

УДК 635.9:582.951.63:631.527.8

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ЗАВЯЗЫВАЕМОСТЬ СЕМЯН  
У ЛИНИЙ ВЫСОКОРОСЛОГО ЛЬВИНОГО ЗЕВА  
(*ANTIRRHINUM MAJUS* Г.)

А.В. ИСАЧКИН, О.Е. ХАНБАБАЕВА

(РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева)

**Условия внешней среды (температура и влажность воздуха, время опыления, условия выращивания) существенно влияют на проявление самонесовместимости у линий высокорослого львиного зева. Снижение температуры воздуха до 16-18°C ослабляет действие гена самонесовместимости и приводит к повышению завязываемости семян при гейтеногамном опылении бутонов. Учитывая факторы внешней среды, которые влияют на количество семян, полученных при гейтеногамном опылении бутонов, можно успешно размножать линии с высокой степенью самонесовместимости.**

*Ключевые слова:* самонесовместимые линии львиного зева, гаметофитная самонесовместимость, факторы среды, температурный режим, способ опыления.

Изучение влияния факторов среды и условий выращивания является важной задачей в селекции декоративных травянистых культур с гаметофитным типом самонесовместимости. Завязываемость семян от самоопыления цветков и от гейтеногамного опыления бутонов, как правило, очень низкая, поэтому необходимы специальные условия для увеличения количества семян от самоопыления.

Результаты исследований влияния температуры на цветение и завязываемость семян у разных авторов достаточно противоречивы. По мнению одних авторов, высокая температура воздуха способствует более сильному проявлению самонесовместимости, другие авторы, наоборот, считают, что пониженная температура влияет на проявление самонесовместимости [3, 4, 5, 10]. В исследованиях на белокочанной капусте и сахарной свекле отмечено, что при проведении самоопыления недопустимо повышение температуры воздуха до 30°C и более, так как семена при таких условиях не образуются. На львином зеве также наблюдали негативное влияние повышенных температур [9]: при температуре воздуха выше 28°C семена не завязываются даже при перекрестном опылении. Оптимальной для проведения самоопыления является температура воздуха 13-18°C [3, 6, 7].

#### Методика

Самонесовместимые линии получены в РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева в 2004-2010 гг. Для изучения влияния температуры воздуха на завязываемость семян было высажено на изолированные участки по 100 растений двух самонесовместимых линий Б-1 и Б-6. Обе линии имеют белую окраску цветков, высоту расте-

ний 60-65 см, устойчивы к полеганию. Линия Б-1 является самонесовместимой, линия Б-6 обладает низкой степенью самонесовместимости. Каждые 10 дней проводили маркировку распустившихся цветков у 50 учетных растений линии. При уборке и последующем дозаривании проводили подсчет коробочек и количества семян в каждой коробочке.

### Результаты и их обсуждение

Июль 2010 г. был засушливым, осадков выпало в 3,5 раза меньше нормы. В связи с этим, на фоне повышенной температуры, которая во второй декаде июля достигла 30,6°C, растения не завязывали семян от самоопыления в течение месяца. В первой декаде августа при относительно пониженной температуре воздуха, по сравнению со второй и третьей декадой наблюдали высокую завязываемость семян у линии Б-1. При снижении температуры воздуха на 2°C завязываемость семян от самоопыления цветков в среднем повысилась в 2 раза (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

**Влияние температуры воздуха на завязываемость семян у линий львиного зева, 2010 г.**

Декада августа	Среднее число семян в коробочке, шт.		Средняя температура воздуха за декаду, °С	Среднее количество осадков за декаду, мм
	линия Б-1	линия Б-6		
I	13,6	82,6	16,5	44,4
II	4,7	7,7	18,8	55,0
III	6,9	48,9	17,6	41,0
НСР <sub>01</sub> = 1,3				

Из данных таблицы 1 видно, что линия Б-6 характеризуется низкой степенью самонесовместимости. У линии Б-6 среднее число семян в одной коробочке в первой декаде августа составило 82,6 шт., а у линии Б-1 — 13,6 шт. Во вторую декаду августа при повышении температуры на 2°C завязываемость семян у обеих линий резко снизилась и составила 7,7 и 4,7 шт. в одной коробочке у линий Б-6 и Б-1 соответственно. В третьей декаде при понижении температуры воздуха на 1,2°C завязываемость семян возросла и составила 48,9 и 6,9 шт. семян в одной коробочке у линий Б-6 и Б-1 соответственно.

Для более точного анализа влияния генотипа линии и времени учета числа семян провели двухфакторный дисперсионный анализ (табл. 2). В результате установлено достоверное влияние генотипа линии (фактор А), времени учета (декада августа — фактор В), а также их взаимодействия (А x В) на завязываемость семян от самоопыления на изолированном участке открытого грунта. Наибольшее влияние на завязываемость семян оказывает генотип линии (фактор А), доля влияния которого составляет 40%, доля влияния времени учета (фактор В) — 35%. Доля взаимодействия факторов составила 22%, это означает, что растения разных линий по-разному завязывают семена в различные декады августа.

По полученным экспериментальным данным можно сделать вывод, что при пониженной температуре воздуха завязываемость семян у львиного зева от самоопыления цветков практически равна завязываемости семян от гейтеногамного опыления бутонов. Следовательно, при выращивании растений на изолированных участках

**Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости числа семян  
от свободного опыления в зависимости от генотипа линии (фактор А)  
и времени учета (декада августа — фактор В), 2010 г.**

Источник вариации	SS	df	ms	$\sigma^2$	F	F <sub>01</sub>	p <sup>n</sup> (%)	HCP <sub>01</sub>
Общая	56425,75	179		582,28	—	—	100	—
Генотип линии (А)	20887,34	1	20887,34	231,86	1048,31	6,63	40	1,32
Время учета (В)	24363,03	2	12181,52	202,69	611,38	4,61	35	1,96
Взаимодействие А × В	7708,48	2	3854,24	127,81	193,44	4,61	22	3,34
Случайная вариация	3466,90	174	19,92	19,92	—	—	3	—

с относительно низкой температурой воздуха 13-16°C возможно получение семян без проведения ручного самоопыления.

Некоторые авторы отмечают у львиного зева проявление спонтанных мутаций при изменении условий среды [8, 9]. В коллекциях открытого грунта в 2004-2010 гг. были отобраны формы львиного зева со спонтанными мутациями для дальнейших исследований и размножения. Так, в июле 2004 г. при резких колебаниях дневной температуры от 16°C до 33°C на разных растениях львиного зева было отмечено изменение формы цветка у бутонов, распускавшихся в эти дни. Цветки и бутоны имели необычную актиноморфную форму. При стабилизировавшихся погодных условиях, с дневной температурой около 20-24°C цветки имели нормальную двугубую зигоморфную форму. Одна из форм линии Кт-9 сохранила актиноморфный цветок, впоследствии эта форма была размножена и зарегистрирована как сорт Рубиновая звезда.

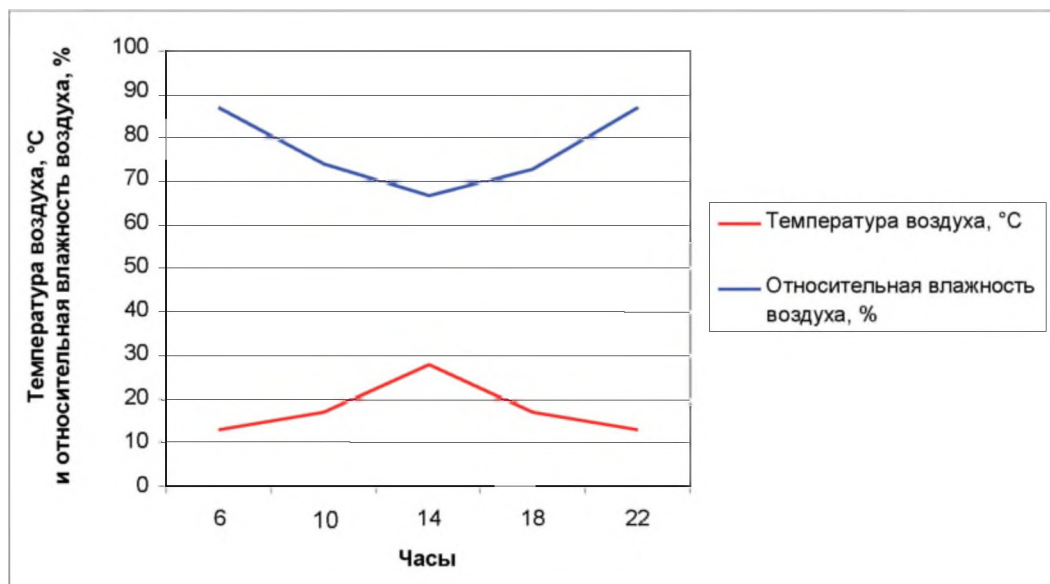
Известно, что на завязываемость семян от самоопыления у линий львиного зева влияют и другие условия внешней среды: степень освещенности, влажность воздуха и почвы, биологически активные вещества, схема посадки и др. Для исключения их влияния были проведены исследования в условиях зимней остекленной теплицы, где факторы среды возможно контролировать.

Температура воздуха в течение дня в защищенном грунте изменяется, поэтому при проведении опыления в разное время суток мы анализировали влияние температуры воздуха на завязываемость семян. По литературным данным, при проведении самоопыления у различных представителей семейств капустные и маревые в утренние и вечерние часы, когда температура воздуха несколько понижена, семян завязывается больше, чем в дневные [1, 2, 10].

Время опыления (утро, день, вечер) и влажность воздуха — это основные микроклиматические факторы среды, влияющие на завязываемость семян в условиях теплицы (рисунок).

Фактор время проведения опыления непосредственно связан с температурой воздуха в теплице. В утренние и вечерние часы температура воздуха понижается и в открытом, и в защищенном грунте, а в дневные — повышается. Поэтому мы изучали влияние не только температуры воздуха, но и времени проведения опыления бутонов в условиях зимней остекленной теплицы (табл. 3).

Исходя из данных таблицы 3, можно сделать вывод о том, что гены, контролируемые самонесовместимость, более активны в дневные часы (12-13 ч), при этом завязываемость семян от самоопыления цветков и гейтеногамного опыления бутонов ниже, чем в утренние и вечерние часы.



**Изменение факторов среды (температуры и влажности воздуха) в зимней остекленной теплице в течение суток**

Т а б л и ц а 3

**Влияние времени опыления на проявление самонесовместимости у инбредных линий львиного зева (среднее количество семян в коробочке, шт.) в условиях зимней остекленной теплицы, 2010 г.**

Вариант опыления	Инбредная линия	Время опыления, ч			HCP <sub>05</sub>
		7-8	12-13	18-19	
Самоопыление цветков	A-2-11	1,1	0,6	1,5	0,3
	P-4-2	2,4	2,0	2,2	F<F <sub>05</sub>
	Ж-18-10	3,5	1,9	5,5	0,7
Гейтеногамное опыление бутонов	A-2-11	8,4	8,1	8,5	F<F <sub>05</sub>
	P-4-2	10,3	9,7	12,9	0,9
	Ж-18-10	10,3	8,5	13,2	1,1

Наибольшее количество семян при проведении самоопыления цветков в вечерние часы отмечено у линии Ж-18-10 (5,5 шт. на коробочку) и при гейтеногамном опылении бутонов у той же линии (13,2 шт. на коробочку). Наименьшим числом семян в коробочке при дневном опылении цветков и бутонов характеризуются линия А-2-11.

По данным о зависимости температуры и влажности воздуха от времени суток (см. рисунок), можно сделать вывод, что в вечерние и утренние часы при температуре воздуха 13-15°C завязываемость семян от самоопыления цветков и бутонов гораздо выше, чем в дневные часы. Например, у линии А-2-11 завязываемость семян

в утренние часы в 2 раза выше, чем у семян в дневные часы; у линии Р-4-2 — в 3 раза; у линии Ж-18-10 — в 1,5 раза.

При этом необходимо отметить, что завязываемость семян от самоопыления цветков и бутонов в вечернее время (18-19 ч) по всем исследуемым линиям превышает показатели дневные и утренние. Причем данные по опылению цветков совпадают со средними показателями у линий при гейтеногамном опылении бутонов.

Возможно, существует связь фактора (время опыления) с влажностью воздуха в теплице на момент опыления и освещенностью. По-видимому, более интенсивный рост пыльцевых трубок у львиного зева происходит при влажности воздуха 65-75% и пониженной освещенности, в то время как влажность воздуха в утренние часы составляет 80-85% и освещенность 16-20 тыс. лк. Различные сочетания этих факторов по-разному влияют на проявление генов самонесовместимости.

Некоторые самонесовместимые линии плохо завязывают семена даже при гейтеногамном опылении бутонов (М-1, ММХ, Тс-1), поэтому для них необходимы особые условия для проведения инбридинга при помощи гейтеногамного опыления бутонов. Мы попытались выяснить, какой температурный режим и условия выращивания (открытый или защищенный грунт) оптимально подходят для проведения инбредных скрещиваний для получения максимального количества семян у этих труदनоразмножаемых (0-5 семян на коробочку) линий (табл. 4).

Т а б л и ц а 4

**Влияние температуры воздуха и условий выращивания (защищенный и открытый грунт) на завязываемость семян при гейтеногамном опылении бутонов линий львиного зева, шт.**

Условия опыления	Линия	Температура воздуха, °С		
		16–18	20–24	26–28
Открытый грунт	Тс-1-1	5,3	0,6	0,0
	М-1-1	3,3	0,3	0,0
	ММХ-3	8,0	1,6	0,3
Защищенный грунт	Тс-1-1	10,0	3,3	0,3
	М-1-1	7,6	5,0	0,0
	ММХ-3	12,3	6,0	0,3
НСР <sub>01</sub> (генотип линии) = 0,69 шт.; НСР <sub>01</sub> (температура) = 1,02 шт.; НСР <sub>01</sub> (условия опыления) = 0,69 шт.				

По представленным данным можно предположить, что температура воздуха существенно влияет на завязываемость семян у самонесовместимых линий Тс, М-1, ММХ при гейтеногамном опылении в любых условиях выращивания. Самонесовместимость сильнее проявляется при температуре 26-28°С, даже несмотря на то, что в нераспустившемся бутоне львиного зева самонесовместимость не выражена.

При понижении температуры воздуха до 16-18°С завязываемость семян возрастает, но при этом заметны различия по признаку «условия проведения гейтеногамного опыления».

В открытом грунте семян завязывается несколько меньше, чем в защищенном, при одной и той же температуре воздуха.

Для подтверждения предположения о том, что все изучаемые факторы (генотип линии, условия выращивания, температура воздуха) влияют на завязываемость семян при гейтеногамном опылении, был проведен трехфакторный дисперсионный анализ полученных данных (табл. 5). Установлено достоверное влияние всех трех факторов и взаимодействий: генотип линии — температура воздуха, условия опыления — температура воздуха на изменчивость количества семян в коробочке.

**Т а б л и ц а 5**

**Трехфакторный дисперсионный анализ об изменчивости числа семян в коробочке в зависимости от генотипа линии (фактор А), условий выращивания (фактор В) и температуры воздуха (фактор С), 2010 г.**

Источник вариации	SS	df	ms	$\sigma^2$	F	$F_{01}$	$p^{in}(\%)$	$HCP_{01}$
Общая	829,04	53		14,39	—	—	100	—
Генотип линии (А)	40,70	2	20,35	0,63	13,24	5,20	4	1,02
Условия выращивания (В)	106,96	1	106,96	3,51	69,59	7,41	24	0,69
Температура воздуха (С)	536,93	2	268,46	5,93	174,66	5,20	41	0,99
А × В	0,48	2	0,24	—	0,16	5,20	0	—
А × С	35,41	4	8,85	1,22	5,76	3,90	8	2,38
В × С	50,04	2	25,02	1,57	16,28	5,20	11	1,38
А × В × С	3,19	4	0,80	—	0,52	3,90	0	—
Случайная вариация	55,33	36	1,54	1,54	—	—	—	—

Наибольшее влияние на завязываемость семян оказывает температура воздуха (доля влияния 41%), почти вдвое меньшее — условия проведения опыления (доля влияния 24%), генотип линии достоверно, но слабо влияет на данный показатель (доля влияния 4%).

С повышением температуры воздуха завязываемость семян уменьшается, максимум (при опылении цветков) наблюдается при температуре 16-18°C (5,5 шт.), минимум — при температуре 26-28°C (0,2 шт.) В условиях защищенного грунта завязываемость семян резко возрастает (7,5 шт.), в открытом грунте — 3,3 шт. семян на коробочку.

Различия в завязываемости семян между инбредными линиями могут быть объяснены особенностями аллелей гена самонесовместимости каждой изучаемой линии. Так как уменьшение завязываемости семян при гейтеногамном опылении бутонов в дневные часы и при температуре воздуха 20-28°C отмечено практически у всех линий, то в селекционной работе по выведению инбредных линий следует применять гейтеногамное опыление бутонов в вечерние и утренние часы при температуре воздуха 16-18°C.

### **Выводы**

1. При повышении температуры воздуха на 2°C и уменьшении количества осадков завязываемость семян у линий высокорослого львиного зева Б-1 и Б-6 при самоопылении на изолированных участках открытого грунта резко снижается.

2. При пониженной температуре воздуха завязываемость семян у львиного зева от самоопыления цветков практически равна завязываемости семян от гейтеногамного опыления бутонов (которое проводят вручную). Следовательно, при выращивании растений на изолированных участках с температурой воздуха 13-16°C возможно получение семян без проведения ручного опыления и больших трудозатрат.

3. Гены самонесовместимости наиболее активны в дневные часы (12-13 ч), завязываемость семян от самоопыления цветков и геитеногамного опыления бутонов ниже, чем в утренние и вечерние часы. Наибольшее количество семян при проведении самоопыления цветков в вечерние часы отмечено у линии Ж-18-10 (5,5 шт. на коробочку) и при геитеногамном опылении бутонов у той же линии (13,2 шт. на коробочку).

4. Наибольшее влияние на завязываемость семян у трудноразмножаемых линий Тс, М-1, ММХ оказывает температура воздуха, почти вдвое меньшее — условия проведения опыления, генотип линии достоверно, но слабо влияет на данный показатель. С повышением температуры воздуха завязываемость семян уменьшается, максимум завязываемости (при опылении цветков) наблюдается при температуре 16-18°C (5,5 шт.), минимум — при температуре 26-28°C (0,2 шт.). В условиях защищенного грунта завязываемость семян резко возрастает (7,5 шт.), в открытом грунте — 3,3 шт. семян на коробочку.

### Библиографический список

1. Захарова Е.В. Гормональный баланс системы пыльца — пестик петунии в прогамной фазе оплодотворения: автореф. канд. дис. М., 2002. 26 с.
2. Ковалева Л.В., Захарова Е.В., Добровольская А.А. Этилен и рост пыльцевых трубок // Молодые ученые — возрождению сел. хоз-ва России в XXI в. Брянск, 2000. С. 44-47.
3. Крючков А.В., Монахос Г.Ф. Проявление комбинационной способности самонесовместимых инбредных линий среднеспелой белокочанной капусты в зависимости от метеорологических условий в год выращивания F1 гибридов // Известия ТСХА, 1983. Вып. 3. С. 130-135.
4. Сытое Б.А. Практическая селекция цветочных культур во ВНИИССОК // Селекция и семеноводство, 2000. № 1. С. 40-42.
5. Френкель Р., Галун Э. Механизмы опыления, размножение и селекция растений. М.: Колос, 1982. 349 с.
6. Ханбабаева О.Е., Мамонов Е.В. Особенности цветения и оплодотворения львиного зева (*Antirrhinum majus* Г.) // Доклады ТСХА, 2006. Вып. 278. С. 505-509.
7. Ханбабаева О.Е., Мамонов Е.В. Влияние температурного фактора на проявление гаметофитной самонесовместимости у львиного зева (*Antirrhinum majus* Г.) // Доклады ТСХА, 2007. Вып. 279. Ч. 1. С. 480-484.
8. Comba L., Corbet S.A., Hunt H., Outran S., Parker J.S., Clover B.J. The role of genes influencing the corolla in pollination of *Antirrhinum majus* Г. (Великобритания) // Plant Cell Environm, 2000. Vol. 23. №6. P. 639-647.
9. Negre F., Kish C.M., Boatright J., Underwood B. Regulation of Methylbenzoate Emission after Pollination in Snapdragon and Petunia Flowers // Plant Cell, Rockville, 2003. Vol. 15. Iss. 12. P. 2992.
10. Takat.su Y, Kasumi M., Manabe T. et al. Temperature effects on interspecific hybridization between *Gladiolus x grandiflora* and *G.tristis* (Япония) // Hort. Science, 2001. Vol. 36. № 2. P. 341-343.

Рецензент — д. с.-х. н. Е.В. Мамонов

### SUMMARY

Environmental conditions (temperature and air humidity, pollination time, cultivation conditions) have a considerable influence upon display of self-incompatibility in tall snapdragon lines. Air temperature fall up to +16 +18 °C weakens self-incompatibility gene effect and leads to seed quality rise at buds pollination time. Knowing which environmental factors influence seed quantity, obtained through geitonogamy pollination, makes it possible to successfully propagate snapdragon lines having high self-incompatibility level.

**Key words:** snapdragon self-incompatible lines, gametophyte self-incompatibility, environmental factors, temperature conditions, way of pollination.

**Исачкин Александр Викторович** — д. с.-х. н., проф. каф. декоративного садоводства и газоноведения (127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел. (499) 977-10-65; e-mail: isaclikinalext@mail.ru).

**Ханбабаева Ольга Евгеньевна** — к. с.-х. и., доц. каф. декоративного садоводства и газоноведения (тел. (499) 977-59-07, (499) 977-10-65; e-mail: ohanbabaeva@timacad.ru).