

~~№ 9303~~ *оранж* *200 экз*
Проф. Н. И. ВАВИЛОВ и Е. С. КУЗНЕЦОВА.

633
15-12

О генетической природе озимых и яровых растений.

Библиотека
Сель-хоз Института
г. Саратова

98904

Оттиск из „Известий агрономического Факультета Саратовского
Университета“. Вып. 1. 1921 г.



САРАТОВ,
1921 г.

О генетической природе озимых и яровых растений.

Различия
между
яровыми и
озимыми
расами.

Различие между озимыми и яровыми формами растений в типичном случае состоит в том, что яровые расы при весеннем посеве в первый же год цветут, колосеются и дают плоды, озимые расы в обычных условиях умеренного климата и даже в южных странах¹⁾ при посеве весной не образуют стеблей, не идут в трубку, не цветут в том же году и только на следующий год колосеются, цветут и дают плоды. Обычно типичные озимые расы злаков при весеннем посеве усиленно кустятся в течение всего вегетационного периода, образуют целые щетки побегов, но дальше этого процесса вегетации не идет. Озимые растения других семейств при весеннем посеве в первый год образуют прикорневые розетки листьев, иногда сильно разрастающиеся и образующие в пазухах своих листьев укороченные боковые ветки, как напр., у *Dipsacus*, *Camelina microcarpa*, *C. pilosa*, *Oenothera Lamarkiana*, озимой формы *Brassica Napus* и др. и только на следующий год идут в стебли.

Форма куста
озимых и
яровых рас.

Кроме того внешние озимые злаки, также как и представители некоторых других семейств двулетних растений отличаются от яровых тем, что обыкновенно типичные озимые растения в начале роста, в самом начале кущения стелятся по поверхности почвы, побеги и листья их выражают явно явления положительного геотропизма, тогда как яровые расы характеризуются прямостоячим сомкнутым кустом, листвою, направленною вверх.*) Корреляция между стелющейся или розеточной формой куста и озимым образом жизни однако далеко не абсолютная, известно не мало и исключений. Так, напр., скороспелые яровые расы *Avena byzantina* C. Koch имеют в начале развития совершенно распадающую форму куста, яровые расы дикого ячменя *Hordeum spontaneum* Koch из Закаспийской области, а также из культурных ячменей *H. distichum* var. *persicum eriwanense* R. Regel характеризуются стелющимся кустом; такую же форму имеют немало позднеспелых рас овса (*Avena sativa*) и пшеницы (*Triticum vulgare*).

¹⁾ Gustav Gassner. Beobachtungen und Versuche über den Anbau und die Entwicklung von Getreidepflanzen im subtropischen Klima. Jahresbericht d. Vereinigung für angewandte Botanik. Bd. 8 1911 стр. 95—163.

*) Практики указывают, что на свекловичном поле растения, выделяющиеся с самого начала роста прямостоячим кустом, приподнятыми листьями, обыкновенно израстают в первый же год, т. е. являются яровыми или однолетними растениями в отличие от нормальных двулетних растений, характеризующихся развалистым кустом.

Переходные
формы.

Между типичными озимыми и яровыми расами существуют переходные формы, которые с одинаковым правом могут быть отнесены и к озимым и к яровым расам: сильно кустиющиеся при весеннем посеве, долгое время не выходящие в трубку и в холодные годы не колосящиеся в первый год. К таким промежуточным формам относятся напр., некоторые расы английской пшеницы *T. turgidum* L., позднеспелые расы бухарских мягких пшениц и ржи, некоторые расы ячменя (напр., *Hordeum vulgare* var. *pallidum* Tarasewitschi R. Regel). Вообще многие из позднеспелых однолетних рас злаков и других растений приближаются к настоящим озимым расам по сильной кустистости, по раскинутой форме куста и по замедленному выходу побегов в стебли.

Физиологическая природа различий между озимыми и яровыми расами.

Вопрос о природе различий между озимыми и яровыми расами представляет интерес, как с физиологической, так и с генетической стороны, так как деление на озимые и яровые расы проходит через союзы видов и родов, через многие семейства однодольных и двудольных растений.

Физиологически, повидимому, различие это сводится в большой мере к разнице в скорости процесса вегетации у озимых и яровых рас, о чем свидетельствуют факты выхода в трубку, колошения и цветения озимых рас при весеннем посеве при условиях ускоряющих рост, при достаточном тепле, свете и влажности и факты выколашивания озимых хлебов при очень раннем посеве в странах умеренного климата (Англия, Голландия), дающем возможность вегетировать растениям более длинный период.²⁾ По наблюдениям Де-Фриза³⁾ над *Oenothera* этому способствуют и условия сильного удобрения.

Колошение и цветение озимых при весеннем посеве, если и наблюдается при некоторых условиях, происходит позже чем у типичных яровых, высевенных в то же время (Gassner, l. c.)

По мнению некоторых авторов для выхода озимых растений в стебель требуется известный период покоя, переход в анабиотическое состояние (А. И. Стебут⁴⁾), который достигается выдерживанием растений при низкой температуре, в природе пребыванием растений в стадии покоя в течение зимы (Gassner, Seelhorst, Koernicke и др.), но это мнение не подтверждается другими исследователями (Klebs, Муринов).

Помимо различий в скорости вегетации, озимые расы отличаются от яровых, повидимому, и направлением энергии роста. Озимые злаки, напр., не выходя в стебель при весеннем посеве, сильно кустятся, гораздо больше чем яровые растения в тех же условиях.

²⁾ Муринов А. Д. К биологии озимых хлебов (колошение ржи и пшеницы при яровом посеве (Известия Московского Сельско-Хозяйственного Института, 1914 а также см. Gassner G. l. c.)

³⁾ De-Vries H. Die Mutationstheorie. Bd 1. 1931. Leipzig. стр. 616—627.

⁴⁾ Стебут А. И. Анабиоз в вопросе о перезимовании озимей. Вестник Сельского Хозяйства № 6, 1916.

направляя свою энергию роста в сторону ветвления. Озимые расы, как указано выше, характеризуются стелющейся формой листы и побегов, отличаясь в этом отношении от типичных яровых как бы положительным геотропизмом побегов, что впрочем нуждается еще в экспериментальной проверке. Исследования Keeble и Pellow показали, что у гороха длина вегетационного периода связана с толщиной стебля и длиной междоузлий.

Физиологическая сущность различий между яровыми и озимыми расами, равно как различий между скороспелыми и позднеспелыми формами остается однако до сих пор скрытой от физиолога. Несомненная связь с деятельностью энзим роста, природа которых совершенно не изучена, делает пока трудно доступными для основательного физиологического исследования эти различия. Д. И. Говоровым было показано, что существенным биологическим признаком, характеризующим природу озимых и яровых хлебов, является различная динамика растворимых углеводов, происходящая в растениях в связи с изменением температуры: яровые формы в общем характеризуются более энергичным и быстрым реагированием на изменение внешних условий, озимые реагируют медленнее. При низких температурах у озимых замечается более высокое содержание глюкозы по сравнению с яровыми ⁵⁾.

Во всяком случае различия между яровыми и озимыми расами растений, хотя и подвержены в значительной мере действию внешних условий, связаны прежде всего несомненно с наследственными генотипическими особенностями растений, понимая под этими различиями унаследованную разницу в определенном специфическом способе реагирования тех и других растений на внешние условия. До последнего времени внимание исследователей преимущественно было устремлено на изучение влияния внешних условий на произрастание озимых растений; большинство авторов интересовалось определением условий, при которых озимые растения идут в стебли и цветут в первый же год посева. Сравнительно мало внимания уделялось наследственным особенностям, которые в сущности прежде всего определяют внешние различия между озимыми и яровыми растениями.

Озимые расы рассматриваются обычно как формы более древние, допотопальные и первичные по отношению к яровым расам. Яровые расы считаются недавним приобретением; сокращение времени жизни растений по мнению многих авторов вызвано культурой и связано с деятельностью человека. Этот взгляд развит подробно в известной работе Hildebrand'a ⁶⁾ 1882 года и его придержи-

⁵⁾ F. Hildebrand. Das Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen, ihre Ursachen und ihre Entwicklung. Botanische Jahrbücher f. Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 1882, 2.

⁶⁾ Д. И. Говоров К биологии озимых и яровых хлебов. Резюме доклада, стр. 30. Труды III Всероссийского Селекционного Съезда в Саратове 1920 г.

ваются многие авторы, как Koernicke ⁷⁾, Wettstein ⁸⁾, De Vries (l. c.), Н. В. Цингер ⁹⁾, Р. Э. Регель ¹⁰⁾, Tschermak и др. Еще ранее этот взгляд высказывался Metzger'ом (1833, 1841 г.г. ¹¹⁾).

Это положение в глазах многих исследователей подтверждается тем фактом, что так называемые „родоначальники“ культурных растений, дикое растение, генетически наиболее близко стоящее к соответствующим яровым и однолетним культурным растениям, являются обыкновенно или озимыми или многолетними формами. Так, дикая форма ржи *Secale montanum* Guss., наиболее близкая к культурному виду *Secale cereale* L. является многолетней формой, дикий вид *Triticum dicoccoides*, найденный в горах Сирии и в Персии, генетически связанный с культурными пшеницами, представлен озимыми расами ¹²⁾. Дикое однозерняк в отличие от культурных яровых рас является озимым ¹³⁾. Дикое двузерняк ячмень *Hordeum distichum* var. *spontaneum* C. Koch, рассматриваемый как основной родоначальник культурных ячменей, в отличие от культурных двузерняков яровых ячменей, представлен озимыми расами ¹⁴⁾. Многие расы овсюгов (*Avena fatua* L., *A. Ludoviciana* Dur.), генетически несомненно весьма близкие к культурным овсам, являются озимыми расами, в то время как возделываемые овсы (*Avena sativa*) представлены яровыми формами. Первобытные виды рыжика (*Camelina microcarpa* и *C. pilosa*), давшие начало, по мнению Н. В. Цингера (l. c.) яровым культурным видам и засоряющим посевы льна *Camelina sativa*, *C. linicola* и *glabrata*, сами являются озимыми формами.

Яровая красная фасоль (*Phaseolus coccineus* L.), как полагает Wettstein, ведет начало от многолетней дикой фасоли, которая только благодаря климатическим условиям, не позволяющим ей перезимовывать, сделалась однолетней. Другие дикие виды фасоли, как *Ph. perennis* Walt., *Ph. macrostachyus* Ell., живущие в Южной Америке, первоначальной родине красной фасоли, до сих пор являются многолетними. Wettstein'у удалось показать, что при хорошем сохранении клубней (Knollen) фасоли в течение зимы,

⁷⁾ F. Koernicke. Die Arten und Varietäten des Getreides. 1885. стр. 10—12.

⁸⁾ R. Wettstein. Die Innovations-Verhältnisse von *Phaseolus coccineus* L. (*P. multiflorus*). Österreichische Botanische Zeitschrift, 1897, № 12 и 1898 № 1.

⁹⁾ Н. В. Цингер. О засоряющих посевы льна видах *Camelina* и *Spargula* и их происхождении. Труды Ботанического Музея Академии Наук. Вып. 6. 1909. Стр. 167—170.

¹⁰⁾ Р. Э. Регель. Важнейшие разновидности и расы ячменей России. Труды Бюро по прикладной Ботанике. 1910, Стр. 237.

¹¹⁾ J. Metzger. Systematische Beschreibung der kultivierten Kohlarten. 1833 Стр. 41—51, а также его „Landwirtschaftliche Pflanzenkunde“, 2, 1841, Стр. 1020—1031.

¹²⁾ К. Фляксбергер. Материалы к изучению пшениц. 2. Дикое формы двузерняков (*Triticum dicoccum dicoccoides* Körn.). 1914, Труды Бюро по Прикладной Ботанике. Стр. 763—770.

¹³⁾ Его же. *Triticum monosocum* L. ibid. 1913.

¹⁴⁾ Р. Э. Регель. l. c.

она возобновляет рост и на следующий год *). В этом факте Wettstein видит случай недоразвития органов и способностей в результате неупотребления (l. c. стр. 11) и процесс превращения многолетнего вида в однолетний под влиянием внешних условий. По мнению Wettstein'a (ibid) такие случаи довольно часты в природе. Путем такого прямого приспособления, как полагает Wettstein, повидимому, образовались и однолетняя *Draba verna*, ближайший вид к которой *Draba laevigata* является многолетним, двулетняя *Viola tricolor*, ближайший вид которой *Viola lutea* — многолетний, *Poa annua* однолетняя в долинах и многолетняя в горах, однолетняя *Gentiana baltica* Murb., ближайший вид к которой *G. campestris* L. — двулетний ¹⁵⁾.

Родоначальником обыкновенной яровой клеверины — *Ricinus communis* L. считается многолетняя клеверина тропиков ¹⁶⁾. По мнению Metzger'a (l. c.) яровой рапс и яровая суреница произошли от озимых растений.

De Vries в „Mutationstheorie“ (l. c.) на основании наблюдений над появлением отдельных израстающих в первый год и цветущих однолетних растений в посевах двулетних видов, как *Oenothera Lamarkiana*, *Beta vulgaris*, *Daucus carota* и других растений, считает такие растения и вообще яровые расы мутантами, возникшими из озимых и двулетних растений. Явление израстания отдельных растений довольно широко распространено среди многих двулетних растений; оно наблюдается у цикория, сельдерея, кольраби, озимого рапса, озимой суреницы, брюквы и репы; нам приходилось его наблюдать и у ворсянки *Dipsacus fullonum* L., у которой израстание отдельных растений в первый год происходит довольно редко. В этих явлениях израстания, которые проявляются, несмотря на постоянный отбор человеком при культуре корнеплодов только двулетних растений, Де-Фриз склонен видеть один из важнейших опорных фактов учения о мутации (Mutationstheorie I, стр. 616) и по его мнению это обуславливается тем, что двулетние формы содержат в себе в полупатентном состоянии возможность сделаться однолетними (стр. 619). В том факте, что благоприятные условия роста и усиленное удобрение повышало иногда процент израстающих растений в посевах двулетних растений (у *Oenothera*

*) Явление отрастания после срезки главных стеблей в июле и в сентябре Wettstein наблюдал и у ячменя.

¹⁵⁾ R. v. Wettstein. Die Innovations-Verhältnisse von *Phaseolus coccineus* L. (= *Ph. multiflorus* Willd.). Oesterreichische botan. Zeitschrift. Jahrgang 57—58, 1897—1898.

Wettstein. „Die Innovationsverhältnisse der Gerste“. Oesterreich. botanische Zeitschrift. 1900. т. 50. Стр. 456—457.

Batalin, A. Das Perennieren des Roggens, Acte Horti Petrop. Vol. XI Nr. 6. 1890.

¹⁶⁾ Lotsi. J. P. Vorlesungen über Deszendenztheorien, I, 1906, стр. 173.

Lamarckiana), Де-Фриз склонен видеть подтверждение своего воззрения на благоприятную роль улучшенных условий жизни на проявление мутаций (§ 25 616, 1).

Вообще по господствующим в настоящее время взглядам предшественниками современных однолетних и двулетних растений были многолетние формы. Из многолетних форм сначала возникли двулетние, из них однолетние. В пользу этого мнения, помимо вышеприведенных фактов, приводятся обыкновенно еще данные Monnier¹⁷⁾ и Fröhlich'a¹⁸⁾ с превращением озимой пшеницы в яровую, опыты Rümker'a¹⁹⁾ с превращением путем отбора озимой ржи в яровую и опыты Rimpau²⁰⁾ с переводом двулетней свекловицы в однолетнюю форму.

Однако, несмотря на единогласие в этом вопросе различных исследователей, вопрос о происхождении яровых рас далеко не бесспорен, и против широкого обобщения вышеприведенных фактов можно сделать много возражений. Старые наблюдения над превращением озимых и двулетних растений в яровые недоказательны, так как могло быть и, вероятно, так и было, что исходный материал не был чисто-линейным или гомозиготным в отношении периода вегетации; наблюдения и опыты констатировали лишь факт появления среди преобладающей массы озимых растений яровых форм, не решая, каким образом возникли эти последние. Наблюдения над превращением озимых злаков в яровые справедливо осматриваются Koernicke (ibid, стр. 11). Опыты Rimpau (l. c.) с свекловицей и недавние исследования Rümker'a (l. c.) с озимой рожью, в которых им удалось путем отбора израстающих растений у свеклы и растений ржи, выколашивавшихся при весеннем посеве в первый же год, вывести яровые однолетние расы, не являются убедительными в смысле принципа чистых линий, так как ни у того, ни у другого автора нет никаких доказательств гомозиготности исходного семенного материала; больше того, так как и то и другое растение являются перекрестноопыляемыми, гетерозиготность исходного материала более чем вероятна. Таким же образом объяснимо в свете принципа чистых линий и появление израстающих растений у других видов, в котором Де Фриз видит мутационные образования. Подтверждением чему служит тот факт, что как раз такое израстание наблюдается почти исключительно у растений перекрестноопыляющихся, т. е. постоянно находящихся в гетерозиготном состоянии, а не у само-

¹⁷⁾ Darwin. Variation of Animals and Plants. Vol. I. Гл. 9.

¹⁸⁾ Fruwirth Die Züchtung der vier Hauptgetreidearten und der Zuckerrübe. 2. Auflage. 1910. Стр. 34—35.

¹⁹⁾ Rümker. K. Methoden der Pflanzenzüchtung. Berlin. 1909. Стр. 170—174.

²⁰⁾ Rimpau. W. Das Aufschießen der Runkelrüben. Landwirt. Jahrbücher. Bd. 5. 1876. Стр. 31 и Bd. 9. 1880. Стр. 191.

Его же. Das Samenschissen der Rüben. Deutsche Landw. Presse. Bd. 21.

опыляющихся растений. Ламаркистское представление Wettstein'a о роли прямого приспособления растений при превращении многолетних видов в однолетние, озимых форм в яровые неубедительно. Нет никаких оснований отрицать возможность заставить при подходящих условиях однолетние формы отрастать на следующий год, что было показано Wettstein'ом на фасоли и ячмене, но от этих опытов с неунаследуемыми модификациями растений далеко до доказательства, что яровые и однолетние наследственные формы произошли из озимых и многолетних.

Почти единственным точным методом, которым может воспользоваться исследователь в настоящее время для выяснения генетической природы озимых и яровых форм, является метод скрещивания озимых и яровых рас, так как он позволяет до известной степени выяснить генетический состав растений, доминирование или рецессивность того и другого признака и, что наиболее существенно, дает возможность синтеза форм и искусственного воссоздания как существующих в природе рас, так и отдельных признаков, характеризующих расы и виды.

Литературные данные по скрещиванию озимых и яровых рас.

Относительно результатов опытов скрещивания озимых и яровых рас между собою данных в литературе мало, и самые данные несколько противоречивы. В статье Tschermak'a: „Kreuzungsstudien am Roggen“ *) довольно подробно изложены опыты скрещивания озимой и яровой ржи; из них явствует, что в этом скрещивании озимый образ жизни был рецессивным признаком, яровой — доминирующим. Tschermak склонен свести эти скрещивания к простой схеме по расщеплению 3 яровых: 1 озимое растение, но сам оговаривается, что мер изоляции растений от опыления другими растениями, что легко могло иметь место у ржи, не было принято (стр. 735). По наблюдениям Чермака при посеве F_1 осенью, расщепление идет в F_2 в более узких отношениях, чем при посеве его весной, но это положение требует строгой проверки, поправки на гибель растений за зиму и изоляции гибридных растений, чего не было сделано в опыте. В этой же работе указывается, что и при скрещивании ярового ячменя с озимым (*Hordeum spontaneum*) доминировал наоборот озимый образ жизни.

В „Pflanzenzüchtung“ Fruwirth'a, Bd. 4: (2 издание) имеются краткие указания Tschermak'a на то, что при скрещивании озимой и яровой пшеницы озимый образ жизни доминирует над яровым. При скрещивании многолетней дикой горной ржи —

*) Er. Tschermak. Ueber Züchtung neuer Getreiderassen mittels künstlicher Kreuzung. II Mitteilung. Zeitschrift für das Landwirtschaftliche Versuchswesen in Oesterreich. IX Jahrgang. 1906. стр. 731—742.

Secale montanum Guss. с обыкновенной культурной рожью в опытах Чермака доминировал многолетний образ жизни (стр. 239). Correns *) скрещивал однолетнюю и двулетнюю белену и нашел, что двулетность является определенно доминирующим признаком и что во втором поколении процесс расщепления идет по простой схеме 3 двулетних растений: 1 однолетнее; Rimpau **) нашел естественных гибридов между приблизительно („annäherend“) константной двулетней свеклой *Beta vulgaris* и однолетней расой *Beta patula*. 2-е поколение им не наблюдалось. Moquin-Tandon и другие авторы склонны считать однако и *Beta patula* за двулетнюю форму (см. Correns l. c.).

Скрещивания озимых и яровых сортов производились неоднократно селекционерами для практических целей соединения в одной и той же форме озимого образа жизни с ценными качествами яровых сортов, напр., получения озимого пивоваренного двурядного ячменя (Schliephacke ²¹⁾, Schribaux ²²⁾). В таких опытах обыкновенно гибриды высевались осенью, как полагается нормально для озимых рас, и в таких случаях определение того являлось ли растение настоящим озимым или яровым было весьма затруднительно и неточным, так как и яровые растения при благоприятных условиях зимовки могут перезимовывать: известны яровые расы, пересяющие хорошо озимый посев. Вообще зимостойкость — признак сложный, несвязанный непременно с озимым образом жизни, и само перезимовывание далеко еще не говорит о том, было ли растение озимым или яровым.

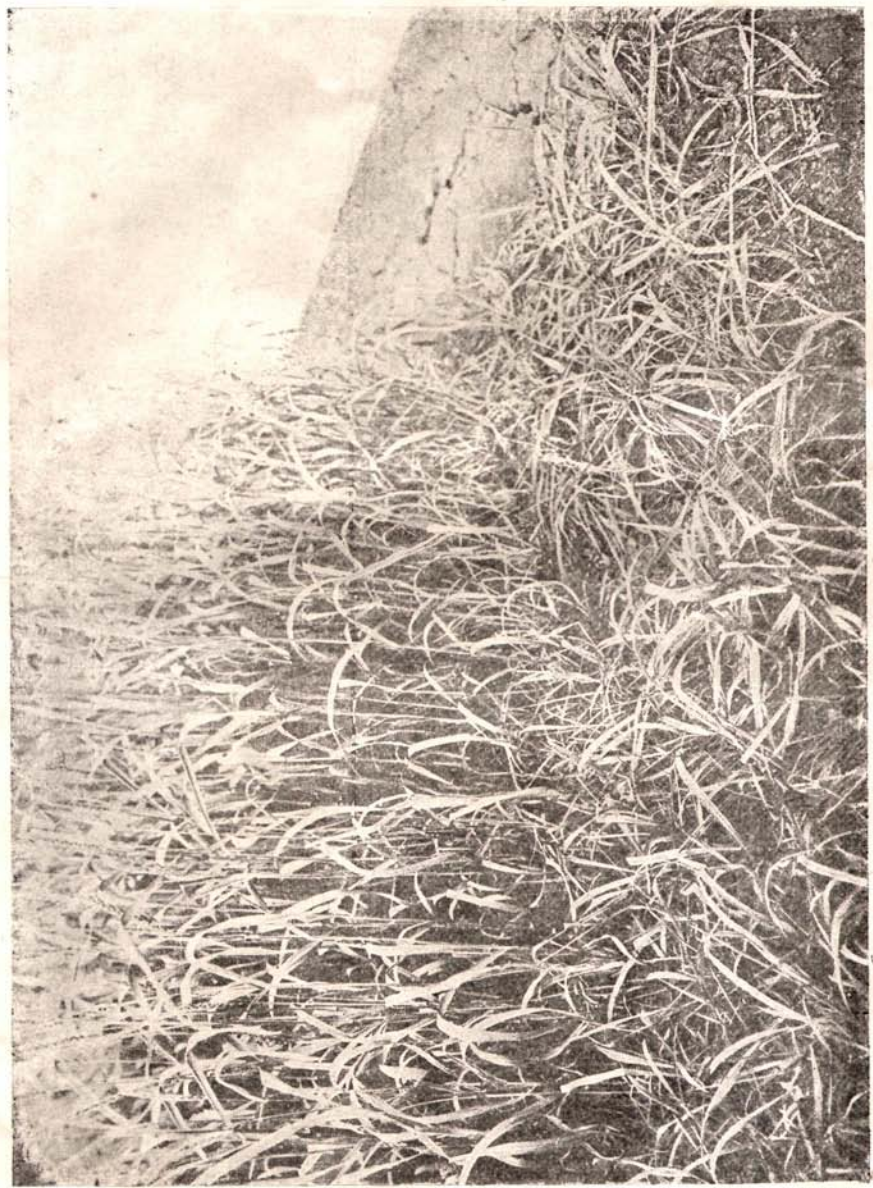
Имеются еще теоретические рассуждения Gassner'a (l. c., стр. 147—149), пытающегося объяснить, почему в опытах Чермака в случае скрещивания яровой пшеницы с озимой, озимый образ жизни доминировал, в случаях же скрещивания ячменя и ржи наблюдалось обратное. По мнению Gassner'a это связано с тем, что озимая пшеница, как показали его опыты, больше нуждается в выдерживании в холоде для выхода в трубку, чем рожь и ячмень. На этих рассуждениях мы не останавливаемся в виду их полной неубедительности, тем более что имеются и обратные данные опытам Gassner'a (Муринов, l. c.).

*) C. Correns. Ein typisch spaltender Bastard zwischen einer einjährigen und einer zweijährigen Sippe des *Hyascyamus niger*. Berichte d. deutschen botanischen Gesellschaft. 1904 Ср. 517—524.

**) Landwirt. Jahrb. Bd. IX S. 199. 1880.

²¹⁾ Schliephacke. Deutsche Landw. Presse 1906, № 46-49.

²²⁾ Frührith. Die Züchtung der Landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Bd. 4., стр. 315. 2. Auflage.



Фот. 1. Яровая и озимая пшеницы, посеянные рядом весной в один и тот же день и в одинаковых условиях. Фотография снята в поле; к этому времени яровая раса выколосилась, озимая же продолжала образовывать побеги, стелющиеся по земле, не выходя в стебли.

Опыт скре-
щивания
озимой и
яровой пше-
ницы.

С целью подойти к генетической природе озимых и яровых рас в 1915 году одним из авторов (Вавилов) было произведено на Московской Селекционной станции при Петровской Академии скрещивание озимой пшеницы *Triticum compactum* var. *Wernerianum* Kcke. № 2619 с яровой мягкой пшеницей *T. vulgare* var. *lutescens* Al. № 132 — „Полтавкой“. Первая из названных пшениц представляет типичную озимую форму. В течение 4-х лет при весеннем посеве этой пшеницы нам ни разу не приходилось наблюдать выхода в трубку и колошения в первый же год. Растения высеянные весной, к осени образовывали множество побегов, стелившихся по земле, но ни один побег не переходил в стебель. Яровая пшеница *T. vulgare* var. *lutescens* № 132 представляла собою типичную мягкую средне-русскую форму средней скороспелости f. *Poltawense* Flaksb., быстро выходящую в трубку и стебель при весеннем посеве. Фот. I. изображает общий вид той и другой родительской формы в конце лета (в июле) при весеннем посеве, высеянных одновременно и рядом в полевых условиях. Яровая форма уже выколосилась и заканчивает вегетацию, в это время озимая раса продолжает куститься, не выходя в трубку.

Скрещиваются эти расы легко, так как генетически вид *T. compactum* близок к *T. vulgare*; гибриды как первого так и следующих поколений совершенно плодовые. Само скрещивание было произведено так, что яровая форма, в полевых условиях колосящаяся при весеннем посеве недели на две позже чем озимая, была высеяна в вегетационном домике рано весной, и таким образом, время цветения ее совпало с озимой.

Первое по-
коление F_1 .

Первое поколение представляло типичную яровую форму, отставшую в колошении только на восемь дней по времени начала колошения и на 10 дней в полном колошении, т. е. в данном случае явно доминировал яровой образ жизни. Форма куста первого поколения была сомкнутая, прямостоячая, приближаясь в этом отношении к яровому родителю.

Второе по-
коление F_2 .

Во втором поколении наблюдалось ясное расщепление по вегетационному периоду. На общее число 552 растений, которыми было представлено F_2 , были как яровые формы, не уступающие в колошении яровому родителю, настоящие озимые, не выколосившиеся в первый год, так и промежуточные формы.

Из общего числа 552 было *) 352 яровых ранних, колосившихся от 22 июня до 5 июля;

53 яров. средних, колосившихся от 5 июля до 14 июля;

81 „ поздних колосившихся после 14 июля;

52 озимых, совершенно не выколосившихся.

*) Для 14 яровых растений при уборке были утеряны отметки о времени выколашивания.

Яровой родитель колосился при тех же условиях 29—30 июня. Т. е. приблизительно $\frac{1}{10}$ всех растений F_2 оказался озимым. Скороспелость определялась кроме начала колошения (появление колоса) временем полного созревания и соответственно днем уборки. В общем период уборки совпал с периодом колошения, хотя полного параллелизма и не наблюдается, что отчасти объясняется тем, что момент созревания может быть определен только весьма приблизительно.

В общем из 552 растений было 85 яровых ранних уборки 9 авг.

216	„	„	19	„
107	„	среднеспелых	31	„
92	„	поздних	5	сент.
52	озимых.			

Наиболее резко отграниченную группу составляют растения, колосившиеся одновременно с родительской яровой формой, (9 августа) и озимые со стелющейся формой куста и в большинстве случаев не обнаружившие до конца осени выхода в трубку (стебли). Группа поздних яровых не резко отграничена от озимых растений и включает ряд переходных форм от яровых к озимым. Многие поздно выколосившиеся растения совершенно не дали зерна.

Третье поколение F_3

Потомство 500 яровых растений второго поколения было высеяно в 1918 г. весной на участке Саратовской Областной Станции. Как и можно было ожидать а priori часть семей F_3 обнаружила константность в яровом образе жизни, часть продолжала расщепляться на яровые и озимые растения.

По колосовым признакам это скрещивание вело себя также как и аналогичные скрещивания Nilsson—Ehle (Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen). Во втором поколении на 1 растение типа *vulgare* приходилось 3 растения типа *compactum* и промежуточного по плотности колоса между *compactum* и *vulgare*; типа *compactum* было ровно $\frac{1}{4}$ растений. На общее число в 500 растений F_2 оказалось 124 *vulgare*, 376 *compactum* и промежуточных. Первое поколение по плотности колоса занимало среднее место. Все растения типа *vulgare* и *compactum* остались такими же и в третьем поколении; промежуточные расщеплились в отношении 3:1.

Колошение отмечалось подробно у всех растений через недельные промежутки. Растения разных периодов отмечались шерстью разных цветов. Периоды колошения мы обозначаем римскими цифрами:

I	от 26 июня	по 1 июля
II	„ 2 июля	„ 7 „
III	„ 8 „	„ 13 „
IV	„ 14 „	„ 24 „
V	„ 25 „	„ 6 августа.
VI	„ 7 августа	„ 20 „
VII	не выколосившиеся.	

Помимо учета времени колошения и созревания все растения третьего, как и второго поколений были исследованы на кустистость, высоту и толщину соломы. Не имея возможности привести здесь, по условиям печатания в настоящее время, обемистые сводные таблицы для всех 500 семей F_3 по всем признакам, мы ограничимся только кратким суммарным изложением этих данных.

Из общего числа 500 исследованных семей константных по яровому образу жизни оказалось 234 семьи, из них 36 константных яровых поздних семей, т. е. около 50% семей оказались константными яровыми. Остальные 266 семей расщеплялись в самых различных отношениях на яровые и озимые растения.

Расщепляющиеся семьи дали следующие отношения озимых растений (включая поздние, вышедшие в трубку) к яровым как ранним, так и поздним:

1 : 1 = 21 семьи	1 : 19 = 2 семьи
1 : 2 = 51 "	1 : 20 = 2 "
1 : 3 = 36 "	1 : 21 = 5 "
1 : 4 = 23 "	1 : 22 = 2 "
1 : 5 = 12 "	1 : 24 = 3 "
1 : 6 = 14 "	1 : 25 = 1 "
1 : 7 = 11 "	1 : 26 = 1 "
1 : 8 = 10 "	1 : 28 = 4 "
1 : 9 = 10 "	1 : 31 = 3 "
1 : 10 = 5 "	1 : 34 = 1 "
1 : 11 = 5 "	1 : 35 = 1 "
1 : 12 = 4 "	1 : 38 = 1 "
1 : 13 = 8 "	1 : 40 = 1 "
1 : 14 = 6 "	1 : 41 = 1 "
1 : 15 = 4 "	1 : 42 = 1 "
1 : 16 = 4 "	1 : 46 = 1 "
1 : 17 = 6 "	1 : 47 = 2 "
1 : 18 = 1 "	1 : 60 = 1 "

т. е. наблюдалась большая нестрога в отношениях; преобладали явно отношения более узкие 1 : 1, 1 : 2, 1 : 3, 1 : 4, но в общем в сумме большое число семей обнаружили и более широкие отношения: более 1 : 15, всего 44 семьи из 264 семей.

Форм более скороспелых чем яровая родительская раса *lutescens* в потомстве гибридов не наблюдалось.

На общее число в 11742 растения в расщепляющихся семьях третьего поколения пришлось 9551 яровое растение, т. е. на 4,4 яровых растений приходится 1 озимое. Распределение растений по времени колошения выражается следующей графикой.

Скренц. Озим. 2619 × Яров. 132.

Распределение растений по периодам колошения в расщепляющихся семьях F_3 .



В общем позднеспелые как и скороспелые растения 2-го поколения обнаружили в 3-м поколении высокую унаследованность по вегетационному периоду, что ясно бросалось в глаза на делянках, где при посеве семьи распределялись последовательно, в порядке вегетационного периода во 2-м поколении. По мере перехода к делянкам с потомством позднеспелых растений заметно увеличивался % поздних и озимых растений. Потомство ранних растений 2-го поколения преимущественно было представлено ранними же яровыми растениями. Поздние яровые растения F_2 дали в F_3 большой % озимых и поздних растений. Так 85 растений 1-й уборки F_2 дали в F_3 : 3346 раст. 1-й уборки, 85 раст. II-й уборки, 36—III-й уборки, 33 озимых, не вышедших в трубку; 31—озимых, вышедших в трубку. Из 85 семей—65 оказались константными яровыми.

216 растений II-й уборки (F_2) дали в F_3 :

8780 раст. I-ой уборки; 239—II-ой уборки; 6—III-ей уборки; 351—озимых, не вышедших в трубку; 284—озимых, вышедших в трубку. Из 216 семей—104 оказались константными яровыми.

107 растений III-ей уборки (F_2) дали в F_3 :

3922 раст. I-ой уборки; 63—II-ой уборки; 0—III-ей уборки; 175 озимых, не вышедших в трубку; 257—озимых, вышедших в трубку. Из 107 семей—51 оказались константными яровыми.

92 растения IV-ой уборки (F_3) дали в F_3 :

979 раст. I-ой уборки; 764—II-ой уборки; 359—III-ей уборки; 297—озимых, не вышедших в трубку; 778—озимых, вышедших в трубку. Из 92 семей 14 оказались поздними константными яровыми.

Т. е. часть промежуточных поздних яровых растений F_2 осталась константной, чего не могло быть, если бы яровой образ жизни обуславливался одной наследственной единицей.

В $\%$ отношении это выразилось следующим образом:

Группа растений F_2 в порядке вегетационного периода.	I	II	III	IV
Число растений в этих группах F_2 .	85	216	107	92
Группы растений F_3 в порядке вегетац. периода.	Дали в F_3 ($\%$).			
I	94.8	90.9	88.8	30.8
II	0.9	2.3	1.4	24.1
III	0.9	0.4	—	11.3
Озимые растения вышедшие в трубку.	1.9	2.9	5.8	24.8
Озимые растения не вышедшие в трубку.	2.1	3.6	4.0	9.3

Картина расщепления, как показывают эти цифровые данные, далеко не укладывается в простую схему 1:2:1 или 1:3, которую намечает для скрещивания озимой и яровой ржи Чермак. По численному выражению процесс расщепления в нашем случае скорее напоминает дигибридные скрещивания, т. е. скрещивания, в которых наследуемый признак обуславливается двумя генами. Помимо широкого числового отношения между яровыми и озимыми растениями в F_2 (10:1), объяснимого только участием в процессе расщепления нескольких ген, об этом свидетельствуют факты и числовые отношения в F_3 . Гетерозиготные растения F_2 дали в F_3 семьи как с узкими, так и с широкими отношениями от 1:1 до 1:60, что определенно доказывает невозможность свести все гетерозиготные растения в F_2 по вегетационному периоду к формуле Аа.

Корреляция
между веге-
тационным
периодом и
кустисто-
стью и дру-
гие корреля-
ции в дан-
ном скрещи-
вании.

Между периодом вегетации и степенью кустистости наблюдается определенная корреляция. Чем более позднеспело растение, тем оно более кустисто, тем большее число оно образует стеблей, недогонов и подсеков. Эту связь обнаруживает в совершенно очевидной форме как F_2 , так и F_3 . Как известно, такая корреляция проявляется не только при скрещивании озимых и яровых рас злаков; если расположить сорта пшеницы, ячменя и овса по длине вегетационного периода, то в общем величины кустистости, за очень редкими исключениями, идут параллельно длине вегетационного периода, и озимые расы, выделяющиеся своей кустистостью, составляют только крайние звенья позднеспелых яровых рас.

Keeble и Miss Pellew²³⁾ в их опытах скрещивания нескольких сортов гороха обнаружили, что длина вегетационного периода связана с такими морфологическими признаками, как толщина стебля и длина междоузлий. Чем короче вегетационный период, тем длиннее были междоузлия и тоньше стебли.

Исследования наших гибридов F_2 и F_3 на толщину соломы и на длину растений и форму колоса не обнаружили определенной связи этих признаков с вегетационным периодом. В нашем случае из морфологических признаков связанных с вегетационным периодом оказалась определено только кустистость. Поздние растения, правда, в массе были несколько ниже ранних, но очень возможно, что это связано было с тем, что поздним растениям не хватило тепла и влаги для нормального роста.

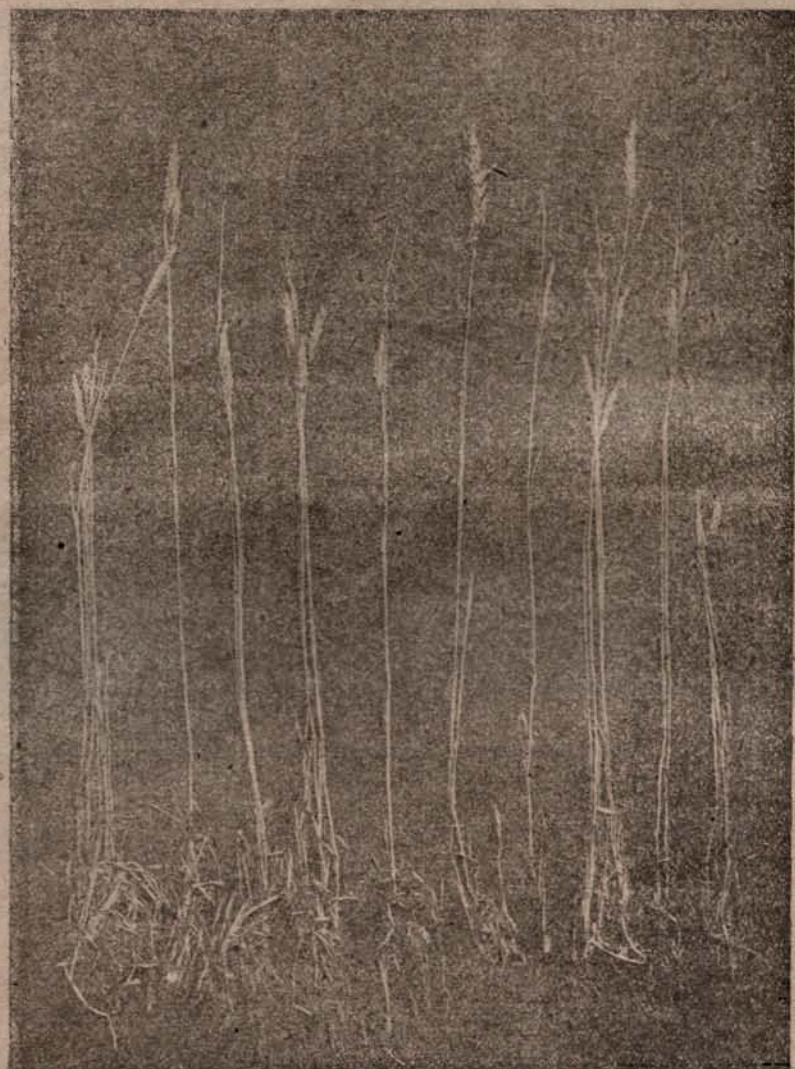
Растения со
щетками по-
бегов.

О сложности генетической природы различий между озимыми и яровыми растениями свидетельствуют внешним образом также следующие факты. На ряду с типичными яровыми и озимыми формами в F_2 и в особенности в F_3 наблюдались своеобразные промежуточные растения к осени характеризовавшиеся густой щеткой побегов с одним или двумя выколосившимися стеблями. В то же

Растения не
кустящиеся.

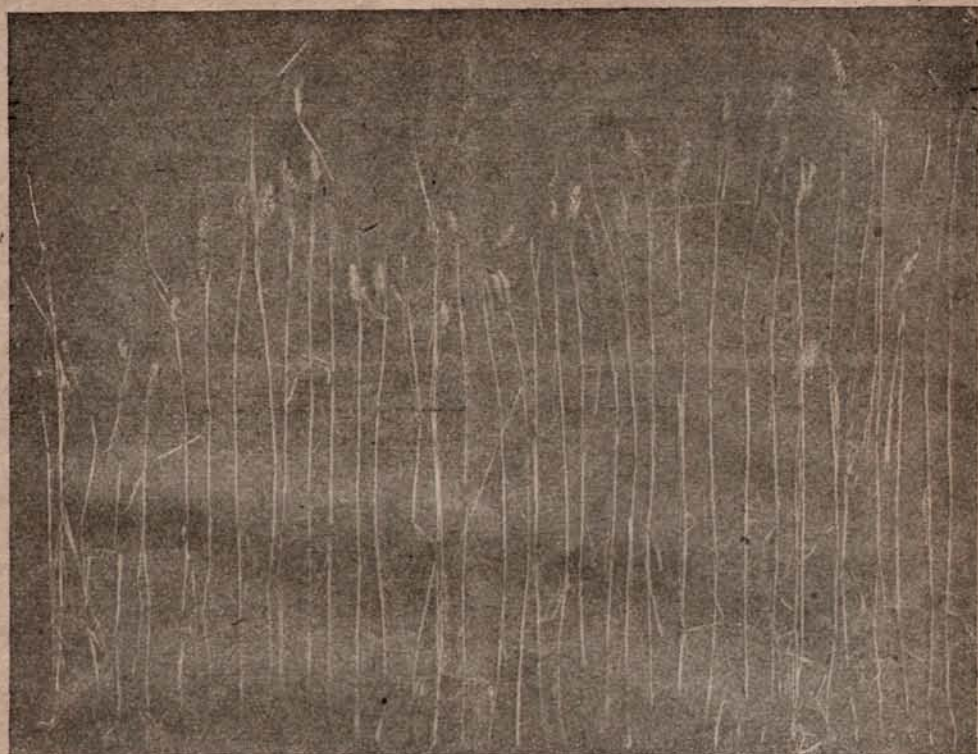
время F_3 обнаружило целые семьи с чрезвычайно низкой кустистостью и даже с полным отсутствием кустистости, в то время как оба родительские формы, произраставшие рядом, характеризовались сравнительно высокой кустистостью. Яровая раса *lutescens* № 132 при весеннем посеве в среднем характеризовалась 5 стеблями; озимая раса *compactum* при весеннем посеве имела целую щетку побегов, число которых было трудно даже сосчитать. В третьем же поколении из 500 семей выделилось 13 семей, у которых все до одного растения были одностебельными, или одно-двухстебельными. Исходные родительские растения F_2 этих семей были также одностебельными или двухстебельными. Семьи эти резко выделялись среди остальных с самого начала вегетации, помимо отсутствия кустистости, низким

²³⁾ Keeble and Miss Pellew. The mode of inheritance of stature and of time of flowering in Peas. Journ of Genetics Vol. I, 1910 стр. 47—56.



Фот. 2. Яровые растения со щетками побегов при основании, появившиеся в третьем поколении от скрещивания озимой и яровой пшеницы. Фотография снята после уборки. Несколько семей было представлено исключительно такими растениями.

Spring plants with a great number of tillers appeared in the 3—d generation in crossing of spring and winter varieties of wheat.



Фот. 3. Одностебельная семья растений, появившаяся в 3-ем поколении от скрещивания озимой и яровой пшениц.

ростом и узколистностью. Особенности эти были несомненно наследственного характера и не зависели от каких-либо случайных условий произрастания. Несколько таких семей оказались гомозиготными по вегетационному периоду и характеризовались дружным ранним колошением.

По ширине листьев эти растения значительно уступали родительским формам. Так в конце мая яровая родительская форма № 132 имела среднюю ширину листа (в самом широком сечении) = 5,2 мм; озимая раса № 2619 (при весеннем посеве) = 4,5 мм. Узколистные формы гибридов в это время имели листья шириной в 2—2,5 мм. В половине июня № 132 имел листья шириной в 9 мм; № 2619 — 6 мм при весеннем посеве; выколосившиеся растения той же расы при осеннем посеве в это время имели листву шириной в 11 мм. Узколистные яровые растения в это время имели ширину в 5 мм.

По высоте роста и толщине соломы эти семьи также отличались резко от яровой расы. Так при уборке родительская форма № 132

имела высоту 89 сант., толщину соломы у верхнего узла в 2 mm. Семьи узколистных и одностебельных растений в это время имели:

№ семьи.	Высота стеблей.	Толщина соломы.
63	63 сант.	2.0 mm.
66	67 "	1.9 "
94	60 "	1.8 "
168	53 "	1.0 "
159	63 "	1.7 "
172	53 "	1.8 "
235	59 "	1.4 "
250	61 "	1.7 "
191	59 "	1.6 "

В других семьях F_3 наблюдались растения и более широколистные по сравнению с родителями, но не столь резко обособленные от них.

Эти особенности вегетации в процессе расщепления указывают, что вряд ли различия между озимыми и яровыми растениями происходят и по типу ди-гибридов. Точное установление числа ген даже в том случае, если различие между озимыми и яровыми расами может быть сведено к присутствию или отсутствию целых ген, представляет затруднения помимо особенности признака, в виду плохой перезимовки озимых растений пшеницы и связанных с этим обстоятельством трудностей экспериментальной проверки константности озимых форм. В условиях Саратовской губ. большинство озимых растений, высеванных с весны, погибает к осени, благодаря засушливому лету.

Результаты
скрещивания.

Таким образом исследованные нами гибриды озимой и яровой рас пшеницы обнаружили: 1) ясное доминирование ярового образа жизни над озимым, 2) процесс расщепления на озимые и яровые растения, 3) появление со 2-го поколения константных промежуточных растений по вегетационному периоду, 4) появление в F_2 растений с пониженной кустистостью по сравнению с родителями и даже совершенно по кустищихся растений (одностебельных), передававших свои особенности потомству F_3 ; эти растения отличались также низким ростом, узкими листьями и тонкой соломой; 5) определенную связь кустистости с длиной вегетационного периода, 6) сложный характер расщепления, как нам кажется, не укладывающийся в рамки обычных моно и ди-гибридных скрещиваний.

Сложный характер расщепления по вегетационному периоду наблюдается и при скрещивании яровых рас, различающихся в этом отношении. Так Nilsson—Ehle нашел в ряде скрещиваний овсов и яровых пшениц, что процесс расщепления не происходит по простой менделевской схеме 1:2:1, а, наоборот, идет гораздо сложнее. Когда исходные расы сильно отличались по длине вегетационного периода, огромное большинство растений F_2 занимало промежуточное место, часть из которых являлась константными; формы поздние, приближавшиеся к позднему родителю, или, наоборот, ранние, как и другой скороспелый родитель, появлялись в F_2 в относительно малом числе. В ряде случаев в потомстве гибридов наблюдались формы более скороспелые и более позднеспелые, чем тот и другой родитель.²⁴⁾ Простые случаи расщепления по вегетационному периоду по схеме 1 раннее растение: 2 промежуточные: 1 позднее, наблюдавшиеся Biffen'ом²⁵⁾ (*T. turgidum* × *T. polonicum*) и Tshermak'ом (l. c.) представляют, по видимому, редкие исключения. Самые факты исследованы авторами только по F_2 и не представляются поэтому вполне убедительными. В других скрещиваниях и Biffen и Tschermak наблюдали и по 2-ому поколению сложную картину расщепления по вегетационному периоду.

Сложный характер расщепления гибрида озимой и яровой рас и доминирование в нашем случае ярового образа жизни над озимым указывают на то, что яровые формы вряд ли можно определенно считать минус-мутантами, возникшими путем выпадения из озимых рас ген, обуславливающих озимый образ жизни, или как результат культуры, как склонны были раньше думать некоторые авторы.

Появление
озимых рас-
тений при
скрещивании
яровых рас.

Рецессивность озимого образа жизни обнаружилась в ряде других наших опытов по гибридизации злаков. В 1915 году нами в Москве (Вавилов) было произведено большое число скрещиваний между различными яровыми расами ячменя; во всех случаях (было исследовано до 50 различных комбинаций) первое поколение, как и можно было ждать, оказалось яровым; во втором же поколении некоторых гибридов, неожиданно для нас, часть гибридных растений в процессе расщепления оказалась настоящими озимыми растениями, стелившимися по земле и совершенно не вышедшими в трубку к осени.

Наряду с настоящими озимыми растениями наблюдалось также появление очень поздних форм, только к осени вышедших в трубку. Т. е. от скрещивания между собою яровых рас возникли в данном случае озимые формы.

²⁴⁾ Н. Nilsson—Ehle *Mendelisme et Acclimatation*. IV Conference internationale de genetique, 1913 стр. 140—149.

²⁵⁾ Biffen. *Journal of Agricultural science* l. 1905 стр. 34.

Так озимые формы обнаружены были в скрещивании персидского гладкоостного двурядного черного ячменя *Hordeum distichum* var. *persicum eriwanense* R. Regel с скороспелым 4-х рядным архангельским ячменем *H. vulgare* var. *pallidum jarenskianum* R. Regel.

На общее число 59 растений в F_2 —2 растения оказались очень поздними, но все же вышедшими в трубку, 10—озимыми.

В скрещивании 4-х рядного ячменя *H. vulgare* var. *pallidum aestivum* R. Regel из Бакинской губ. № Я—103 с *H. distichum* var. *zeocrithum* L. во F_2 оказалось на 79 яровых растений—7 озимых.

В скрещивании *H. d. var. persicum eriwanense* с *H. d. var. medicum elisabethpolense* R. Regel (№ Я—65) на 69 яровых растений—8 оказались поздними, 1—озимое.

В скрещивании *H. d. var. persicum eriwanense* с *H. v. var. pallidum aestivum* R. Regel (№ Я—121) на 17 яровых оказалось 4 поздних и 5 озимых.

В ряде других скрещиваний ячменя, подобно тому как это наблюдалось у яровой пшеницы и овса (Nilsson—Ehle l. c.) появляются формы позднеспелые по сравнению с родителями.

Интересно отметить, что озимые формы у гибридов ячменя констатированы как раз в скрещиваниях, где одна из родительских форм является как бы переходной от яровых к озимым.

Так и *H. d. var. persicum eriwanense* R. Regel и *H. d. var. zeocrithum* L. характеризуются стелющейся формой куста и сравнительной позднеспелостью, хотя все же они являются определенно яровыми расами.

Еще более резко процесс расщепления на яровые и озимые растения проявился в тех же скрещиваниях в F_3 .

Так в скрещивании *H. v. var. pallidum aestivum* R. Reg. (№ 103) × *H. d. var. zeocrithum* L. из всех исследованных 23 семей 3-ьего поколения, потомства 23 яровых растений F_2 —15 семей оказались гетерозиготными по вегетационному периоду, 7—нацело яровыми. В расщеплявшихся 15 семьях на 746 яровых, 81 растение оказались озимыми; у 4 семей из 15 отношение яровых к озимым было близким 4:1, у 5 семей близким к 20:1, у остальных 6 семей на 6—13 яровых растений приходилось 1 озимое.

В скрещивании *H. d. var. persicum eriwanense* R. Regel × *H. v. var. pallidum jarenskianum* R. Reg. из 45 семей F_3 , потомства 45 яровых растений, константными яровыми проявили себя 32 семьи, в остальных 11 наблюдались озимые. На общее число 615

яровых растений в этих 11 семьях оказалось 39 озимых растений. В отдельных семьях отношения были близкими 3 яровых к 1 озимому. *)

Эти факты, свидетельствуя о рецессивности озимого образа жизни, что явствует из малого числа озимых растений как в F_2 , так и в семьях F_3 , определенно показывают, что озимые расы могут возникать и из яровых рас путем соответствующей гибридизации, т. е. что, вопреки распространенному мнению, родоначальниками озимых рас могли быть и яровые формы.

Яровые ан-
ные „родо-
начальники“
культурных
растений.

В этом отношении неубедительным является и вышеприведенный довод, который приводится защитниками воззрения на озимые расы, как первичные, именно, что ближайшие дикие формы к нынешним культурным злакам: пшенице, ячменю, ржи и ряду других растений являются озимыми или даже многолетними формами. Вообще, ближайшие к культурным растениям дикие виды изучены до настоящего времени чрезвычайно мало в смысле их расового состава и приходится быть осторожным в построении соображений по части их роли в образовании современных культурных растений. В 1916 году, экскурсируя в С. Персии и Закаспийской Области, мы (Вавилов) собрали большое количество образцов дикого ячменя *Hordeum distichum* var. *spontaneum* Koch, при весеннем высеве которого в Москве и Саратове обнаружилось, что среди отдельных образцов имеется ряд яровых рас, хотя и характеризующихся стелющимся кустом, но определенно яровых и сравнительно не очень поздних.

Среди образцов *T. dicoccum dicoccoides* Ktze — диких двузернянок или эмеров, считающихся „родоначальниками“ культурных пшениц, присланных нам из Сирии А. Aaronsohn'ом наряду с преобладающим большинством действительно озимых рас, нам удалось наблюдать при высеве в Москве и в Мертоне (Англия) и яровые формы.

Дикая *Beta maritima*, несомненно ближайшая дикая родственная форма двулетней культурной свеклы, как известно, в ряде своих форм является однолетней формой. Дикие виды *Aegilops* рода наиболее близко генетически стоящего к пшенице и неизвестные в культурном состоянии, как показало исследование образцов, собранных в Персии, Бухаре и Туркестане, представлены и озимыми и яровыми расами. Дикие овсы *Avena fatua* и *A. Ludoviciana* представлены, как яровыми, так и озимыми расами.

И не лишено вероятности, что и у других диких видов, близких к культурным растениям, напр., у разных видов *Cruciferae*, при ближайшем исследовании удастся найти яровые расы.

И таким образом, нет никаких сомнений в том, что озимые расы могли возникнуть и возникали иногда из яровых, однолетних форм.

* Точное установление числовых отношений затруднено повреждениями шведской мухи, которая иногда не позволяет и поздним яровым формам выколашиваться своевременно.

Возникно-
жение яровых
форм при
скрещивании
озимых рас.

Но с другой стороны несомненно, яровые формы в других случаях могли возникнуть и из озимых рас, и яровой образ жизни может быть и рецессивным признаком, как это наблюдалось Чермаком в скрещивании озимой и яровой пшеницы. Так в одном из наших скрещиваний озимого черноколосьного аммера *Triticum dicoccum* var. *atratum* Host с озимой *T. turgidum* var. *dinurum* Al. во 2-ом поколении наблюдалось в 1915 г., при посеве семян гибридов (F_1) весной, появление единичных позднеспелых, но определенно яровых растений с признаками того и другого родителя.

Случаи ускорения вегетации в результате гибридизации очень часто наблюдаются при скрещивании яровых рас различных растений. Так Nilsson-Ehle указывает большое число случаев с овсом и пшеницей, когда во 2-ом и 3-ьем поколениях гибридов наблюдались растения значительно превосходившие исходные родительские формы по скорости колошения. Очень резкое ускорение роста гибридов наблюдалось нами при скрещивании поздних яровых диких ячменей *Hordeum spontaneum* Koch с среднеспелыми расами *Hordeum vulgare* var. *coeleste* Walpersii R. Regel и *H. distichum* var. *deficiens* Steud. Первое поколение гибридов по скорости колошения в 1918 году обогнало раннего родителя на 11—13 дней.

В потомстве гибридов *Triticum persicum* Vav. „Персидской пшеницы“ с *T. durum* var. *hordeiforme*—Белотуркой у нас получились формы более ранние, чем родители. Тоже наблюдалось, как известно, при создании сорта *Prelude*, одной из самых ранних пшениц (Saunders).

О возможности возникновения яровых форм из озимых свидетельствуют и многочисленные случаи наблюдения быстрого израстания у многих двулетних растений: свеклы, брюквы, репы, цикория, ворсянки, моркови, эшотеры и др. Появление таких однолетних и яровых растений, очевидно, связано с неоднородностью генетического состава исходных семян, гетерозиготностью этих растений. Динамика образования таких израстающих яровых форм из двулетних растений не вполне выяснена, но наиболее вероятным и правдоподобным объяснением является предположение о связи ее с гетерозиготностью растений, обусловленной гибридизацией; и образование таких яровых форм представляется нам как результат процесса отщепления рецессивных форм. Рецессивность ярового образа жизни в данном случае является из самого факта редкости появления таких израстающих форм, скрытости их за доминирующей двулетностью и возможностью путем отбора и соответствующего опыления пылью с яровых растений, сделать их константными яровыми расами. Таким путем мы объясняем себе и успех Rümke'га в выведении яро-

вой расы ржи из озимой формы. Это предположение более чем вероятно, так как все указанные растения являются преимущественно перекрестно-опыляющимися растениями, т. е. находятся постоянно в гетерозиготном состоянии.

Таким образом яровые формы растений могут быть как рецессивными так и доминирующими при гибридизации, могут возникать из озимых, но и сами могут дать начало озимым формам, и таким образом, распространенное мнение о большей древности и первичности озимых рас по отношению к яровым является необоснованным и приложимым лишь к частным случаям. И что в особенности существенно, это то, что озимые расы могут быть получены синтетическим путем скрещивания между собою яровых рас и обратно, яровые расы могут возникнуть от скрещивания озимых форм.

Озимый и яровой образ жизни генетически является таким образом альтернативным признаком и нет оснований считать первичной какту так и другую форму. Самая альтернативность этих признаков может быть отчасти объясняет общность деления травянистых растений на озимые и яровые расы.

Воззрение на многолетние формы, как на предшественников растений с коротким вегетационным периодом, господствующее среди ботаников, также далеко не является прочно обоснованным. Из того факта, что ископаемые формы растений третичного периода и предшествующих эпох представлены исключительно многолетними деревянистыми растениями далеко до решения вопроса о генезисе растений с тем или другим вегетационным периодом.

Однолетние растения принадлежат почти исключительно к травянистым растениям, трудно сохраняющимся в отложениях и, весьма вероятно, что самое отсутствие таких форм в древних отложениях свидетельствует о плохой сохраняемости их, а не об отсутствии их в данную геологическую эпоху.

Культура растений человеком не превратила озимые формы в наследственные яровые расы; по крайней мере нет никаких экспериментальных данных в пользу возможности таких превращений. Но несомненно, она способствовала сознательному и бессознательному отбору яровых рас и вообще растительных форм с коротким вегетационным периодом. Материалом для этого отбора служили конгломераты озимых и яровых рас, которыми представлены дикие растения, родоначальники современных культурных растений. При ближайшем исследовании обычно оказывается, что все травянистые двулетние и озимые растения имеют и однолетние формы.

On the genetic Nature of Winter and Spring Varieties of Plants.

Typical winter varieties of plants differ from spring varieties in their mode of growing when sown in spring. Instead of going during the first summer into stems they form a great number of tillers and give stems and flowers next year only. They are characterised mostly by a spreading form of seedlings. There are also many intermediate forms. The physiological nature of this difference between winter and spring varieties is not quite clear. It may consist partly in rapidity of growth in connection with a difference of enzymes of growth, as some factors, like high temperature, strong light and humidity can accelerate the shooting of winter plants, sown in spring time.

Genetically winter races in comparison with spring varieties are considered as ancient or primitive forms. Spring varieties are accounted for the new acquisitions of human culture. The progenitors of most of the annual cultivated plants are looked for among winter and perennial forms. This is the predominant view held by a majority of botanists: see, Hildebrand, F. Koernicke, Wettstein, de Vries, N. V. Zinger, Metzger, E. Tschermak, R. Regel and others.

The authors crossed a spring variety of wheat № 132 *Triticum vulgare* var. *lutescens* Al. with a winter variety of *T. compactum* var. *Wernerianum* Kcke № 2619 and have found that instead of recessivity of the spring character, as in Tschermak's experiments with other varieties of wheat, there was a clear dominance of spring character over the winter character in this crossing. Secondly, that the process of segregation in winter and spring forms in F_2 and F_3 was quite distinct. 3) Many intermediate very late spring plants were observed in F_2 , some of which proved to be constant in F_3 . 4) The segregation was rather complicate. Out of 552 plants of F_2 only 52 were typical winter plants. 500 were early or late spring plants. Out of 500 families in F_3 the offspring of these 500 spring plants—234 proved to be constant spring families; 36 of them have given only late spring plants; 266 families have segregated into spring and winter plants (altogether there were 9551 spring plants and 2191 winter plants).

These numeric relations cannot be explained by the usual Mendelian scheme of mono and dihybrid crossings.

5) In F_2 some plants were characterised by a very diminished capacity of tillering as to compare with the parent plants. So the spring parent variety was characterised on an average by 5 stems; but these plants had only one-two stems and in F_3 they gave a complete number of one—two stemmed families of plants. These were marked by very narrow leaves (twice as narrow as in parent forms), by thin straw and by small stature.

6) The number of tillers proved to be completely connected with length of the vegetation period: the later the plants of F_2 and F_3 the greater was their tillering.

These crossings show clearly the complicity of the genetic difference between a winter and a spring variety of wheat and testify that spring races cannot be regarded simply as minus—mutants of winter races, as some authors did believe.

In some other crossings of different spring varieties of barley, made by the authors (Vavilov) the appearance of winter forms was noticed as a result of segregation in F_2 and F_3 .

So they were observed in crossings of a Persian variety of barley *Hordeum distichum* var. *persicum eriwanense* R. Regel $\times$ *H. vulgare* var. *pallidum jarenskianum* R. Regel (a Russian North variety).

Out of 59 plants of F_2 —47 plants were distinctly spring forms, 2 intermediate, 10 typical winter forms, which have not given stems during the first year.

In crossing *Hordeum vulgare* var. *pallidum aestivum* R. Regel $\times$ *H. distichum* var. *zeocrithum* L. out of 86 plants in F_2 —7 were winter forms.

Winter forms were obtained in F_2 and F_3 by crossing several other spring varieties of barley. In F_3 the offspring of spring plants in those crossings has given several families with a still narrower relation of spring plants to winter plants near to 3 : 1.

This is a proof that in some cases winter races can be obtained as a result of crossings of some spring races, which means that progenitors of winter races could have been spring races too.

One of the proofs in favour of the opinion, that winter races are more primitive and have served as progenitors of spring races is seen by many authors in the fact that so called „wild progenitors“ of cereals, as *Triticum dicoccum dicoccoides* Ktze, *Hordeum spontaneum* Koch *Secale montanum* Guss.—wild species nearly allied to cultivated wheats, barleys and rye all are winter plants, the last one even a perennial one. The progenitors of cultivated spring *Camelina sativa* and *Phaseolus coccineus*

and of spring *Brassica Napus* and *B. campestris* are supposed to be also winter forms (see N. Zinger, Wettstein, Metzger) etc.

But a closer investigation of these wild species discovers the existence of spring varieties among these wild plants. So the author (Vavilov) has found in Turkestan (Transcaspiian Province) spring races of *Hordeum spontaneum* Koch. Among samples of *Triticum dicoccoides* obtained by him from Mr. A. Aaronsohn (Syria) were found spring races too.

The wild genus *Aegilops*, nearly allied to cultivated wheat, which can be crossed with wheat, is represented by spring as well as by winter races. Wild *Beta maritima*, supposed to be a progenitor of cultivated beet, is an annual plant.

However in some cases winter character can be undoubtedly dominant over spring character, as observed by Tschermak in wheat and by Correns in *Hyoscyamus*. In authors experiments the appearance of some spring plants was observed in F_2 as a result of crossing of two winter varieties of wheat, namely *T. turgidum* var. *dinurum* Al. $\times$ *T. dicoccum* var. *atratum* Host.

Cases of an acceleration of growth as a result of a crossing — are numerous (see for instance Nilsson Ehle). Authors have observed it quite distinctly to be seen in crossings of a late spring variety of *Hordeum spontaneum* with *H. distichum* var. *deficiens* Steud. and *H. vulgare* var. *coeleste* Walpersii R. Regel.

The common fact of the appearance of annual plants in sowing of beet—root, carrot, cabbage and other biannual plants, where cross-pollination is habitual, proves the possibility of obtaining spring varieties by means of hybridisation of biannual and winter varieties.

As a matter of fact spring races in natural conditions have originated as a result of hybridisation of different varieties of winter plants and vice versa spring varieties could give origin to winter varieties. Both kinds of plants can be obtained synthetically one from another. Winter and spring characters are alternative. It may be that the same alternativeness explains the general division of herbaceous plants into winter and spring varieties.

Man has not changed winter and perennial varieties by culture into spring varieties, but he selected consciously or unconsciously spring races out of a mixture of spring and winter plants, by which most wild herbaceous plants are naturally represented and multiplied them.