

И. А. ПЕТРОВ

МЕТОД ИНЪЕКЦИИ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ В ПРЕОБРАЗОВАНИИ
ПРИРОДЫ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР

МЕТОД ИНЪЕКЦИИ

Рассматривая вопрос о прививочных гибридах, Ч. Дарвин высказал мысль, что элементы, которые идут на образование нового существа, создаются не только в мужских и женских органах, но находятся и в клеточной ткани в таком состоянии, что могут соединяться без содействия половых органов и давать начало новому организму, обладающему признаками обеих родительских форм. При этом Дарвин отметил, что условия получения прививочных гибридов недостаточно известны¹.

Дальнейшее развитие вегетационной гибридизации принадлежит И. В. Мичурину.

Отмечая ошибочность некоторых ученых, сомневающихся в получении вегетативных гибридов, И. В. Мичурин указывал, что изменения при вегетативной гибридизации так же закономерны, как и при половой, и что получение вегетативным путем гибридов между разновидностями, видами и даже родами растений более возможно, чем при половой гибридизации².

Однако и по настоящее время условия получения вегетативных гибридов от далекого родства у зерновых культур недостаточно ясны. До сих пор неизвестно, какие элементы могут быть наиболее активными для изменения природы. Также неизвестно, имеют ли вегетативные гибриды какие-либо преимущества по сравнению с половыми гибридами.

При рассмотрении вопроса «об элементах» очень важно иметь правильное представление об открытии академиком С. Г. Навашиным в 1898 г. процесса двойного оплодотворения у покрыто-семенных растений³. Это открытие устанавливает, что и зародыш и эндосперм находятся в органическом единстве, образуются в порядке оплодотворения, обладают наследственными свойствами и предназначены для выполнения одноименных функций.

Следовательно, можно предполагать, что активными элементами у зерновых культур могут быть и эндоспермы.

Руководствуясь подобным соображением, а также обширной практикой работ в области вегетативной гибридизации, мы поставили задачу достигнуть изменения природы и создания новых, более совершенных форм зерновых культур через вегетативную систему с исполь-

¹ Ч. Дарвин. Соч., т. IV, стр. 421.

² И. В. Мичурин. Соч., т. I, стр. 388—395.

³ С. Г. Навашин. Пересмотр процесса оплодотворения у *Lilium martagon* и *Fritillaria tenella*. Известия АН, 1899, т. 9, № 4.

зованием в качестве воздействующего средства эндоспермов зерновых как носителей наследственных свойств.

Для решения этой задачи требовалось найти конкретные способы подобного воздействия. Были испытаны существующие способы трансплантации зародышей и разработаны новые, более простые и активные способы.

Способ пересадки зародышей на чужой эндосперм, как показали наблюдения, мало эффективен. Лучшие результаты давал способ, при котором в активное взаимодействие включались зародыши обоих сближаемых с одинаковым запасом эндосперма и когда сближение проводилось на свежееубранном зерне в фазе начальной восковой спелости.

Применялся способ воспитания одного растения на корнях другого, например, пшеницы на корнях овса. Этот способ весьма сложен в исполнении и дает малый процент удачи.

В значительных масштабах испытывался способ введения тонких пластинок эндосперма одного сорта зерновки в эндосперм другого сорта или вида. Вложение пластинок лучше всего проводить на свежееубранном зерне в фазе молочной или восковой спелости.

Изучение многих способов сближения зерновых культур привело к мысли о вводе, впрыскивании эндосперма одной особи — другой особи в процессе роста и развития, на корню, в фазе молочной спелости зерна, когда протекает особо важный этап — формирование эндосперма, а в последующем — зародыша зерновки.

Этот способ коренным образом отличается от других способов уже по одному тому, что он осуществляется в процессе развития. По этому способу проводится не сближение, а ввод, впрыскивание состава эндосперма, в молочной его фазе, одной зерновки в эндосперм другой зерновки, например, в зерновку, находящуюся в колосе пшеницы, впрыскивается эндосперм овса. Это впрыскивание проводится путем выдавливания пальцами значительного количества эндосперма зерна овса в зерновку пшеницы. Как показали результаты опытов, этот способ весьма эффективен. Дальнейшие работы по изменению природы зерновых культур через вегетативную систему в значительной мере опирались на этот способ, на его усовершенствование.

Впрыскивание эндосперма путем вдавливания — операция довольно громоздкая, поэтому важно найти другие способы, которые бы позволяли проводить эту операцию быстро и совершенно.

С этой целью для введения эндоспермов были использованы различные шприцы, главным образом медицинские, но они оказались мало пригодными, так как наносили зерновке сильную травму, очистка их для последующих операций затруднялась. Конструкцию шприцов необходимо совершенствовать с таким расчетом, чтобы они наносили зерновке незначительную травму и позволяли вводить дозированные количества эндосперма.

Широко испытана для введения эндоспермов стеклянная или металлическая игла с тонким сверлообразным жалом, дающая очень малую травму.

Введение эндосперма при посредстве иглы можно показать на следующем рабочем примере. Возьмем в качестве материнского растения яровую пшеницу Диамант. Эта пшеница должна быть на корню и к моменту инъекции иметь молочную спелость зерна. В качестве отцовского растения возьмем овес. Отцовское растение надо понимать условно, от него мы берем ничтожную капельку эндосперма величиной с булавочную головку, но также в тот момент, когда оно находится в фазе молочной спелости. Метелка овса для удобства с корня снимается. Игла

первоначально погружается в эндосперм овса. При извлечении оттуда в ее сверлах и на поверхности остается эндосперм в виде молочного сока. Игла с этим молочным соком немедленно вводится в эндосперм зерновки пшеницы. Эндосперм овса, бывший в сверлах или на поверхности, полностью или частично остается в зерне пшеницы, которая, находясь на корню, продолжает свой рост.

При инъекции надо следить, чтобы эндосперм вводился, что же касается дозы, то этот вопрос нуждается в дальнейшем изучении. Представление о том, что чем большую дозу эндосперма вводить в зерновку, тем последуют более значительные изменения, очевидно, имеет под собой почву, но в наших работах и ничтожная доза эндосперма, и очень большая оказывали в целом ряде случаев одинаковое действие.

В последние годы для инъекций применялся шприц-капилляр, предложенный В. К. Блаватским. Конструкция этого шприца очень несложна. Это стеклянная трубочка диаметром в 1,5 мм. Внутри ее ходит стеклянный поршень. Шприц-капилляр позволяет вводить дозированные количества эндосперма. Операции могут проводиться на зерне в фазе молочной или начальной восковой спелости. Операция эта несложна, но требует некоторого навыка.

Искусственное введение эндосперма зерна особи одного сорта, вида или рода — особи другого сорта, вида или рода с производством операции в процессе жизни названо инъекцией (рис. 1).

Несколько слов о теоретическом обосновании метода инъекций трудами советских ученых.

Заслуживают глубокого внимания исследования В. Г. Александрова и О. Г. Александровой «О начальных стадиях развития эндосперма и зародыша пшеницы»¹. Авторы указанного исследования подчеркивают, что при формировании зерновки эндосперм на первых стадиях опережает зародыш в развитии, и развитие зародыша находится в прямой зависимости от развития эндосперма.

Только после того как эндосперм достаточно разовьется, начинает строить свои органы и зародыш. В начале формирования зародыш использует содержимое прилегающих клеток эндосперма, а затем продолжает получать все строительные вещества для своего развития также непосредственно через эндосперм. Исходя из этого, можно предположить, что если изменить состав молочного эндосперма за счет ввода



Рис. 1. Схема метода инъекций

¹ В. Г. Александров и О. Г. Александрова. О начальных стадиях развития эндосперма и зародыша пшеницы. «Ботанический журнал», т. 24, 1939, № 5—6, стр. 383—396.

чужеродного эндосперма до начала развития зародыша и заставить зародыш формироваться за счет измененного эндосперма, то организм изменится в процессе эмбрионального развития, а следовательно, из инъецированного зерна может получиться растение с измененными качествами. Если же инъекции будут проведены позднее, когда зародыш находится в формирующихся фазах, развитие растения будет проходить согласно его природе, а изменения проявятся только через цикл или позднее. Следовательно, регулируя время инъекций, можно регулировать и время проявления изменений.

Опыты по инъекциям эндоспермов проведены во многих тысячах вариантов как между сортами, входящими в один вид, между видами, входящими в один род, так и между видами — представителями разных родов.

Эти опыты показали, что масса эндосперма, введенная в зерно культуры в процессе роста, на корню, в период молочной спелости вызывает устойчиво наследственные изменения и в подавляющем большинстве случаев благотворно отражается на жизни растений. Установлено также, что как при близкой, так и при далекой степени родства в случае инъекции возможен бурный процесс формообразования, как и появление с самого начала устойчивых форм.

Важно отметить, что изменения при инъекциях имеют высокую стойкость в наследовании, носят определенный характер и дают возможность заранее предвидеть в основных чертах процесс формообразования и до известной степени характер изменений.

Удача инъекций, вызывающая формообразование или получение новых константных форм, находится в пределах 1—2%. Эта удача зависит от искусства производства инъекций, а также от степени консерватизма наследственности.

С целью ослабления консерватизма наследственности и повышения процента удачи мы практиковали расшатывание наследственности путем выращивания растений из зародышей без эндоспермов в течение 2—3 лет.

Но только ли эндоспермы способны вызывать закономерные и стойкие в наследовании изменения, или это в такой же мере присуще и другим элементам растений, например, сокам листьев и стеблей? В этом направлении были проведены опыты.

В качестве подопытных культур были привлечены яровая и озимая пшеницы, овес, ячмень, рожь. В качестве объектов изменения были взяты соки листьев и стеблей как этих же сортов, так и разновидностей, входящих в этот вид, соки самостоятельных видов, родов и, наконец, видов, принадлежащих к другим семействам.

В подборе растений, от которых брались соки для инъекций, соблюдалась определенная система, которая в случае удачи должна была дать ответ на характер и качественную сторону воздействия этих соков. Объем работ определялся в несколько сот вариантов. Каждый вариант имел повторности по времени инъекции. Для инъекции бралось, как правило, зерно с одного колоса.

При инъекциях сок листьев, веток, стеблей вводился в эндосперм также при помощи иглы.

В целом эксперименты по соковой гибридизации оказались мало эффективными. Соки в наших опытах не изменяли существенно образом морфологию зернового растения. Однако соки, вводимые в эндосперм, не следует относить к индифферентным веществам, так как в ряде случаев они действуют на материнский организм отравляюще, в ряде случаев — в качестве стимулирующих.

Следовательно, полезно учитывать генетическую разнородность частей организма, так как при инъекции на основе этого учета может быть повышена эффективность вегетативной гибридизации как в отношении зерновых, так и в отношении других культур.

ХАРАКТЕР ИЗМЕНЕНИЙ ПРИ ВНУТРИВИДОВЫХ ИНЪЕКЦИЯХ

Вопрос о характере изменений при инъекциях имеет глубокий теоретический интерес.

Под термином гибрид генетика подразумевает влияние привоя на подвой или подвоя на привой в такой мере, что в новом организме найдут отражение определенные признаки материнского и отцовского сортов. Совершенно обязательно в основе гибридной природы видеть способность новой формы устойчиво наследовать приобретенные признаки, проявлять гетерозисное состояние, иметь повышенную стойкость против неблагоприятных условий жизни и т. д.

С учетом этих положений рассмотрим некоторые данные по новым формам пшениц, выведенным методом инъекций в пределах одного вида.

В одном из опытов была поставлена задача превратить яровую пшеницу Диамант в озимую форму через инъекцию эндосперма озимого пшенично-пырейного гибрида 599.

С этой целью зерна обеих пшениц были намочены и доведены до состояния наклевывания. После этого в зерна яровой пшеницы, в разрез их верхушек, вводилась тончайшая пластинка эндосперма озимой пшеницы. Посев зерна с введенным эндоспермом проводился весной в нормальные для яровых сроки. Летом, в период наступления молочной спелости зерна яровой пшеницы, к ней вновь на корню при помощи иглы вводился эндосперм зерна озимого пшенично-пырейного гибрида 599, который также находился в фазе молочной спелости зерна.

Урожай яровой пшеницы Диамант после двойного введения эндосперма озимого пшенично-пырейного гибрида 599 был высеян в грунт осенью в нормальный для озимых срок. За зиму почти вся пшеница вымерзла. Сохранилось всего несколько семей, которые по внешним признакам отличались от исходных сортов. Этой пшенице присвоен № 105.

При повторном посеве новая озимая пшеница 105 показала высокую зимостойкость, но расщепилась на две формы: на безостую и остистую, которые во многом напоминают исходный отцовский сорт, однако в них можно видеть и достаточно четкое отражение некоторых материнских признаков.

Сопоставление признаков исходных сортов и новой формы озимой безостой пшеницы 105 показано в табл. 1.

Таблица 1

Признаки исходных сортов и преимущественность их отражения в новой форме—озимой пшенице 105

Признаки	Мать—яровая безостая красноколосая пшеница Диамант	Отец—озимый остистый пшенично-пырейный гибрид 599	Новая форма озимая безостая пшеница 105	Чьи признаки отражаются в новой форме пшеницы
Яровость—озимость	яровая	озимый	озимая	отца
Остистость—безостость	безостая	остистый	безостая	матери

Признаки	Мать—яровая безостая красноколосая пшеница Диамант	Отец—озимый остистый пшенично-пырейный гибрид 599	Новая форма озимая безостая пшеница 105	Чьи признаки отражаются в новой форме пшеницы
Цвет колоса . . .	красный	белый	белый	отца
Цвет зерна . . .	красный	светло-красный	красный	матери
Форма зерна . . .	бочонковидная	широко-овальная	овально-яйцевидная	—
Высота соломы (в см)	80	105	110	—
Цвет соломы . .	желтый	желтый с фиолетовым оттенком	желтый с фиолетовым оттенком	отца

В данном примере по безостости и цвету зерна новая озимая пшеница унаследовала материнские признаки. Но по форме колоса, по плотности его, по ряду других признаков пшеница 105 во многом напоминает гибрид 599, лишенный, однако, остей (рис. 2).

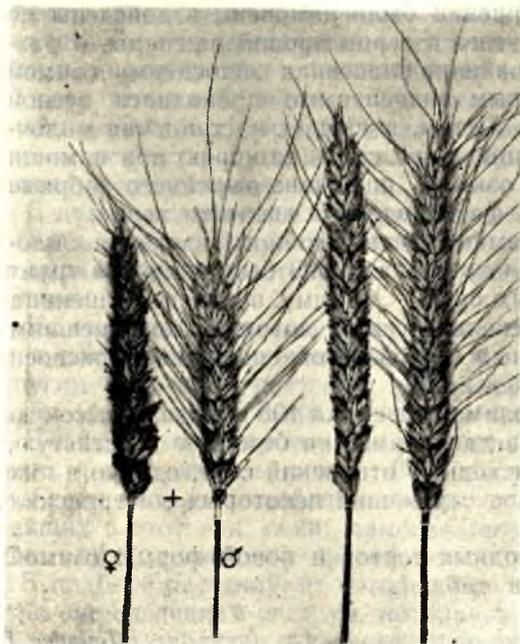


Рис. 2. Озимая безостая пшеница 105

Слева материнский сорт — яровая пшеница Диамант и отцовский сорт — озимый пшенично-пырейный гибрид 599. Справа новая форма — озимая пшеница 105

При всем этом сходстве необходимо видеть и различие, которое проявляется в первую очередь в более мощном габитусе растения, в большей длине колоса, повышенной его озерненности и в стойкости против болезней.

Рассмотрим пример обратной переделки — озимого пшенично-пырейного гибрида 599 в яровую форму.

Пшенично-пырейный гибрид обладает высокой зимостойкостью, поэтому и переделка его озимой природы на яровую представляет известную трудность.

С целью переделки озимого пшенично-пырейного гибрида 599 в яровую форму осенью, в период нахождения его на корню, в фазе молочной спелости, в его зерна был инъецирован эндосперм яровой пшеницы Диамант, находившейся также в фазе молочной спелости зерна.

Инъецированные зерна вновь были посеяны осенью и в следующее лето. На нескольких колосьях озимой пшеницы 599 проведена вторичная инъекция эндосперма яровой пшеницы Диамант.

После двукратной инъекции зерна озимой пшеницы были посеяны весной, в нормальные для яровых пшениц сроки. В основном развитие шло, как развитие озимой пшеницы, и только три семян с некоторым

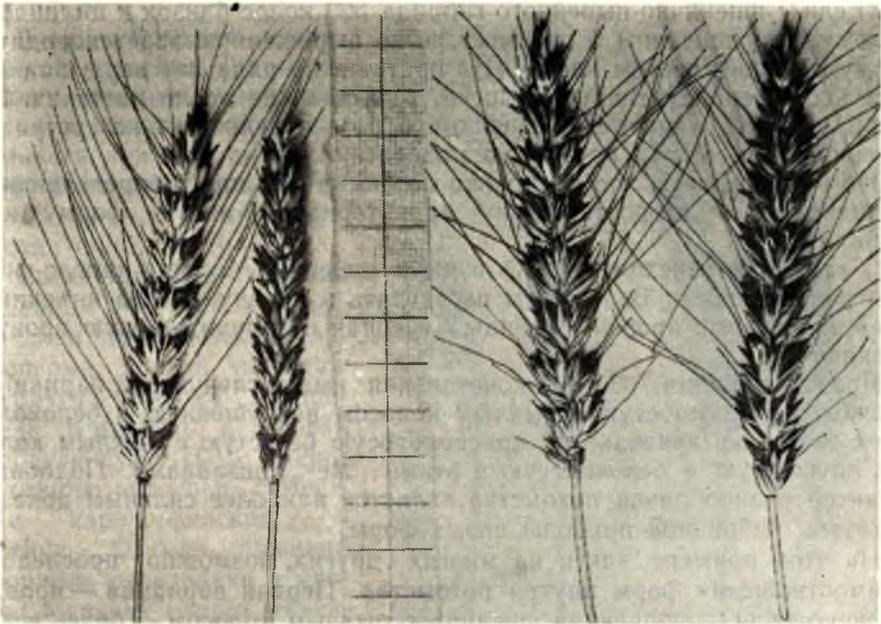


Рис. 3. Яровая остистая пшеница 5

Слева материнский сорт — озимый пшенично-пырейный гибрид 599 и отцовский сорт — яровая пшеница Диамант. Справа новая форма — яровая пшеница 5

запозданием пошли в трубку, выколосились и к осени дали нормальные зерна. Этим семьям присвоен № 5.

Весенний посев зерен с этих семей показал, что это яровая форма — без признаков возврата к озимости, но позднеспелая (рис. 3).

Сопоставление признаков исходных сортов с признаками новой формы, яровой пшеницы 5, видно из табл. 2.

Таблица 2

Признаки исходных сортов и преимущественность их отражения в новой форме — яровой пшенице 5

Признаки	Мать—озимый пшенично-пырейный гибрид 599	Отец—яровая безостая пшеница Диамант	Новая форма яровая-остистая пшеница 5	Чьи признаки отражаются в новой форме пшеницы
Яровость—озимость	озимая	яровая	яровая	отца
Остистость—безостость	остистая	безостая	остистая	матери
Цвет колоса	белый	красный	красный	отца
Цвет соломы	желтый с фиолетовым оттенком	желтый	желтый с фиолетовым оттенком	матери
Форма зерна	широко-овальная	бочонковидная	бочонковидная	отца
Высота (в см)	105	80	90	—

Если у пшенично-пырейного гибрида 599 колос близок к цилиндрическому, то у пшеницы 5 он имеет резко выраженную веретеновидную форму с резким сбегом кверху. На протяжении ряда лет верхушка колоса несет непродуктивные колоски, высыхающие после цветения. Но и при этом условии яровая пшеница 5 по озерненности не уступает материнскому сорту и превосходит отцовский.

Нетрудно видеть, что не только основные признаки, определяющие развитие, но и второстепенные характеризуют новую форму как гибридную.

С таким же успехом удалось озимую пшеницу Местная карело-финская разновидности Велютиным переделать в яровую через инъекцию к ней эндосперма яровой пшеницы Северная и получить новую яровую пшеницу 703.

Яровая пшеница 703 — не константная имеет следующие вариации: красноколосую безостую с рыхлым колосом неопушенную и белоколосую с этими же признаками; красноколосую безостую с рыхлым колосом опушенную и белоколосую с этими же признаками. Подобный характер разнообразия потомства является наиболее сильным доказательством гибридной природы новых форм.

На этом примере, как и на многих других, возможно проследить взаимоотношения форм внутри потомства. Первая вариация — яровая красноколосая неопушенная пшеница с рыхлым колосом — более всего отражает природу отцовского сорта, она отмечается наибольшей мощностью габитуса, скоростью созревания, прочностью соломы, крупностью зерна и наибольшей стойкостью против болезней.

Второй по силе проявления хозяйственно-полезных признаков является белоколосая безостая рыхлоколосая неопушенная пшеница. Она также отражает основные признаки отцовского сорта, но по цвету называется материнская природа. Далее следуют пшеницы, которые отражают в большей мере признаки материнского сорта.

Тщательные анализы продуктивности отдельных форм потомства пшениц 703 по весу зерна и озерненности, в зависимости от того, чью природу они отражают, можно видеть из табл. 3.

Таблица 3

Качественные показатели форм яровых пшениц 703 в сравнении с исходными сортами. (Данные 1957 г.)

Наименование	Вес 1000 зерен		Зерен на 1 колос	
	в граммах	в %	число	в %
Озимая пшеница Местная карело-финская. Материнский сорт	38,5	100	38	100
Яровая пшеница Северная. Отцовский сорт	43,0	111	35	92
Яровая красноколосая неопушенная пшеница 703	48,3	125	53	139
Яровая белоколосая неопушенная пшеница 703	44,5	115	44	116
Яровая красноколосая опушенная пшеница 703	42,5	110	46	121
Яровая белоколосая опушенная пшеница 703	41,3	108	42	110

В красноколосой неопушенной пшенице 703 отразились, помимо крупности зерна и повышенной озерненности, также и такие ценные признаки, как прочность соломы и стойкость против болезней (рис. 4).

Соответственно озимая пшеница Местная карело-финская через инъекцию эндосперма яровой пшеницы Ферругинеум Н-13 превращена в яровую, а яровая Ферругинеум Н-13 через инъекцию эндосперма Местной карело-финской — в озимую. Озимая пшеница Дюрабль переделана в яровую пшеницу через инъекцию к ней эндосперма яровой пшеницы Северная, а яровая пшеница Северная переделана в озимую через инъекцию эндосперма озимой пшеницы Дюрабль.



Рис. 4. Яровая пшеница 703

Слева материнский сорт — озимая пшеница Местная карело-финская и отцовский сорт — яровая пшеница Северная
Справа новая форма — яровая пшеница 703

Во всех упомянутых случаях переделок, как и в опытах № 105, № 5 и № 703, сказывается глубокое влияние капельки эндосперма на коренное изменение природы материнского сорта. Переделанные растения сразу становятся яровыми или озимыми, и в последующем исключается двойственность природы яровости — озимости. Новые формы при переделках подчиняются общим закономерностям, свойственным при инъекциях, они несут в себе природу исходных сортов, проявляют длительный гетерозис, стойкость против болезней и в значительном числе случаев — общность признаков и ярко выраженное взаимодействие. Это очень важные показатели гибридности.

При этом практическая целесообразность переделки озимых пшениц в яровые и яровых пшениц в озимые убедительно доказывается тем, что новые формы пшениц по своей продуктивной способности, как правило, превышают исходные сорта и к тому же имеют значительный резерв дальнейшего качественного роста. Вместе с тем, в силу проявления гетерозиса и полярности, озимые пшеницы, переделанные из яровых, приобретают повышенную зимостойкость, а яровые пшеницы, выведенные из озимых, повышенную яровость.

Приведенные частные факты о возможном регулировании природы яровости — озимости имеют очень важное значение в смысле продвижения южных культур в северные зоны. Эти факты являются теоретической основой для селекции новых форм озимых пшениц, гораздо более зимостойких, чем существующие сорта, что особенно важно для районов, имеющих суровые условия перезимовки. Наконец, эти факты подводят теоретическую основу для работ по выведению многолетних форм зерновых культур.

Несмотря на важность приведенных фактов, они далеко не исчерпывают внутривидовых взаимоотношений, связанных с применением метода инъекций.

Рассмотрим следующий пример. В одном из опытов яровая пшеница Северная воспитывалась на эндосперме озимой пшеницы Дюрабль. Обе пшеницы относятся к виду *Tg. vulgare*. Опытном не ставилась задача переделки яровой пшеницы в озимую, а имелось в виду изучение изменений по раннеспелости—позднеспелости и отношения к температурным условиям. В итоге этой инъекции получена новая константная пшеница 37.

Пшеница 37 сохранила материнский признак — безостость, приобрела отцовский признак — белоколосость. Что же касается строения колоса, плотности соломы и колосового стержня, то они органически связаны как с материнским, так и с отцовским сортом. Озерненность пшеницы 37 более чем в полтора раза выше озерненности колосьев исходных сортов, но зерно у нее, хотя и крупнее, все же очень короткое. Вес 1000 зерен находится в пределах 38—40 граммов.

При многих положительных качествах пшеница 37 является позднеспелой и, как удалось установить, довольно устойчивой против пониженных температур (рис. 5).

Заслуживает внимания другой вариант подобного опыта. К яровой пшенице Северная был инъецирован эндосперм озимой пшеницы Дюрабль. Интерес этого опыта состоит в том, что в данном случае получены две новые формы пшениц, из которых одна, 19-ф, во многом сходна с пшеницей 37, в то время как другая форма в большей мере отражает природу материнского сорта. Качественные показатели пшеницы 19-ф также близко соответствуют показателям пшеницы 37, она имеет более крупное зерно, повышенную озерненность, но при всем этом является позднеспелой.

Наконец, в третьем случае, в опыте № 28, к яровой пшенице был введен эндосперм озимой пшеницы Дюрабль. В результате получилась новая константная яровая безостая белоколосая пшеница 28, во многом напоминающая пшеницы 19-ф и 37, но имеющая свои морфологические и биологические особенности.

С целью всестороннего установления, несут ли внутривидовые формы, выведенные методом инъекций, гибридную природу, рассмотрим еще один пример.

В одном из опытов к яровой пшенице Диамант разновидности Мильтурум инъецирован эндосперм яровой пшеницы Каука разновидности Лютесценс. В F-I от этой инъекции была отобрана одна семья, в слабой степени напоминающая отцовский сорт. Во втором поколении эта пшеница не дала разнообразия, ее признаки стали наиболее четкими в направлении отцовского сорта.

Исходные сорта были безостые, новая форма, пшеница 34-р, тоже безостая. Цвет колоса у материнского сорта красный, у отцовского сорта белый, у новой формы белый. По форме зерна, колосковых чешуй, по длине вегетационного периода и по целому ряду других признаков отмечается отражение отцовских признаков.

Пшеница 34-р стойко передает новые признаки по наследству, длительный период проявляет гетерозис, имеет высокую стойкость против болезней и т. д., т. е. ведет себя как гибридная форма.

Многочисленные примеры подобного рода создают твердую уверенность в гибридном характере новых форм, так как иначе совершенно невозможно доказать, каким путем вновь переделываемые пшеницы

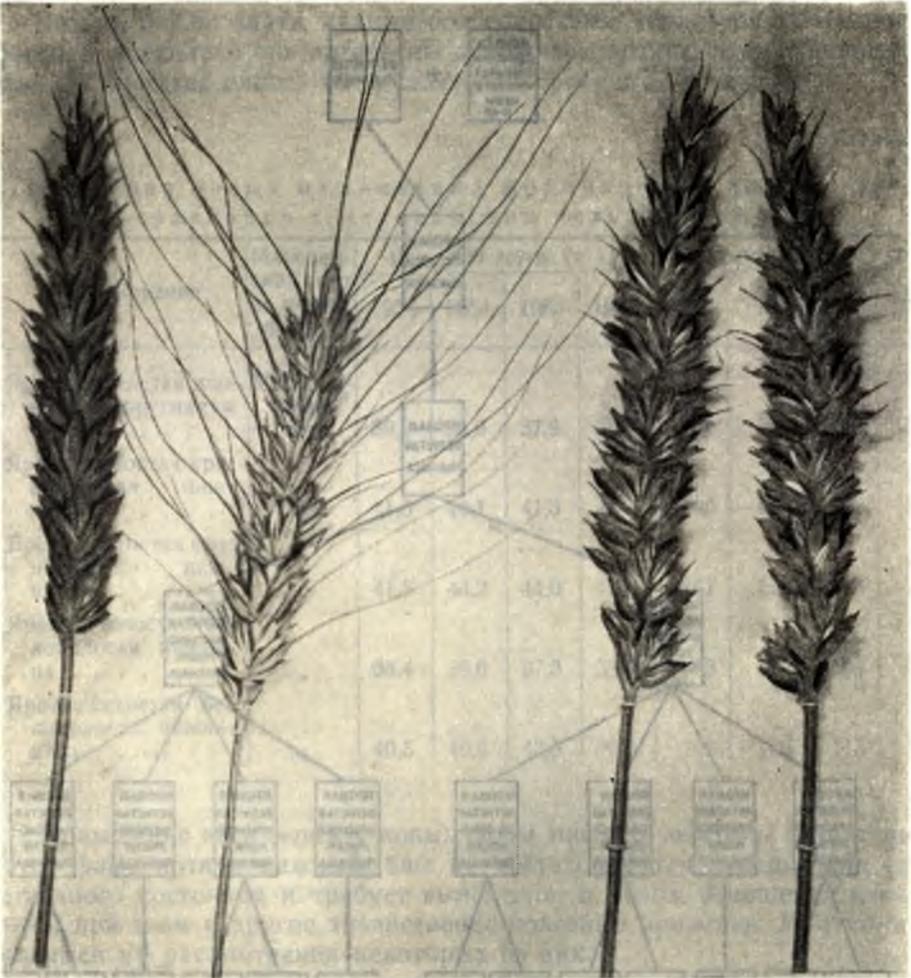


Рис. 5. Яровая безостая пшеница 37

Слева материнский сорт — яровая пшеница Северная и отцовский сорт — озимая пшеница Дюрабль. Справа новая форма — пшеница 37

приобретают признаки озимости — яровости и наследуют многие другие признаки по типу того сорта, от которого взят эндосперм для инъекции.

Все это дает основание утверждать, что инъекции эндосперма одного сорта или разновидности в зерно другого сорта или разновидности в пределах этого вида приводят к получению, как правило, ярко выраженных гибридных форм, очень часто с преобладающей ролью отцовского сорта.

ХАРАКТЕР ИЗМЕНЕНИЯ ПРИ МЕЖВИДОВЫХ ИНЪЕКЦИЯХ

Существенный интерес с позиции познания представляют материалы по анализу новых форм зерновых культур, полученных путем межвидовых инъекций.

В опыте № 214 к яровой пшенице *T. vulgare* var. *ferrugineum* сорт Ферругинеум Н-13 инжецирован эндосперм яровой пшеницы *T. turgidum* var. *plinianum* сорт Кахетинская.

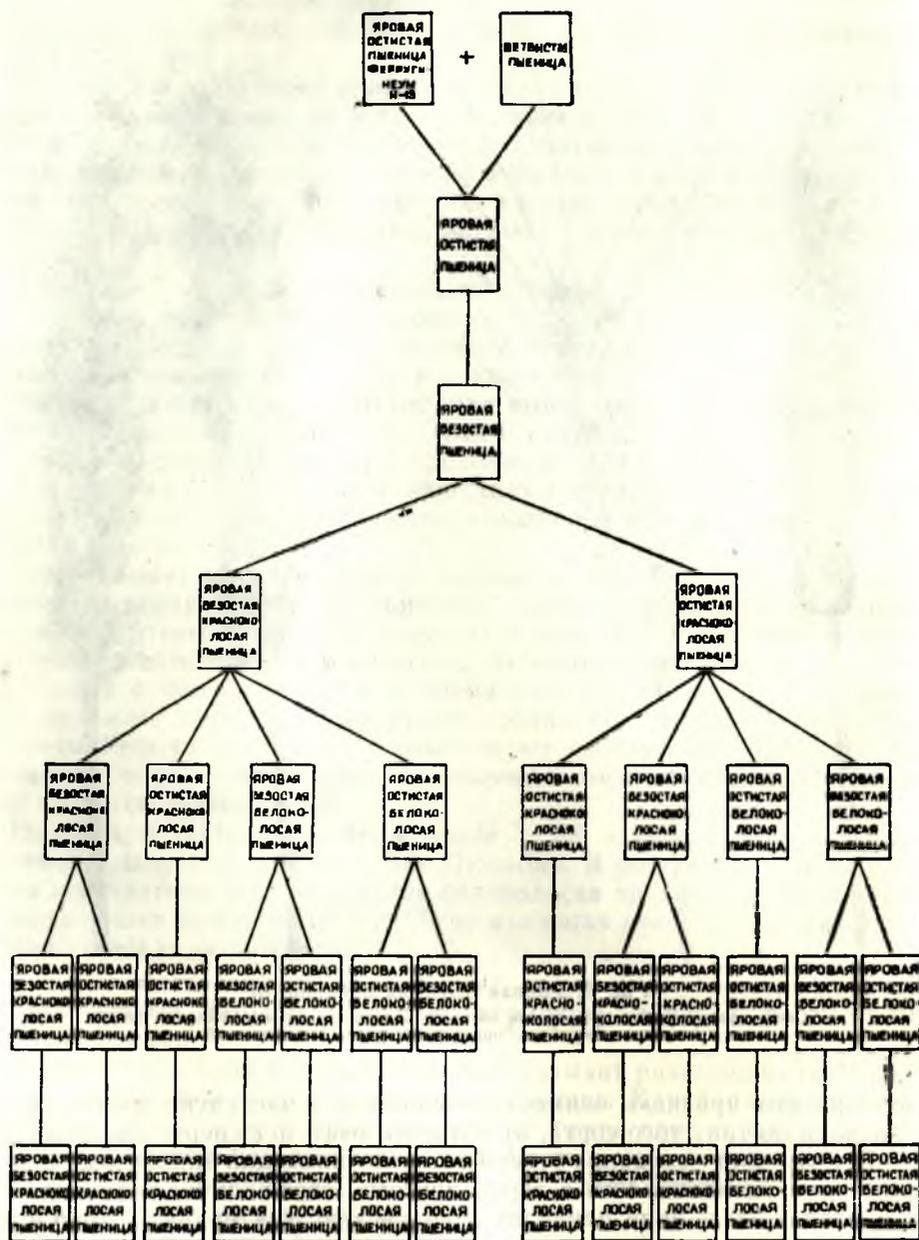


Рис. 6. Схема формообразования от сближения яровой пшеницы Ферругинеум Н-13 с ветвистой пшеницей

От этой инъекции произошел сложный процесс формообразования, который можно видеть из схемы (рис. 6).

В процессе формообразования получены следующие формы: яровая безостая красноколосая пшеница, краснозерная и белозерная; яровая остистая красноколосая пшеница, краснозерная и белозерная; яровая безостая белоколосая пшеница, краснозерная и белозерная; яровая остистая белоколосая пшеница, краснозерная и белозерная.

Весьма важно знать, какими особенностями характеризуются новые формы и насколько они интересны для сельскохозяйственного производства. В качестве одного из показателей приведем вес зерна.

Таблица 4

Вес зерна новых межвидовых форм—яровых пшениц 214 в сравнении с материнским исходным сортом

Наименование	Материнский сорт и новые формы	Вес 1000 зерен (в г)				В % к материнскому сорту			
		1953	1954	1955	1957	1953	1954	1955	1957
Яровая остистая пшеница Ферругинеум Н-13	Материнский сорт	39,2	33,9	37,9	38,5	100	100	100	100
Яровая безостая красноколосая пшеница	214	41,3	40,1	41,3	41,7	105	118	109	108
Яровая остистая красноколосая пшеница	41,8	40,2	44,0	42,1	107	118	116	109
Яровая безостая белоколосая пшеница	38,4	39,0	37,3	38,4	98	115	98	100
Яровая остистая белоколосая пшеница	40,5	40,6	43,5	39,0	103	120	115	101

Повышение веса зерна у новых форм пшениц не столь значительно. Этот факт, хотя и важный, еще не достаточен для определения качественного состояния и требует выяснения, в каком отношении изменяются при этом и другие хозяйственно-полезные признаки. Кратко остановимся на рассмотрении некоторых из них.

Озерненность колосьев новых форм пшениц 214 повысилась по сравнению с исходным сортом на 6—10%, в зависимости от положения отдельных номеров в рядах. Vegetационный период пшеницы 214 в 1957 году на 5—6 дней меньше, а высота соломы на 15—20 см больше, чем у материнского сорта.

В довершение к этому следует отметить весьма высокую стойкость новых форм пшениц против головневых болезней.

Интересно знать, отражают ли новые формы пшениц 214 органическое взаимодействие сближаемых и несут ли они гибридную природу. Для детального рассмотрения возьмем яровую безостую белоколосую белозерную форму пшеницы 214 и сравним ее с признаками исходных сортов пшениц.

О характере гибридной природы свидетельствует признак ветвления колоса. Слов нет, в потомстве новых пшениц 214 встречаются, и довольно часто, ветвистые колосья, но наследование этого признака какое-то неустойчивое, оно то появляется, то исчезает, и мы пока не знаем причин этого непостоянства.

К сказанному следует добавить, что и в других случаях, когда инъекции осуществляются между неветвистыми сортами мягких пшениц и особями видов других родов, появление ветвистых форм наблюдается

Таблица 5

Сравнение признаков исходных сортов пшеницы с признаками новой формы — пшеницы 214

Признаки	Мать—яровая остистая пшеница Ферругинеум Н-13	Отец—ветвистая пшеница Кахетинская	Новая форма — яровая безостая пше- ница 214
Остистость—безостость	остистая	остистая	безостая
Ветвистость	не ветвистая	ветвистая	не ветвистая
Цвет колоса	красный	белый	белый
Цвет зерна	красный	белый	белый
Форма зерна	яйцевидная	округло-оваль- ная	бочонковидная
Консистенция зерна . .	стекловидная	крахмальная	крахмальная
Высота растений (в см)	76	138	80

довольно часто, но закрепление ветвистости колоса в наследственности — дело трудное и требует много времени (рис. 7). Следовательно, по главному признаку, ветвистости колоса, у нас нет оснований говорить о гибридной природе пшеницы 214.

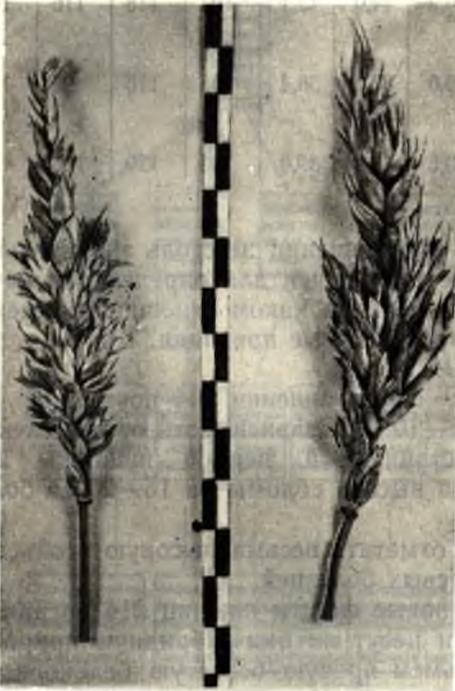


Рис. 7. Яровая ветвистая пшеница (яровая пшеница Северная+овес)

В опыте № 578 к яровой пшенице Диамант var. *milturum* Tr. *vulgare* инъецирован эндосперм пшеницы вида Tr. *shpaegococum*. Полученная новая форма пшениц в своих признаках резко разошлась с исходными родительскими сортами, в частности она сохранила материнский признак безостости и форму зерна и приобрела отцовский признак — белоколосость. При этом надо учесть, что новые признаки в межвидовой форме наследуются устойчиво, растения проявляют гетерозисное состояние, стойкость против неблагоприятных условий жизни и т. д.

При межвидовых инъекциях получены новые, константные формы, которые в подавляющем большинстве случаев отражают природу материнского сорта, но по цвету колоса и зерна, остисто-

сти или безостости, а также по форме зерна иногда проявляют и отцовские признаки.

Таким образом, на основе приведенных данных имеется основание утверждать, что отражение некоторых признаков отцовского сорта в новых межвидовых формах вполне возможно, хотя организация растения, его конституция, определяется ареалом видовой принадлежности материнского сорта.

ХАРАКТЕР ИЗМЕНЕНИЙ ПРИ МЕЖРОДОВЫХ ИНЪЕКЦИЯХ

Заслуживает глубокого внимания анализ изменений зерновых культур при межродовых инъекциях.

В 1949 году к яровой остистой пшенице Ферругинеум Н-13 был инъектирован эндосперм черного ячменя. В 1951 году была получена новая форма — яровая безостая пшеница 217. Высейнная в 1952 году, она дала формы безостые, красноколосые и белоколосые, которые в 1953 году выделили соответствующие остистые формы. Ниже приводится схема формообразования пшеницы 217 (рис. 8).

Интересно знать, каковы качественные показатели новых форм пшениц по сравнению с исходной материнской формой. За один из показателей примем вес зерна. В каком соответствии находится вес зерна новых форм пшениц 217 к исходному материнскому сорту, показывает табл. 6.

Таблица 6

Вес зерна исходного сорта—яровой пшеницы Ферругинеум Н-13 и нового потомства—пшеницы 217

Наименование	№ формы	Вес 1000 зерен (в г)				То же в %			
		1953	1954	1955	1957	1953	1954	1955	1957
Яровая пшеница Ферругинеум Н-13 . . .	Контроль	39,2	33,9	37,9	38,5	100	100	100	100
Яровая остистая красная пшеница . . .	217	42,2	44,0	48,2	50,0	115	130	127	130
Яровая безостая красная пшеница	41,5	42,8	45,5	46,0	106	125	120	119
Яровая остистая белая пшеница	41,0	39,8	43,5	45,0	105	117	115	117
Яровая безостая белая пшеница . . .	"	41,5	39,9	43,0	39,5	106	118	113	102

Следует отметить как сам факт высокого веса зерна, так и особенно явление систематического нарастания его в отдельных формах потомства пшениц 217.

Также важно проследить характер озерненности колосьев с тем, чтобы убедиться, не связана ли крупность зерна с меньшей озерненностью их.

В качестве справки ниже приводятся суммарные данные по озерненности колосьев и колосков.

Таблица 7

Учетные данные по средней озерненности колоса, по числу колосков в колосе и числу зерен на один колосок у новых форм пшениц 217

Наименование	№ формы	В среднем на 1 колос		
		всего зерен	всего колосков	зерен на 1 колосок
Яровая остистая пшеница Ферругинеум Н-13	контроль	34,5	13,5	2,5
Яровая остистая красная пшеница	217	46,3	16,8	2,8

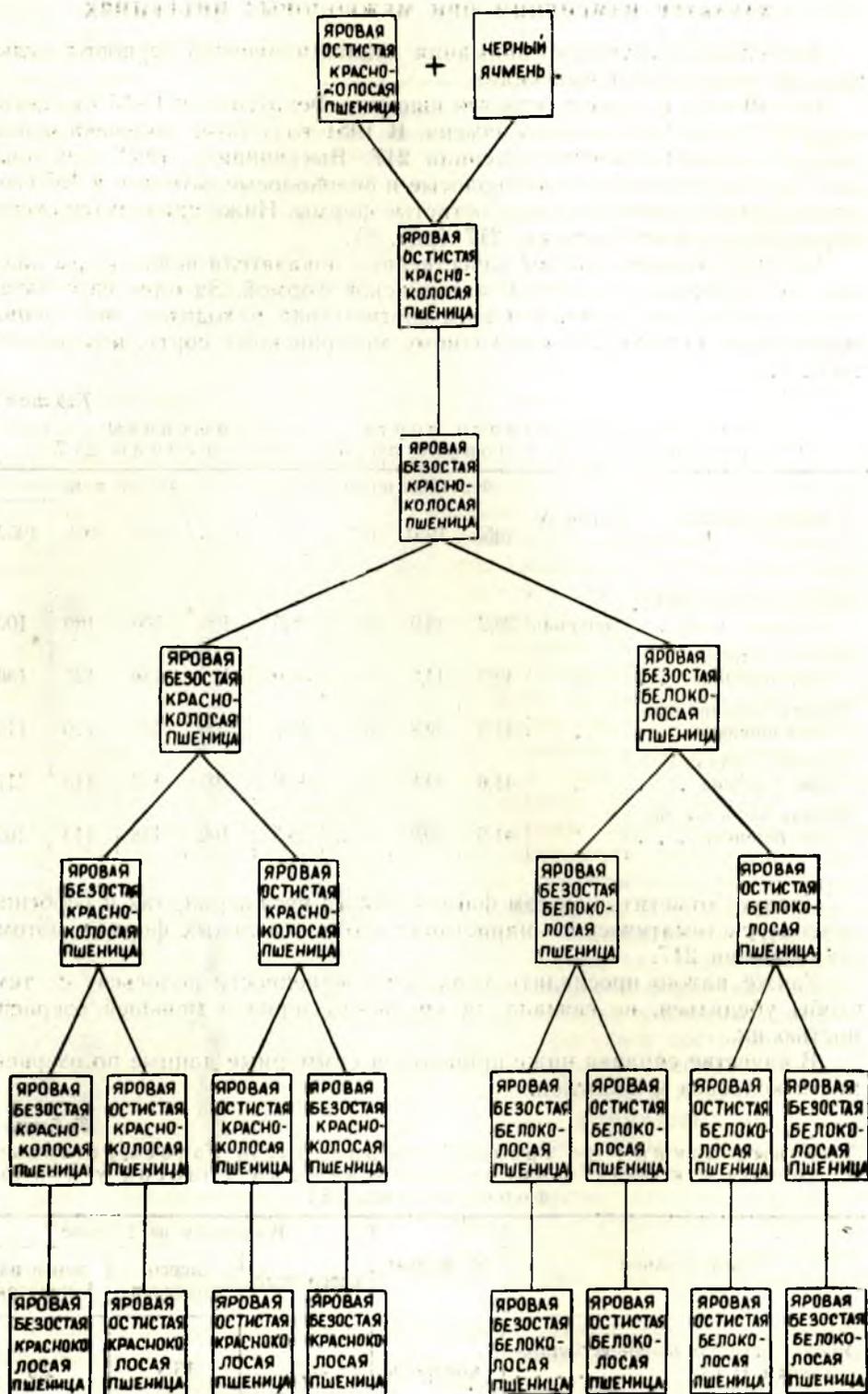


Рис. 8. Схема формообразования от сближения яровой пшеницы Ферругинеум Н-13 с черным ячменем 217

Наименование	№ формы	В среднем на 1 колос		
		всего зерен	всего колосков	зерен на 1 колосок
Яровая безостая красная пшеница	217	43,3	14,1	3,0
Яровая остистая белая пшеница	41,5	15,7	2,6
Яровая безостая белая пшеница	37,5	14,8	2,5

Этот пример показывает, что крупность зерна у новых межродовых форм органически связана не с понижением, а с повышением озерненности колосьев и колосков, и эта связь отражает в себе одну из многих сторон проявления гетерозиса. Другими элементами проявления гетерозиса являются вегетационный период, высота растений, консистенция зерна и т. д. Пшеницы 217 имеют вегетационный период, близко соответствующий вегетационному периоду пшеницы Северная. Высота форм пшениц 217 превышает высоту стеблестоя материнского сорта на 15—20 см, консистенция зерна пшеницы более стекловидная, чем у пшеницы Северная.

Представляет большой интерес сравнение качественных показателей пшениц 217, полученных от межродовых инъекций, с показателями пшениц 214, полученных от межвидовых инъекций.

В обоих случаях формообразовательный процесс протекает по типу параллельной изменчивости. Это в известной степени говорит о дальности родства. Однако сравнивать межвидовые формы с межродовыми нельзя. Оказывается, эндосперм ветвистой пшеницы и эндосперм ячменя проявили разную, своеобразную роль катализатора, который по силе действия соответствует нашему представлению о том, что чем больше противоречия, тем сильнее проявляется реакция, столь удачно отраженная в зерновых культурах на крупности зерна, озерненности и других хозяйственно-полезных качествах. При всем этом надо иметь в виду, что катализаторная роль эндоспермов не обычная, она имеет наследственную основу.

Приведенные примеры с межвидовыми формами пшениц 214 и межродовыми 217 являются типичными для целой серии подобных форм, и потому они могут служить в известной мере эталоном для представлений о разнице между ними.

Мы привели пример сложного формообразования при межродовых инъекциях. Такие примеры в практике наших исследований наиболее распространены, но межродовые инъекции дают в целом ряде случаев константные формы. Это важно для селекционного процесса, так как ускоряет внедрение сорта в сельскохозяйственное производство.

Приведем некоторые примеры получения константных форм при инъекциях.

В опыте 41 к яровой пшенице Эритроспермум 341 был введен эндосперм овса *A. Sterilis*. От подобного соединения были получены две новые формы яровой безостой пшеницы, одна из них, 41, резко отличается по морфологии от материнского сорта, вторая, 41а, является как бы копией исходного сорта, но лишена остей.

Интересно ознакомиться с некоторыми показателями формы 41. Вес 1000 зерен ее составляет 52,9 г, а материнского сорта — 43,7 г, средняя озерненность колоса пшеницы 41 — 38,1 зерна, а материнского сорта — 27 зерен, на один колосок новой формы приходится 2,8 зерна,

а у материнского сорта — 2,1 зерна. Продуктивность колоса пшеницы 41 на 70% выше материнского сорта. Это один из многих примеров. Но надо добавить, что пшеница 41 обладает высокой стойкостью против болезней, прочной соломой, однако при всем этом является позднеспелой.

В этой связи заслуживает внимания опыт № 44-а. В нем к яровой пшенице Диамант инъецирован эндосперм голозерного овса. В первом поколении была получена одна семья безостой пшеницы, несколько напоминающая материнский сорт. Во втором поколении потомство отобранной семьи резко отошло от природы не только материнского сорта, но и от природы потомства первого поколения. Во втором поколении все семьи оказались белоколосыми, остистыми, безостыми и пулоустистыми.

В приведенных примерах интересно отметить, что два варианта инъекции, где в качестве материнских сортов были разные пшеницы, а в качестве отцовских сортов — разные сорта овса, дали новые формы пшениц, в некоторой степени сходные как по сумме морфологических признаков, так и по продуктивной способности (рис. 9).

Примеры № 217, № 41 и № 44 с особой силой подтверждают глубину мичуринского учения о высокой продуктивности межвидовых и межродовых форм и значение в деле выведения новых форм инорайонных, географически удаленных сортов. Известное положение мичуринского учения о том, что чем дальше отстоят между собой пары скрещиваемых растений-производителей по месту их родины и условиям среды, тем легче приспособляются к условиям среды в новой местности гибридные сеянцы, имеет не меньшее, а большее значение для тех случаев, когда создание новых форм осуществляется методом инъекций.

Некоторое представление о возможной гибридной природе межродовых форм могут дать следующие примеры. В одном из опытов к яровой пшенице Северная был инъецирован эндосперм озимой ржи Вятка, и от подобной инъекции получилась новая форма озимой пшеницы с устойчивой озимой наследственностью.

В другом опыте к озимой пшенице Местная карело-финская на корню в период молочной спелости зерна инъецирован эндосперм ячменя и выведена яровая пшеница, в основном отражающая признаки материнского сорта.

Эти опыты свидетельствуют о возможности регулирования природы яровости — озимости. Озимость — яровость являются признаками. Регулирование их может рассматриваться в известной мере как проявление гибридности.

При межродовых инъекциях процесс изменения принимает иногда затяжной характер. Так, в опыте № 128 к яровой пшенице Диамант в 1949 году был введен эндосперм черного овса. От подобной инъекции отобраны остистые семьи пшениц, на колосковых чешуйках которых было отмечено наличие темноватых крапинок разной величины. Отмечено также почернение остей. Наконец, через 6 лет пшеница 128 стала более или менее черноколосой, а в отдельных случаях — белесой. Однако признак окраски пшеницы, полученной от черного овса, оторван от других признаков, которые остаются специфическими для пшеницы.

Интересно то, что пшеница 128 являлась некоторое время низкопродуктивной, имела мелкое зерно и недостаточную озерненность колосьев. По стойкости против болезней и по длине вегетационного периода она также уступала материнскому сорту. Однако следует отметить



Рис. 9. Потомство пшениц от сближения яровой пшеницы
Диамант с голозерным овсом

и то, что кондиции этой пшеницы из года в год повышаются, и в настоящее время пшеница 128 может оцениваться как вполне удовлетворительная.

К такому же порядку относится и следующий опыт.

К озимой ржи Вятка инъецирован эндосперм черного овса, и в первом поколении, без постепенных переходов, получена новая озимая рожь, имеющая темно-лиловый цвет зерна (рис. 10). Колос у новой озимой ржи 2200 приобрел интенсивную темно-лиловую окраску, солома стала лиловой, а у междоузлий — темно-лиловой. Наконец, новая природа сказывается и в окраске всходов. Таким образом, темно-лиловый цвет стал общим для всего растения.

При всем этом характер структуры колоса, соломы, междоузлий, листьев, лигул и язычков почти не претерпел изменений, и данные признаки остались характерными для озимой ржи.

Эти примеры по межродовым формам являются исключениями. Сложные формообразования при межродовых инъекциях протекают, как правило, в порядке параллельной изменчивости, но период становления новых форм сравнительно ограничен и часто укладывается в рамки 3—5 лет.

У ячменей, также как и у пшениц, при межродовых инъекциях возможен как сложный, но стройный процесс формообразования, так и появление с самого начала константных форм. При сложных формообразованиях процесс также протекает в порядке параллельной изменчивости.

Приведем в качестве справки следующий пример. В одном из опытов к ячменю Винер был привит эндосперм яровой пшеницы. В первом поколении был получен в качестве новой формы двурядный желтый фуркатный пленчатый ячмень, который во втором и последующих поколениях проявил природу формообразования в следующем виде (рис. 11).

Чужеродный эндосперм у ячменей, также как и у пшеницы, действует как катализатор и ведет, наряду с изменением морфологических признаков, к значительному повышению крупности зерна, некоторому повышению озерненности, увеличению габитуса и к почти полной иммунности против болезней.

Также изменяется биохимический состав новых форм ячменей в сравнении с исходными сортами. Так, в опыте № 830 к ячменю Винер инъецирован эндосперм ветвистой пшеницы и получена новая форма — двурядный желтый фуркатный голозерный ячмень. Если у ячменя Винер содержание белка составляет 11,5%, то у новой формы ячменя он равен 16,5%, или на 43% выше, чем у ячменя Винер.

В опыте № 820 к ячменю Винер привит овес и получен новый фуркатный пленчатый ячмень. Содержание белка у этого ячменя составляет 14,2%, больше, чем у ячменя Винер, на 2,7%. И во многих других случаях анализы новых форм ячменей показывают весьма значительное повышение у них белка, но пока не наблюдалось случаев, где бы можно было видеть его снижение против исходного сорта.

По силе проявления продуктивной способности, по стойкости против неблагоприятных условий жизни новые межродовые формы выше внутривидовых форм и, следовательно, представляют более высокую категорию.

В новых формах от межродовых инъекций возможное отражение отдельных признаков отцовского сорта также иногда имеет место, но организация растения новой формы, конституция ее, определяется ареалом видовой принадлежности материнского сорта.



Рис. 10. Озимая рожь 2200 (озимая рожь Вятка + черный овес)

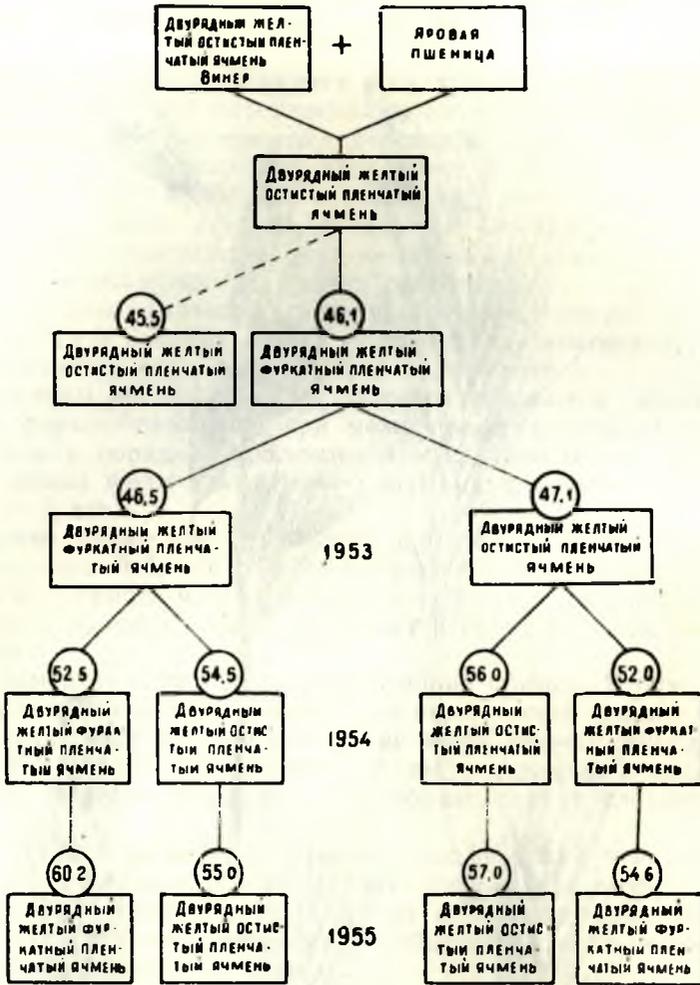


Рис. 11. Схема формообразования от сближения ячменя Винер с яровой пшеницей 840

ПРОДУКТИВНАЯ СПОСОБНОСТЬ НОВЫХ ФОРМ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР

Достижение параллельной изменчивости при межвидовых и межродовых инъекциях столь же важно, как и достижение гибридности при внутривидовых инъекциях, особенно когда известны причины, вызывающие эти изменения, но при этом надо знать, какими качествами характеризуются новые формы, полученные в порядке гибридности и параллельной изменчивости.

Мы имеем систематизированные данные по большому числу новых форм о их продуктивности за ряд лет.

Обратимся к рассмотрению сводных данных по весу зерна и длине вегетационного периода форм пшениц, полученных от разных степеней родства. Эти данные представлены в табл. 8.

Таблица 8

Вес зерна и вегетационный период межсортовых, межвидовых и межродовых форм пшениц, выведенных методом инъекций

Наименование форм пшениц	Степень родства	Число форм	Вес 1000 зерен (в г)				В % к контролю				Вегетационный период в днях				В % к контролю			
			1952	1953	1954	1955	1952	1953	1954	1955	1952	1953	1954	1955	1952	1953	1954	1955
Яровая безостая пшеница Диамант	контроль	Диамант	36,5	37,6	37,8	38,0	100	100	100	100	96	95	92	88	100	100	100	100
Яровая безостая пшеница	межсортовая	6	38,8	38,7	35,6	40,6	106	103	94	107	93	92	87	85	97	97	95	97
Яровая безостая пшеница	межвидовая	6	38,5	39,7	39,7	39,2	105	105	105	103	91	92	85	85	95	97	92	57
Яровая безостая пшеница	межродовая	9	37,6	40,1	42,0	44,5	103	107	111	117	91	88	86	85	95	95	93	97
Яровая остистая пшеница Ферругинеум Н-13	контроль	Ферругинеум Н-13	39,5	39,2	33,9	37,9	100	100	100	100	99	98	95	96	100	100	100	100
Яровая остистая пшеница	межсортовая	4	34,7	39,7	40,4	40,3	88	101	119	106	89	89	86	85	90	91	90	89
Яровая остистая пшеница	межвидовая	3	38,8	42,3	39,5	42,2	98	108	116	112	86	88	86	83	87	90	90	86
Яровая остистая пшеница	межродовая	6	38,4	40,5	40,6	43,9	97	103	120	116	87	89	83	85	88	91	87	89

Метод инъекций и его значение

Из таблицы можно видеть, что межродовые формы пшениц как по крупности зерна, так и по скороспелости выгодно отличаются от исходных сортов. Это отмечается и по целому ряду других показателей. В частности, озерненность колосьев пшениц межродовых форм превышает озерненность исходных сортов на 20—25%. Новые формы пшениц обладают высокой стойкостью против болезней, а большинство форм болезнями совершенно не поражается.

Данные таблицы характеризуют общую закономерность повышения продуктивности в связи со степенью отдаленности сближаемых, но они не отражают тех огромных возможностей, которые могут быть получены при отборе тех или иных форм.

Попытаемся представить эти возможности конкретно, в разрезе отдельных форм новых пшениц, в сравнении их с исходными материнскими сортами.

В одном из опытов яровая остистая пшеница Ферругинеум Н-13 служила в качестве материнского сорта. В первом варианте к этой пшенице был инъецирован эндосперм яровой безостой пшеницы Диамант, в результате чего появилась новая межсортовая форма — яровая безостая пшеница 205. Во втором варианте к пшенице Ферругинеум был инъецирован эндосперм ветвистой пшеницы и получена межвидовая форма — яровая безостая пшеница 228. Наконец, в третьем варианте к пшенице Ферругинеум был инъецирован эндосперм ячменя, и в результате этого получилась межродовая форма — яровая безостая пшеница 217.

Первоначально рассмотрим данные по весу зерна этих пшениц.

Таблица 9

Вес зерна материнского сорта — яровой остистой пшеницы Ферругинеум Н-13 и новых форм яровых безостых пшениц, полученных от нее, в зависимости от степени родства

Исходный сорт и новые формы	Степень родства	Вес 1000 зерен (в г)					В % к контролю				
		1952	1953	1954	1955	1957	1952	1953	1954	1955	1957
Остистая пшеница	конт- роль	39,5	39,2	33,9	37,9	38,5	100	100	100	100	100
Безостая пшеница 205	межсор- товая	39,5	37,8	35,7	41,3	43,0	97	96	105	109	112
Безостая пшеница 228	межви- довая	39,5	38,9	38,2	40,1	43,6	100	99	112	106	113
Безостая пшеница 217	межро- довая	39,5	41,5	42,8	45,5	46,0	100	106	125	120	119

Отмечая четкую зависимость веса зерна от степени родства, чрезвычайно важно иметь представление о том, распространяется ли эта зависимость на другие элементы структуры, в частности, на озерненность колосьев и колосков.

Данные по этим элементам приводятся в табл. 10

Таблица 10

Учетные данные по структуре озерненности колосьев в зависимости от степени систематического родства

Исходный сорт и новые формы	Степень родства	Число колосков в колосе	Число зерен в колосе	Зерен на 1 колосок
Яровая остистая пшеница . .	контроль	13,5	34,5	2,55
Яровая безостая пшеница 205	межсортная	14,0	32,5	2,32
Яровая безостая пшеница 228	межвидовая	13,5	35,3	2,61
Яровая безостая пшеница 217	межродовая	14,1	43,3	3,06

Табл. 10 отражает показатели многочисленных учетных данных по другим формам и подтверждает предположение, что между весом зерна и озерненностью существует прямая зависимость. Этой же зависимости подчиняются высота стеблестоя, длина вегетационного периода и другие признаки.

Повышение продуктивности у новых форм пшениц с полным и еще большим основанием можно распространить на ячмени.

Ниже приводятся сводные данные по весу зерна и вегетационному периоду большой группы новых межсортных и межродовых форм двурядных ячменей по сравнению с исходным сортом ячменя (табл. 12).

Сводные данные по ячменям свидетельствуют о том, что новые формы как по крупности зерна, так и по скороспелости выгодно отличаются от исходных сортов. К этому надо также добавить, что озерненность новых форм зерновых выше, чем у исходных сортов, на 15—20%.

Однако сводные данные не раскрывают всех возможностей, которые имеются в отдельных формах. Для того чтобы подтвердить это, приведем качественную характеристику одной межсортной и одной межродовой формы по сравнению с исходным материнским сортом.

Таблица 11

Вес зерна материнского сорта ячменя Винер и новых, полученных от него форм

Исходный сорт и новые формы	Степень родства	Исходный сорт и № новой формы	Вес 1000 зерен (в г)					
			1952	1953	1954	1955	1956	1957
Двурядный желтый остистый пленчатый ячмень Винер	исходный сорт	Винер	45,5	42,5	47,3	45,6	40,5	48,0
Двурядный желтый фуркатный голозерный ячмень . .	межсортная форма от Винера	1 фг.	—	46,7	49,5	50,3	46,7	50,0
Двурядный желтый фуркатный голозерный ячмень . . .	межродовая форма от Винера	830	46,5	51,5	57,0	53,2	54,2	62,4

Вес зерна и вегетационный период межсортовых и межродовых форм ячменей,
выведенных методом инъекций

Наименование форм ячменей	Степень родства	Число форм	Вес 1000 зерен (в г)				В % к Винеру				Вегетационный период в днях				В % к Винеру			
			1952	1953	1954	1955	1952	1953	1954	1955	1952	1953	1954	1955	1952	1953	1954	1955
Двурядный желтый остистый пленчатый ячмень	контроль	Винер	45,5	42,5	47,3	45,6	100	100	100	100	88	88	72	82	100	100	100	100
• •	межсортовой	9	49,9	50,0	51,6	53,6	109	117	109	117	78	79	72	74	89	90	100	90
• •	межродовой	10	45,2	47,9	54,7	56,1	99	112	115	123	73	74	71	73	83	84	99	89
Двурядный желтый фуркатный пленчатый ячмень	межсортовой	7	45,3	45,4	52,1	53,2	100	107	110	117	75	76	72	75	85	86	100	93
• •	межродовой	5	44,9	47,6	55,1	57,1	99	112	116	126	75	75	71	72	85	85	99	88
Двурядный желтый остистый голозерный ячмень	межсортовой	6	43,5	45,7	53,7	52,6	96	108	113	115	—	78	77	78	—	88	107	95
• •	межродовой	7	44,6	49,6	52,3	56,4	98	112	110	124	88	81	80	83	100	92	111	101
Двурядный желтый фуркатный голозерный ячмень	межсортовой	7	46,0	45,4	50,1	49,6	101	107	106	109	84	76	77	79	95	86	107	96
• •	межродовой	5	48,8	49,3	55,2	52,7	107	116	117	116	71	77	73	74	81	87	101	90

Озерненность колосьев у ячменя 830 и 1 фг. выше, чем у ячменя Винер, на 15—20%. По вегетационному периоду также произошли большие изменения. В частности, вегетационный период ячменя 830 в 1953 году был на 7 дней, в 1955 году на 8 дней и в 1957 году на 4 дня меньше, чем у исходного материнского сорта ячменя Винер.

Такое сокращение длины вегетационного периода имеет большое значение. На севере голозерные ячмени не вводятся в культуру из-за того, что их вегетационный период не укладывается в рамки безморозного времени. Как видно, ячмень 830 в этом отношении выгодно отличается не только от имеющихся голозерных ячменей, но даже от Винера (рис. 12).

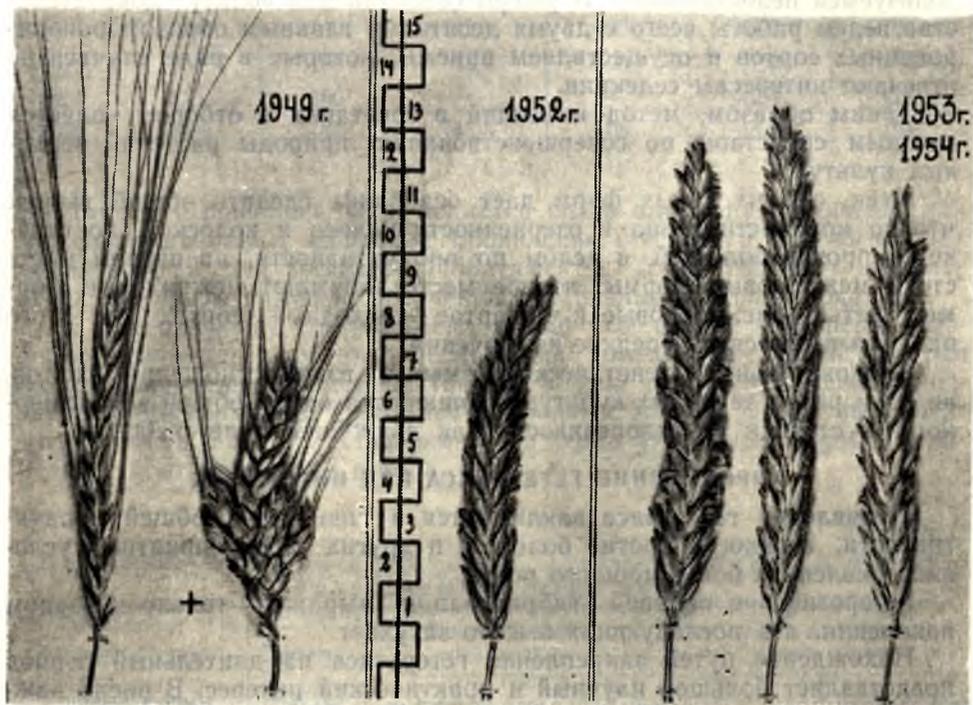


Рис. 12. Двурядный желтый фуркатный голозерный ячмень 830
Слева исходные сорта—ячмень Винер + ветвистая пшеница. Справа—новая форма

К достоинствам ячменя 830 следует отнести и его высокую стойкость против полегания и болезней. Практически ячмень 830 не полегает, и не было отмечено случаев его заболевания. Однако у этого ячменя есть недостаток. Его зародыш легко срывается при обмолоте, и потому в семенном материале имеется часть поврежденного зерна.

Приведенные примеры интересны тем, что они показывают, какие возможности дает метод инъекций для совершенствования природы зерновых культур и какое исключительное значение приобретает отбор. Но отбор правильнее и полезнее начинать с индивидуумов, что также представляет дополнительный резерв.

Из анализа всех данных следует, что межродовые формы зерновых культур имеют продуктивную способность примерно в полтора раза более высокую, чем контроль. Рост продуктивности идет за счет повышения веса зерна и более высокой озерненности колосьев и колосков.

Межвидовые формы дают меньшее увеличение продуктивности за счет повышения веса зерна и озерненности колосьев и колосков. Межсортовые формы имеют продуктивность несколько меньшую, чем межвидовые формы.

Новые формы зерновых культур обладают высокой стойкостью против болезней, более коротким периодом вегетации и целым рядом других качеств, которые весьма существенно сказываются на общей продуктивности.

Увеличение продуктивности зерновых, выведенных методом инъекций, следует рассматривать как минимум. Мы ведем поиски, ищем связи и закономерности для будущего, а сами на первом этапе ими пользуемся недостаточно. В ущерб селекции и в пользу доказательства ведем работы всего с двумя десятками главным образом районированных сортов и осуществляем приемы, которые в ряде случаев не отвечают интересам селекции.

Таким образом, метод инъекций в сочетании с отбором является мощным средством по совершенствованию природы растений зерновых культур.

Итак, анализ новых форм дает основание сделать общий вывод, что по крупности зерна и озерненности колоса и колосков, по стойкости против болезней, в целом по продуктивности, на первом месте стоят межродовые формы, второе место занимают межвидовые формы, третье — межсортовые и четвертое — исходные сорта. Из этого правила имеются и нередкие исключения.

Следовательно, в генетическом смысле взаимоотношения сортов, видов и родов зерновых культур подчиняются одной общей закономерности — степени противоречивости как движущей силе развития.

ПРОЯВЛЕНИЕ ГЕТЕРОЗИСА ПРИ ИНЪЕКЦИЯХ

Проявление гетерозиса заключается в повышении общей продуктивности, стойкости против болезней и других неблагоприятных условий, в явлениях более мощного роста.

Гетерозис при половой гибридизации выражен только в первом поколении, а в последующих быстро затухает.

Нахождение путей закрепления гетерозиса на длительный период представляет большой научный и практический интерес. В числе важных признаков, отражающих силу проявления гетерозиса у зерновых культур, является абсолютный вес зерна.

Из сводных таблиц, приведенных ранее, можно видеть, что в первый год появления новых форм у них не наблюдается бурного проявления гетерозиса, в частности и увеличения веса зерна, но постепенно начавшееся повышение веса зерна не спадает, а с каждым последующим годом усиливается.

Для дополнительного подтверждения этого сошлемся на следующий частный пример. В опыте Ф-10 озимая пшеница Дюрабль, через инъекцию эндосперма яровой пшеницы, была превращена в яровую пшеницу. Показатели новой пшеницы Ф-10 по весу зерна за ряд лет приведены в табл. 13.

Озерненность колоса пшеницы Ф-10 составляет 34,3 зерна, а колоса отцовского сорта 28,8 зерна. В одном колоске пшеницы Ф-10 насчитывается 2,7 зерна, а у отцовского сорта — 2,4 зерна. При всем этом новая форма является более скороспелой и весьма стойкой против болезней. Следовательно, гетерозисное состояние новой формы яровой пшеницы проявляется по целому ряду признаков и в порядке нарастания.

Таблица 13

Вес зерна исходного материнского сорта — озимой пшеницы Дюрабль, отцовского сорта — яровой пшеницы 215 и новой формы — яровой красноколосой остистой пшеницы Ф-10

Год	Материнский сорт—озимая пшеница Дюрабль		Отцовский сорт—яровая пшеница 215		Новая форма—яровая пшеница Ф-10	
	вес 1000 зерен (в г)	в %	вес 1000 зерен (в г)	в % к материнскому сорту	вес 1000 зерен (в г)	в % к материнскому сорту
1952	42,0	100	40,5	96	37,3	89
1953	43,8	100	42,3	96	41,8	95
1954	42,5	100	42,5	100	42,8	101
1955	42,1	100	43,4	103	47,0	112
1956	37,1	100	—	—	42,3	114
1957	39,3	100	43,5	108	48,8	124

Пример с пшеницей Ф-10 является более или менее типичным для межсортных форм. Подобное проявление гетерозиса при инъекциях характерно и для ячменей. Обратимся к сравнительному анализу отдельных форм ячменей, полученных от разных степеней родства.

К материнскому сорту ячменя Винер был введен эндосперм голозерного ячменя, и от этого сближения получен двурядный желтый фуркатный пленчатый ячмень 1044. В другом случае к ячменю Винер введен эндосперм овса и получен двурядный желтый фуркатный пленчатый ячмень 820. Сопоставление веса зерна указанных форм в сравнении с контролем дано в табл. 14.

Таблица 14

Вес зерна материнского сорта — ячменя Винер и новых, полученных от него форм

Исходный сорт и новые формы	Степень родства	Вес 1000 зерен (в г)						В % к исходному сорту					
		1952	1953	1954	1955	1956	1957	1952	1953	1954	1955	1956	1957
Двурядный желтый остистый пленчатый ячмень Винер	контроль	45,5	42,5	47,3	45,6	40,5	48,0	100	100	100	100	100	100
Двурядный желтый фуркатный пленчатый ячмень 1044	межсортной	45,0	45,0	48,5	47,0	42,6	44,0	99	105	103	103	105	92
Двурядный желтый фуркатный пленчатый ячмень 820	межродовой	44,7	51,5	56,0	59,5	53,5	58,4	98	121	118	130	132	122

В данном примере по весу зерна выгодно выделяется межродовая форма.

Интересно знать, как согласуется повышение веса зерна ячменя 820 с общей озерненностью в сравнении с материнским сортом. Анализ колосьев показывает, что на один колос ячменя Винер приходится 20,1 зерна, а на колос ячменя 820—23,5 зерна. Следовательно,

нарастание веса зерна у ячменя 820 идет одновременно с увеличением озерненности колоса, что очень важно для понимания гетерозиса. С проявлением гетерозиса связан вопрос и о длине вегетационного периода. Оказывается, что ячмень 820 имеет вегетационный период на 8—12 дней более короткий, чем Винер, и может быть отнесен к группе скороспелых сортов.

Из приведенных данных видно, что гетерозис согласованно проявляется как в весе зерна, так и в озерненности, длине вегетационного периода и, наконец, в высоте стеблестоя. Из этой группы ячменей самым высокорослым является № 820.

С полным основанием можно распространить проявление гетерозиса на яровость и озимость, а также на другие хозяйственно-ценные признаки. Не приводя других примеров, можно отметить, что проявление гетерозиса при инъекциях принципиально отлично от его проявления при скрещиваниях. Это отличие весьма важно для практики, так как дает возможность выводить гетерозисные семена с длительным и притом нарастающим действием гетерозиса. Совершенно очевидно, что это положение должно распространяться не только на ячмень, пшеницу, но также и на другие зерновые культуры, в частности на овес, кукурузу, кормовые злаки и т. д.

ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ И ПОДБОР ПАР

Благотворное действие инъекций на продуктивную способность новых форм зерновых культур можно объяснить избирательностью организмов. Инъекции не являются актом воспроизведения, они только вносят новые качественные изменения наследственного порядка в обмен веществ. При этом качественные изменения от инъекции происходят на основе избирательности. Последующее воспроизведение осуществляется обычным, половым путем, и также с соблюдением принципа избирательности. Таким образом, в обоих случаях соблюдается жизненный принцип, стимулирующий развитие растений, избирательность вообще и избирательность оплодотворения.

В свете этого высказывание Ч. Дарвина о том, что случаи образования гибридов между отдельными видами или разновидностями чрезвычайно важны и рано или поздно изменяют взгляды физиологов на половое размножение, имеет глубокую основу.

Управление и регулирование избирательностью вообще и избирательностью оплодотворения в частности является очень важной и сложной проблемой. Общеизвестно, что нарушение принципа избирательности вносит глубокие изменения в систему всего организма. Можно указать, что межвидовые и межродовые скрещивания, хотя частично и возможны, но осуществляемые принудительным порядком проходят с большим трудом и в случае удачи дают потомство в значительном числе хилое и часто бесплодное. Причиной этого является нарушение частного случая избирательности — оплодотворения.

Большие усилия науки по совершенствованию природы зерновых культур, проводимые на началах нарушения принципа избирательности, не дали в целом результатов, соответствующих этим усилиям.

По нашему мнению, при разработке приемов совершенствования природы организмов, в частности для преодоления нескрещиваемости далеко разошедшихся видов и родов с целью получения жизнеспособного и плодovитого потомства, необходимо учитывать особую важность соблюдения принципа избирательности.

Известно, что при желании скрестить между собой далеко разошед-

шиеся виды зерновых культур, требуется применить целый ряд принудительных мер, которые связаны с нарушением принципа избирательности, но и при этом условии еще никому из биологов и селекционеров не удалось преодолеть нескрещиваемость между овсом и рожью, между пшеницей и овсом и т. д.

Возможно, по этой причине возникают оригинальные, но едва ли правильные представления о таком потомстве, которое должно отражать не столько внутреннее содержание такого родства, сколько морфологическую сторону, и давать, например, формы от пшеницы и овса такие, которые бы несли в себе и колос пшеницы и метелку овса.

Из сказанного вытекает, что в управлении изменением природы растений с закреплением полученных изменений в наследственности, воздействующим средством может быть эндосперм, как носитель наследственных свойств и второе зародышевое образование.

При инъекциях в регулирующем процессе направленного изменения природы зерновых культур главным является не акт оплодотворения, а новый комплекс условий жизни, созданный инъекцией. Оплодотворение (опыление) не может снять происшедших изменений и неизбежно должно их проявить.

Следовательно, метод инъекций можно рассматривать как прием регулирования наследственного потенциала в направлении его использования для совершенствования природы зерновых культур.

При создании новых форм зерновых культур важно не только уметь ускорять изменения растений в сторону, желательную человеку, но и знать приемы закрепления этих изменений в наследственности.

Практическая возможность вызывать массовые изменения и закреплять эти изменения в наследственной передаче успешно и согласованно реализуется при применении метода инъекций.

Удача, вызывающая изменения от инъекции, находится в пределах 1—2%. Увеличение удачи инъекций, по нашему глубокому убеждению, связано с нахождением оптимального срока проведения инъекции, в частности с определением, какая стадия молочной спелости зерна более соответствует производству инъекции.

Опытами установлено, что изменения при инъекциях появляются не только в первом поколении, они могут быть и во втором, третьем и последующих поколениях.

Можно предположить, что изменения по малоуловимым признакам проявляются в первом поколении, но окончательно оформляются в последующих. Первоначальные изменения при инъекциях не всегда достаточно четко оформлены, хозяйственно-полезные признаки проявляются слабо, и иногда бывает трудно судить о том, каково будет потомство. Требуется очень большой навык, чтобы по незначительному отклонению подметить начавшееся изменение и произвести отбор. При инъекциях встречается много случаев с резкими отклонениями от нормы, где отбор не представляет трудностей. Но что важнее, быстрое или медленно текущее изменение, заранее иногда сказать трудно, поэтому при отборе ни тем, ни другим пренебрегать не следует.

Вместе с тем нужно отметить, что проявление изменчивости наиболее рельефно и с наилучшими качественными показателями для потомства происходит при условии обеспечения хорошего агрофона. При низком агрофоне изменения также проявляются, но в меньших размерах и с менее эффективными последствиями для потомства.

Создаваемые методом инъекций формы зерновых культур обладают высокой экологической приспособленностью. Из этого следует, что формирование отдельных свойств и признаков, например засухоустой-

чивости или морозоустойчивости, необходимо в тех зонах, где эти признаки желательно иметь в растениях. По этой же причине для новых форм, выведенных методом инъекций, особое значение приобретает мичуринское положение о роли условий жизни в начальном этапе формирования новых организмов.

Многолетние наблюдения над поведением новых форм зерновых культур позволили установить почти полную их невосприимчивость к головневым болезням и ржавчине. Можно предполагать, что эта стойкость связывается с изменением органического обмена веществ в растении, со смещением установившихся фаз развития и с несовпадением этих фаз с фазами развития болезнетворных организмов, в результате чего последние не находят в требуемый момент условий для жизни и погибают. Новые формы обладают повышенной жизнеспособностью и энергичнее противостоят неблагоприятным условиям.

Для болезнетворных организмов создаются неблагоприятные условия и в смысле питания. Например, головневые грибы, в течение длительного времени паразитировавшие на одних и тех же растениях, привыкли к строго определенной пище. Новые формы, полученные в результате сближения сильно различающихся между собой зерновых культур, отличаются другим составом, мало пригодным для развития грибов.

Стойкость растений против болезней имеет большое значение для практики, поэтому и приведенные соображения очень существенны при оценке метода инъекций.

Ранее приведенные материалы, в частности о переделке яровых в озимые и озимых в яровые, а также и другие многочисленные данные, накопленные в процессе исследования, свидетельствуют во многих случаях о преобладающей роли отцовского сорта в отражении процесса к развитию именно его, отцовских признаков.

Поэтому бесспорно, что существующий принцип выбора наиболее совершенных пар для скрещивания должен с особой тщательностью соблюдаться и при инъекциях.

В данном случае мы ограничимся только отдельными рекомендациями, которые более или менее широко проверены и не вызывают сомнений.

Для коренной переделки природы яровой пшеницы в озимую и озимой пшеницы в яровую весьма важно в качестве исходного материнского сорта подбирать высокопродуктивный, ценный по другим признакам, но не сильный в генетическом отношении, а слабый, уже расшатанный неблагоприятно сложившимися условиями внешней среды. В качестве отцовского сорта пшеницы, наоборот, следует привлекать высокопродуктивный и ценный по всем признакам сорт, но с консервативной наследственностью.

В таких случаях природа материнского сорта легче воспринимает новые для нее условия жизни.

Это конкретное положение по отношению к озимым и яровым является и общим положением при подборе пар. Однако в целом вопрос о подборе пар, до степени глубокого понимания и управления процессом преобладания, как по отдельным признакам так и комплексу их, нуждается в дальнейшем изучении.

ВЫВОДЫ

1. Для изменения природы особей в пределах одного вида, особей самостоятельных видов и особей видов разных родов достаточно осуществить два приема: расшатать консерватизм наследственности путем

выращивания культуры из зародышей, без эндоспермов, в течение 2—3 лет и искусственно ввести в состав зерна одной культуры эндосперм другой культуры.

2. Изменения при инъекциях протекают в основном в следующем порядке:

а) при объединении природы особей одного вида новые формы с исключительной четкостью выражают гибридный характер;

б) при объединении природы особей разных видов и родов процесс формообразования протекает, как правило, в порядке параллельной изменчивости. В новых межвидовых и межродовых формах отражение некоторых признаков отцовского сорта также возможно, но их конституция определяется ареалом видовой принадлежности материнского сорта.

3. В сложных внутривидовых формообразованиях отмечается определенная зависимость одних форм от других. Установлено, что наиболее продуктивной по комплексу признаков является форма погомства, которая в наибольшей мере отражает природу отцовского сорта, за ней следует та, которая отражает природу обоих исходных сортов, следующее место занимает форма, наследующая наибольшее число материнских признаков, и, наконец, форма, которая в основе отражает тип развития материнского сорта.

4. Анализы показывают, что по крупности зерна и озерненности, по скороспелости, по высоте соломы, по стойкости к болезням, как правило, самыми ценными формами являются межродовые формы, второе место занимают межвидовые формы, третье — межсортные формы, четвертое — исходные материнские сорта и пятое — исходные материнские сорта, привитые на себя.

5. Методом инъекций возможно переделывать природу яровых пшениц в озимые с приданием новым формам высокой зимостойкости. Еще более доступна переделка этим же методом озимых пшениц в яровые с приданием последним устойчивой наследственности по яровости.

6. Гетерозис у новых форм в первом поколении проявляется слабо, но в последующие годы систематически нарастает. Это положение создает возможность выводить гибридные семена с длительным нарастающим проявлением гетерозиса.

7. Многолетние наблюдения позволили установить высокую стойкость новых форм зерновых культур против болезней и особенно против головневых.

8. Создаваемые методом инъекций формы зерновых культур обладают высокой экологической приспособленностью к той местности, где они выведены. Следовательно, формирование отдельных свойств и признаков, например морозостойкости или засухоустойчивости, необходимо в тех зонах, где эти признаки желательно иметь в растениях.

9. Качественная характеристика новых форм дает основание заявить, что метод инъекций в реконструкции зерновых культур имеет весьма важное значение.