

Сортовые различия озимой пшеницы при замещении яровизации коротким днем

Ян Крекуле

Институт экспериментальной ботаники ЧСАН, Прага*

Поступило 27-го Мая 1964 г.

Краткие итоги: Изучался вопрос замещающего действия короткого дня (КД) при яровизации как сортовое свойство озимых пшениц. Сорта, представляющие определенные экотипы, были яровизированы различное время и устанавливалось, как у них КД может замещать или ускорять яровизацию. Одновременно исследовалось, как повлиял КД на отдельные критерии роста. Результаты показали, что существуют экотипы, у которых КД не замещает яровизацию (сорт Сан Пасторе и другие итальянские сорта). В этом случае не наблюдалось также ингибирование роста, которое, обыкновенно, сопровождает замещающее действие КД. Это позволяет интерпретировать сортовые различия, наблюдаемые в связи с ингибированием роста КД и им обусловленными изменениями обмена сахаров. Подавление роста, вызванное КД, является общей реакцией, которая связана не только с яровизацией. Были обнаружены сорта (Хлумецка 12), у которых наблюдалось подавление роста КД без ускорения развития (типы двуручек).

В последние годы снова усиленно изучается замещающее действие КД при яровизации озимых и двухлетних растений. Основное значение имеет вопрос, действует ли КД непосредственно как фотопериодический фактор индукции цветения, или же действие является косвенным и связано с изменениями распределения эргастических веществ в растении под влиянием подавления роста. Основное внимание было сосредоточено на зерновые. Мы занимались этим вопросом уже раньше и при сравнении сортов обратили внимание на различную чувствительность разных сортов к КД в начале онтогенеза. Это послужило импульсом к разработке частичной проблемы, является ли замещающее влияние КД у озимых пшениц сортовым свойством и в какой мере оно связано со степенью ингибирования роста КД. Эти вопросы и разрабатываются в настоящей работе. Работа проводилась исключительно с пшеницей и результаты сравнивались только с подобным материалом. Вопрос во всей своей широте был в последнее время обсужден в работе Матона (1962), более ранняя литература приводится в нашей работе (Крекуле 1961).

Адрес: Прага 6, На цвичинти 2

Материал и методика

Опыты проводились с сортами озимой пшеницы (*Triticum aestivum*): Фанал, Сан Пасторе и Хлумецка 12, которые отличаются друг от друга длительностью яровизации и степенью изменения габитуса и скорости роста, вызванных КД. Ни у какого из приведенных сортов в нашем опыте условия полевого посева не препятствовали переходу в генеративную фазу, но некоторые варианты были ингибированы настолько, что не выколосились до конца опыта. В этом смысле яровизация является «наиболее необходимой» у сорта Фанал, в меньшей мере у Сан Пасторе. Лишь незначительно ускоряет развитие яровизация при весеннем посеве у сорта Хлумецка 12. В ориентировочных опытах исследовалось также поведение других сортов — смотри дискуссию — которые не приведены в результатах.

Отдельные сорта яровизировались настолько, что срок яровизации полностью удовлетворял требованию яровизации, а также, во втором варианте, наполовину. Яровизированный материал мы высевали в полевом опыте при весеннем сроке посева. Каждый вариант был сразу же после прорастания поставлен на КД (8 часов в течение 30 суток). Контрольный вариант был оставлен на естественном длинном дне. После окончания применения КД у всех вариантов проводился анализ некоторых характеристик роста: определение сухого веса, длины листовой пластинки, числа листьев, описание внешнего вида. У некоторых вариантов определяли содержание сахарозы и глюкозы (как представителей сахаров) по методу раздавливания конусов нарастания хроматографией на бумаге. Метод описан в работе Телчеровой (1962). В течение всего опыта проводили обычные фенологические наблюдения (достижение фенологической фазы у 50% наблюдаемых растений), на основании которых и оценивалась скорость развития. Опыт был закончен после 120 дней. В тех случаях, когда некоторые варианты не выколосились, наблюдали конусы нарастания при помощи бинокулярной лупы.

Результаты

В таблице № 1 приведены данные о скорости развития и ростовые характеристики отдельных вариантов. По данным таблицы можно проследить, что у всех сортов короткий день после яровизации подавляет развитие (наступление генеративной фазы запаздывает). Это ингибирование является наименьшим у сорта Фанал, что можно объяснить тем, что избранный срок яровизации был недостаточным для покрытия всей потребности этого сорта и короткий день действовал еще некоторое время перед окончанием яровизации. У неяровизированных или частично яровизированных вариантов короткий день ускорял наступление генеративной фазы лишь у сорта Фанал (смотри также данные о состоянии конусов нарастания). Наоборот, по отношению к сорту Сан Пасторе короткий день не имеет этого ускоряющего влияния и проявляется как ингибитор. Аналогичное явление наблюдается, хотя в меньшей степени, также и у сорта Хлумецка 12. Данные о степени влияния на рост на коротком и длинном дне в период первых 30 дней свидетельствуют о том, что короткий день у сортов Фанал и Хлумецка 12 (в общем независимо от степени яровизации) приводит к укорочению пластинки 4-го и 5-го листа, к понижению сухого веса и формированию плагиотропного габитуса. У Сан Пасторе наблюдалось только понижение сухого веса. Данные о количестве листьев, ввиду того что не у всех вариантов произошло колошение, неоднозначны и лишь показывают, что удлинение вегетационного периода бывает связано с увеличением числа листьев. Это увеличение непропорционально удлинению вегетационного периода. Данные о содержании сахаров в конусе

Таблица № 1

Сорт	Продолжи- тельность яровизации (число дней)	Короткий день от прорастания число дней	Число дней от посева до колонения 50 % растений	Количество листьев	Сухой вес г	Длина пластинки 4-го листа (мм)	Длина пластинки 5-го листа (мм)	Габитус растения
Хлумеца 12	40	0	58	8,3 ± 0,22*	0,456 ± 0,025	206 ± 7,3**	201 ± 5,0**	поднятый
	10	0	68	10,5 ± 0,19	0,471 ± 0,047	204 ± 7,0**	193 ± 7,0**	поднятый
	0	0	70	9,1 ± 0,27*	0,473 ± 0,021	142 ± 8,2**	156 ± 6,7**	стелющийся
	40	30	72	10,2 ± 0,29	0,310 ± 0,034	147 ± 8,8**	150 ± 6,0**	стелющийся
	10	30	76					
Фанал	40	0	80	9,4 ± 0,19**	0,396 ± 0,026	178 ± 8,2**	207 ± 4,3**	поднятый
	20	0	не выколосился (5—6)					
	0	0	не выколосился (3—4)		0,516 ± 0,089	190 ± 6,5**	202 ± 2,3**	полунодн.
	40	30	115	10,5 ± 0,33**	0,341 ± 0,027	122 ± 4,5**	156 ± 4,9**	полунодн.
	20	30	не выколосился (5—6)		0,338 ± 0,025	125 ± 13,7**	148 ± 8,1**	стелющийся
Сан Пасторе	40	0	54	8,0 ± 0,37**	0,442 ± 3,0,048	197 ± 8,4**	220 ± 10,7	поднятый
	15	0	95					
	0	0	не выколосился (4—5)		0,439 ± 3,0,069	180 ± 10,3	219 ± 4,6	поднятый
	40	30	70	9,8 ± 0,23**	0,369 ± 3,0,076	232 ± 5,6**	242 ± 6,6	поднятый
	15	30	115					
	0	30	не выколосился (3—4)		0,438 ± 3,0,967	206 ± 16,8	240 ± 11,2	поднятый

В скобках — степень дифференцировки конуса нарастания (шкала по Куперман).
В таблице приведены данные о скорости развития отдельных вариантов и о их ростовой характеристике при окончании закрывания (30-ый день от прорастания).

Посев был произведен 12. V. Данные о скорости развития были получены для $n = 90 - 120$, данные по характеристике роста при $n = 8 - 12$. Достоверность сравнивалась между отдельными вариантами (по яровизации) одного и того же сорта. (**) обозначают достоверность различия при $P = 0,01$, (*) — при $P = 0,05$.

нарастания свидетельствуют о том, что не существует прямого отношения между действием короткого дня и уровнем сахаров. Более характерными являются различия между отдельными экотипами.

Таблица № 2

Сорт	Световой режим	Сахароза в %	Глюкоза в %
Фанал	ДД	60	40
Фанал	КД	70	40
Хлумецна 12	ДД	70	10
Хлумецна 12	КД	20	20
Сан Пасторе	ДД	80	10
Сан Пасторе	КД	40	20

В таблице приведены данные о различии в содержании сахаров в конусах нарастания во время окончания закрывания растений (30-ый день). Объяснения: ДД = длинный день, КД = короткий день; Содержание сахаров в конусах нарастания выражено по сравнительной шкале, переведенной на проценты (100% = 5-ой степени, максимальное содержание сахара).

Дискуссия

Результаты показывают, что замещение низких температур при яровизации коротким днем связано у озимой пшеницы в значительной степени с сортом. В этом смысле сорт Фанал представляет в нашем опыте пример таких сортов озимой пшеницы, у которых такое замещение возможно (аналогично вели себя в наших опытах, например, сорта Годонинска Голице, шведский сорт Скандия и некоторые моравские сорта новой селекции) и является, вероятно, типическим для большинства средне-европейских озимых пшениц и сортов северной Европы. Сорт Сан Пасторе не реагировал на короткий день ускорением яровизации и аналогично вели себя и остальные итальянские сорта (здесь не приводимые): Фортунато, Абонданца, Ментана. Приведенные сорта характеризуются общей более низкой чувствительностью по отношению к короткому дню (к ним принадлежат прежде всего южноевропейские сорта пшеницы (Виенгус 1961).

При объяснении приведенных сортовых особенностей необходимо принимать во внимание различия в ростовой реакции на короткий день, которыми обе «группы» резко отличаются. В первом случае короткий день вызывает типичный плагиотропный габитус и общее снижение роста (см. результаты). Во второй группе (Сан Пасторе) хотя также понизился сухой вес, но общий габитус под влиянием короткого дня не изменился, рост в длину остается без изменения. Таким образом также и в этом случае можно воспользоваться обычной интерпретацией ускоряющего влияния короткого дня, по которой происходит замедление ростовых процессов и связанное с этим повышение уровня сахаров в надземных органах растений. Обмен сахаров считается одним из основных процессов, связанных с яровизацией. В этом смысле мы пытались объяснить зависимость яровизации от продолжительности дня уже ранее (Крекуле 1961). Наши опыты, в которых под влиянием гиббереллина нарушалось подавление

роста и вследствие этого ограничивалось ускоряющее влияние короткого дня также соответствуют этому представлению (Крекуле 1962). Таким образом можно представить, что разные сорта реагируют на короткий день ингибированием роста в различной степени и соответственно этому короткий день имеет, или же не имеет эффекта замещения яровизации. Такое объяснение в последнее время в литературе часто появляется. Особо тщательно эти вопросы разрабатывали Разумов (1962) и Олейникова (1963), которые убедительно показывают, как короткий день, ускоряющий яровизацию, ограничивает также рост листовой пластинки, ускоряет пластохрон, изменяет содержание воды в растениях, повышает интенсивность дыхания листьев и т. д. Аналогичные данные приводит Федоров (1963) и ряд примеров об отношении яровизации к скорости роста появился уже ранее в работе Йорданова (1957). На возможные сортовые различия в реакции на короткий день обратил внимание Пикифоров (1962), хотя он и не старался связать эти различия с различной ростовой реакцией.

Характеристические изменения роста, обусловленные коротким днем, можно считать одной из многих фотопериодических реакций. Готт и другие (1955), например, приводят, что прерывание темнового периода светом (в условиях когда короткий день заменяет яровизацию), приводит к аннулированию эффекта короткого дня, так, как это известно из других случаев фотопериодической регуляции, например, при подавлении индукции цветения длиннодневных растений. Эта реакция вероятно является весьма общей и не связана только с сортами с необходимым требованием яровизации. Об этом свидетельствуют в наших результатах данные о сорте Хлумецка 12, представляющей здесь сорт характера двуручек (аналогично вел себя также и сорт Чешская двуручка), у которой потребность в яровизации лишь слабо выражена. В этом случае мы имеем дело с ярким подавлением роста, которое не связано с ускорением развития. Короткий день вероятно не заменяет низкую температуру в сменной реакции у двуручек и яровых (а частично и озимых), у которых под воздействием длительного охлаждения понижается чувствительность к короткому дню (Федоров 1959, Олейникова 1961).

На достаточно высокий уровень сахаров как условие яровизации обратили внимание уже много раз Кружилин и Шведская (1962). Ориентировочные опыты, поставленные в рамках нашей работы, однако указывают, что это представление нельзя понимать упрощенно, что дело не в простом повышении содержания сахаров в самом конусе нарастания или же уровень сахаров в конусе нарастания неоднозначно определяется действием короткого дня. Более вероятно, дело в изменении распределения и транспорта сахаров между отдельными органами, вызванном коротким днем. Эти вопросы, конечно, требуют дальнейшего систематического исследования.

По основному физиологическому вопросу, модифицирует ли только короткий день условия яровизации (Разумов 1962), или специфически заменяет низкую температуру (Хуйо 1961, 1962), нельзя сделать из наших опытов непосредственного заключения. Дело в том, что температуры не были ни у одного варианта вполне ограничивающими развитие (и у неаровизированных вариантов в конце концов образовались основания колосков). По опыту известно, что в теплице в летний период влияние короткого дня при более высоких температурах ограничено и, одновре-

менно, не происходит также и ростовой реакции на короткий день. До тех пор пока для каждого случая не будут известны пределы температур реакции яровизации и пока не будет создано физиологическое представление о ходе яровизации, все попытки однозначно объяснить эти вопросы являются в значительной степени искаженными.

Литература

- Федоров, А. К.: Особенности развития зимующих растений. — Изд. АН СССР, Москва, 1959.
- Федоров, А. К.: О роли световых условий при яровизации озимых растений. — Физиол. растений **10** : 575—580, 1963.
- Йорданов, И. И.: О значении условий воздушного питания и роста для развития растений. — Физиол. растений **4** : 52—59, 1957.
- Никифоров, О. А.: Яровизация растений озимой пшеницы при разных условиях температуры и освещения. — Агробиология (1) : 90—98, 1962.
- Олейникова, Т. В.: Условия среды, определяющие прохождение в растениях стадий яровизации и световой. — Докл. на соискание ученой степени докт. биол. наук, ВИР, Ленинград, 1963.
- CHUJO, H.: Studies in short day vernalization of a barley. 2. Reversal of short day vernalization effect. — Proc. Crop. Sci. Jap., **30** : 57—60, 1961.
- CHUJO, H.: Studies in short day vernalization of barley. 3. Difference in short day vernalization effect as affected by temperature. — Proc. Crop. Sci. Jap. **31** : 150—154, 1962.
- GOTT, M. B., GREGORY, F. Gr., PURVIS, O. N.: Studies in vernalization of cereals. XIII. Photoperiodic control of stages in flowering between initiation and ear formation in vernalized and unvernallized Petkus winter rye. — Ann. Bot. N. S. **19** : 87—126, 1955.
- KREKULE, J.: The effect of photoperiodic regime in vernalization of winter wheat. — Biol. Plant. **3** : 180—191, 1961.
- KREKULE, J.: Die hemmende Wirkung der Gibberellinsäure-Behandlung bei der Jarowisation der Winterweizen im Kurztag. — Naturwiss. **49** : 164—165, 1962.
- KRUZHILIN, A. S., SHVEDSKAJA, Z. M.: Evolutionary biology of winter crops. — Symp. on genetics and wheat breeding, Martonvásár. 133—152, 1962.
- MATHON, C. C.: Température et floraison. — Presses Univ. Paris, 1962.
- RAZUMOV, V. I.: The significance of day length in vernalization of plants. — Symp. on genetics and wheat breeding, Martonvásár, 101—118, 1962.
- TELSCHEROVÁ, L.: Über die Veränderung einiger Stoffwechselprodukte in den Vegetationskegeln von Getreide im Laufe der Entwicklung der Pflanzen. — Rozpravy ČSAV, **72** (12), 1962.
- WIENHUES, F.: Fruhreife und Ertragsbildung beim Weizen in Abhängigkeit von der Entwicklungs-physiologischen Veranlagung und den Klimafaktoren Licht und Temperatur. — Z. Pflanzenzüchtung **46** : 46—66, 1961.

J. KREKULE, Ústav experimentální botaniky ČSAV, Praha: Odrůdové rozdíly při nahrazení jarovisace zkrácením dne u ozimé pšenice. — Biol. Plant. **6** : 299—305, 1964.

Studovali jsme otázku substitučního vlivu krátkého dne při jarovizaci jako odrůdové vlastnosti ozimých pšenic. Odrůdy reprezentující určité ekotypy byly jarovizovány různě dlouhou dobu a bylo zjišťováno jak u nich krátký den (KD) může nahrazovat nebo urychlovat jarovizaci. Zároveň byly zjišťovány údaje o tom, jak ovlivní KD jednotlivá kritéria růstu. Výsledky ukázaly, že existují ekotypy, u nichž KD nenahrazuje jarovizaci (odrůda San Pastore a jiné italské odrůdy). V tomto případě nedošlo ani k inhibici růstu, která jinak běžně provází substitující účinek KD. Toto zjištění umožňuje interpretovat odrůdové rozdíly pozorované ve spojení s krátkodenní inhibicí růstu a jí podmíněnými změnami metabolismu glycidů. Růstová inhibice vyvolaná KD je obecnou reakcí, která není spojena pouze s jarovizací. Zjistili jsme odrůdy (Chlumecká 12), u nichž byl KD inhibován růst, aniž došlo k urychlení vývoje (přesívkové typy).

J. KREKULE, Institute of Experimental Botany, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha:
Varietal Differences on Replacing Vernalization by a Short Day in Winter Wheat. - Biol. Plant. 6 :
: 299—305, 1964

A study was made of the effect of substituting a short day for vernalization as a varietal characteristic of winter wheat. Varieties representing certain ecotypes were vernalized for different lengths of time and it was studied how a short day can replace or accelerate vernalization. At the same time data were obtained on the effect of a short day on individual criteria of growth. The results showed that there are ecotypes in which a short day does not replace vernalization (the varieties San Pastora and other Italian varieties). In this case growth inhibition did not occur either. Otherwise it usually accompanies the substituting effect of a short day. This finding permits the interpretation of varietal differences observed in association with short day growth inhibition and changes in carbohydrate metabolism conditioned by it. Growth inhibition produced by a short day is a general reaction which is not only associated with vernalization. The author found varieties (Chlumecká 12) in which growth was inhibited by short day without accelerated development occurring (alternative types).