	1973	55,1	17,7	9,7	12,2	15,1	1,9	67,3	11,6
	1974	42,2	12,6	5,3	12,5	13,4	1,7	54,7	7,0
	1975	17,9	16,5	3,0	5,2	18,3	1,0	23,1	4,0
	1976	41,9	15,9	6,6	5,8	17,6	1,0	50,5	8,1
	Среднее	39,3	15,7	6,2	8,9	16,1	1,4	48,9	7,7
Отрастающая 38	1973	66,8	14,6	9,8	27,9	15,8	4,4	101,5	15,3
	1974	57,6	8,1	4,7	38,4	10,7	4,1	96,0	8,8
	1975	21,3	14,9	3,2	27,8	12,8	3,6	49,1	6,8
	1976	113,4	11,6	13,2	6,2	18,6	1,2	130,4	16,4
	Среднее	64,8	12,3	7,7	25,1	14,5	3,3	94,2	11,8
Среднее, % к стандарту		164,9	78,3	124,2	282,0	90,1	235,7	196,1	153,2

Примечание. В графу общего урожая сена и сырого протеина добавлены данные по третьим укосам.

сырого протеина, а 'Гибридная 2' — 7,7 ц/га, т. е. превышение составляет 4,1 ц/га, что соответствует 53%.

На основании многолетних полевых наблюдений и учетов установлена высокая устойчивость зернокармальной пшеницы против поражения твердой и пыльной головней, бурой ржавчиной и мучнистой росой. Но в отдельные годы наблюдается в той или иной степени поражение в осенний период желтой ржавчиной и ранней весной — снежной плесенью.

Созревание зерна у зернокармальной пшеницы 'Отрастающая 38' наступает в последней декаде августа, на 5—10 дней позднее, чем у озимой ржи 'Гибридная 2'. На рис. 79 представлены посевы сортоиспытания зернокармальной пшеницы. На переднем плане — отрастание после первого укоса на сено, на втором плане — перед уборкой на зерно. По урожаю зерна и массе 1000 зерен зернокармальная значительно уступает 'Гибридной 2' (табл. 54).

ТАБЛИЦА 54

Урожай и крупность зерна у 'Отрастающей 38' и 'Гибридной 2' за 1973—1976 гг.

Год испытания	'Гибридная 2'		'Отрастающая 38'	
	Урожай, ц/га	Масса 1000 зерен, г	Урожай, ц/га	Масса 1000 зерен, г
1973	56,1	34,1	27,4	31,4
1974	26,2	27,5	11,0	28,5
1975	41,4	38,9	17,5	35,0
1976	38,7	25,2	11,5	21,4
Среднее	40,6	31,42	16,85	29,1

Поэтому возделывание зернокармальной пшеницы на зерно менее рентабельно, чем на зеленый корм и сено, и только часть ее посевов следует убирать на семена.

Необходимо подчеркнуть, что к урожаю зерна в тот же год зернокармальная пшеница, в отличие от всех зерновых культур, дает дополнительно укос зеленой массы или сена.

После уборки урожая на семена от зоны кущения у зернокармальной пшеницы начинают интенсивно отрастать побеги возобновления. В условиях Подмосквья в годы с продолжительной осенью за счет отрастания можно получить дополнительно к зерну 40—45 ц/га зеленой массы, или 10—12 ц/га сена. Осенний укос сена характеризуется исключительно высоким содержанием сырого протеина, достигающим 19—20%. Это объясняется тем, что в нем почти нет стеблей, а в основном мягкие нежные листья. Кроме того, прохладные осенние условия способствуют образова-



РИС. 79. 'Отрастающая 38' перед уборкой на зерно

нию в растениях пластических веществ с высоким содержанием белка.

Солома зернокармовой пшеницы также представляет интерес в кормовом отношении, в отличие от озимой ржи и озимой пшеницы она содержит значительное количество питательных веществ и витаминов. Объясняется это особенностью созревания зернокармовой пшеницы. Как отмечалось ранее для многолетней пшеницы и для всех зернокармовых пшениц, у 'Отрастающей 38' созревание начинается с колоса, а затем уже желтеет соломина, в то время как у всех видов пшеницы и озимой ржи созревание начинается снизу, т. е. сначала желтеет соломина, а колос и зерно в это время остаются еще неспелыми, поэтому, когда созревает зерно, солома у озимой ржи уже совершенно сухая и в ней остается мало питательных веществ.

В соломе озимой ржи 'Гибридная 2' содержание сырого протеина составляет 3,5%, а у зернокармовой пшеницы 'Отрастающая 38' — 5,7%, т. е. в полтора раза выше.

Во время полной спелости зерна у зернокармовой пшеницы ее солома остается еще зеленой, поэтому при уборке комбайном зеленая влажная солома повышает влажность зерна. Этому же способствуют и новые молодые побеги, которые иногда начинают отрастать еще до скашивания посевов на зерно. Необходимо обратить особое внимание на его срочное подсушивание, чтобы у свежубранных семян не снизилась всхожесть.

В целях разработки метода получения семенного материала с высокой всхожестью в 1976 г., характеризовавшемся постоянными дождями в осенний период и высокой влажностью растений, был заложен опыт для выяснения влияния способов уборки на посевные качества семян у 'Отрастающей 38'. В результате выявлено, что при раздельной уборке комбайном намолоченное зерно имело всхожесть, равную 92%. При прямом комбайнировании и

ТАБЛИЦА 55

Средние показатели качества зерна за 1972—1975 гг.

Сорт	Показатель седиментации, мл	Сырой протеин, %	Содержание сырой клейковины, %		Хлеб			
					с сахаром		с сахаром и бромом	
			в зерне	в муке	объем из 100 г муки, мл	пористость, балл	объем из 100 г муки, мл	пористость, балл
Мироновская 808	44	13,4	22,0	31,3	560	4	780	4,5
Отрастающая 38	30	16,8	35,0	39,7	480	3	580	3

РИС. 80. Хлебцы лабораторной выпечки стандартного сорта — озимой пшеницы Мироновская 808 (а) и зернокармовой пшеницы 'Отрастающая 38' (б)



непосредственной сушке семян на сушилке всхожесть их была очень низкой, равной 66%. Для контроля часть посева убирали серпами и связывали в снопы с последующим обмолом на молотилке. В этом случае всхожесть семян была равна 83%. Таким образом, было установлено, что уборку зернокармовой пшеницы на семена наиболее рационально проводить способом раздельного комбайнирования.

Интересные данные получены при определении технологических качеств зерна у зернокармовой пшеницы 'Отрастающая 38'. В качестве стандарта был взят районированный в Московской обл. сорт озимой пшеницы Мироновская 808 (табл. 55).

Зерно 'Отрастающей 38' по сравнению с 'Мироновской 808' имеет низкие показатели по седиментации и выпечке хлеба, по качеству клейковины относится к III группе, т. е. отличается высокой растяжимостью и слабой упругостью. Но содержание сырого протеина и клейковины в зерне и муке значительно выше, чем у 'Мироновской 808'. В отдельные годы содержание сырого протеина достигает 18—20%, а клейковины — 44%.

На рис. 80 представлены хлебцы 'Отрастающей 38' для сравнения с 'Мироновской 808'.

В настоящее время сорт зернокармовой пшеницы 'Отрастающая 38' проходит государственное сортоиспытание. Многие сортоучастки отмечают его хорошую зимостойкость, высокую облиственность, способность к отрастанию, нежную зеленую массу, устойчивость против болезней, хорошую поедаемость скотом. С 1978 г. этот сорт районирован как новая кормовая культура в Белгородской и Горьковской обл.

Проведение селекционной работы дает возможность получать новые, более урожайные сорта. В настоящее время из предварительного видо-сортоиспытания можно назвать перспективным сорт зернокармовой пшеницы ЗП 68. По морфобиологическим признакам этот сорт близок к 'Отрастающей 38'. Он дает хорошее отрастание, устойчив против грибных заболеваний. По зимостойкости значительно превышает стандарт — озимую рожь

'Гибридную 2'. Число перезимовавших растений составило 72%, в то время как у 'Гибридной 2' в этом опыте перезимовало только 54% растений.

Первый укос зеленой массы был проведен на три дня позднее 'Отрастающей 38'. Урожай зеленой массы был выше на 3,3, а сена на 0,5 ц/га. После первого укоса растения ЗП 68 на делянках дали равномерное интенсивное отрастание.

Второй укос зеленой массы был проведен 17 августа, т. е. одновременно с 'Отрастающей 38'. За два укоса урожай зеленой массы составил 678,4, а сена — 147,4 ц/га. Превышение над 'Отрастающей 38' соответственно равно 37,1 и 6,6 ц/га. По урожаю зеленой массы и сена ЗП 68 превысила почти в два раза озимую рожь 'Гибридная 2'. У 'Гибридной 2' в предварительном сортоиспытании урожай зеленой массы составил 304,4 ц/га, или 52,7 ц/га сена.

Таким образом, изучение и испытание пшенично-пырейных гибридов зернокармowego типа в качестве новой кармовой культуры дало возможность выявить их высокую ценность.

При сравнении с сортом озимой ржи Гибридная 2, принятым в качестве стандарта, зернокармвая пшеница имеет значительные преимущества по урожаю зеленой массы и особенно по урожаю сена.

Определение урожая сырого протеина с единицы площади показало также, что 'Отрастающая 38' имеет преимущество по сравнению с 'Гибридной 2' как по отдельным годам, так и в среднем за четыре года.

Результатом испытания первого сорта зернокармвой пшеницы 'Отрастающая 38' на сортоучастках Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур явилось районирование его в Белгородской и Горьковской обл., предполагается дополнительное районирование.

Внедрение в производственные посевы сорта новой кармвой культуры Отрастающей 38 даст значительный экономический эффект.

В селекционной проработке пшенично-пырейных гибридов типа зернокармвой пшеницы имеются новые перспективные сорта и линии. Из предварительного сортоиспытания таким сортом является ЗП 68, характеризующегося большой облиственностью и более высоким урожаем зеленой массы и сена, чем у 'Отрастающей 38'.

VI

СЕЛЕКЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫХ ГИБРИДОВ ТИПА МНОГОЛЕТНЕЙ ПШЕНИЦЫ

О ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СВЯЗИ МЯГКОЙ (T. AESTIVUM) И МНОГОЛЕТНЕЙ (T. AGROPYROTriticum) ПШЕНИЦ И ГЕНОМНОЙ СТРУКТУРЕ ПОСЛЕДНЕЙ

Цитогенетические исследования пшенично-пырейных гибридов были начаты вскоре после получения первых гибридов. Эти исследования, результаты которых описаны во второй главе настоящей монографии, дали возможность выявить филогенетические связи пшеницы с видами пырея. Выявлены также некоторые генетические механизмы формообразовательного процесса у пшенично-пырейных гибридов, что способствовало разработке схем целенаправленных скрещиваний с соответствующим подбором пар в качестве родительских форм.

В задачу исследований входило выявление геномных структур первых многолетних пшениц (М 23086, М 34085, М 2 и М 164), их генетической связи с однолетней мягкой пшеницей и главное — возможности улучшить структуру колоса этих многолетних пшениц за счет передачи им генетического материала от мягкой пшеницы. Проведены обширные реципрокные скрещивания сортов многолетней пшеницы — T. agropyrotriticum ($2n=56$) — с сортами однолетней мягкой пшеницы — T. aestivum ($2n=42$). Исследован также формообразовательный процесс у этих гибридов с применением цитогенетических анализов.

В скрещивания были включены первые многолетние пшеницы: М 34085, М 23086, М 2 и М 164 и озимые пшеницы различного происхождения: чистолинейные сорта Лютеценс 329 и Московская 2453 и сорта, выведенные из пшенично-пырейных гибридов ППГ 599 и ППГ 186. Результаты этих скрещиваний приведены в табл. 56.

Гибридизация многолетних пшениц с однолетними осуществляется очень легко. В большинстве комбинаций скрещивания получен высокий процент завязывания семян. Но он колеблется в широких пределах: от 10,2 ('Московская 2453' × М 2) до 82,0% ('ППГ 186' × М 23086) и в среднем составляет 31,4%. Необходимо заметить, что эти колебания зависят не только от генетическо-

ТАБЛИЦА 56
Результаты гибридизации первых многолетних пшениц (2n=56)
с сортами озимой мягкой пшеницы (2n=42)

Родительские формы	Число		Процент удачи
	опыленных цветков	завязавшихся семян	
М 2×Лютесценс 329	550	209	38,0
М 2×Московская 2453	370	127	34,3
М 2×ППГ 599	2827	472	16,7
М 2×ППГ 186	770	254	33,0
		Среднее	30,5
Лютесценс 329×М 2	341	26	8,4
Московская 2453×М 2	526	54	10,2
ППГ 599×М 2	596	64	10,8
ППГ 186×М 2	552	105	19,0
		Среднее	12,4
М 164×Лютесценс 329	330	49	14,8
М 164×Московская 2453	200	27	13,5
М 164×ППГ 599	360	63	17,5
М 164×ППГ 186	193	31	16,1
		Среднее	15,5
Лютесценс 329×М 164	220	23	10,5
Московская 2453×М 164	270	30	11,1
ППГ 599×М 164	300	32	10,7
ППГ 186×М 164	237	39	16,8
		Среднее	12,3
М 23086×Лютесценс 329	220	28	12,7
М 23086×ППГ 599	180	95	52,8
М 23086×ППГ 186	199	119	59,7
		Среднее	41,4
Лютесценс 329×М 23086	90	53	58,8
Московская 2453×М 23086	78	11	14,1
ППГ 186×М 23086	122	100	82,0
		Среднее	51,6
М 34085×Лютесценс 329	645	282	43,7
М 34085×Московская 2453	80	18	22,2
М 34085×ППГ 599	116	39	33,6
М 34085×ППГ 186	683	253	37,4
		Среднее	34,2
Московская 2453×М 34085	84	37	44
ППГ 599×М 34085	190	139	73,1
ППГ 186×М 34085	95	40	42
		Среднее	53,0
		Среднее	31,4

го родства скрещиваемых форм, но так же, как и при других скрещиваниях, от того, насколько совпадает период цветения гибридируемых растений, а также от влажности и температуры воздуха во время гибридизации и многих других факторов среды. Наименьший процент завязавшихся семян (10,2 и 10,8%) получен в комбинации, где в качестве пыльцевого родителя был сорт многолетней пшеницы М 2. Об этом, а также о том, что у этой пшеницы наблюдается в некоторой степени мужская стерильность отмечалось нами ранее. В ее пыльниках только часть пыльцы нормально сформирована и функционально способна. Пыльники ее плохо растрескиваются, а часто остаются и совсем нераскрывшимися, особенно при низкой влажности и высокой температуре воздуха, поэтому сбор пыльцы с этого сорта для гибридизации представляет большие трудности. В тех комбинациях, где многолетняя пшеница М 2 является материнской формой, процент удач почти в три раза выше.

В комбинациях, где в скрещивания были вовлечены многолетние пшеницы М 23086 и М 34085, наблюдается наиболее высокий процент завязывания гибридных семян. Эти формы многолетней пшеницы по морфологическому строению и по биологическим признакам имеют большее сходство с мягкими пшеницами, чем М 2 и М 164.

Какой-либо закономерности по различию в завязывании гибридных семян в зависимости от того, какой сорт мягкой пшеницы участвовал в гибридизации, установить не удалось. Как при скрещивании с чистолинейными сортами, так и с пшенично-пырейными гибридами в данных опытах процент удач был одинаково высок. Необходимо заметить, что при скрещивании пшеницы с пыреем, как правило, наиболее высокий процент удач дают сорта гибридного происхождения, по сравнению с чистолинейными.

Таким образом, скрещиваемость многолетних пшениц с однолетними мягкими пшеницами осуществляется очень легко, что свидетельствует о тесных генетических связях нового 56 хромосомного вида *T. agropyrotriticum* с исходным 42-хромосомным видом *T. aestivum*.

Об этом же можно судить и по гибридным семенам. Они имеют довольно хорошо выполненный эндосперм, нормально развитый зародыш и хорошую всхожесть, которая, как правило, не ниже 80%.

Гибридные растения первого поколения, полученные от гибридизации первых многолетних пшениц с сортами однолетней мягкой пшеницы, имеют высокую кустистость, крупные сравнительно хорошо озерненные колосья. В табл. 57 приведены данные, характеризующие по некоторым признакам первое поколение гибридов между однолетней и многолетней пшеницами.

По высоте растения гибридных и родительских форм имеют близкие показатели, но по некоторым признакам у гибридов про-

ТАБЛИЦА 57

Некоторые показатели, характеризующие гибриды F_1 , полученные от реципрокных скрещиваний сортов многолетней и озимой пшениц, и их родительские формы

Гибриды F_1 и сорта родительских форм	Растение		Колос		Период вегетации, дни
	высота, см	кустис- тость	длина, см	плот- ность	
Лютесценс 329	101	5,0	12,0	14,2	130
Московская 2453	110	4,2	12,0	14,0	135
ППГ 599	105	6,9	13,0	14,0	138
ППГ 186	108	6,1	13,0	13,0	135
М 2	102	9,8	17,4	11,0	165
М 164	102	8,7	13,4	13,6	171
М 23086	110	6,0	12,6	11,7	160
М 34085	110	7,1	13,2	11,2	162
М 2×Лютесценс 329	105	10,1	15,1	12,2	143
М 2×Московская 2453	115	11,3	15,0	12,0	145
М 2×ППГ 599	103	12,2	15,3	12,7	147
М 2×ППГ 186	108	10,2	15,3	12,0	145
Лютесценс 329×М 2	105	13,1	15,3	12,0	147
Московская 2453×М 2	112	13,0	15,0	12,0	145
ППГ 599×М 2	103	11,9	15,3	12,7	147
ППГ 186×М 2	110	12,0	15,3	12,5	147
М 164×Лютесценс 329	104	10,1	14,0	13,8	146
М 164×Московская 2453	112	14,0	13,7	13,1	145
М 164×ППГ 599	105	10,0	14,2	13,7	148
М 164×ППГ 186	110	15,1	13,8	13,5	147
Лютесценс 329×М 164	105	11,0	13,2	13,8	147
Московская 2453×М 164	110	10,8	13,0	13,6	145
ППГ 599×М 164	105	9,5	13,7	13,5	146
ППГ 186×М 164	105	9,7	13,9	13,6	145
М 23086×Лютесценс 329	110	6,8	12,0	12,1	145
М 23086×ППГ 599	115	7,7	12,3	12,2	146
М 23086×ППГ 186	110	7,9	12,3	12,4	146
Лютесценс 329×М 23086	110	5,5	12,1	12,6	146
Московская 2453×М 23086	110	5,7	12,2	12,6	146
ППГ 186×М 23086	112	6,0	12,7	12,6	146
М 34085×Лютесценс 329	107	6,0	12,8	12,5	146
М 34085×Московская 2453	110	6,1	12,7	12,3	145
М 34085×ППГ 599	112	5,9	13,1	12,5	145
М 34085×ППГ 186	110	6,3	13,2	12,5	145
Московская 2453×М 34085	108	5,7	12,7	12,6	146
ППГ 599×М 34085	112	6,1	13,2	12,6	146
ППГ 186×М 34085	110	6,8	13,2	12,5	141

Примечание. В таблице приведены данные по десяти растениям каждой формы при широкорядном посеве с площадью питания 50×5 см.

является гетерозис. По кустистости почти по всем гибридным растениям наблюдается хорошо выраженный гетерозис. Длина и плотность колоса, а также длина периода вегетации, как правило, имеют средние показатели между родительскими формами.

В отношении окраски и остистости колоса наблюдается та же закономерность, которая характерна для внутривидовых гибридов мягкой пшеницы, т. е. доминирует красный цвет колоса и безостость.

Все гибриды так же, как и родительские формы, являются озимыми, в то время как у многолетних пшениц М 23086 и М 34085 проявляются признаки, характерные для двуручек. При посеве в первых числах августа у них в начале сентября наступает выход в трубку, а в годы с продолжительной осенью наблюдается колошение.

После созревания зерна у всех сортов озимой пшеницы растения полностью отмирают. У многолетних пшениц наблюдалось отращивание побегов возобновления. Особенно интенсивное отращивание — у М 2 и М 164, с большим числом новых побегов они по степени отращивания имели оценку 5 баллов (табл. 58). Часть растений у них сохранилась на второй год вегетации. Многолетние пшеницы М 23086 и М 34085 отращивают значительно слабее и на второй год у них не сохранилось ни одного растения.

У гибридов многолетних пшениц с мягкими озимыми пшеницами отращивание было слабым (2, 3 или 0 баллов). У гибридов, полученных от скрещивания с многолетней пшеницей М 23086, как правило, отращивания растений не было. Несколько лучше было отращивание у гибридов, где участвовали в качестве одной из родительских форм М 34085 и М 2 (2 или 3 балла). Лучшие показатели (3 балла) имели гибриды с участием М 164 (см. табл. 58). Ни у одной из гибридных комбинаций не было растений, сохранившихся на второй год вегетации.

Для выяснения механизмов формообразования и снижения степени послеуборочного отращивания у гибридов многолетних пшениц с однолетними было проведено исследование мейоза у первого поколения гибридов и их родительских форм.

У сортов однолетней озимой мягкой пшеницы, использованных для гибридизации с многолетними пшеницами [Лютесценс 329, Московская 2453, ППГ 599 и ППГ 186 ($2n=42$)], мейоз в основных чертах сходен и характеризуется правильными фигурами деления. В метафазе I образуется 21 бивалент и затем в анафазе и телофазе партнеры бивалентов равномерно расходятся к полюсам. Но в отдельных случаях наблюдаются хромосомы, расположенные в стороне от экваториальной зоны веретена. У сорта Лютесценс 329 такие случаи составляют 0,2%, у ППГ 186 и ППГ 599 немного больше и в среднем равны 1,8. В некоторых анафазах отмечено отставание единичных хромосом при распределении их между полюсами. У сорта Лютесценс 329 число клеток с одной отстающей хромосомой составило 0,7, у ППГ 599 — 2,4

ТАБЛИЦА 58

Характер осеннего отрастания у гибридов F_1 многолетних пшениц с однолетними и у исходных родительских форм

Гибриды F_1 и сорта родительских форм	Побеги возобновления		Степень отрастания, балл
	число	высота, см	
Лютесценс 329	0	0	0
Московская 2453	0	0	0
ППГ 599	0	0	0
ППГ 186	0	0	0
М 2	45	50	5
М 164	50	50	5
М 23086	23	56	3
М 34085	37	58	4
М 2×Лютесценс 329	3	15	2
М 2×Московская 2453	7	17	2
М 2×ППГ 599	14	13	3
М 2×ППГ 186	9	18	3
Лютесценс 329×М 2	2	20	2
Московская 2453×М 2	5	25	2
ППГ 599×М 2	3	14	2
ППГ 186×М 2	2	13	2
М 164×Лютесценс 329	8	18	3—
М 164×Московская 2453	10	17	3—
М 164×ППГ 599	7	22	3—
М 164×ППГ 186	11	17	3—
Лютесценс 329×М 164	7	23	3—
Московская 2453×М 164	5	20	3—
ППГ 599×М 164	10	18	3—
ППГ 186×М 164	15	20	3—
М 23086×Лютесценс 329	2	7	0
М 23086×ППГ 599	4	10	0
М 23086×ППГ 186	0	0	0
Лютесценс 329×М 23086	0	0	0
Московская 2453×М 23086	0	0	0
ППГ 186×М 23086	8	10	2
М 34085×Лютесценс 329	5	10	2
М 34085×Московская 2453	8	10	2
М 34085×ППГ 599	3	8	2
М 34085×ППГ 186	2	10	2
Московская 2453×М 34085	8	10	2
ППГ 599×М 34085	6	10	2
ППГ 186×М 34085	10	10	2

и у ППГ 186 — 2,8%. Телофазы не имеют или почти не имеют отстающих хромосом. Второе деление протекает почти без отклонений от нормы. Клетки с отброшенными или отстающими хромосомами не превышают 2,8% и это не отражается на плодovitости сортов, а у Лютесценс 329 практически все фигуры деления правильные.

Пыльца у всех сортов озимой мягкой пшеницы, участвовавших в скрещивании, почти полностью фертильна. Некоторое исключение составляет ППГ 186, у которого в среднем 0,5% пылевых зерен являются пустыми. Плодовитость сортов мягкой пшеницы высокая.

Многолетние пшеницы, использованные в данном исследовании М 2 ($2n=56$) и М 164 ($2n=56$), существенно отличаются между собой как по происхождению и характеру мейоза, так и по процентному соотношению нормальной пыльцы и озерненности колоса. Многолетняя пшеница М 2 в процессе мейоза имеет довольно много существенных отклонений от нормы. Только 72,8% метафаз I имеют $28_{II}+0_I$, 27,2% метафаз имеют от 24_{II} до 27_{II} , а остальные хромосомы в этих клетках остаются унивалентными, которые приводят к неправильностям в последующих фазах деления. В результате количество нормальной пыльцы в среднем составляет лишь 66% с большими колебаниями от 43 до 69%, озерненность колосов у М 2 далеко не полная и в среднем на колосок приходится 1,9 зерна.

У сорта многолетней пшеницы М 164 все течение мейоза значительно более правильное и количество нормальной пыльцы равно 92%, а озерненность значительно выше и равна 2,7 зерна на один колосок.

У гибридов первого поколения многолетней пшеницы с однолетней в соматических клетках $2n=49$ хромосом, из них 28 хромосом получены от многолетней пшеницы и 21 от однолетней пшеницы.

Исследование мейоза в микроспороцитах у растений первого поколения гибридов показано следующее: в метафазе I наблюдается высокое число конъюгирующих хромосом, как правило, с образованием 21 бивалента. Наибольшее число метафаз (87,7%) имеет 21 бивалент и 7 унивалентов. Изредка встречаются метафазы I с 20 бивалентами и 9 унивалентами. В трех клетках из 89 встретились метафазы I с 22 бивалентами и 5 унивалентами. Интересно отметить образование тривалентов в двух клетках из 89. В табл. 59 приведены результаты исследования метафазных фигур первого деления у гибридов F_1 многолетней и однолетней пшеницы.

Независимо от родительских форм гибрида число конъюгирующих хромосом у всех гибридов почти одинаковое. Можно было предположить, что число конъюгирующих хромосом будет больше у тех гибридов, которые получены от скрещивания многолетних пшениц М 2 и М 164 с сортами озимых пшенично-пырей-

ТАБЛИЦА 59

Число метафаз первого деления мейоза с различным числом конъюгирующих хромосом у гибридов F_1 (многолетние пшеницы \times озимые пшеницы)

Сорта родительских форм	Хромосомные ассоциации				Всего анализировано клеток
	2CII+9I	21II+7I	22II+5I	23II+6I	
М 2 \times Лютеценс 329	1	14	1	0	16
М 2 \times ППГ 186	1	13	0	1	15
М 2 \times ППГ 599	0	12	0	1	13
ППГ 599 \times М 2	2	16	0	0	18
М 164 \times Лютеценс 329	2	11	1	0	14
М 164 \times ППГ 599	1	13	1	0	15
Всего	6(6,6) *	79(87,7)	3(3,3)	2(2,2)	90(100)

* В скобках — данные в процентах.

ных гибридов ППГ 186 и ППГ 599, чем с чистолинейным сортом Лютеценс 329. Но в действительности разницы почти нет.

Все биваленты, как правило, закрытого типа, что свидетельствует о гомологичности хромосом, составляющих биваленты. Встречающиеся изредка триваленты имеют вид цепочки.

Совершенно очевидно, что у гибридов F_1 биваленты образуются за счет конъюгации 21 хромосомы *T. aestivum* с 21 хромосомой *T. agropyrotriticum* и, следовательно, хромосомы этих генов многолетней пшеницы гомологичны с хромосомами исходной мягкой пшеницы. Хромосомы четвертого генома являются пырейными. Иногда одна из хромосом этого генома присоединяется к пшеничному биваленту, образуя тривалент.

Есть веские основания предположить, что в хромосомах пырейного генома многолетней пшеницы имеются сегменты пшеничных хромосом, включенных в результате транслокаций пшеничных и пырейных хромосом в процессе их длительного совместного пребывания в одном организме и изредка встречающейся конъюгации хромосом двух родов. Применение дифференциального окрашивания хромосом, которое в настоящее время разрабатывается, должно разрешить этот вопрос.

В анафазе I первого поколения гибридов хромосомы мягкой пшеницы, составляющие биваленты, равномерно расходятся к полюсам, а унивалентные хромосомы пырея, в числе семи, занимают экваториальную часть клетки. Затем они делятся на хроматиды, которые расходятся к полюсам, а иногда без деления униваленты распределяются между полюсами случайно, причем часть из них остается в центре, в дальнейшем лизируясь или образуя микроядра, не включенные в ядра днад. Таким образом происхо-

дит элиминация пырейных хромосом. И только часть из них участвует в происхождении второго поколения.

Пыльца у гибридов F_1 по составу очень пестрая. Наряду с нормально сформированными, фертильными, хорошо окрашивающимися пыльцевыми зернами имеются пустые, неокрашивающиеся. Далее приведены данные определения нормально сформированной пыльцы у гибридов, в сравнении с родительскими формами, при просмотре ее в ацетокармине.

Существенной разницы в мейозе между гибридами не было, несмотря на то, что в их происхождении участвовали различные сорта как мягкой, так и многолетней пшеницы. Количество нормальной пыльцы (в %) в пыльниках гибридов и родительских форм в среднем из пяти определений приводится ниже:

'Лютеценс 329'	100,0	F_1 (М 2 \times 'Лютеценс 329')	65,0
'ППГ 186'	99,5	F_1 (М 2 \times 'ППГ 186')	60,0
'ППГ 599'	100,0	F_1 (М 2 \times 'ППГ 599')	53,0
М 2	66,0	F_1 ('ППГ 599' \times М 2)	55,0
М 164	92,0	F_1 (М 164 \times 'Лютеценс 329')	60,0
		F_1 (М 164 \times 'ППГ 599')	67,0

У гибридов соотношение нормальных и пустых пыльцевых зерен довольно близкое. Так же, как и у М 2, количество нормальной пыльцы у них изменяется в довольно широких пределах, в зависимости от того, насколько были благоприятны условия для микроспорогенеза и гаметогенеза.

Нормальная, хорошо окрашивающаяся пыльца, как у родительских, так и гибридных форм, является трехъядерной, в ней ясно видны одно вегетативное и два генеративных ядра.

Пыльники, содержащие 50 и более процентов нормальной пыльцы, обычно хорошо растрескиваются, пыльца легко высыпается на рыльце цветка или ветром переносится на другие цветы. Особенно хорошо растрескиваются пыльники в умеренно теплую погоду при высокой относительной влажности воздуха. Цветение у этих гибридов смешанное, т. е. происходит при закрытых или открытых цветочных пленках. В результате само- и перекрестного опыления у гибридов, полученных от скрещивания многолетней и мягкой пшеницы, в колосьях завязывается сравнительно большое число семян. Определение озерненности проводили путем анализа 100 колосьев от каждой комбинации (табл. 60).

Среднее число на один колосок у гибридов равно 1,8 (с колебанием от 1,0 до 2,8). Во многих случаях эти показатели гибридов приближаются к показателям родительских форм, у которых соответствующие величины составляют в среднем 2,6 (колебания от 2,0 до 3,4). Большинство гибридных семян хорошо выполнено и имеет развитый зародыш, жизнеспособность их высокая.

Растения второго поколения разнообразны как по морфологическому строению, так и по биологическим признакам и фертильности.

ТАБЛИЦА 60

Среднее число семян на один колосок у родительских и гибридных форм, полученных от скрещивания многолетних пшениц с озимыми сортами

Родительские и гибридные формы	Число семян на один колосок	
	от — до	в среднем
'Лютесценс 329'	2,3–2,8	2,2
'ППГ 186'	2,6–3,4	3,2
'ППГ 599'	2,1–3,2	2,7
М 2	1,2–2,4	1,9
М 164	2,0–2,4	2,2
F ₁ (М 2×'Лютесценс 329')	1,0–2,4	1,9
F ₁ (М 2×'ППГ 186')	1,0–2,8	2,0
F ₁ (М 2×'ППГ 599')	1,6–2,5	1,8
F ₁ ('ППГ 599'×М 2)	0,8–2,7	1,6
F ₁ (М 164×'Лютесценс 329')	1,3–2,0	1,6
F ₁ (М 164×'ППГ 599')	1,3–2,8	1,9

Итак, получить последующие поколения от гибридов многолетних пшениц с сортами озимой мягкой пшеницы легко, но эти гибриды не несут или почти не несут признаков пырея. Они по морфобиологическим признакам почти не отличаются от сортов озимой пшеницы и по образу жизни являются типично однолетними, относящимися к *T. aestivum*. Только отдельные, главным образом, моногенные признаки иногда могут сохраняться от многолетней пшеницы. Поэтому улучшить колос многолетней пшеницы путем скрещивания ее с озимой пшеницей, как мы предполагали ранее, не представляется возможным. Это объясняется элиминацией пырейных хромосом, начиная с анафазы I у растений первого поколения. У гибридов второго и третьего поколения только в отдельных случаях можно наблюдать добавленные хромосомы к полному хромосомному комплексу пшеницы ($2n=42\pm 1-2$). У старших поколений этих гибридов сохраняются из пырейных признаков, присущих многолетней пшенице, лишь физиологические, которые детерминируются генами или блоками генов, находящихся в отдельных сегментах пырейных хромосом, включенных в пшеничные. Многолетность, являющаяся полигенным признаком, не может быть обеспечена единичными сегментами пырейных хромосом, включенными в пшеничные у рассматриваемых 42-хромосомных гибридов.

Таким образом, у этих гибридов в последующих генерациях структура колоса улучшается, он становится пшеничным, а многолетность теряется полностью.

Проведенные исследования дали возможность выявить, что у многолетней пшеницы три генома являются гомологичными ге-

номами мягкой пшеницы. Следовательно, геномную структуру многолетней пшеницы можно обозначить как ABDE, где E является геномом пырея.

Кроме того, установлено, что многолетние пшеницы М 2 и М 164, несмотря на их различное происхождение и различия по морфологическим признакам, имеют одинаковый геномный состав (судя по характеру мейоза), полученный от гибридизации этих сортов с одними и теми же сортами мягкой пшеницы.

Снижение многолетности и способности к отращиванию, по сравнению с М 2, у гибридов многолетней пшеницы с сортами однолетней мягкой пшеницы уже начиная с первого поколения объясняется уменьшением дозы гена, так как пырейные хромосомы в F₁ находятся в гемизиготном состоянии, а в последующих поколениях они элиминируются.

Таким образом, улучшить структуру колоса многолетней пшеницы путем гибридизации ее с сортами мягкой пшеницы не представляется возможным.

МНОГОЛЕТНЯЯ ПШЕНИЦА КАК КОМПОНЕНТ ДЛЯ СКРЕЩИВАНИЯ С СОРТАМИ ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

При гибридизации пшеницы с пыреем возникает формообразовательный процесс очень широкого диапазона. Путем соответствующего беккрасса или свободного опыления при высеве среди соответствующих опылителей и при целевых систематических отборах формообразовательный процесс можно направить в сторону образования форм типа многолетней и зернокармальной пшеницы, описанных нами как *T. agropyrotriticum* ($2n=56$), или озимых и яровых сортов, относящихся к *T. aestivum* ($2n=42$).

У *T. agropyrotriticum* к полному комплексу пшеничных хромосом добавлено 14 хромосом (один геном) пырея, что придает растениям своеобразие в строении и биологии, в частности многолетность, высокую морозостойкость, устойчивость против патогенов, высокое содержание белка в зерне и другие хозяйственно ценные признаки.

Однолетние озимые и яровые 42-хромосомные сорта пшенично-пырейных гибридов (например, ППГ 599, ППГ 186, ППГ 1, ППГ 56, Восток, ПГ 172, Грекум 114 и др.) по морфологическим признакам очень сходны с обычными мягкими пшеницами, но отличаются наличием у них таких ценных физиологических признаков, как иммунитет к грибным и бактериальным заболеваниям, устойчивость против полегания, скороспелость и ряда других.

В задачу настоящего исследования входило выяснение возможности путем гибридизации многолетней пшеницы с мягкой передать наследственный материал пырейного генома от первых

вторым. При этом имелось в виду получить новые формы озимых и яровых однолетних пшениц с теми признаками, которые контролируются генами и блоками генов, локализованными в пырейном геноме.

Вторая, не менее важная, задача — выяснить механизм передачи наследственного материала пырейного генома от многолетней пшеницы мягкой.

Постановка этого исследования имеет существенное методическое значение при разработке схем создания новых сортов озимых и яровых пшенично-пырейных гибридов с использованием отселектированных многолетних пшениц. Это дает возможность значительно сократить селекционный процесс.

На первом этапе исследования в качестве исходных форм послужили: сорт многолетней пшеницы М 2 и озимая пшеница 'Лютесценс 329'. По морфобиологическим признакам в F_1 наблюдались признаки многолетней и однолетней пшениц. Отрастание растений, характерное для многолетней пшеницы, было выражено слабо, так как многолетность является рецессивным полигенным признаком. Первое и последующие поколения были предоставлены свободному перекрестному опылению.

В F_2 наблюдалось расщепление: большинство растений приближалось по морфобиологическим признакам к однолетней пшенице при наличии отдельных признаков пырея, выраженных в той или иной степени. Из этого поколения были отобраны элитные растения, но все они в F_3 дали расщепление. При новом отборе по комплексу положительных признаков среди многочисленных элит было выделено растение, которое явилось родоначальником константной формы, под номером Б-16. В дальнейшем из Б-16 был выделен пшенично-пырейный гибрид — Пирамидальный. Обе эти формы в основном имеют большое сходство с озимыми мягкими пшеницами. Но от последних они отличаются наличием некоторых черт, свойственных 56-хромосомным пшенично-пырейным гибридам. В частности, они имеют некоторое сходство с многолетней и зернокармальной пшеницами.

Формы Пирамидальный и Б-16 изучали и испытывали на питомниках Отдела отдаленной гибридизации Главного ботанического сада АН СССР. Основные показатели колоса этих форм в сравнении с родительской формой 'Лютесценс 329', с 'ППГ 599' и с сортом зернокармальной пшеницы Отрастающая 38 ($2n=56$) приведены в табл. 61 и рис. 81.

Изучаемые формы Б-16 и Пирамидальный характеризуются длинными рыхлыми колосьями и в этом отношении они имеют показатели, близкие к многолетней и зернокармальной пшенице и, в частности, к сорту Отрастающая 38, взятому для сравнения в этом исследовании. Плотность колоса у Б-16 и Пирамидального составляет 13,2—13,8, у зернокармальной — 12,5, в то время как у 'Саратовской 329' и 'ППГ 599' она равна 18. По структуре колоса трудно определить, относятся ли эти формы (Б-16 и Пи-

раимидальный) к виду *T. eastivum* или *T. agropyrotriticum*. Характерной чертой этих пшениц является также форма колосков и колосковых чешуй. Колосковые чешуи овальные (длина 7—9, ширина 4,0—4,5 мм). У основания чешуи редкая морщинистость, вдавленность почти отсутствует. Плечо очень широкое, в нижней и средней части колоса прямое, а в верхней немного приподнятое. Такое же широкое плечо имеют некоторые многолетние пшеницы (М 23086), у которых в соматических клетках $2n=56$. Киль узкий, доходит до основания чешуи. Килевой рубец тупой, короткий (до 11 мм), одинаковый по всей длине.

ТАБЛИЦА 61

Характеристика колоса и зерна форм и сортов озимой и зернокармальной пшениц

Форма или сорт	Длина колоса, см	Число колосков	Плотность колоса	Число зерен в колосе	Число зерен на один колосок	Масса 1000 зерен, г
Б-16	16,5	20	13,8	50	2,5	43
Пирамидальный	18	22	13,2	52	2,3	42
Лютесценс 329	14	20	18,0	40	2,0	32
ППГ 599	15	20	18,0	47	2,4	40
Отрастающая 38	19	22	12,5	52	2,3	28

Основное отличие по морфологическим признакам пшенично-пырейного гибрида Пирамидального от Б-16 заключается в том, что первый, как правило, имеет большой, но несколько более рыхлый колос. Зерно у обеих форм средней крупности (масса 1000 зерен — 40—44 г), но у Б-16 оно более стекловидное и содержит больше протенна (у гибрида Пирамидального — 13%, а у Б-16 — 15%). Обе формы устойчивы против осыпания, обмолот зерна средний. Высота растений Пирамидального 110—120 см, Б-16 — 100—110 см. Листья у обеих форм светло-зеленые, очень широкие (13—15 мм). Вегетационный период средней продолжительности; созревают на четыре—семь дней позднее районированных сортов — ППГ 186 и Лютесценс 329, причем Пирамидальный на один—три дня позднее Б-16. По зимостойкости Пирамидальный и Б-16 превосходят наиболее зимостойкий сорт озимой пшеницы — Ульяновку. Этот признак получен ими от пырея.

Таким образом, совершенно отчетливо выявлено, что гены и блоки генов пырейного генома многолетней пшеницы переданы от многолетней пшеницы озимой. Интерес представляет и тот факт, что в данном случае это касается не только физиологических признаков, как обычно, но и морфологических. Поэтому для дальнейшего исследования были выбраны именно эти формы. По морфологическим признакам легче и надежнее прослеживается наследование пырейных генных блоков.



РИС. 81. Колосья озимой и зернокармовой пшеницы
 а — 'Саратовская 329'; б — Б-16; в — пшенично-пырейный гибрид 'Пирамидальный'
 г — зернокармовая 'Отрастающая 38'

Определение числа хромосом в меристематических клетках кончиков корешков показало, что у изучаемых Б-16 и Пирамидального оно равно $2n=42$. Лишь у отдельных растений (менее 1%) оно является анеуплоидным, на одну хромосому меньше или больше. Определение числа хромосом дало основание с большей уверенностью отнести эти формы к мягким пшеницам.

Исследование мейоза в микроспороцитах выявило некоторое своеобразие этого процесса у обеих форм. В диакинезе, как правило, наблюдается 21 бивалент (рис. 82). В метафазе I около 25% клеток имеют 21 бивалент, правильно расположенный на экваторе, и 75% метафазных фигур имеют по два-три бивалента, раньше других освободившихся от концевых хиазм с одной или с обеих сторон. Наиболее часты случаи (48,9%), когда три бивалента опережают все остальные по разъединению (табл. 62).

ТАБЛИЦА 62

Анализ метафазы I по асинхронности разъединения гомологичных хромосом, составляющих биваленты

Исследование клетки	Б-16	Пирамидальный	Среднее
Общее число	95	130	—
Из них:			
нормальные, %	24,2	26,2	25,2
с бивалентами, опережающими по разъединению, %			
двуми	26,3	25,4	25,8
тремя	49,5	48,5	49,0

Во многих случаях гомологи, составляющие эти биваленты, сильно опережают по расхождению остальные и отходят от экваториальной плоскости, где в это время находится основная масса бивалентов. Такие хромосомы, составляющие биваленты, иногда имеют сходство с унисвалентами.

В анафазе I в некоторых клетках (27%) наблюдаются две — четыре отстающие хромосомы, но в поздней анафазе все хромосомы достигают полюсов. Телофазы и диады, как правило, имеют правильные черты (см. рис. 82).

Второе деление протекает почти без нарушений. Пыльцевые зерна нормального строения: они имеют два спермия, вегетативное ядро и хорошо выполнены цитоплазмой; исключение составляют единичные пыльцевые зерна, которые не окрашиваются ацетокармином. Фертильность растений высокая.

Для решения вопроса о происхождении хромосом, нарушающих синхронность мейоза у Пирамидального и Б-16, мы провели анализирующие скрещивания этих форм с сортами озимой и зер-

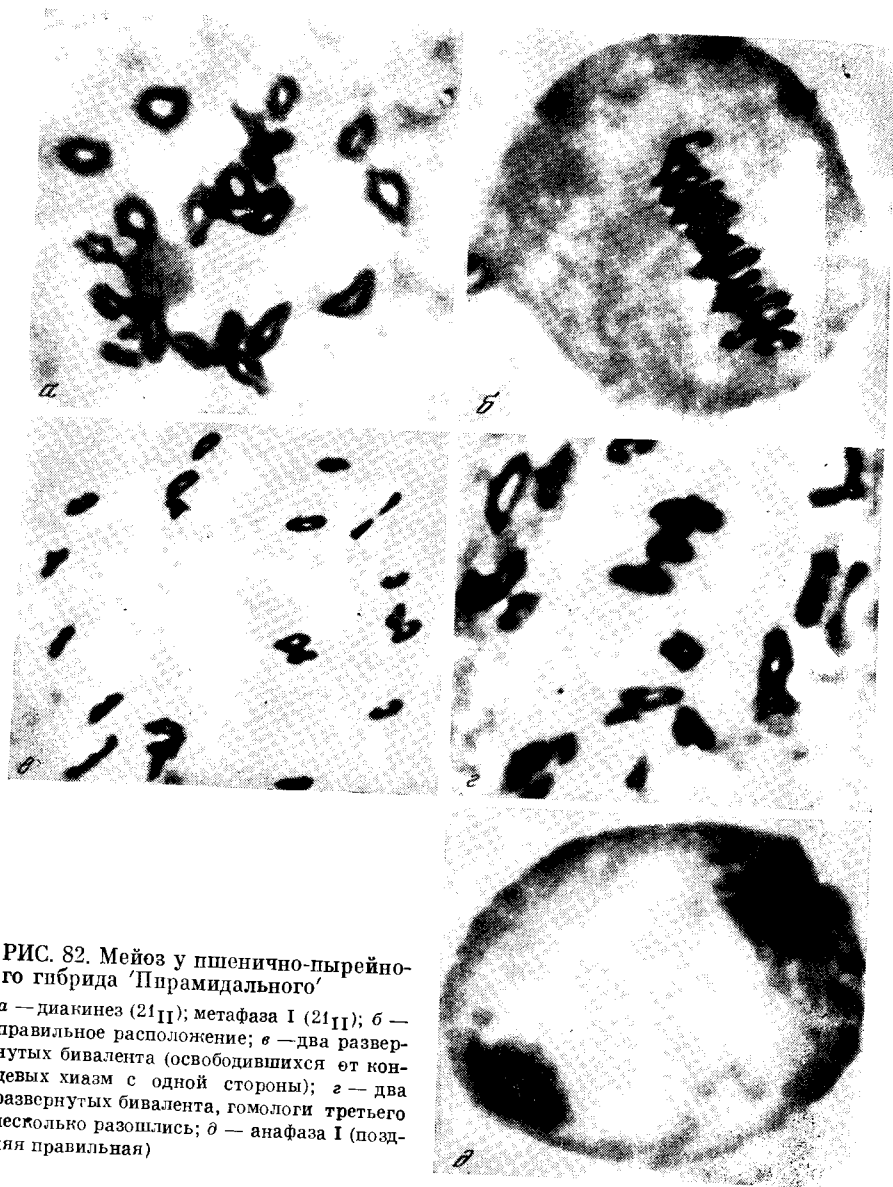


РИС. 82. Мейоз у пшенично-пырейного гибрида 'Пирамидального'

а — диакинез (21_{II}); метафаза I (21_{II}); б — правильное расположение; в — два развернутых бивалента (освободившихся от концевых хиазм с одной стороны); г — два развернутых бивалента, гомологи третьего несколько разошлись; д — анафаза I (поздняя правильная)

нокормовой пшеницы. Наиболее высокое завязывание семян было получено при гибридизации с зернокармальной пшеницей (табл. 63), и близкие к этому результаты получены при гибридизации с озимыми сортами (ППГ 186 и ППГ 599). Несколько ниже было завязывание при скрещивании с родительской формой ('Лютесценс 329') и примерно в два раза ниже при гибридизации с сортами Ульяновка и Безостая 1.

ТАБЛИЦА 63

Результаты гибридизации гибридных форм с сортами озимой пшеницы

Сорт	Б-16			Пирамидальный			Средний процент завязывания
	Число кастрированных цветков	Получено семян	Завязавшиеся семена, %	Число кастрированных цветков	Получено семян	Завязавшиеся семена, %	
Зернокармальная пшеница 1345	321	232	72,0	325	150	46,0	59,0
ППГ 186	18	121	61,0	190	92	48,0	50,5
ППГ 599	88	53	60,2	—	—	—	—
Лютесценс 329	243	139	57,0	138	40	28,0	42,5
Ульяновка	204	88	43,5	170	62	36,0	39,7
Безостая 1	118	33	27,9	107	19	17,8	22,5

Все растения F_1 , полученные от гибридизации Б-16 и Пирамидального с однолетними и озимыми сортами, были однотипны, выравнены в пределах каждой комбинации и имели в соматических клетках по 42 хромосомы.

Исследование мейоза в микроспороцитах показало, что у всех гибридов F_1 он имеет общие черты независимо от пшеницы, участвовавшей в скрещивании. Особенно детальным исследованиям были подвергнуты гибриды, полученные от гибридизации Б-16 и Пирамидального с 'ППГ 599' и 'Безостая 1'.

В диакинезе наблюдалось 21_{II} или $20_{II}+2_I$ (13% клеток) и изредка встречались клетки с $19_{II}+4_I$ (6%). В метафазе I наряду с основной массой закрытых бивалентов (73% клеток) было по 2— 3_{II} и в единичных случаях 4_{II} , соединенных только с одним концом, т. е. у них раньше начинается процесс разъединения хромосом и расхождение их к полюсам (рис. 83, а).

В анафазе I хромосомы поровну распределяются между полюсами (рис. 83, б). В большинстве анафаз (63% клеток) хромосомы одновременно достигают полюсов (рис. 83, в). Но в ранней анафазе I наблюдается не вполне равномерное расхождение хромосом. Иногда (менее 1% клеток) задержавшиеся близ экватора две-три хромосомы претерпевают деление на хроматиды (рис. 83, г). и около 7% клеток имеют два-три микроядра (рис. 83, д), образовавшихся из отстающих хромосом. В телофазе I основная масса хромосом правильная и только около 7% клеток имеют от одного до четырех микроядер.

Второе деление в основном протекает правильно, за исключением единичных случаев, когда в анафазе II наблюдается одна-две отстающие хромосомы, а в телофазе и тетрадах — микроядра. Пыльца нормальная, но встречаются единичные пустые пыльцевые зерна, процент которых у одних и тех же растений

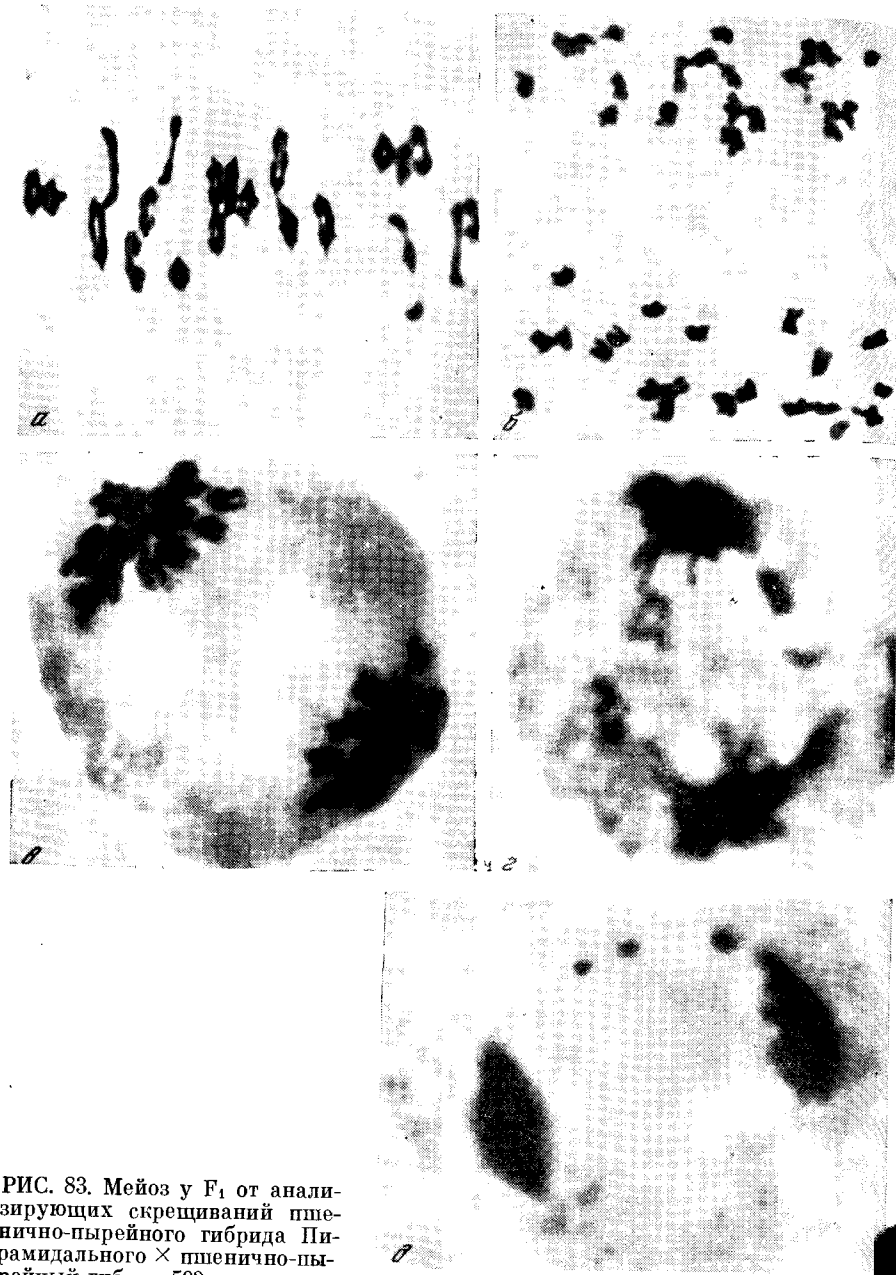


РИС. 83. Мейоз у F_1 от анализирующих скрещиваний пшенично-пырейного гибрида Пирамидального \times пшенично-пырейный гибрид 599

а — метафаза I (21_{II} , три бивалента развернуты, у одного — гомологи уже разъединились); анафаза I: б — chromosomes поровну распределяются между полюсами ($21 + 21$), в — правильная, г — с хромосомами, задерживающимися на экваторе, д — с микродрами

колеблется от 0 до 3. Фертильность гибридов высокая и составляет 2,0—2,3 зерна на один колосок, т. е. примерно столько же, сколько у пшенично-пырейных гибридов Пирамидального и Б-16.

Для выяснения причин, обуславливающих наличие сравнительно многих биоморфологических признаков пырея у однолетних стабильных форм пшенично-пырейных гибридов, необходимо рассмотреть следующие пять вариантов: 1) к хромосомному комплексу пшеницы добавлен геном пырея; 2) к хромосомному комплексу пшеницы добавлены одна-две хромосомы пырея; 3) один из геномов пшеницы заменен геномом пырея; 4) одна или несколько хромосом пшеницы заменены хромосомами пырея; 5) в хромосомы пшеницы включены сегменты пырейных хромосом.

Имеется довольно много работ о получении форм, у которых к хромосомному комплексу пшеницы добавлен геном пырея. Однако добавление целого генома в большей степени изменяет структуру и биологию пшеницы, чем у исследованных нами форм. Добавление генома легко определить по увеличенному числу хромосом, т. е. вместо $2n=42$, как у исследованных форм, $2n$ должно равняться 56.

Второй вариант, когда к хромосомному комплексу пшеницы добавлены одна-две чужеродные хромосомы, в настоящее время описан многими авторами. Например, на X Международном генетическом конгрессе было сообщено о получении линий пшеницы с дополнительными хромосомами от *A. elongatum*. В результате скрещивания *T. aestivum* \times *A. intermedium* с последующими двух- и трехкратными беккроссами с пшеницей получены две линии пшеницы, имеющие полный набор хромосом пшеницы с дополнительной парой хромосом пырея ($2n=44$), по морфологии не отличимых от пшеницы; линия ТАТ₁ устойчива против бурой ржавчины, линия ТАТ₂ — против стеблевой ржавчины. В Кембридже получены линии, в которых каждая хромосомная пара ржи отдельно добавлена к хромосомному комплексу мягкой пшеницы. Исследование этих линий дало возможность выявить у ржи локализацию генов, контролирующую устойчивость против патогенных грибов.

У исследованных нами форм вариант с наличием дополнительных хромосом пырея отпадает, так как пшеницы имеют эуплоидное число хромосом ($2n=42$).

По третьему варианту (о замещении целого генома пшеницы на чужеродный геном) особенно интересны работы по пшенично-рожаным гибридам. Путем гибридизации мягкой и твердой пшеницы с рожью получены 56- и 42-хромосомные Triticale. В результате гибридизации разнохромосомных Triticale сформированы вторичные 42-хромосомные формы, среди которых можно отобрать высокоиммунные и хорошо озерненные, обладающие геномами А и В от мягкой пшеницы, а вместо последнего генома этого вида D включен геном ржи R.

По пшенично-пырейным гибридам случаи получения форм с замещенным геномом пшеницы на пырейный нам не известны. У исследованных пшенично-промежуточных форм также не может быть целого замещенного генома, иначе они имели бы значительно более ярко выраженные признаки пырея, а в клетках должна была бы наблюдаться асинхронность не у двух-трех бивалентов, как в нашем случае, а у всех семи, составляющих полный геном, или асинхронности не должно быть совершенно. И главное — в случае замещения целого генома у гибридов F_1 , полученных от скрещивания исследованных нами форм с сортами «чистой» пшеницы, в мейозе не должно быть хорошей конъюгации целого генома. Но этого не наблюдается и, таким образом, предположение о наличии у пшенично-пырейных гибридов Б-16 и Пирамидального замещенного генома исключается.

Четвертый вариант о возможном наличии у пшенично-промежуточных форм одной или нескольких пырейных хромосом, замещающих пшеничные, требует особого рассмотрения.

В настоящее время доказана возможность получения линий пшеницы, у которых пара хромосом заменена хромосомами другого вида или даже рода таким образом, что сохраняется основное эуплоидное число их ($2n=42$).

О получении линий, в которых одна хромосома пшеницы или пара их замещена соответственно одной или парой хромосом ржи, сообщается во многих работах. Опубликованы также сведения о линиях пшеницы с замещающими хромосомами пырея и о дисомическом замещении линий пшеницы на хромосомы *Aegilops*.

Получение таких линий имеет большое значение, так как многие из них обладают иммунитетом к грибным и бактериальным патогенам. Кроме того, исследование линий с замещенными хромосомами позволяет выявить некоторые закономерности филогенетической связи отдельных гомеологических групп пшеницы с хромосомами других родов *Triticinae*.

Предположение о том, что у форм Пирамидального и Б-16 имеются пырейные хромосомы, хотя и более вероятно, чем три предыдущих варианта, но и оно не является приемлимым. Если бы имелась одна пырейная хромосома, замещающая пшеничную, то она скорее всего могла оставаться в унивалентном состоянии, также в унивалентном состоянии должна была остаться и пшеничная хромосома, т. е. должно быть два унивалента. Но если предположить, что между замещенной пырейной и пшеничной хромосомой имеется достаточное родство для образования пары, то при анализирующих скрещиваниях этих сортов с различными пшеницами в F_1 должно быть разнообразие по признакам в пределах каждой комбинации, так как в одном случае гамета будет включать пшеничную хромосому, а в другом — пырейную (50% — пшеничную, 50% — пырейную хромосому). Кроме того, следовало бы ожидать, что у различных растений F_1 в пределах каждой комбинации должно наблюдаться различие в протекании мейоза в

зависимости от того, пшеничная или пырейная хромосома участвовала в происхождении данного исследуемого растения.

Предположение о том, что не одна, а пара хромосом пырея замещают пшеничные, также несостоятельно. В этом случае у Б-16 и Пирамидального в мейозе асинхронность наблюдалась бы не у трех, а у одного бивалента. К тому же у гибридов от анализирующих скрещиваний должно быть всегда два унивалента, а деление остальных 20 бивалентов проходить одновременно. В случае, если бы у изучаемых форм три пары хромосом пырея замещали пшеничные, у них должно было бы быть больше пырейных признаков, а у гибридов с пшеницей в унивалентном состоянии оставалось бы шесть хромосом, что также не соответствует действительности.

Таким образом, остается рассмотреть пятый вариант о включении в хромосомы однолетних константных форм пшеницы сегментов пырейных хромосом.

Опубликовано много работ о передаче устойчивости против грибных заболеваний от пырея пшенице путем транслокаций у хромосом, принадлежащих разным родам. Однако во всех случаях исследователи применяли воздействие понижующими излучениями на гибридные растения для получения транслокаций между хромосомами, принадлежащими к разным родам (например, *Triticale* и *Secale*, *Triticum* и *Agropyron* и т. п.).

Из этих работ мы отметим только те, которые близки к исследованному нами объекту. Так, путем облучения 49-хромосомных гибридов, полученных от скрещивания 56-хромосомных пшенично-пырейных гибридов с мягкой пшеницей, была осуществлена передача гена или генов устойчивости пырея против листовой и стеблевой ржавчины.

Этот же метод был применен для передачи устойчивости против головни. Далее было сообщено о транслокации от *Agropyron* в мягкую пшеницу трех генов устойчивости против стеблевой ржавчины и выделены различные типы растений, полученные в результате транслокаций в 56-хромосомных пшенично-пырейных гибридах, облученных тепловыми нейтронами.

Исследование пшенично-промежуточных форм Б-16 и Пирамидального дают основание предположить, что у них три пары хромосом пшеницы имеют сегменты хромосом пырея. Наличие этих сегментов приводит к появлению у исследованных форм отдельных пырейных признаков.

Пырейными сегментами, транслоцированными в пшеничные хромосомы, объясняется асинхронность в мейозе, когда три пары бивалентов раньше других освобождаются от хиазм; составляющие их гомологи опережают в расхождении остальные биваленты.

Исследование гибридов, полученных от анализирующих скрещиваний Б-16 и Пирамидального с сортами обычной пшеницы, также подтверждает наличие у этих форм сегментов пырейных хромосом, так как в F_1 наблюдается асинхронность у трех би-

валентов, причем выраженная в большей степени, чем у исходных форм. Это подтверждается и однородностью указанных гибридов в F_1 , что исключает вариант о наличии целых хромосом пырея, замещающих пшеничные.

Транслокации между пшеничными и пырейными хромосомами возникли спонтанно, так как в отличие от других работ, где наблюдались аналогичные транслокации, никаких воздействий ионизирующими излучениями не применялось.

Транслокации могли возникнуть в F_1 , полученном от гибридизации пшеницы с пыреем, где наблюдается синопсис большого числа хромосом, как правило, принадлежащих пырейному родителю. Но не исключена возможность конъюгации отдельных пшеничных и пырейных хромосом.

Транслокации могли возникнуть и позднее, т. е. у гибридов, полученных от скрещивания 56-хромосомных пшениц, имеющих геномную структуру ABDE (три генома пшеничных и один пырейный), с сортами мягкой пшеницы, у которых геномная формула ABD. У этих гибридов, как правило, образуется в мейозе 21 бивалент за счет конъюгации гомологичных геномов (AABDD), а пырейные хромосомы (E) остаются в унивалентном состоянии и постепенно элиминируются. В некоторых очень редких случаях в мейозе наблюдаются отдельные триваленты, вероятно, в результате синдеза (хотя и слабого) пшеничного бивалента с хромосомой пырея. Это также может привести к транслокации между пшеничными и пырейными хромосомами.

Проведенные исследования дали возможность сделать следующие выводы. Исследование константных пшенично-промежуточных форм Пирамидального и Б-16, полученных от гибридизации многолетнего 56-хромосомного пшенично-пырейного гибрида с сортом мягкой пшеницы Саратовская 329, дало возможность выявить следующее.

1. В соматических клетках этих форм $2n=42$. В метафазе и анафазе мейоза микроспороцитов наблюдается асинхронность в разведении бивалентов. Два-три бивалента раньше других оседают к полюсам в анафазе I.

2. Гибриды, полученные от гибридизации Пирамидального и Б-16 с сортами мягкой и зернокармовой пшениц, однородны в пределах каждой комбинации. В мейозе этих гибридов также два-три бивалента раньше других разъединяются в метафазе I — анафазе I.

3. Анализ полученных данных показывает, что наличие хорошо выраженных морфобиологических пырейных признаков у Б-16 и Пирамидального объясняется присутствием в пшеничных хромосомах пырейных сегментов.

4. Передача от пырея сегментов хромосом в пшеничные может происходить спонтанно без воздействия ионизирующими излучениями.

НАСЛЕДОВАНИЕ МНОГОЛЕТНОСТИ ПРИ ГИБРИДИЗАЦИИ МНОГОЛЕТНИХ И ЗЕРНОКАРМОВЫХ ПШЕНИЦ

Разработка проблемы создания многолетней и откармливающей, или зернокармовой, пшеницы *T. agropyrotriticum* вызвала необходимость дальнейших специальных исследований, в частности по наследованию многолетности.

Разрешение этого вопроса представляет также теоретический интерес для познания формообразовательного процесса на примере нового синтетического вида — *T. agropyrotriticum*, который отличается от всех других видов *Triticum* по морфобиологическим признакам и по числу хромосом. Одним из отличительных признаков нового вида является его поликарпичность. После первого плодоношения растения продолжают вегетировать, образуя новые генеративные побеги, развивающиеся от зоны кушения. Все другие виды пшеницы относятся к монокарпическим растениям и после первого же плодоношения полностью отмирают. Из 56 хромосом, которыми обладают *T. agropyrotriticum*, 42 по происхождению пшеничные, но некоторые из них включают участки пырейных хромосом, о чем можно судить по наличию отдельных пырейных признаков у однолетних сортов пшенично-пырейных гибридов ($2n=42$). Остальные 14 хромосом относятся к пырейным, но, возможно, включают локусы пшеничных хромосом, полученные в процессе кроссинговера пшеничных и пырейных хромосом в F_1 .

Хромосомы пырейного генома придают специфические черты 56-хромосомным пшенично-пырейным гибридам, занимающим по морфологическим и биологическим признакам промежуточное положение между исходными формами — мягкой пшеницей и пыреем. Вместе с тем среди 56-хромосомных форм наблюдается большое разнообразие.

Путем систематических отборов в определенных направлениях созданы две группы очень интересных в практическом и теоретическом отношении 56-хромосомных пшениц. Первую группу составляют многолетние пшеницы, вегетирующие в течение двух-трех лет, они объединяются под названием *ssp. perenne* Cicin. Вторую группу составляют формы откармливающие, или зернокармовые, — *ssp. submittans* Cicin.

У откармливающих форм после созревания и уборки зерна развиваются многочисленные колосовые побеги. В этот же год эти побеги дают зерно, достигающее в условиях Подмосковья молочной или восковой спелости. Особый интерес представляют те формы этого подвида, которые при их использовании дают за три-четыре укоса высокие урожаи зеленой массы или высокобелкового сена. Во вторую зиму растения уходят с зелеными побегами, но к весне следующего года, как правило, они отмирают,

и только у некоторых форм иногда сохраняется небольшое количество растений.

По ритму развития и характеру послеуборочного отрастания между указанными подвидами имеются различия. Все фазы развития, в том числе и отрастание, у зерноковых пшениц протекают быстрее, чем у многолетних. В этом отношении они занимают среднее положение между многолетними и мягкими пшеницами *T. aestivum*. Имеются различия и в картине осеннего отрастания зерноковой и многолетней пшеницы.

Для выявления закономерностей в наследовании многолетности у октаплоидной ($2n=56$) группы пшеницы и уточнения методики выведения наиболее совершенных зерноковых и многолетних форм были проведены скрещивания между этими двумя подвидами *T. agropyrotriticum*. Исследования проводили параллельно с отбором новых ценных форм. В скрещиваниях, проведенные в 1959 г., были включены зерноковые (ЗП 108, ЗП 1343 и ЗП 1345) и многолетние (М 470, М 458, М 209) стабильные формы пшеницы.

Как многолетние, так и зерноковые формы пшеницы, участвовавшие в эксперименте, получены путем сложных и многократных скрещиваний пшенично-пырейных гибридов младших поколений с последующим систематическим отбором в третьей — пятой генерациях до получения стабильных форм. Происхождение и морфобиологические особенности зерноковых и многолетних пшениц, участвующих в эксперименте, вкратце можно охарактеризовать следующим образом.

Зерноковая пшеница ЗП 108, относящаяся к разновидности *luteolum*, получена от скрещивания двухлетнего фертильного гибрида шестого поколения {[('Мильтурум 107' × *A. elongatum* ($2n=70$) × свободное перекрестное опыление) × четыре самоопыления] с константной высокофертильной многолетней пшеницей М 164 ($2n=56$), которая в свою очередь, является гибридом F_3 [(('Мильтурум 25' × *A. glaucum*) ($2n=42$) × свободное перекрестное опыление] × шесть самоопылений. Первое поколение было довольно однородным, однолетним с хорошим послеуборочным отрастанием. В F_2 наблюдалось расщепление по многим признакам и было выделено большое число элит, в том числе и родоначальное растение ЗП 108. В потомстве этой элиты расщепления почти не было, однако отборы были повторены в F_3 и F_4 . Пшеница ЗП 108 характеризуется очень интенсивным развитием в первые фазы и в период послеуборочного осеннего отрастания. На второй год растения не сохраняются.

Зерноковые пшеницы ЗП 108 и ЗП 1345 относятся к разновидности *sanguineum*. Они также получены при скрещивании М 164 с двухлетним высокофертильным гибридом второго поколения [(М 164 × многолетняя пшеница М 2) × свободное перекрестное опыление]. Элитные растения были выделены из F_2 . Пшеницы ЗП 1345 и ЗП 1343 отличаются высокой зимостойко-

стью, некоторое число растений у них иногда сохраняется на второй год вегетации. Ритмы развития в первые фазы осеннего отрастания протекают несколько медленнее, чем у ЗП 108.

Каждая из многолетних форм характеризуется определенными признаками, стойко передающимися из поколения в поколение.

Многолетняя форма М 470 была получена от высокофертильного гибрида F_6 {[('Мильтурум 107' × *A. elongatum*) × свободное опыление] × четыре самоопыления}, по своей структуре напоминающего больше пырей, чем пшеницу, который был опылен гибридом F_2 {[многолетняя пшеница М 34085 × многолетний гибрид М 458 (мягкая пшеница × *A. elongatum*)] × пшенично-пырейный гибрид 1) × самоопыление. Растения отцовской формы были первого промежуточного типа.

В результате отборов в F_2 , F_3 и F_4 получена перспективная форма М 470 разновидности *luteolum*, характеризующаяся хорошо выраженной многолетностью, вегетирующая в течение трех-четырех лет, причем на второй и третий год сохраняется большое число растений. Форма позднеспелая с замедленным ритмом развития как в первые фазы, так и в период осеннего отрастания.

Многолетняя форма М 209 получена в результате гибридизации многолетней пшеницы М 164 с гибридом второго года жизни шестого поколения [озимая пшеница 'Лютесценс 329' × F_1 ('Саратовская 329' × *A. elongatum*) × свободное опыление в течение пяти генераций]. Из F_2 были отобраны гибриды третьего промежуточного типа с высокой зимостойкостью. На второй год вегетации сохраняется меньше живых растений, чем у М 470. По ритму развития они близки к М 470.

Пшеница М 458 произошла от скрещивания двух сложных гибридов. Материнской формой было двухлетнее растение второго промежуточного типа второго поколения: F_2 {[(мягкая пшеница × *A. glaucum*) × четыре свободных опыления] × многолетняя пшеница М 2) × свободное опыление. Отцовской формой был тот же гибрид с *A. elongatum*, который принимал участие в происхождении К 209. В F_3 были выделены формы с колосом первого промежуточного типа, т. е. близким к мягкой пшенице. Они включают преимущественно двухлетние растения, причем процент их значительно ниже, чем у М 470. На третий год вегетации в посевах М 458 остается мало живых растений, но несколько больше, чем в посевах К 209. Форма М 458 более скороспелая, чем две предыдущие. Первые фазы развития происходят почти одновременно с фазами развития зерноковых пшениц, отставая от них только на 5—6 дней; созревание же отстает на 7—8 дней.

Гибридные семена, полученные от скрещивания многолетних пшениц с зерноковыми, посеянные осенью 1960 г., дали хорошие всходы. В зиму растения ушли в фазе кущения. Выпадов растений в эту зиму не было. По ритму развития и харак-

теру послеуборочного отрастания растения F_1 имели большее сходство с зерноковыми, чем с многолетними пшеницами. У многих растений все фазы развития наступали в те же сроки, что и у скороспелых форм зерноковых пшениц. Большинство гибридов цвело закрыто, т. е. по типу самоопыляющихся растений, и завязавшиеся семена были получены преимущественно от самоопыления. Плодовитость гибридов по каждой комбинации колебалась в широких пределах — от 2—5 до 35—40 зерен на колос. После уборки урожая зерна растения интенсивно отрастали. К началу октября побеги отрастания достигли высоты 60—70 см и были скошены на сено. Во вторую зиму все растения F_1 (около 1000) ушли в хорошем состоянии. Несмотря на сравнительно мягкую зиму 1961/62 г., погибли почти все гибридные растения, полученные от скрещивания многолетних форм М 470 с зерноковой пшеницей ЗП 1345. Погибли и все зерноковые, кроме единичных слабо отрастающих растений ЗП 1345. В то же время среди многолетних пшениц, участвовавших в скрещиваниях, были хорошие двухлетние растения, особенно из М 470.

Таким образом, у гибридов, полученных от скрещивания многолетних пшениц (ssp. *perenne*) с отрастающими зерноковыми (ssp. *submittans*), в первом поколении доминируют признаки зерноковых. Многолетность и замедленный ритм развития, свойственные многолетней пшенице, остается в рецессиве; они тесно связаны. Наиболее многолетние пшеницы медленнее развиваются в первые фазы и медленнее отрастают.

Семена, собранные с растений F_1 , были посеяны осенью 1962 г. на делянках питомника широкорядным способом. Всего было 724 делянки площадью по $3 \times 0,5$ м. В F_2 по ритму развития наблюдалось расщепление, но большинство растений развивалось по типу зерноковых. Осенью 1963 г. после созревания зерна и его уборки растения интенсивно отрастали, и все поле имело вид посева зерноковых пшениц. Растения же типа многолетних пшениц с замедленным развитием оставались мало заметными. Весной 1964 г. после второй зимовки был проведен подсчет числа отросших и неотросших растений. Двухлетние растения с хорошим отрастанием были подсчитаны отдельно и пересажены на грядку, где продолжали вегетировать и дали урожай. Осенью 1964 г. и весной 1965 г. снова были проведены подсчеты растений (табл. 64).

Анализ большого числа гибридов показал, что у них ярко проявились расщепления по многолетности, причем большинство растений в каждой комбинации скрещивания относилось к типу зерноковых. Число двухлетних растений, как правило, не превышало одной трети от общего числа растений. Исключение составляют гибриды первой группы, полученные от скрещивания наиболее многолетней формы М 470 с зерноковыми пшеницами ЗП 1343 и ЗП 1345, являющимися в некоторой степени переходными от зерноковых к многолетним. В этих комбинаци-

ТАБЛИЦА 64

Число двух- и трехлетних растений F_2 , полученных от скрещивания многолетних пшениц с зерноковыми

Комбинации скрещивания	Общее число растений весной 1963 г.	Двухлетние растения весной 1964 г.		Группа скрещивания	Двухлетние растения с хорошим отрастанием		Трехлетние растения весной 1965 г.	
		число	%		число	%	число	%
М 470×ЗП 1345	955	354	37,1	I	215	22,4	95	9,9
ЗП 1345×М 470	1825	742	40,6	I	338	18,4	138	7,6
М 470×ЗП 1343	133	63	47,4	I	52	39,1	35	25,6
М 458×ЗП 1345	364	109	30,0	II	43	11,8	19	5,2
ЗП 1345×М 458	1771	497	35,7	II	225	12,7	92	5,2
М 458×ЗП 1343	490	143	29,1	II	62	12,6	15	3,1
ЗП 1343×М 458	1866	361	19,4	II	172	9,2	65	3,5
М 209×ЗП 1345	1751	358	20,4	III	157	9,0	33	1,9
ЗП 1345×М 209	926	208	22,5	III	84	9,0	11	1,2
М 209×ЗП 1343	1723	379	22,0	III	204	11,8	58	3,4
ЗП 1343×М 209	380	96	25,2	III	36	9,4	8	2,2
М 470×ЗП 108	1483	218	14,6	IV	97	6,5	37	2,5
ЗП 108×М 470	2195	345	15,8	IV	195	8,9	73	3,3
М 209×ЗП 108	554	74	12,8	V	24	4,3	3	0,5
ЗП 108×М 209	564	102	18,1	V	39	6,9	12	2,1
М 470	475	426	90,0	—	391	82,3	282	59,3
М 458	138	67	48,5	—	57	41,3	22	15,9
М 209	101	78	77,2	—	61	60,4	9	9,0
ЗП 1345	128	3	2,3	—	0	0,0	0	0,0
ЗП 108	117	0	0,0	—	0	0,0	0	0,0

ях общее число двухлетних растений составляло 37,1—47,4%, двухлетних с хорошим отрастанием — 18,4—39,1%, а трехлетних — 7,6—25,6%.

Значительно меньше двухлетних растений было у гибридов второй группы, полученных от скрещивания менее многолетних форм М 458 с теми же зерноковыми формами (комбинации 4—7), причем в одном случае (комбинация 7) число двухлетних растений было особенно низким (19,4%), возможно, в связи с неблагоприятным микрорельефом. По числу трехлетних растений (5,2—3,1%) эти комбинации также занимают второе место.

Третью группу составляют гибриды, полученные от гибридизации многолетней формы М 209 с этими же формами зерноковых (комбинации 8—11).

В четвертую группу входят гибриды многолетних форм М 470, скрещенные с типичной зерноковой ЗП 108 (комбинации 11—12).

Пятая группа гибридов — от гибридизации менее многолетней формы М 209 и зернокармовой ЗП 108 (комбинации 14—15) — близка по показателям к четвертой группе, особенно по числу двухлетних растений; число трехлетних растений в этой группе еще ниже.

Мы видим, что при гибридизации многолетних форм с зернокармовыми в F_2 в отдельных комбинациях выявляется резкая разница по числу выщепляющихся многолетних форм и степени их многолетности. Естественно, что у гибридов, полученных от скрещивания наиболее многолетних форм М 470 с зернокармовыми зимостойкими (ЗП 1345 и ЗП 1343), имеющими некоторое сходство с многолетними, формируется наибольшее число двух- и трехлетних растений. Менее многолетние пшеницы М 458 и М 209 дают меньшее число двух- и трехлетних растений. Большое значение также имеют генотипические особенности зернокармовых, взятых для гибридизации.

Анализ гибридного материала ясно показал, что признак многолетности у пшениц является полигенным и контролируется многими генами. Мы пока не располагаем достаточными данными о числе факторов, определяющих многолетность.

Полученные материалы ярко свидетельствуют о том, что признак многолетности является рецессивным по отношению к отращиванию зернокармовых пшениц и доминирует однолетность — более короткий общий период жизни растений. В этом случае имеется полная аналогия с озимостью и яровостью у однолетних пшениц гексаплоидной и тетраплоидной групп пшениц, у которых всегда доминирует яровость, т. е. более короткий период вегетации.

Разница между реципрокными скрещиваниями по выщеплению многолетних растений очень незначительная и неопределенная. Из семи проанализированных пар в трех случаях большее число двухлетних растений с хорошим отращиванием выщеплялось, когда материнским растением были многолетние формы (М 470 \times ЗП 1345, М 458 \times ЗП 1343 и М 209 \times ЗП 1343). В одном случае выщеплялось равное число двухлетних растений (М 209 \times ЗП 1345 и ЗП 1345 \times М 209), в трех случаях, когда многолетняя пшеница служила отцовской формой (ЗП 108 \times М 470, ЗП 1345 \times М 458, ЗП 108 \times М 209), число двухлетних растений было несколько выше (см. табл. 64).

Таким образом, направление скрещиваний не влияет на наследование многолетности, что свидетельствует о том, что этот признак контролируется генами ядра. Проведенные эксперименты по выявлению характера наследования многолетности позволили сделать следующие выводы.

При гибридизации представителей двух подвидов *T. agropyroticum*: ssp. *perenne* — многолетних пшениц с ssp. *submittans* — отращивающими (зернокармовыми), полученные растения первого

поколения развиваются по типу зернокармовых; многолетних растений не образуется.

Во втором поколении выщепляются двухлетние формы, число которых варьирует в очень широких пределах (от 12,8 до 47,4%) в зависимости от выраженности альтернативных признаков у родительских форм — степени многолетности и высокой интенсивности ритма развития.

Часть растений F_2 сохраняется и на третий год вегетации также в широко варьирующем числе (от 0,5 до 25,6%) в зависимости от комбинации скрещивания. Как правило, число трехлетних растений больше в тех комбинациях, которые имели относительно больше двухлетних форм.

Существенной и определенной разницы по числу двух- и трехлетних растений между реципрокными скрещиваниями нет, что свидетельствует о детерминации признака многолетности хромосомным комплексом.

Многолетность является рецессивным признаком по отношению к признаку отращивания у типа зернокармовых пшениц, т. е. доминирует более короткий период жизни растений.

Многолетность и отращивание у *T. agropyroticum* относятся к полигенным признакам, контролируемым многими генами четвертого пырейного генома.

Совершенно очевидно, что у видов пырея гены, контролирующие многолетность, включены во многие геномы, а не только в тот, которыми обладают многолетние пшеницы, так как многолетность пырея значительно выше, чем у многолетней пшеницы.

Систематическое исследование формообразовательных процессов при различных комбинациях скрещивания и разностороннее исследование созданных многолетних пшениц позволили вскрыть многие закономерности формирования новых многолетних и зернокармовых пшениц. В свою очередь это позволило усовершенствовать многие методические приемы при создании более совершенных форм пшенично-пырейных гибридов типа многолетней пшеницы. Большое внимание было обращено на структуру колоса, на преобладание в нем признаков мягкой пшеницы.

Решение этой задачи связано с большими трудностями, обусловленными определенной корреляцией пырейных признаков. Поэтому у 56-хромосомных пшенично-пырейных гибридов существует обратная корреляция между многолетностью и структурой колоса, о чем было сказано ранее. Здесь хочется подчеркнуть, что направленными межгибридными скрещиваниями и систематическими отборами во многих генерациях иногда удается нарушить эти жесткие связи признаков.

Механизм нарушений корреляционных связей в этом случае заключается в получении транслокаций между пырейными и пшеничными хромосомами, а затем в объединении в гибридной форме хромосом с соответствующими транслокациями. Для осуществления всех процессов по транслоцированию и затем получе-

нию форм с разрывом тесных коррелирующих признаков требуется напряженнейшая работа в течение многих, многих лет. Тем более, что для проверки многолетности у многолетних пшениц необходимы соответствующие полевые наблюдения и анализы в течение, по крайней мере, двух лет по каждой генерации гибридов.

В последние годы таким образом нами получены многолетние пшеницы с колосом пшеничного типа или близким к мягкой пшенице. Из них особенно интересны М 706, М 62 и М 990.

БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ МНОГОЛЕТНЕЙ ПШЕНИЦЫ

Исследование биологии цветения имеет большое значение для познания формообразовательного процесса и выбора метода при селекции новых форм многолетней пшеницы.

При изучении пшенично-пырейных гибридов, в том числе первых форм многолетней пшеницы, был установлен их чрезвычайно большой полиморфизм по способу опыления. Выделена вся гамма перехода от строгих самоопылителей до типичных перекрестноопыляющихся растений, совершенно неспособных плодоносить при принудительном самоопылении.

Первые стабильные многолетние пшеницы М 34085, М 23086, и М 2 были типично перекрестноопыляющимися формами. Исследование многолетней пшеницы М 2 показало, что цветение у нее проходит по типу форм с мужской стерильностью, степень которой во многом зависела от температуры и влажности воздуха в период прохождения микреспорогенеза, гаметогенеза и цветения. Кроме того, было выяснено, что в естественных условиях первые формы многолетних пшениц при открытом цветении легко опыляются пылью однолетних растений. В результате этого в последующих поколениях терялась многолетность вследствие элиминации хромосом пырейного генома, которым обладают многолетние пшеницы. Это обстоятельство заставляло нас при выведении новых сортов обращать особое внимание на самоопыление. Имеется в виду, что при посеве в производственных условиях, где имеются обширные площади мягкой пшеницы, пыльца с них будет опылять многолетнюю и последняя из-за этого будет терять свои специфические свойства.

Этот процесс мы наблюдали при испытании первых многолетних пшениц в условиях Казахстана и Киргизии в 1942—1945 гг. Посевы первой репродукции были совершенно однородными, а в дальнейшем на посевах следующих репродукций обнаруживалось очень большое количество растений типа мягкой пшеницы.

Попытки получить у многолетних пшениц М 2 и М 34085 самоопыляющиеся формы не дали положительных результатов. На

посевах М 2 перед цветением изолировали при помощи бумажных изоляторов по 2—3 тыс. колосьев. Затем после анализа для посева брали семена с высокоозерненных колосьев и высевали отдельными семьями, а для контроля также высевали семена со средне- и слабоозерненных колосьев. И в течение пяти генераций были повторены изоляции колосьев с последующим анализом их озерненности. В результате выяснено, что у М 2 таким методом получить самофертильные формы с высокой озерностью колосьев не представляется возможным. Дальнейшие исследования выявили у нее элементы мужской стерильности. Об этом подробно сказано в главе III.

При создании новых форм многолетней пшеницы нами по специально разработанной схеме проводились межгибридные скрещивания с подбором пар по комплексу наиболее ценных признаков. В этих скрещиваниях широко использовались и первые многолетние пшеницы М 23085, М 23086 и М 2.

У всех перспективных форм мы исследовали способность к самоопылению. И кроме того, высевали их на специальных изолированных участках. В результате таких систематических исследований созданные новые формы многолетней и зернокармальной пшеницы являются факультативными самоопылителями.

В этом отношении интересно привести результаты исследований по определению способа опыления и степени самофертильности у новых перспективных форм многолетней пшеницы (М 706, М 78, М 62, М 12) по сравнению с ранее выделенными формами этой культуры. На посевах первого года вегетации у 60 возрастных колосьев для проведения принудительного самоопыления, которое осуществлялось изоляцией каждого колоса пергаментными изоляторами до полного созревания. Другие 60 колосьев растений одинакового развития, отмеченные этикетками, служили для сравнения при свободном опылении. Озерненность колосьев и число семян на колосок при однократном самоопылении в первый год вегетации растений приведены в табл. 65.

Полученные данные показывают, что озерненность колосьев, находящихся под изолятором, и колосьев при свободном опылении довольно высокая, т. е. такая, как у многих сортов мягкой пшеницы. Особенно хорошие показатели у сорта М 706, где число зерен по отдельным годам варьирует в среднем от 47,6 до 31,0 на колос и от 2,90 до 2,25 на колосок. У сорта М 78 озерненность колосьев несколько ниже, а новые формы М 62 и М 12, исследование которых проводилось только один год, по числу зерен на колосок занимают примерно среднее положение между М 706 и М 78.

Сравнение озерненности колосьев, цветущих под изоляторами и без изоляторов, свидетельствует о том, что исследованные формы многолетней пшеницы можно считать в основном самоопыляющимися. Под изоляторами завязывается сравнительно высо-

ТАБЛИЦА 65

Озерненность колосьев многолетней пшеницы при однократном самоопылении

Сорт	Год проведения исследований	Самоопыление (под изолятором)			Свободное опыление (контроль)			Достоверность различий по Стьюденту по числу зерен на колосок (t)
		Число проанализированных колосьев	Число зерен на		Число проанализированных колосьев	Число зерен на		
			колос	колосок		колос	колосок	
М 706	1973	59	31,3±1,4	2,20±0,08	56	31,0±1,5	2,25±0,08	0,9
М 706	1974	57	43,4±1,3	2,28±0,08	60	47,2±1,3	2,62±0,11	2,3
М 706	1975	57	46,6±1,2	2,81±0,05	60	47,6±1,3	2,90±0,05	1,2
Среднее за три года		57,7	40,3±1,6	2,43±0,09	58,7	41,8±1,7	2,60±0,10	1,3
М 78	1973	57	30,8±0,8	1,82±0,03	55	30,9±1,1	1,96±0,05	2,3
М 78	1974	56	33,1±1,5	1,66±0,09	55	44,6±0,4	2,23±0,07	3,3
М 78	1975	59	40,9±1,6	2,37±0,07	58	47,3±1,2	2,66±0,06	3,2
Среднее за три года		57,3	34,7±1,6	1,95±0,08	56	40,8±1,2	2,28±0,07	3,3
М 62	1975	25	37,1±1,9	2,05±0,12	24	38,9±2,1	2,47±0,09	4,0
М 12	1975	23	33,4±1,7	2,21±0,10	25	36,8±1,9	2,40±0,11	2,0

кое число зерен в каждом колоске. Так, у М 702 это число варьирует по отдельным годам от 2,20 до 2,81. У остальных форм оно несколько ниже, но все же достаточно высокое, чтобы свидетельствовать о хорошей самофертильности исследованных многолетних пшениц по сравнению с первыми формами этого вида.

Но некоторая, хотя и незначительная, склонность к перекрестному опылению еще остается и у новых форм многолетней пшеницы. Об этом свидетельствуют полученные данные о достоверности различия по озерненности изолированных колосьев и контрольных (неизолированных). Необходимо отметить, что достоверность различий невелика. Так, у М 706 она варьирует по годам от 0,9 до 2,3, у М 78 — от 2,3 до 3,3. Следует также учесть, что некоторое снижение озерненности колосьев при их изоляции может быть вызвано неблагоприятным воздействием на физиологические процессы колоса самих изоляторов. Такое явление нередко наблюдается и при изоляции колосьев обычной мягкой пшеницы. Об этом же можно судить и по варьированию достоверности различий по озерненности изолированных и контрольных колосьев в зависимости от метеорологических условий года. Например, в 1973 г. достоверность различий у М 706 и

ТАБЛИЦА 66

Озерненность колосков при трехкратном самоопылении

Сорт	Самоопыление		Контроль		Достоверность различий по числу зерен на колосок
	Число зерен на		Число зерен на		
	колос	колосок	колос	колосок	
М 115	61,68±4,4	2,76±0,16	67,58±2,5	3,08±0,04	1,9
М 706	51,17±2,4	2,96±0,10	59,96±1,9	3,37±0,08	3,3
М 78	51,08±3,0	2,80±0,13	57,25±2,0	3,12±0,09	2,0

М 78 была наименьшей (0,9 и 2,3 соответственно), в 1974 г., наоборот, она была наибольшей (2,3 и 3,3), а в 1975 г. равна примерно средней величине между предыдущими годами.

Результаты опытов с трехкратным самоопылением, когда ежегодно посев трех сортов (М 115, М 706, М 78) проводился отдельно семенами с изолированных и с контрольных колосьев, приведены в табл. 66.

У М 706 числа зерен на один колосок при трехкратном самоопылении достоверно различаются ($t=3,3$). В то же время при однократном изолировании достоверные различия во все годы исследования были ниже. Это дает возможность с большей долей вероятности предположить, что систематические отборы и посев семенами с самоопыленных колосьев повышают в данном случае способность к самоопылению.

Но в отношении многолетней пшеницы М 78 этого сказать нельзя, так как у нее достоверность различий по озерненности колоска под изолятором и без изолятора при трехкратном самоопылении даже несколько ниже, чем при однократном. По-видимому, у этой формы способность к самоопылению уже достигла стабильного и определенного уровня.

Интересно отметить, что в потомстве, полученном от самоопыленных колосьев в течение одного и даже трех лет, не наблюдалось угнетения роста и развития растений. Анализ генераций после одного и трех лет самоопыления показал, что у всех изучаемых форм растения так же, как и в контроле, были выравненными по всем основным морфологическим и биологическим признакам. Эти факты подтверждают вывод о высокой способности новых форм многолетней пшеницы к самоопылению.

Если сравнить озерненность новых селекционных форм многолетней пшеницы с исходными формами, т. е. с формами, участвовавшими в гибридизации видов пыреев и сортов озимой мягкой пшеницы, а также с первыми образцами многолетних пшениц, то нетрудно заметить у них довольно существенные различия по биологии цветения.

Пырей — типично перекрестноопыляющееся растение. При изоляции колосьев различных образцов *A. glaucum* завязывается от 0 до 3,9 зерен на колос и только в отдельных случаях 20—25. У *A. elongatum* способность к самоопылению несколько выше (от 0 до 25, иногда завязывается до 35 зерен на колос). Небольшое снижение озерненности колосьев при их изоляции во время колошения и цветения наблюдается у мягкой пшеницы.

Первые формы многолетней пшеницы по биологии цветения совмещали признаки пшеницы и пырея и занимали по способности к самоопылению как бы промежуточное положение между пшеницей и пыреем.

Изучая особенности цветения многолетней пшеницы М 2, мы отмечали у нее большой полиморфизм по способу опыления. Среди растений М 2, полученных как от перекрестного опыления, так и от самоопыления, одинаково часто встречались формы с высокой и низкой степенью плодовитости.

Стремясь к созданию форм многолетних пшениц со стабильным самоопылением путем межгибридных скрещиваний октоплоидных пшенично-пырейных гибридов, мы отбирали родительские формы, обладающие способностью к самоопылению. У полученных таким образом гибридов проводили систематические отборы, при которых особое внимание обращали на способ их опыления. В результате были получены многолетние пшеницы, у которых в достаточно высокой степени выражена способность к самоопылению. В том числе были получены и исследуемые новые формы М 706, М 78, М 12, М 62 и др., у которых отмечена высокая плодовитость при самоопылении.

Наблюдения за цветением многолетней пшеницы в полевых условиях показали, что цветение цветков в колосе и колоске происходит почти в той же последовательности, что и у мягкой пшеницы. Процесс цветения и поведение пыльников у М 706, М 78, М 62 и М 12 протекает подобно тому, как это описано для *T. aestivum*.

Колоски многолетней пшеницы многоцветковые. Цветение происходит с одновременным выбрасыванием пыльников за пределы цветков. При этом нужно отметить, что цветочные пленки раскрываются несколько шире, чем у обычных пшениц. Пыльники растрескиваются, как правило, в момент полного раскрытия цветка и выбрасываются почти пустыми на сравнительно длинных тычиночных нитях. Период цветения многолетней пшеницы более растянут, чем у озимых однолетних пшениц.

Когда цветение протекает при жаркой, сухой погоде, у исследуемых многолетних пшениц наблюдается более ярко выраженный характер открытого цветения и перекрестного опыления. Об этом свидетельствуют факты появления отдельных гибридных растений у форм многолетней пшеницы, отличающихся по морфологическим признакам.

Результаты проведенных исследований перспективных много-

летних пшениц М 706 и М 78 показали, что по биологии цветения они в основном относятся к самоопыляющимся формам. Об этом свидетельствуют высокая озерненность колосьев при изоляции; отсутствие депрессии в развитии, росте и плодовитости растений у потомства, полученного от самоопыления; выравнивание растений исследованных форм по основным морфобиологическим признакам при их свободном цветении.

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ФОРМ МНОГОЛЕТНЕЙ ПШЕНИЦЫ

Цель настоящего исследования — выявление цитогенетических особенностей наиболее перспективных по тем или иным признакам форм многолетней пшеницы. Кроме того, необходимо было выявить цитогенетические особенности в зависимости от степени выраженности пшеничных или пырейных признаков у изучаемых форм, а также уточнить биологию цветения и возможность увеличения озерненности колоса у форм с недостаточной плодовитостью. Одна из главных задач нашего исследования — выяснить вопрос о том, сохраняются ли геномы пшеницы и пырея у многолетней пшеницы в «чистом виде» или между их хромосомами происходят транслокации. Решение всех этих вопросов имеет значение для уточнения методов дальнейших селекционных работ как по созданию новых форм многолетней пшеницы, так и при использовании многолетних пшениц в качестве доноров ценных признаков пырея при получении новых сортов и форм мягкой пшеницы.

Исследование проводили у следующих форм многолетней пшеницы: М 458, М 706, М 62, М 115, М 78, М 2, М 470, М 22 и М 23 (рис. 84). Все эти формы многолетней пшеницы созданы путем межродовой гибридизации сортов мягкой озимой пшеницы с пыреями *A. glaucum* и *A. elongatum* при последующем однократном беккроссе с мягкой или многолетней пшеницей и затем межгибридными скрещиваниями при искусственном или естественном переопылении.

По структуре колоса исследованные формы многолетней пшеницы можно распределить на три типа. Основным критерием для этого является степень проявления пшеничных и пырейных признаков, в том числе показатели плотности колоса, его ширина, форма колосков и колосковых чешуй. Первый тип характеризуется сравнительно широким и плотным колоском, приближающимся к колосу пшеницы ($D=14,0-17,5$). Колосковые чешуи также почти не отличимы от таковых у мягкой пшеницы. К этому типу относятся многолетние пшеницы М 458, М 706 и М 62. Второй тип занимает промежуточное положение. Колосья длинные, сравнительно плотные ($D=14-15$), но колоски

РИС. 84. Колосья многолетних пшениц

а — М 458; б — М 706; в — М 62; г — М 115; д — М 78; е — М 2; ж — М 470; з — М 22; и — М 23

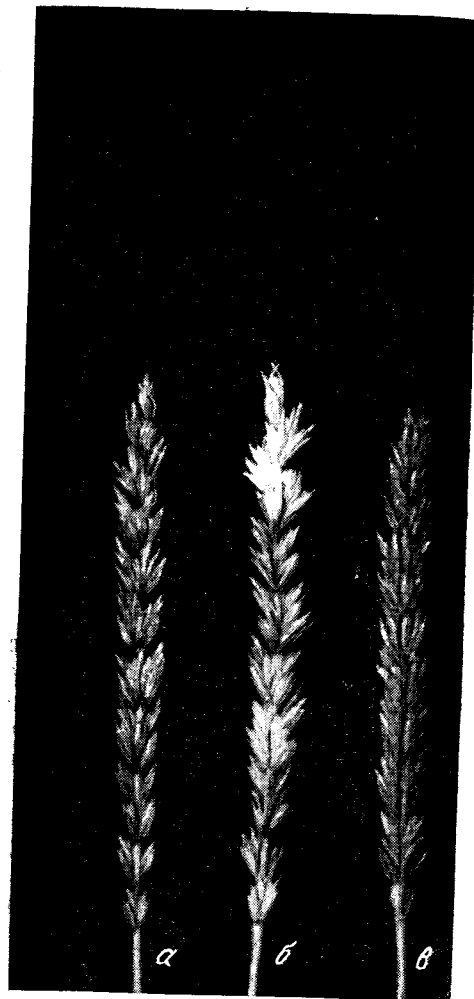
и колосковые чешуи длинные, узкие. Представителями этой группы являются М 115, М 78, М 2.

К третьему типу принадлежат формы, у которых колосья имеют сравнительно хорошо выраженные пырейные признаки. Колосья и колоски узкие, рыхлые ($D=10,8-11,8$), колосковые чешуи узкие и длинные. Сюда относятся М 470, М 22 и М 23. В табл. 67 приведены основные показатели, характеризующие структуру колоса у изучаемых форм многолетней пшеницы.

Наряду с морфологическими чертами пырея пшенично-пырейные гибриды третьего типа имеют и наиболее выраженные физиологические признаки этого рода, такие, как многолетность, зимостойкость и замедленное развитие. В последние годы, хотя и с большими трудностями, нам удалось разбеднить эти коррелирующие признаки у некоторых форм. В течение продолжительного времени (более десяти лет) самыми многолетними оставались формы, относящиеся к третьему типу.

Все формы многолетней пшеницы имеют в соматических клетках $2n=56$ хромосом, причем у М 458, М 706, М 2, М 470, М 22 и М 23 нередко наблюдаются анеуплоидные растения, чаще всего моносомы с числом хромосом, равным 55, и значительно реже — трисомы ($2n=57$). На рис. 85 показана метафазная пластинка М 706 с $2n=56$.

Из восьми геномов многолетних пшениц шесть являются пшеничными (ААВВДД) и два пырейными (E_1, E_1). Это легко обнаруживается при исследовании гибридов первого поколения, по-



лученных от гибридизации многолетних пшениц с сортами мягкой пшеницы ($2n=42$). У этих гибридов в соматических клетках $2n=49$ хромосомам, в мейозе отчетливо наблюдается 21 бивалент и 7 унивалентов. Особенно они хорошо видны в анафазе I, когда компоненты, составляющие биваленты, расходятся к полюсам, а униваленты занимают экваториальную часть клетки. Совершенно очевидно, что биваленты в числе 21 образуются в результате сдвигивания хромосом геномов мягкой пшеницы (АВД) с такими же геномами (АВД), имеющимися у многолетних пшениц. А в унивалентном состоянии остаются 7 хромосом генома пырея (E_1), который имеется у многолетней пшеницы. Хромосомы этого генома обуславливают все своеобразие многолетних

пшениц. Гибриды, полученные от скрещивания многолетней и мягкой пшеницы, уже в первом поколении в значительной степени фертильны, причем фертильность их увеличивается с каждым последующим поколением. У них постепенно элиминируются пырейные хромосомы, которые в мейозе остаются унивалентными. В результате в третьем-четвертом, а иногда даже во втором поколении формируются растения, по внешнему виду, как пра-

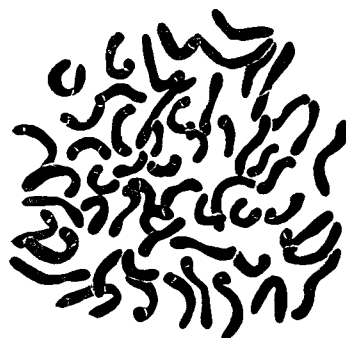


РИС. 85. Метафазная пластинка многолетней пшеницы М 706 ($2n = 56$)

вило, не отличающиеся от мягкой пшеницы. Но по отдельным физиологическим и биохимическим признакам некоторые из этих форм имеют показатели, свидетельствующие о наличии наследственного материала от пырея.

Исследование микроспорогенеза у многолетних пшениц показало, что в основных чертах он протекает нормально или почти нормально. Но между отдельными формами имеются некоторые различия.

ТАБЛИЦА 67

Основные показатели структуры колоса у форм многолетней пшеницы

Тип колоса	Форма пшеницы	Длина колоса, см	Число колосков	Плотность колоса, Д	Число зерен на	
					колос	колосок
I	М 458	17,2	19,2	14,2	50,5	2,5
I	М 706	16,2	20,5	14,9	78,2	3,8
I	М 62	16,7	21,6	17,5	72,0	3,3
II	М 115	21,4	17,6	14,8	52,3	2,9
II	М 78	22,0	20,0	15,0	58,1	3,0
II	М 2	21,0	20,0	14,0	37,0	1,9
III	М 470	20,0	16,0	11,8	40,5	2,6
III	М 22	19,8	15,8	10,8	40,8	2,6
III	М 23	19,2	15,9	11,2	42,8	2,7

ТАБЛИЦА 68

Распределение метафаз I в зависимости от числа бивалентов у многолетних пшениц ($2n=56$)

Форма многолетней пшеницы	Тип колоса	Число исследованных клеток	Число клеток (в %) с бивалентами							
			21	22	23	24	25	26	27	28
М 458	I	102	—	—	—	3,0	4,0	5,9	6,9	80,2
М 706	I	117	—	—	0,9	0,0	2,9	2,9	1,9	91,4
М 62	I	106	—	—	0,9	0,0	0,9	2,8	5,7	90,6
М 115	II	112	—	—	—	4,3	1,8	5,3	4,6	85,8
М 78	II	105	—	—	—	—	1,7	2,3	9,0	88,8
М 2	II	103	0,9	0,9	1,9	2,8	3,8	3,8	10,9	72,8
М 470	III	105	—	—	0,9	0,9	4,8	3,8	5,7	88,8
М 22	III	92	—	—	—	2,2	2,8	8,5	8,5	78,3
М 23	III	96	—	—	1,2	3,1	13,5	6,6	3,1	71,7

Наиболее существенным показателем, характеризующим мейоз, является процесс сдваивания хромосом. В табл. 68 приведены результаты анализа материнских клеток микроспор по процентному соотношению клеток, имеющих то или иное число бивалентов.

У всех исследованных форм многолетней пшеницы высокий процент клеток с полным сдваиванием хромосом, т. е. имеющих 28 бивалентов. Наиболее высокий процент у М 706, М 62, М 78, несколько ниже у М 115, М 470 и М 458 и еще ниже у М 22, М 2 и М 23.

Попытка установить связь между принадлежностью формы многолетней пшеницы к той или иной группе, т. е. степенью выраженности у нее пырейных признаков, и числом бивалентов показала, что такой связи нет.

В каждой из исследованных групп имеются формы с относительно большим и малым числом клеток, имеющих высокий показатель бивалентной конъюгации. Например, в первой группе у М 62 — 90,6% клеток имеют по 28_{II}, а у М 458 из этой же группы этот показатель на 10% ниже. И такая же примерно разница в пределах второй и третьей групп, где, например, у М 78 число клеток с 28_{II} составляло 88,8%, а у М 2 — 72,8%.

Во многих случаях у тех форм, у которых не было обнаружено анеуплоидных форм, процент клеток с 28_{II} выше, чем у тех, где встречаются анеуплоиды. Но четкой закономерности в этом отношении установить не удалось.

В большинстве случаев у исследованных многолетних пшениц почти все биваленты закрытого типа (рис. 86, а). Но наблюдается некоторая асинхронность в разъединении компонентов, когда у отдельных бивалентов с одного конца еще остаются хиазмы (рис. 86, б—г), а вторые концы уже становятся свободными, и

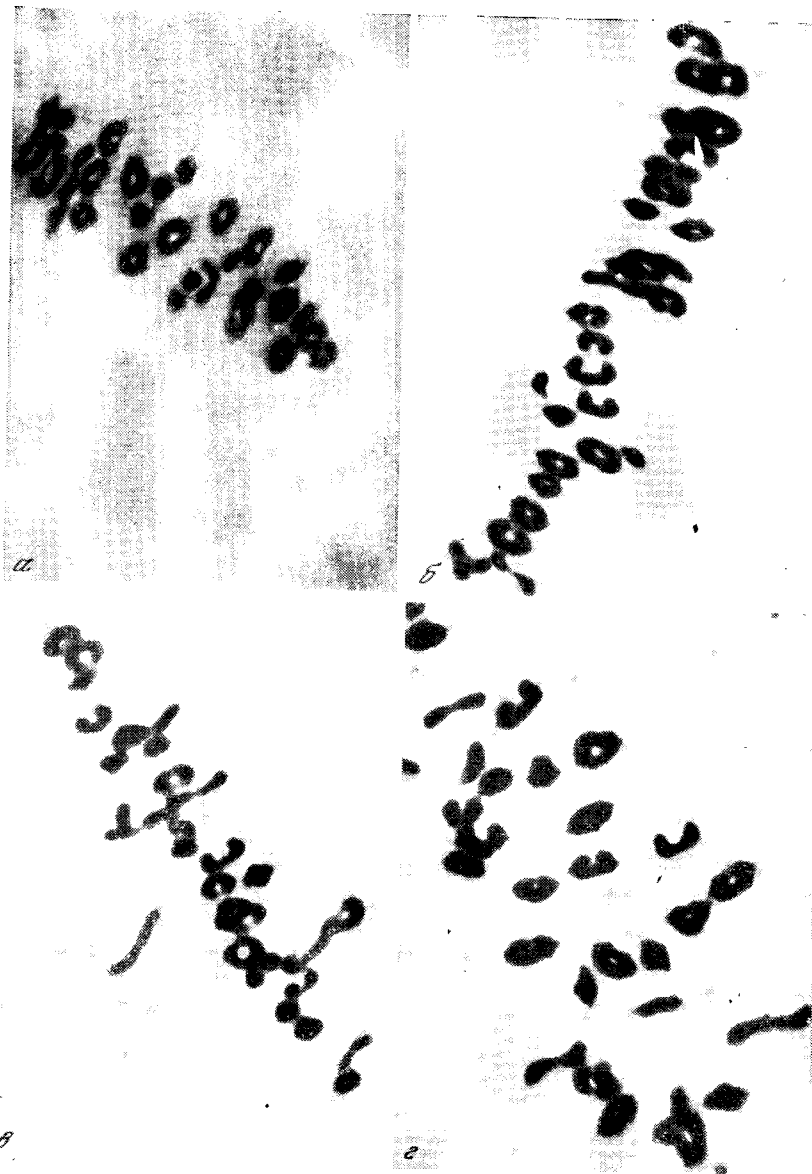


РИС. 86. Типы метафаз первого деления мейоза

а — все 28 бивалентов закрытого типа; б, в, г — асинхронность в разъединении и расхождении компонентов бивалентов, у семи бивалентов хиазмы сохранились только на одном конце

тогда биваленты имеют вид развернутых, т. е. как бы конъюгация хромосом происходит только в одной точке.

Таким образом, у всех многолетних пшениц бивалентная конъюгация является основной, что свидетельствует о высокой сбалансированности хромосомного комплекса, несмотря на то, что он включает геномы двух родов.

В отдельных клетках в фазе диакинеза и метафазы I наблюдаются единичные триваленты и квадринанты. Число клеток с три- и квадринантами составляет максимально один процент от общего числа этих фигур деления. В одной клетке, как правило, встречается не более одного три- или квадринанта.

Хромосомы в этих ассоциациях соединяются в большинстве случаев концами, образуя своего рода цепочку или иногда в форме кольца. На рис. 87 (а, б) представлены различные три- и квадринанты. Судя по величине и структуре компонентов, составляющих три- и квадринанты, эти хромосомные ассоциации образуются не всегда одними и теми же хромосомами. Иногда их компонентами являются наибольшие по величине, почти равноплечие хромосомы, иногда другие хромосомы, отличающиеся величиной и расположением центромеры. Разница между отдельными формами многолетней пшеницы по образованию мультивалентов незначительна.

Анафазы в большинстве случаев правильные (рис. 87, г—е). Число анафаз с отстающими хромосомами (рис. 87, д) варьирует от 77,1 до 95,5, а у М 2 этот показатель равен всего лишь 70,0%. Но разница между большинством исследованных форм не столь велика (табл. 69) так же, как и в отношении образования числа бивалентов в диакинезе и в метафазе I. Этим, по-

ТАБЛИЦА 69

Результаты анализа анафаз в зависимости от числа отстающих хромосом

Форма много- летней пшеницы	Иссле- довано клеток	Число клеток (в %) с отстающими хромосомами							
		0	1	2	3	4	5	6	7
М 458	107	83,3	4,0	4,7	1,9	4,5	0,0	1,9	—
М 706	110	95,5	1,8	1,5	0,8	0,4	—	—	—
М 62	105	93,2	1,9	4,9	—	—	—	—	—
М 115	106	91,5	1,9	5,7	0,9	—	—	—	—
М 78	115	87,1	6,7	2,8	1,8	1,6	—	—	—
М 2	112	70,0	7,7	5,6	5,9	6,3	0,0	2,7	1,8
М 470	120	88,0	5,3	4,3	0,0	2,5	—	—	—
М 22	95	75,0	12,5	6,0	6,5	—	—	—	—
М 23	90	77,1	10,2	5,6	5,1	2,0	—	—	—

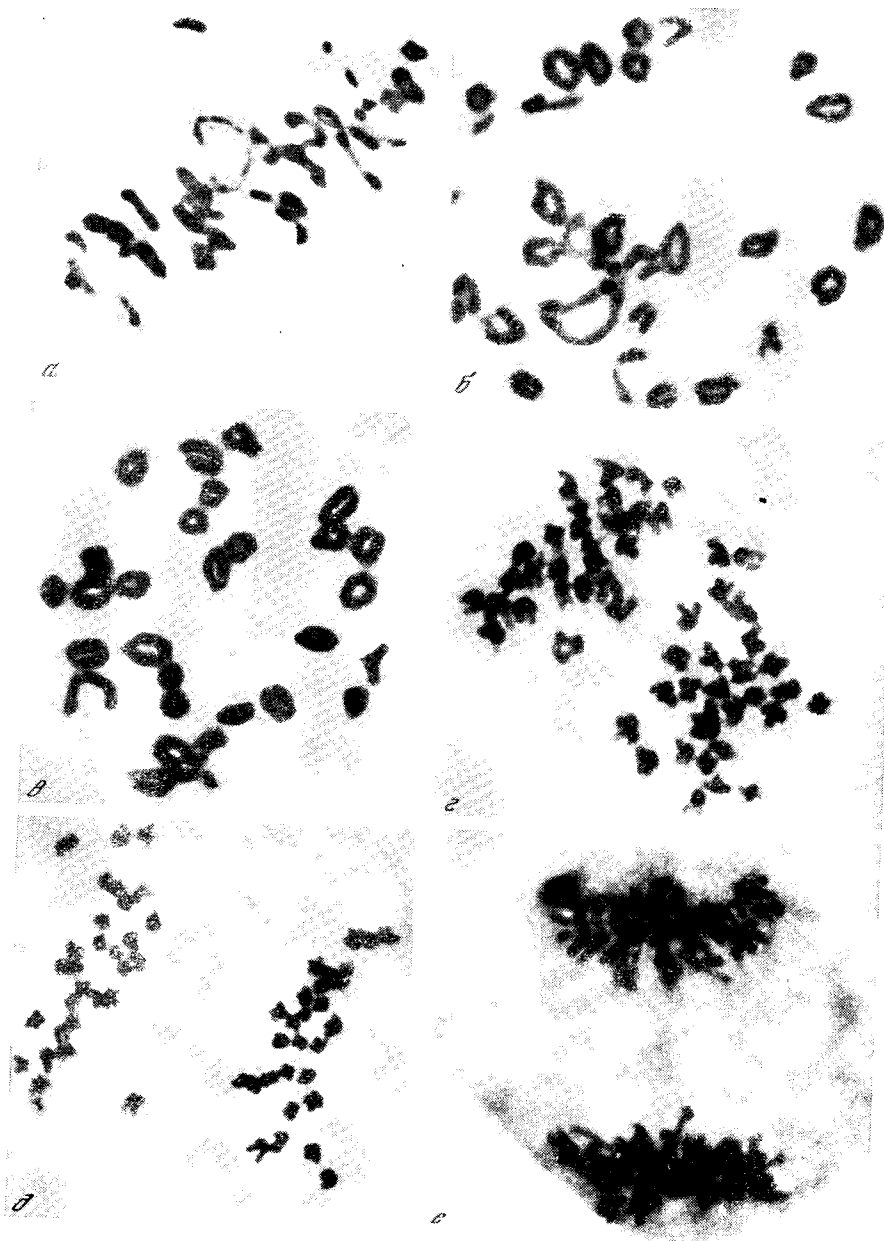


РИС. 87. Типы метафаз и анафаз первого деления мейоза
а, б — метафаза I с квадривалентами; г — анафаза I (28 + 28); д — анафаза I с одним отстающим унивентом; е — поздняя анафаза I (правильная)

видимому, можно объяснить, что порядок сортов в зависимости от процента нормальных анафаз почти такой же, как при распределении в метафазе I по числу бивалентов. Также на первом месте по числу правильных анафаз стоит М 706, на втором — М 62, а на последних местах — М 22, М 23 и М 2.

Дальнейшее течение мейоза имеет сравнительно небольшие и немногочисленные отклонения от нормы (рис. 88, а). В отдельных диадах можно видеть микронуклеусы (рис. 88, б). В анафазах и телофазах второго деления изредка наблюдаются отстающие хромосомы. В итоге процент нормально сформированных тетрад и пыльцевых зерен достаточно высок, чтобы обеспечить растрескивание пыльников и опыление цветков. Количество нормально сформированных пыльцевых зерен в пыльниках многолетней пшеницы в среднем за три года приведено ниже.

Форма многолетней пшеницы	М 458	М 706	М 62	М 115	М 78	М 2	М 470	М 22	М 23
Количество нормальной пыльцы, %	92±23	95±2,1	98±1,7	83±4,7	94±2,8	66±23,5	90±7,1	70±10,0	73±9,1

Нормальные пыльцевые зерна хорошо выполнены цитоплазмой и имеют два спермия и вегетативное ядро (см. рис. 84).

Характер цветения многолетних пшениц отличается большим разнообразием. Некоторые формы в большей степени склонны к перекрестному опылению, но имеются и самоопыляющиеся формы. Проводя селекционные работы, мы стремимся к выведению самоопыляющихся многолетних пшениц с тем, чтобы они при посеве вблизи мягких и твердых пшениц не опылялись последними и не теряли бы своего основного свойства — многолетности.

Почти все сорта многолетней пшеницы, о которых идет речь в настоящей работе, в основном относятся к самоопыляющимся формам. Об этом можно судить по хорошей озерненности колосьев под изоляторами, по закрытым цветкам во время цветения и по степени стабильности их при репродукциях, вблизи других форм. Исключением является многолетняя пшеница М 2; у нее при цветении, особенно в жаркую и сухую погоду, цветки долгое время остаются открытыми с выброшенными не растрескивающимися пыльниками, так же, как и у растений с мужской стерильностью.

Озерненность колосьев перспективных форм хороша, многолетние пшеницы М 22 и М 23 были выбракованы из-за недостаточной продуктивности.

Систематические отборы из гибридных популяций, высеваемых по отдельным комбинациям скрещивания, позволили получить формы с хорошими продуктивными колосьями.

Проведенные исследования и систематические наблюдения за развитием, плодоношением и наследованием признаков у очень большого числа разнообразных форм пшенично-пырейных гибридов типа многолетней пшеницы подтверждают положение о том,

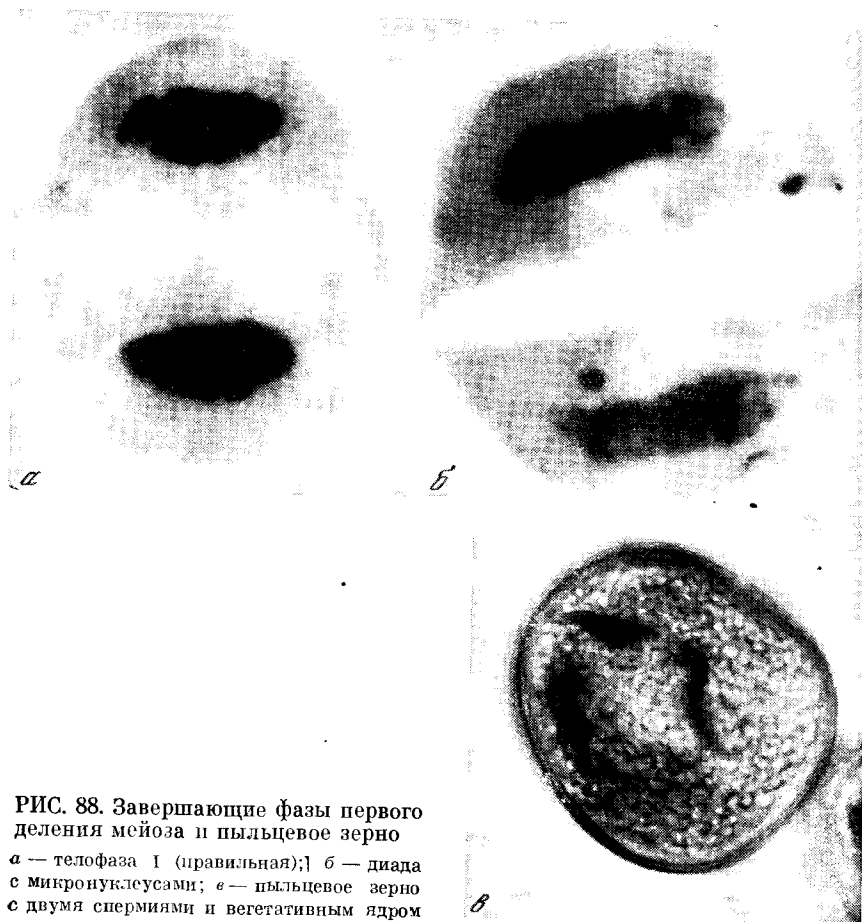


РИС. 88. Завершающие фазы первого деления мейоза и пыльцевое зерно
а — телофаза I (правильная); б — диада с микронуклеусами; в — пыльцевое зерно с двумя спермиями и вегетативным ядром

что имеются многочисленные и разнообразные по морфологическим признакам представители совершенно нового вида пшеницы.

У всех исследованных многолетних пшениц бивалентная конъюгация является основной, что свидетельствует о высокой сбалансированности их хромосомного комплекса, несмотря на то, что он включает геномы пшеницы ($6x$) и пырея ($2x$). Число клеток с полным сдваиванием хромосом у различных форм составляет 71,7—91,4%.

В пределах каждой группы, на которые распределены многолетние пшеницы в зависимости от степени проявления пшеничных или пырейных признаков, имеются формы с высоким и несколько меньшим числом ассоциирующих хромосом. Так, в группе I, растения которой наиболее сходны с пшеницей, имеются формы, содержащие не только высокий процент (91,4%) клеток с $2n$, т. е. с полной бивалентной конъюгацией хромосом, но и несколь-

ко сниженный (80,2%). В группе III, характеризующейся наибольшим проявлением пырейных признаков, две формы (М 22 и М 23) имеют меньшее число клеток с полным сдваиванием хромосом (71,7 и 78,3%), а одна форма (М 470) по этому показателю имеет более высокий процент (83,8%). Таким образом, эта форма имеет показатель бивалентной конъюгации не ниже, чем некоторые многолетние пшеницы из группы I.

У группы II также нет четкого разграничения с остальными группами. Но следует отметить, что М 2 среди других многолетних пшениц занимает особое место. У нее ярко выражена мужская стерильность, причем в мейозе наблюдаются существенные отклонения. Степень проявления этих отклонений варьирует в зависимости от температуры и влажности окружающей среды во время микроспорогенеза и гаметогенеза.

Представляет большой интерес образование, хотя и в небольшом числе, три- и квадριвалентов у форм многолетней пшеницы. И поскольку у мягкой пшеницы подобных мультивалентов никогда не наблюдается, образование их у многолетних пшениц свидетельствует о наличии транслокаций между хромосомами пшеницы и пырея. Иначе говоря, мультиваленты являются результатом образования хиазм между транслоцированными участками хромосом пырея в хромосомы пшеницы и, наоборот, фрагментов хромосом пшеницы в хромосомы пырея. Имеются основания предполагать, что процесс транслоцирования между хромосомами пшеницы и пырея продолжается в последующих генерациях многолетней пшеницы.

Наличие у многолетней пшеницы в хромосомах пшеницы отдельных фрагментов от хромосом пырея делает их ценным материалом для селекции мягкой пшеницы. Они могут быть использованы в качестве доноров таких ценных пырейных признаков, как зимостойкость, высокое содержание протеина в зерне, устойчивость против бактериальных и грибных заболеваний, которыми обладают многолетние пшеницы.

Однако для успешной передачи наследственных свойств пырея этим путем необходимы значительные масштабы гибридизации однолетних и многолетних пшениц, так как число материнских клеток микроспор с мультивалентами, свидетельствующих о соответствующих транслокациях, невелико (1—3%). Но в то же время вполне возможно предположить значительно большее число транслоцированных пырейных фрагментов в пшеничные хромосомы, поскольку не все они ведут к образованию мультивалентов.

К сожалению, существенных различий между отдельными группами и формами многолетней пшеницы по образованию три- и квадριвалентов обнаружить не удалось. Возможно, что при больших масштабах исследований такие различия будут выявлены. В связи с тем, что они существенно не отличаются между собой по числу поливалентов, то и выбор донора со стороны многолетней пшеницы для передачи ценных признаков мягкой пше-

ницы целесообразнее вести по комплексу их положительных признаков.

Благодаря бивалентной конъюгации, составляющей основу ассоциирования хромосом, весь процесс микроспорогенеза у наиболее перспективных форм многолетней пшеницы протекает сбалансированно за небольшими исключениями, не имеющими по существу какого-либо значения при их репродукции. Это также служит подтверждением, что эти пшеницы не временные гибридные расщепляющиеся формы, а стабильные представители нового вида, не теряющие своих основных характерных черт.

Основная масса пыльцевых зерен, образующихся в результате нормального или почти нормального мейоза, является функционально способной. В пыльниках всех перспективных форм многолетней пшеницы образуется достаточное количество нормальной пыльцы, чтобы обеспечить их хорошее растрескивание и процессы само- и перекрестного опыления и оплодотворения, в результате чего наблюдается хорошая завязываемость семян и озерненность колосьев.

Исключение представляет М 2, у которой проявляется мужская стерильность, и часто ее пыльники остаются нелопнувшими, а семена завязываются в результате перекрестного опыления.

Между остальными формами многолетней пшеницы также имеются некоторые различия в содержании нормальной пыльцы. Но они не являются столь существенными, чтобы отразиться на завязываемости семян.

Возможно, что несколько пониженное содержание нормальной пыльцы в пыльниках М 22, М 23 и М 115 является результатом наличия моносомиков и трисомиков. Но все же количество нормальной пыльцы достаточное и в процессе конкуренции при оплодотворении преимущество имеют гаметы с нормальным числом хромосом.

Большое число зерен на колос наблюдается, как правило, у растений, относящихся к первому и второму типам, т. е. имеющих колосья, которые по структуре близки к мягкой пшенице. Объясняется это в данном случае не различиями по фертильности между исследованными типами многолетней пшеницы, а главным образом тем, что они имеют более плотные колосья с большим числом колосков и цветков, чем колосья многолетних пшениц третьего типа.

При сравнении исследованных многолетних пшениц обращает на себя внимание тот факт, что формы, полученные за последние годы, имеют более хорошо выраженную бивалентную конъюгацию, процент нормальной пыльцы и озерненности колоса (М 706, М 62, М 78) выше, чем у более ранних форм (М 115, М 482, М 470, М 22, М 23). Такое явление, по-видимому, объясняется результатом естественного и искусственного отборов, направленных на увеличение плодovitости растений.

Таким образом, у всех исследованных нами перспективных

форм многолетней пшеницы $2n=56\pm1$ или близкое к этому анеупloidное число, независимо от структуры колоса и принадлежности к тому или иному типу. Основными хромосомными ассоциациями в диакinesis и метафазе I мейоза являются биваленты, но с некоторым варьированием (в их числе клетки с полной бивалентной конъюгацией в зависимости от формы многолетней пшеницы составляют от 71,7 до 91,4%). Это свидетельствует о высокой сбалансированности хромосомного комплекса, несмотря на то, что он включает геномы пшеницы (6x) и пырея (2x).

В отдельных клетках, составляющих 1—3%, наблюдаются три- и квадриваленты, что свидетельствует о наличии транслокаций между пшеничными и пырейными хромосомами. Этот факт представляет интерес для использования многолетних пшениц в качестве доноров для передачи отдельных фрагментов пырейных хромосом в мягкую пшеницу.

Дальнейшие фазы мейоза протекают в основном нормально за очень редким исключением, не имеющим существенного значения.

Основная масса пыльцы (80—100%) является нормальной, что обеспечивает растрескивание пыльников и осуществление, как правило, самоопыления и в некоторых случаях перекрестного опыления.

Среди некоторых форм многолетней пшеницы встречаются моно- и трисомные растения, число которых колеблется по отдельным годам от 1 до 5%.

Среди исследованных многолетних пшениц почти по всем показателям, связанным с мейозом, пониженным количеством нормальной пыльцы и озерненностью колоса, резко выделяется М 2, что объясняется наличием у нее элементов мужской стерильности.

ТРЕХРОДОВЫЕ ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНО-РЖАНЫЕ АМФИДИПЛОИДЫ И ИХ ПОТОМСТВО

С целью создания многолетних пшениц с повышенной многолетностью и в то же время имеющих продуктивный крупный колос, была поставлена задача — получить гибриды от скрещивания многолетней пшеницы с многолетней рожью. С этой целью проведена гибридизация новых форм многолетней пшеницы ($2n=56$) с многолетней гибридной рожью А. И. Державина ($2n=14$).

Процент завязывания гибридных семян при гибридизации многолетней пшеницы с многолетней рожью в среднем за три года составляет 0,2% с колебанием от 0 до 0,7%, в зависимости от комбинации скрещивания и метеорологических условий во время гибридизации.

В случае, когда многолетняя рожь служила материнским растением, несмотря на многочисленные скрещивания, не завязалось ни одного гибридного семени.

Гибридные растения первого поколения совмещают признаки родительских форм, т. е. мягкой пшеницы, пырея и гибридной многолетней ржи. В соматических клетках этих растений $2n=35$ хромосом, из них 21 пшеничная, 7 пырейных, полученных гибридами от многолетней пшеницы, и 7 от многолетней гибридной ржи.

Растения мощные с ярким проявлением гетерозиса, 125—135 см высотой, многолетние, с большим числом (25—37) колосоносных побегов. Новые побеги возобновления так же, как у многолетней пшеницы и многолетней гибридной ржи, развиваются до глубокой осени. По строению колоса гибриды F_1 являются промежуточными между многолетней пшеницей и многолетней гибридной рожью (рис. 89). Колосья длинные (18—20 см), средней плотности, на 10 см длины колоса приходится 12—13 члеников колосового стержня. Колоски узкие, пяти-шестичлениковые, несколько напоминающие ржаные. Цветочные пленки с остевидными заострениями. Колосовые пленки узкие, длинные, по их киллю хорошо выражены зубчики. Соломина под колосом у большинства растений имеет опушение. Последние два признака являются характерными для многолетней гибридной ржи.

Исследование микроспорогенеза у F_1 показало, что он протекает с большими нарушениями, характерными для гибридов отдаленных скрещиваний. Наблюдаемые в метафазе первого деления отдельные биваленты образуются главным образом в результате аутосиндеза гомеологичных хромосом пшеницы. В результате неправильного мейоза пыльца у первого поколения нежизнеспособная. Анализ ее под микроскопом в ацетокармине показал, что пылевые зерна пустые, резко различной величины от 25 до 70 мкм. В некоторых пыльниках среди основной массы пустых пылевых зерен встречаются выполненные цитоплазмой крупного размера зерна с диаметром 67—72 мкм (рис. 90, а). Вероятно, такие пылинки образуются в результате реституционного деления материнских клеток пыльцы (МКП). Все пылинки сухие, нерастрескивающиеся. Растения полностью стерильны. Во время цветения цветки в течение 10—14 дней остаются широко раскрытыми. Стерильность растений обусловлена абортивностью как пыльцы, так и яйцеклеток.

С целью преодоления стерильности гибридов первого поколения они были вегетативно размножены, т. е. расклонированы, а затем обработаны колхицином. Для этого молодые растения в фазе кушения, после отмывки корней от земли, помещали в 0,2%-ный водный раствор колхицина на 2 ч. Для лучшего проникновения колхицина в точку роста у побегов делали небольшой надрез лезвием безопасной бритвы и помещали их в эксикатор, из которого откачивали воздух. После колхицинирования растения промывали в течение 10 мин в проточной воде и затем высаживали в пикировочные ящики с плодородной почвой. У обработанных таким образом клонов первого поколения трехродовых гибридов мы

РИС. 89. Колосья многолетней пшеницы (а), гибрида F_1 (многолетняя пшеница × многолетняя рожь) (б) и многолетней ржи (в)



получили амфидиплоидные растения, в соматических клетках которых $2n=70$ хромосом (рис. 91). Но в большинстве случаев у колхицинированных клонов только отдельные побеги бывают амфидиплоидными, т. е. по плоидности такие растения являются химерными. Отличие амфидиплоидных побегов от амфигаплоидных не очень заметное. Последние растут и развиваются несколько быстрее. У амфидиплоидных иногда бывает немного искривлено жилкование листовой пластинки и она бывает чуть толще. Иногда можно обнаружить у них немного утолщенную соломину. В некоторых случаях наблюдается небольшое увеличение язычка при отличии тетраплоидных побегов ржи, возникающих из диплоидных семян или диплоидных растений после обработки их колхицином.

Колосья амфидиплоидов первого поколения (АД₁), как правило, несколько крупнее исходных амфигаплоидных за счет увели-



РИС. 90. Пыльца первого поколения пшенично-пырейно-ржаного гибрида (а) и первого поколения амфидиплоида (б) (около 50% пыльцы является нормальной и функционально способной)

чения цветков, колосковых и цветочных пленок. Весь колос несколько грубее и жестче (рис. 92, а, б). Но в зеленом состоянии эти отличительные черты не всегда обнаруживаются. А некоторые колосья АД₁ и в зрелом состоянии почти не отличимы от диплоидных, за исключением того, что в них завязываются зерновки.

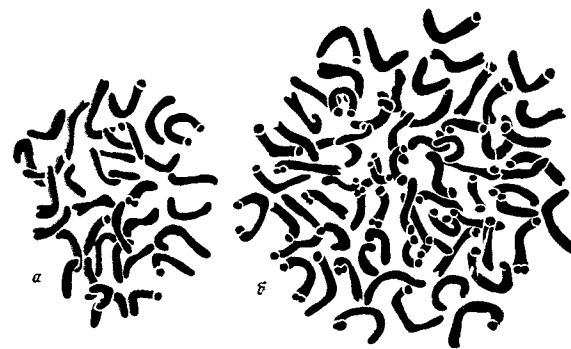


РИС. 91. Метафазные пластинки хромосом

а — трехродовой гибрид ($2n = 35$);
б — амфидиплоид ($2n = 70$)



РИС. 92. Колосья трехродового пшенично-пырейно-ржаного гибрида F₁ (а) и амфидиплоида (б)

У наших растений наиболее достоверное отличие амфидиплоидных побегов от амфигаплоидных обнаруживается во время цветения, когда пыльники растрескиваются и пыльца из них высыпается наружу. Но часто и у амфидиплоидных колосьев пыльники остаются нерастрескивающимися, особенно если цветение протекает в жаркую и сухую погоду.

Специальный анализ пыльцы у амфидиплоидных побегов показал, что по фертильности ее наблюдается широкое варьирование. В некоторых цветках количество нормальных пыльцевых зерен в пыльниках составляет 50—70%. Такие пыльники, как правило, растрескиваются. В других цветках пыльники содержат всего лишь 20—30% хорошо окрашивающихся в кармине пылинков. Необходимо отметить, что в пределах даже одного колоса у различных цветков, цветущих в различные дни, количество нормальной пыльцы часто бывает различным. По-видимому, так же, как у пшенично-пырейных гибридов младших поколений, различия в количестве нормальной пыльцы у одного и того же растения зависят от температуры и влажности, при которых протекает микроспорогенез и гаметогенез.

К настоящему времени от одного из трехродовых гибридов, полученного в 1970 г. под № 802, имеются растения второго и третьего поколений амфидиплоидов, а по другим, полученным в последующие годы, имеется только первое поколение, их амфидиплоиды и единичные растения второго поколения. Поэтому здесь дано описание потомства только одного гибрида — № 802.

Растения первого поколения трехродовых гибридов № 802 с амфидиплоидными побегами в 1971 г. во время цветения находились в оранжерее, где не было никаких других растений, которыми они могли бы опылиться.

Зерновки завязывались как от самоопыления, так и от искусственного опыления пыльцой, собранной с разных колосьев или с разных клонов одного гибрида № 802. Завязывались семена и в тех случаях, когда пыльники с малым количеством нормальной пыльцы не растрескивались, их вскрывали пинцетом и извлеченной таким образом пыльцой опыляли эти же цветки, т. е. во всех этих случаях зерновки, по существу, завязывались от самоопыления. Число зерновок в одном колосе варьировало от 0 до 11.

В 1972 г. все гибридные клоны первого поколения были высажены в грядки питомника, где росли различные пшенично-пырейные гибриды, в том числе многолетние пшеницы, виды пырея, скрещивающиеся с пшеницей (*A. glaucum* и *A. elongatum*), и многолетняя гибридная рожь. Поэтому в этом случае зерновки могли завязываться как от самоопыления, так и от опыления пыльцой этих растений, что безусловно имело место.

Семена амфидиплоидов первого поколения красные, но разного оттенка. Несколько различаются они по величине, форме и выполненности в пределах растения и даже в пределах одного колоса. Большинство из них похожи на семена 56-хромосомных

пшенично-пырейных гибридов. Они удлинено-овальные, с широкой бороздкой, но щупловатые. Однако имеются семена овальные и укороченно-овальные с хорошей выполненностью. Если сравнить семена, собранные в 1971 и 1972 гг., то последние характеризовались большим разнообразием.

Семена, собранные с амфидиплоидов в осенний период, высаживали в феврале в оранжерею. Всхожесть семян амфидиплоидов хорошая (87—92%). Семена предварительно проращивали в чашках Петри, а затем высаживали в пикировочные ящики. С появлением всходов их переносили в холодное отделение оранжереи, где с половины февраля до первой половины апреля они находились при температуре около 5—7°. С наступлением теплых солнечных дней пикировочные ящики с молодыми растениями были выставлены на открытые стеллажи на улицу. В ночные часы здесь нередко были заморозки. В первых числах мая растения в фазе кущения были высажены на грядки питомника площадью питания 25×25 см. В 1972 г. было высажено таким образом 50, а в 1973 г. 170 растений второго поколения трехродовых амфидиплоидов.

Фенологические наблюдения и анализы проводятся по каждому растению отдельно. Все растения второго поколения озимые, многолетние, мощные, с хорошей кустистостью, высокой устойчивостью против грибных и бактериальных заболеваний.

Благодаря многолетности гибридов мы с одних и тех же амфидиплоидов первого поколения собрали семена в 1971 и 1972 гг. и поэтому в дальнейшем имели две группы амфидиплоидов второго поколения — АД₂.

Первая группа второго поколения АД₂, посеянная семенами, полученными от самоопыления АД₁, которые росли изолированно от всех других растений. Поэтому растения этой группы характеризовались однородностью. Мы имели возможность наблюдать и исследовать их в течение двух лет (1972 и 1973 гг.).

Вторая группа второго поколения АД₂, посеянная в 1973 г. семенами, собранными в 1972 г. с тех же самых амфидиплоидов АД₁, но когда они росли и цвели в окружении других гибридов и не было исключено их опыление чужой пыльцой. Поэтому АД₂ второй группы отличалось от первой большим разнообразием растений. Мы наблюдали и исследовали эту группу пока только один (1973) год.

В кратких чертах эти две группы можно охарактеризовать следующим образом.

Растения первой группы АД₂ (50 растений) по морфологическим признакам почти полностью повторяют первое поколение амфидиплоидов. Все они являются промежуточными между многолетней пшеницей и многолетней гибридной рожью. Все они так же, как и первое поколение, обладают признаками всех трех родов, участвовавших в их происхождении, т. е. мягкой пшеницы, пырея и многолетней гибридной ржи (рис. 93).

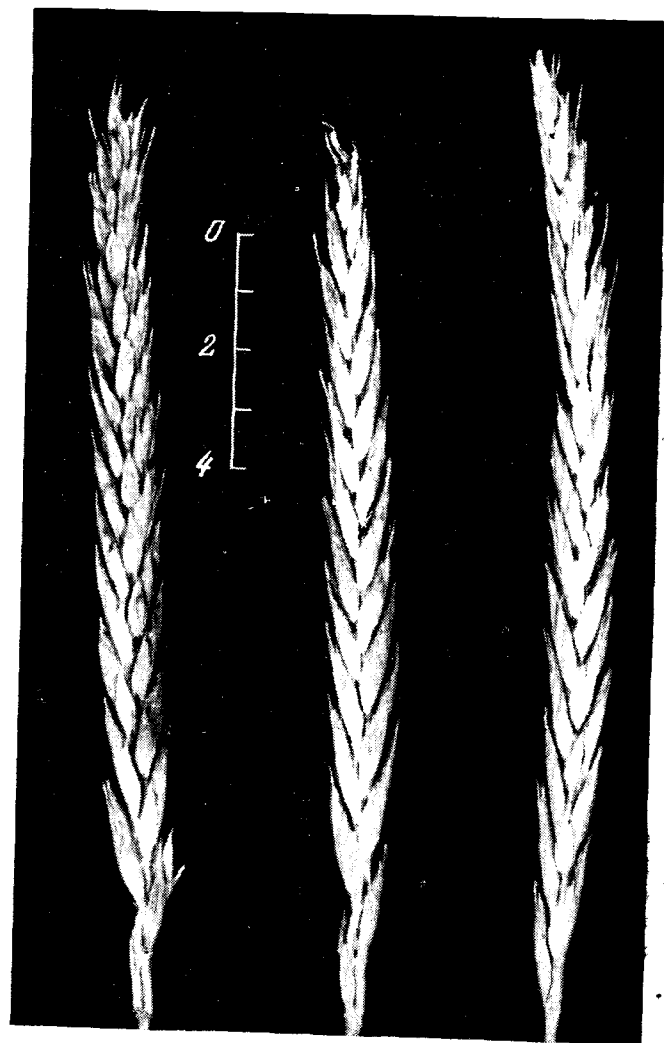


РИС. 93. Колосья растений второго поколения амфидиплоидов первой группы (типичные АД)

Между отдельными растениями наблюдаются только небольшие различия по плотности, ширине и длине колоса, а также по наличию или отсутствию зубчиков на киле колосковой чешуи и опушению под колосом. Некоторые различия были по кустистости и мощности развития. Значительное варьирование между растениями было по степени их фертильности. Цитологический анализ показал, что примерно у 25% растений АД₂ первой группы число хромосом в соматических клетках равно 70. Но большая часть

растений (около 75%) являются гипоанеуплоидами с числом хромосом, равным 66—69.

Цветение растений АД₂ первой группы очень растянуто, так как у каждого растения имеются побеги разного возраста. В основном цветение в 1972 г. совпало с жаркой и сухой погодой, а в 1973 г. — с переменной температурой и влажностью, у большинства растений цветки во время цветения были открыты, как у перекрестноопыляемых растений. Пыльники во многих случаях растрескивались, но не у всех колосьев даже в пределах одного растения. У некоторых растений цветение было как бы смешанным, т. е. закрытым, если оно протекало при менее жаркой и сухой погоде или после полива, и открытым с нерастрескивающимися пыльниками у тех колосьев, мейоз, гаметогенез и цветение у которых совпало с особенно сухим и жарким периодом. Определение процентного содержания нормальной пыльцы в пыльниках у некоторых растений варьировало в очень широких пределах — от 10 до 70 и даже 80%.

Во многих случаях мы применяли искусственное опыление цветков их же пыльцой и пыльцой с других растений этого же поколения. Особенно в широких масштабах такое опыление было проведено в 1972 г. Не исключена возможность и естественного опыления этих гибридов пыльцой различных растений, в том числе родительских форм, растущих вблизи.

Озерненность колосьев варьировала в широком диапазоне: в 1972 г. от 0 до 17—20, а в 1973 г. от 0 до 38—44 зерновок на один колос. Число зерновок на растение достигло 130—200, а у отдельных растений — даже 500. Часть растений (в 1972 г. — 14%, а в 1973 г. — 13%) оказалась полностью стерильной. Но и у растений с наивысшей озерненностью были отдельные колосья без единого зерна. Это объясняется тем, что озерненность таких гибридов зависит, с одной стороны, от генотипа и с другой — от условий, при которых протекает формирование гамет и цветение.

Необходимо подчеркнуть, что однотипность и относительная выравненность растений первой группы АД₂ по основным морфобиологическим признакам объясняется тем, что они произошли от самоопыления АД₁.

Некоторые небольшие различия между растениями и значительное варьирование по плодовитости объясняется элиминацией некоторого числа (от одной до четырех) хромосом того или иного родительского рода. Вторая группа второго поколения амфидиплоидов — АД₂ была посеяна семенами с тех же самых амфидиплоидов АД₁, что и первая группа, но собранных на второй (1972) год их вегетации, когда они росли на делянках питомника, где в непосредственной близости одновременно выращивали различные двух- и трехродовые гибриды и их родительские формы. Поэтому на второй год вегетации у растений АД₁ семена могли завязаться как от естественного и искусственного самоопыления,

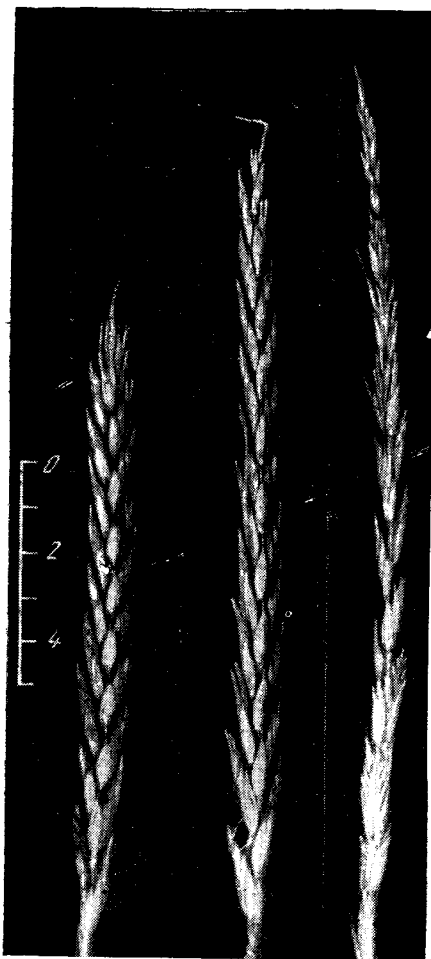


РИС. 94. Колосья растений второй группы второго поколения амфидиплоида, полученных от самоопыления и свободного перекрестного опыления

а — тип АД;
б — промежуточный тип между АД и многолетней пшеницей;
в — пырейный тип

которое мы проводили, так и от опыления пылью окружающих растений, являющихся в той или иной степени генетически близкими АД₁.

Все это привело к тому, что вторая группа АД₂ существенно отличалась от первой очень большим разнообразием растений по всем основным морфологическим признакам. Особенно ярко проявились различия в структуре колоса. Поэтому мы условно распределили растения АД₂ на следующие три типа: 1) тип АД, 2) промежуточный между АД и многолетней пшеницей и 3) пырейный (рис. 94).

1. Растения, которые относятся к типу АД, были получены главным образом от самоопыления АД₁ и имели большое сходство с последними. Описание, приведенное ранее по растениям первой группы АД₂, полностью соответствует типу АД второй группы. К этому типу отнесено 37% АД₂ второй группы, т. е. 62 растения.

2. Около 59% растений второй группы отнесены к промежуточному типу между АД и многолетней пшеницей. Они отличаются от типа АД наличием большого сходства с многолетней пшеницей, у них менее длинные колосья с меньшим числом колосков и менее длинными колосковыми и цветочными чешуями. У них полностью отсутствуют зубчики по килю колосковой чешуи и опущение соломинны под колосом.

Цветение у этой промежуточной группы было очень различным, но большинство из них цвело открыто. Определение процента нормальной пыльцы также варьировало в очень широких пределах от 0 до 80%. По озерненности колоса между растениями были существенные различия. У некоторых растений было в среднем по 1—5 зерен на один колос, в то же время большинство растений этого типа имели сравнительно хорошую озерненность. В этом отношении они имели, как правило, более высокие показатели, чем растения типа АД. Имеются все основания предполагать, что растения этого типа произошли от естественного опыления растений АД₁ пылью многолетней пшеницы.

3. Третий тип второй группы АД₂ условно назван пырейным. К нему отнесено около 4% растений, которые имеют большое сходство с пыреем и резко отличаются от всех других АД₂. Колосья рыхлые, колоски сравнительно узкие, многоцветковые, но колоски и зерно значительно крупнее, чем у пырея. Эти растения цвели открыто. Их кожистые пыльники не растрескивались. Вся пыльца в пыльниках, как правило, пустая, abortивная. Почти все растения полностью стерильные или имеют 1—2 зерновки в колосе. Совершенно очевидно, что растения этого типа произошли от опыления АД₁ пылью пырея.

Третье поколение 615 рас-

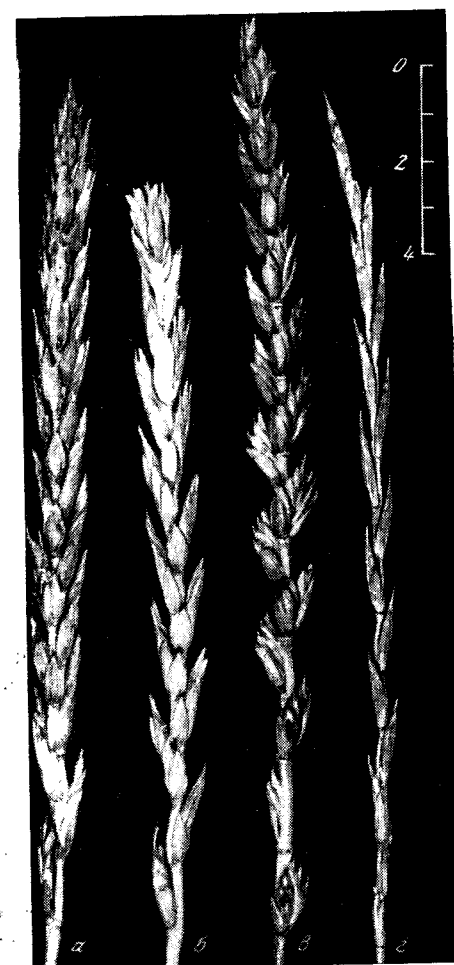


РИС. 95. Колосья растений АД₃

а — тип АД;
б — промежуточный тип между АД и многолетней пшеницей;
в — тип многолетней пшеницы;
г — пырейный тип

тений пшенично-пырейно-ржаных амфидиплоидов АД₃ было получено от семян АД₂ первой группы, которая характеризовалась однородностью растений, относящихся к типу АД.

Семена с АД₂ были получены в 1972 г. от естественного и принудительного самоопыления растений и от опыления их пыльцой соседних растений, так же, как и в случае происхождения АД₂ второй группы. Благодаря этому АД₃ отличается исключительным разнообразием по общему габитусу растений, их высоте (от 60 до 120 см), кустистости, форме куста, степени устойчивости против бурой и желтой ржавчины и мучнистой росы, по скорости созревания и другим более мелким признакам. Особенно большое разнообразие по типу и структуре колоса и его элементам, по характеру цветения и степени фертильности.

Уже при просмотре и описании растений на корню ярко проявились различия. После уборки и детального лабораторного анализа намечались четыре типа растений. Из них три однозначные с типами, которые были описаны по АД₂ и, кроме того, тип многолетней пшеницы. Таким образом, мы имеем следующие типы растений у АД₃: 1) тип АД; 2) промежуточный между АД и многолетней пшеницей; 3) тип многолетней пшеницы и 4) пырейный тип (рис. 95).

К типу АД отнесены 43% растений, которые были получены главным образом от самоопыления. Но отдельные растения получены без принудительного самоопыления АД₂. В пределах этого типа имеются некоторые различия по плотности колоса и другим мелким признакам, так же, как было отмечено при описании АД₂.

35% растений АД₃ отнесены к промежуточному типу между типом АД и типом многолетней пшеницы. Они имеют сходство с многолетней пшеницей, но несут некоторые черты ржаного родителя. Наличие у них наследственного материала многолетней гибридной ржи проявилось в удлинении колосковых и цветочных чешуй и общего габитуса колоса. Этот тип является одинаковым с одноименным типом А₂ второй группы и, вероятно, растения, отнесенные к нему, произошли также от опыления растений АД₁ пыльцой многолетней пшеницы.

В АД₃ появились растения, которые в большей степени, чем у предыдущего типа, имеют сходство с многолетней пшеницей. К нему отнесено 15% растений АД₃. Вероятно, их происхождение связано с естественным опылением АД₂ пыльцой многолетней пшеницы и утерей некоторого числа хромосом ржи.

Около 10% растений АД₃ относятся к пырейному типу. Так же, как и в АД₂, растения этого типа полностью или почти полностью стерильны. И некоторые из них в большей степени, чем растения АД₂ этого же типа, имеют сходство с пыреем.

Среди большого разнообразия растений АД₃ не встретилось ни одного, у которого проявились бы ржаные признаки в большей степени, чем у АД. Это объясняется тем, что многолетняя гиб-

ридная рожь цветет значительно раньше, чем трехродовые гибриды, многолетняя пшеница и пырей, поэтому она не могла опылить цветки АД.

Следует отметить, что резкой грани между описанными типами нет. В некоторых случаях бывают затруднения в отношении определения, к которому из описанных типов отнести растение. Это зависит от того, что у одних растений несколько больше, а у других меньше элиминировано хромосом ржи, пырея или пшеницы.

Из третьего поколения амфидиплоидов заложены элиты. Совершенно очевидно, что в четвертом поколении будут продолжаться расщепление и элиминация хромосом.

С целью получения стабильных форм с положительными признаками трех родов наибольший интерес представляют растения типа АД. Для этого мы намечаем проведение межафидиплоидных скрещиваний типа АД старших поколений. Процесс формирования намеченных типов форм будет контролироваться цитогенетическими анализами.

Таким образом, полученные трехродовые пшенично-пырейно-ржаные гибриды ($2n=35$) включают 21 хромосому мягкой пшеницы, 7 хромосом пырея и 7 хромосом от многолетней гибридной ржи. Стерильность гибридов первого поколения преодолена путем колхицинирования растений и получены амфидиплоиды АД₁ ($2n=70$).

Исследование гибридных растений первого поколения и их амфидиплоидов показало почти полное их однообразие. Они совмещают признаки всех трех родов, принимавших участие в их происхождении (пшеницы, пырея и ржи). Растения многолетние, с хорошим колосом, с высокой устойчивостью против грибных и бактериальных заболеваний и с высокой кустистостью.

Во втором поколении амфидиплоидов АД₂ намечались две группы растений в зависимости от их родословной, т. е. получены ли они от самоопыления или от свободного опыления АД₁ пыльцой одного из родительских родов растений.

В первой группе АД₂ (50 растений), полученной от самоопыления АД₁, растения по основным морфобиологическим признакам однотипны и отнесены к типу АД. Среди них имеются только небольшие различия по мелким признакам и большое варьирование по степени фертильности. В колосе завязывается от 0 до 44 зерновок, в соматических клетках — от 70 до 66 хромосом.

Вторая группа АД₂ (483 растения) получена от свободного опыления АД₁ пыльцой окружающих, близких в генетическом отношении, растений и частично от самоопыления. Эта группа характеризуется большим разнообразием по морфобиологическим признакам и степени фертильности. В ней намечено три типа растений: 1) тип АД; 2) промежуточный между АД и многолетней пшеницей и 3) пырейный.

Третье поколение амфидиплоидов АД₃ (615 растений), полученное от первой группы АД₂ при его свободном опылении,

включает большое разнообразие растений, начиная от высокоозер-
ненных типа многолетней пшеницы, типа АД и кончая сте-
рильными формами пырейного типа.

Большое разнообразие АД₂ второй группы и АД₃ объясняет-
ся несколькими факторами: свободным опылением предыдущего
поколения пыльцой одной из родительских форм, элиминацией
хромосом того или иного рода, чьи геномы были включены в АД₁
и расщеплением.

Имеются основания полагать, что дальнейшие исследования
трехродовых гибридов и применение гибридизации между соот-
ветствующими амфидиплоидами дадут возможность выявить за-
кономерность формирования новых по геномной структуре форм
с желательным совмещением признаков трех родов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Создание многолетней и зернокармовой пшеницы открыло но-
вое направление в селекционно-генетических исследованиях. Оно
показало возможность не только улучшения сортов существующих
культурных растений, но и синтеза совершенно новых ботаниче-
ских видов и новых сельскохозяйственных культур. Кроме того,
создание многолетней и зернокармовой пшеницы имеет большое
принципиальное значение в том, что отдаленная гибридизация
приобрела огромное практическое и теоретическое значение как
для вегетативно-размножаемых растений, так и для растений,
размножаемых семенами.

Долгое время считалось, что отдаленная гибридизация, благо-
даря сложности и трудности, с которыми сталкиваются в своей
работе ученые, является бесперспективным направлением. Такая
предубежденность создавала искусственный застой в развитии
этого удивительного по своей силе направления в науке.

В настоящее время разработан ряд теоретических положений,
касающихся филогенетических связей скрещиваемых видов и ро-
дов, структуры их геномов, путей эволюционного процесса, фор-
мирования новых видов и ряд других вопросов. Разрабатывается
и ряд новых методов, в том числе подбор пар для непосредствен-
ной гибридизации и для беккрасса, выращивание растений из не-
доразвитых гибридных семян, управление формообразовательным
процессом в сторону формирования стабильных генотипов с вы-
сокой способностью к самоопылению, совмещающих тот генети-
ческий материал пшеницы и пырея, который контролирует хо-
зяйственно-полезные признаки этих двух ботанических родов ра-
стений в желательном соотношении. Как показали наши иссле-
дования, формообразовательные процессы в своем, ни с чем не
сравнимом, многообразии возникающих форм — бесконечны.

В связи с необходимостью разработки указанных и многих
других методик были проведены разнообразные и обширные ис-
следования по выявлению цитогенетических, эмбриологических
особенностей, а также своеобразия морфогенеза и биологии раз-
вития у пшенично-пырейных гибридов различного происхождения,
начиная от первого поколения, включая все основное разнообра-
зие промежуточных форм и кончая перспективными стабильными

формами типа многолетней, зернокармовой и одноклетней пшеницы.

Цитогенетические исследования показали, что у первого поколения пшенично-пырейных гибридов при очень нарушенном мейотическом делении образуется некоторое число бивалентов (у разных гибридов разное) за счет главным образом аутоспинтеза пырейных хромосом. И наряду с основной массой стерильной пшеницы и семянечек образуются единично фертильные с рестуционными ядрами. Это дает возможность получить с первого поколения небольшое число гибридных семян растений F_2 и последующих поколений.

На основе всестороннего изучения формообразовательного процесса у пшенично-пырейных гибридов разработаны схемы получения 56-хромосомных форм, у которых к полному комплексу пшеничных хромосом ($2n=42$) добавлен геном ($2n=14$) от пырея.

Этот пырейный геном придает то своеобразие растениям, на основе которого такие формы выделены и описаны как самостоятельный вид пшеницы — *T. agropyrotriticum* Cicin — с двумя подвидами: *ssp. perenne* Cicin и *ssp. submittans* Cicin.

В случае искусственного или спонтанного скрещивания 56-хромосомных пшенично-пырейных гибридов с мягкой пшеницей в последующих поколениях происходит элиминация пырейного генома и как бы восстанавливается тип мягкой пшеницы. Поэтому схема создания многолетней и зернокармовой пшеницы предусматривает только один беккросс пшенично-пырейных гибридов с мягкой пшеницей, а вся дальнейшая селекционная работа проводится на основе межгибридных скрещиваний по принципу комплементарного подбора форм и соответствующих направленных отборов.

Исследование эмбриологических особенностей у пшенично-пырейных гибридов показало, что наряду с большими аномалиями, особенно у младших поколений гибридов, имеются формы с совершенно правильным течением этого процесса.

Выявлено также, что у некоторых уже вполне сформировавшихся сортов (как М 2) имеются элементы мужской стерильности.

Обширные и углубленные исследования морфогенеза у пшенично-пырейных гибридов способствовали разработке метода определения и отбора многолетних форм по типу отрастания побегов возобновления, а также отбору форм типа зернокармовой пшеницы.

На пути создания многолетней пшеницы очень важными явились исследования по наследованию тех или иных хозяйственно-ценных признаков у 56-хромосомных форм пшенично-пырейных гибридов.

Особый интерес в этом отношении представляет изучение наследования многолетности при гибридизации форм типа многолет-

ней и зернокармовой пшеницы. Результаты этого исследования легли в основу полевой браковки гибридных растений при межгибридных скрещиваниях и отбору элит, начиная с младших поколений гибридов.

Большое внимание пришлось уделить изучению корреляционного наследования признаков, особенно многолетности и других пырейных признаков. Как правило, у наиболее многолетних пшенично-пырейных гибридов имеются отрицательные пырейные признаки, как например, рыхлый, малопродуктивный колос, мелкое зерно и др. Для того чтобы получить многолетние пшеницы с продуктивным колосом, по структуре приближающимся к пшеничному, пришлось также разработать специальные методики и схемы скрещиваний, в результате чего удалось нарушить эту нежелательную корреляцию и получить новые формы многолетней пшеницы, совмещающие многолетность с колосом и зерном типа мягкой пшеницы.

Существенное значение имели работы по выявлению транслокаций между пшеничными и пырейными хромосомами у форм типа многолетней и зернокармовой пшеницы. Это дало возможность более целенаправленно и уверенно подбирать родительские формы для межгибридных скрещиваний и вести селекционную работу на октоплоидном уровне.

Исключительное значение имеет биология цветения многолетних пшениц. Многие пшенично-пырейные гибриды, в том числе первые многолетние пшеницы, цветут открыто. И если с окружающими пшеничными растениями пыльца попадает на рыльце цветков многолетней пшеницы, происходит их оплодотворение. Таким образом, возникают гибриды между многолетней и мягкой пшеницей, у которых нарушена сбалансированность геномов и пырейные хромосомы элиминируются. Вместе с тем теряются и все пырейные признаки и, в первую очередь, многолетность. Поэтому перед нами стояла задача создать самоопыляющиеся многолетние пшеницы, чтобы при посеве в производственных условиях, где, как правило, большие площади заняты мягкой пшеницей, сорта многолетней пшеницы сохраняли бы все присущие ей черты. И такие самоопыляющиеся сорта нами получены.

Отмеченные исследования, а также некоторые результаты, не вошедшие в настоящую монографию, послужили основой для разработки всей системы работы по многолетней и зернокармовой пшенице. В результате был создан ряд многолетних пшениц и, как производные от них, выведены сорта зернокармовой пшеницы.

Иногда приходится слышать высказывания о том, что нами долго ведется работа по многолетней пшенице, а на производственных полях она еще не завоевала себе места. На это можно возразить: кто может, например, сказать, что обыкновенная озимая пшеница, которую можно было бы без риска рекомендовать для возделывания в Сибири, уже есть? Все мы знаем, что такого сорта еще нет, несмотря на то, что над решением проблемы зимо-

стойкости работают тысячи ученых во всех странах. А если задать вопрос: сколько трудится человек над решением этой, очень важной задачи, то ответ может быть малоутешительным. Человек работает в этой области уже не одну сотню лет и пока что безрезультатно. Эту преамбулу я привожу не для оправдания наших замедленных темпов работы с многолетней пшеницей, а для того, чтобы показать трудности, которые значительно превосходят трудности с выведением однолетних зимостойких сортов пшеницы.

Создание многолетней пшеницы — это целенаправленная, поднимаемая впервые небольшой группой научных работников, которым приходится заниматься всеми вопросами, связанными с этой проблемой. Сюда входят селекция, цитогенетические, цитозамбиологические и физиологические исследования. Кроме того, приходится разрабатывать и агротехнические приемы возделывания этой культуры.

Однако при всем этом зернокармливые пшеницы как производные от многолетних пшениц получили свое первое признание. На основании данных Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур, первенец, т. е. первый сорт этой культуры, районирован с 1978 г. в Белгородской и Горьковской обл. и предполагается районирование в ряде других областей. Таким образом, «первая ласточка» новой сельскохозяйственной культуры появилась на совхозных и колхозных полях.

Что касается проблемы многолетней пшеницы, то с чувством большой гордости и достоинства мы можем сказать, что нами создано растение, которого никогда не было на земле. То, что было задумано много лет назад, свершилось. Уже 11 сортов этой новой культуры ныне испытываются на нашем стационарном сортоиспытании. Созданы десятки новых сортов, которые изучаются в питомниках, контрольных и ширококормных посевах. Создание производственного сорта многолетней пшеницы движется медленно, но верно. Медленно, потому что оно очень трудно и сложно; верно — потому что эта пшеница уже есть.

В заключение считаю своим долгом отметить, что в подготовку рукописи данной монографии был вложен большой труд моего ближайшего сотрудника — доктора биологических наук В. Ф. Любимовой, которая вместе со мной ведет сложные исследования на пути создания многолетней пшеницы производственного значения. Приношу ей и всем другим моим сотрудникам глубокую и сердечную благодарность.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
I. ВИДЫ ПЫРЕЯ, ПРИВЛЕКАЕМЫЕ В ГИБРИДИЗАЦИЮ С ПШЕНИЦЕЙ, И МЛАДШИЕ ПОКОЛЕНИЯ ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫХ ГИБРИДОВ	9
Виды пырея, привлекаемые в гибридизацию с пшеницей при создании нового вида — многолетней пшеницы	9
Гибридизация пшеницы с пыреем	21
Гибридные семена	26
Гибридные растения F_1	30
Стерильность первого поколения и формирование пшенично-пырейных гибридов в $F_2 F_3$	38
Межвидовые гибриды пырея <i>A. glaucum</i> × <i>A. repens</i> и их скрещивание с пшеницей	42
Цитогенетические исследования видов пырея и пшенично-пырейных гибридов	56
Полиплоидизация первого поколения пшенично-пырейных гибридов	62
II. ПЕРВЫЕ МНОГОЛЕТНИЕ ПШЕНИЦЫ И ИХ ИЗУЧЕНИЕ	64
Многолетние пшеницы М 34085 и М 23086	64
Многолетняя пшеница М 164	72
Многолетние пшеницы М 2 и М 3 и их исследование	75
Развитие растений многолетней пшеницы при разных сроках посева	94
III. ФЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫХ ГИБРИДОВ ТИПА МНОГОЛЕТНЕЙ И ЗЕРНОКОРМОВОЙ ПШЕНИЦЫ	99
Феногенетические особенности и морфофизиологические механизмы признаков многолетности у многолетних и отрастания у зернокармливых пшениц	99
Эмбриологические исследования многолетних пшениц М 2 и М 3	124
Мужская стерильность и формирование многопестичных цветков у многолетней пшеницы М 2	140
IV. НОВЫЙ ВИД ПШЕНИЦЫ <i>T. agropyrotriticum</i> <i>cicin</i> , ЕГО ПОДВИДЫ И РАЗНОВИДНОСТИ И НОВЫЕ ФОРМЫ МНОГОЛЕТНЕЙ ПШЕНИЦЫ	149
Новый вид пшеницы <i>T. agropyrotriticum</i> <i>cicin</i> , его подвиды и разновидности	149

Многолетние пшеницы М 115, М 458 и М 470 и их морфобиологические особенности	153
Новые формы многолетней пшеницы М 706, М 78, М 990 и М 62	172
Применение метода индуцирования мутаций	188
V. ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫЕ ГИБРИДЫ ТИПА ЗЕРНОКОРМОВОЙ ПШЕНИЦЫ КАК ПРОИЗВОДНЫЕ МНОГОЛЕТНЕЙ ПШЕНИЦЫ	189
Морфобиологические и хозяйственно-ценные особенности зернокормовой пшеницы	189
Сортоиспытание зернокормowych пшениц в 1956—1958 гг. . .	192
Получение новых форм зернокормовой пшеницы (ЗП 108, ЗП 1343, ЗП 1345 и др.) и их испытание	195
Новые перспективные формы зернокормовой пшеницы ЗП 1336 и ЗП 1338	203
Районированный сорт Отрастающая 38	211
VI. СЕЛЕКЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫХ ГИБРИДОВ ТИПА МНОГОЛЕТНЕЙ ПШЕНИЦЫ	223
О генетической связи мягкой (<i>T. aestivum</i>) и многолетней (<i>T. agropyrotriticum</i>) пшениц и геномной структуре последней	223
Многолетняя пшеница как компонент для скрещивания с сортами озимой мягкой пшеницы	233
Наследование многолетности при гибридизации многолетних и зернокормowych пшениц	245
Биология цветения различных форм многолетней пшеницы	252
Цитогенетические исследования форм многолетней пшеницы	257
Трехродовые пшенично-пырейно-ряжаные амфидиплоиды и их потомство.	269
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	283

Николай Васильевич Цицин
МНОГОЛЕТНЯЯ ПШЕНИЦА

Утверждено к печати Секцией химико-технологических и биологических наук
Академии наук СССР

Редактор издательства Т. И. Белова. Художник И. Е. Сайко
Художественный редактор И. К. Капранова. Технический редактор Р. М. Денисова
Корректор Ю. Л. Косорыгин

ИБ № 7064

Сдано в набор 19.07.78. Подписано к печати 18.10.78. Т-19721. Формат 60×90^{1/16}
Бумага для глубокой печати. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая
Усл. печ. л. 18. Уч.-изд. л. 19. Тираж 1650 экз. Тип. зак. 783. Цена 3 р. 10 к.
Издательство «Наука». 117485, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 94а
2-я типография издательства «Наука». 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10