

УДК 635.9:582.951.63:631.527.8

ГАМЕТОФИТНАЯ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТЬ ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ
ЛЬВИНОГО ЗЕВА (*ANTIRRHINUM MAIUS L.*) В ЗАВИСИМОСТИ
ОТ ВОЗРАСТА ЦВЕТКА И УСЛОВИЙ СРЕДЫ

Е. В. МАМОНОВ, д. с.-х. н.; О. Е. ХАНБАБАЕВА

(Кафедра селекции и семеноводства овощных,
плодовых и декоративных культур)

Приведены результаты исследований биологии цветения самонесовместимых инбредных линий львиного зева. Определено влияние возраста опыляемого цветка и бутона на завязываемость семян у самонесовместимых линий львиного зева при самоопылении. Установлена роль температурного фактора на проявление самонесовместимости у львиного зева. Показано, что понижение температуры воздуха до 15—17°C снижает степень самонесовместимости и повышает завязываемость семян при самоопылении.

В селекционной работе по выведению гибридов F1 на основе гаметофитной самонесовместимости важно знать особенности цветения и оплодотворения львиного зева. Некоторые вопросы по биологии цветения представлены в работах [3, 4]. При проведении большого числа скрещиваний часто приходится опылять цветки разного возраста, как только что распустившиеся, так и начинающие увядать, а следовательно, различные по физиологическим и биохимическим свойствам. В результате этого завязываемость семян от самоопыления может значительно варьировать, что приводит к неправильной оценке самонесовместимости.

Первые упоминания в литературе о самонесовместимости можно найти в трудах немецкого ботаника И. Кельрейтера в 1975 г., на примере коровяка. Чтобы установить степень самонесовместимости растений проводят наблюдения за завязываемостью семян при контролируемых опылениях [3, 7].

Размножение инбредных линий проводят, как правило, гейтеногамным опылением бутонов. При этом опыляют бутоны разного возраста, от одно-

го до нескольких дней до начала цветения, в связи с чем завязываемость семян значительно изменяется. Для практической работы важно знать возраст цветка, при котором в большей степени проявляется самонесовместимость, и в какой день до цветения больше завязывается семян при гейтеногамном опылении бутонов.

В наших исследованиях предпринята попытка выяснить в условиях открытого грунта характер цветения сортов и линий львиного зева, продолжительность цветения одного цветка при свободном и автогамном опылении, влияние возраста цветка на плодообразование. В значительной мере эти признаки определяются биологическими особенностями сорта и тех растений, которые взяты в качестве родоначальных линий.

Методика

Экспериментальная работа выполнена в 2005-2007 гг. в Ботаническом саду и в лаборатории плодородства РГАУ - МСХА имени К.А. Тимирязева в открытом грунте и зимних остекленных теплицах. В качестве материала использованы инбредные самоне-

совместимые линии 3 групп львиного зева: высокие, средние, карликовые.

Рассаду выращивали в зимней теплице. Посев проводили в середине марта в ящики, во влажную почвосмесь. Для предотвращения грибных и бактериальных заболеваний перед посевом почву обрабатывали препаратом фитоспорин. Семена смешивали с песком и не заделывали в почву. Для ускорения появления всходов посевные ящики накрывали стеклом, температуру поддерживали на уровне 22-25С днем и 15-18С ночью. С появлением всходов посевы открывали. Через 10-14 дней в фазу первых настоящих листьев проводили пикировку в кассеты с диаметром ячеек 5 и 7 см. Через 7 дней растения подкармливали комплексным удобрением кемира-универсал, каждые 10 дней опрыскивали раствором фитоспорина. Рассаду в возрасте 60 дней высаживали в грунт 15-17 мая по схеме 30х30 см. После посадки растения обрабатывали препаратом эпин-экстра. В течение всей вегетации растений проводили регулярный полив, подкормки, борьбу с вредителями и болезнями.

Для определения степени самонесовместимости проводили автогамное опыление цветков различного возраста

(1-5 дней). Для изоляции от перекрестного опыления использовали изоляторы из нетканого материала — лутрасила. Завязываемость плодов при гейтеногамном опылении бутонов определяли путем подсчета образовавшихся семян в коробочке. Продолжительность цветения одного цветка без опыления определяли при его изоляции, при перекрестном опылении — путем опыления однодневных цветков смесью пыльцы с разных линий. Ежедневно проводили наблюдения за состоянием цветков и бутонов (раскрытие, увядание, опадение венчика). А раскрывшиеся за день цветки отмечали этикетками.

Изучение влияния температурного фактора на проявление самонесовместимости проводили на инбредной линии Б-6. Линия характеризуется высокой степенью самонесовместимости, устойчивостью к полеганию при высоте куста 80 см, белыми крупными цветками.

Результаты

Характер цветения линий львиного зева значительно различается по числу раскрывшихся цветков в сутки. Как видно из табл. 1, раскрытие цветков у линий, например Б-1, Р-14, А-13,

Таблица 1
Особенности цветения инбредных линий львиного зева, в среднем за 2005-2007 гг.

Группа	Линия	Раскрывшиеся цветки за сутки, шт.	Продолжительность цветения 1 цветка, дни	
			без опыления (под изолятором)	перекрестное опыление
Высокие	Б-1	2,0	8,0	1,2
	Ж-1	1,2	7,0	1,6
	Р-14	2,2	7,0	2,2
	А-13	2,2	6,2	1,6
	М-1	0,6	6,2	2,0
В среднем	РМ-1	2,4	7,2	1,2
	ДН-1	2,0	6,2	1,4
	ЛЦ-1	2,2	7,4	1,0
Карликовые	Р-23	2,2	7,6	1,4
	М-24	2,4	6,8	1,4
	СО-25	1,0	5,2	1,2
	Р-25	2,2	6,6	1,2
	Б-20	1,0	6,6	1,4

РМ-1, ДН-1, ЛЦ-1, Р-23, М-24, Р-25 шло в 2 раза интенсивнее, чем у остальных. Самое медленное раскрытие отмечено у линий с махровыми и пестомоновидными цветками, например М-1, СО-25, Б-20, Ж-11

Проводилось наблюдение за 5 цветками на каждом из 10 растений варианта опыта. Растения находились под изолятором из нетканого материала и без него. Оплодотворение при перекрестном опылении происходит быстрее, и венчики опыленных цветков всех изучаемых линий увядают через 1-2 дня. Особенно быстро они опадают у среднерослых и карликовых линий. При перекрестном опылении один цветок цветет 1-2 дня, после чего венчик опадает и завязывается полноценная коробочка (80-100 семян). В открытом грунте львиный зев успешно опыляют шмели и пчелы, под их массой нижняя губа цветка провисает, открывая доступ к нектару. Поэтому в солнечную погоду, при наличии опылителей цветок цветет один день. При этом отмечено, что темноокрашенные формы в дневные часы опыляются интенсивнее, соответственно и завязываемость семян выше.

При отсутствии опыления, под изолятором или в комнатных условиях, цветение одного цветка, независимо от принадлежности к группе, продол-

жается 6-9 дней. Венчик опадает на 8-9-й день, после чего завязывается коробочка, без семян. Такое продолжительное цветение существенно облегчает селекционный процесс.

О завязываемости семян при опылении пылью своего растения рылец бутонов различного возраста можно судить по данным табл. 2.

Гаметофитная самонесовместимость у львиного зева имеет циклический характер, наиболее сильно она проявляется в фазе цветения (цветок 1-4 день), так как растение перекрестноопыляемое. Снижение самонесовместимости отмечено в бутонах (за 1-2 дня до раскрытия) и в фазе старения цветка (цветок 5-й день). В фазу бутона за 1 день до раскрытия она не проявляется, поэтому данная фаза оптимальна для проведения самоопыления.

Самонесовместимость или неспособность перекрестноопыляемых растений завязывать семена при опылении своей пылью контролируют 2 группы генетических систем: спорофитная и гаметофитная. Гаметофитную систему используют при получении F1 гибридов в основном у декоративных культур (львиный зев, агератум, петуния, деморфотека)[3]. Из коллекции высокорослых сортов львиного зева (Аляска, Канарейка, Снежинка, Розовый,

Т а б л и ц а 2

Завязываемость семян у сортов львиного зева при самоопылении цветков и бутонов, в среднем за 2005-2007 гг.

Группа	Линия	Возраст бутона, дни до цветения					Возраст цветка, дни				
		1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Высокие	Б-1	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+
	Ж-11	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
	А-13	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+
В среднем	РМ-1	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+
	ЛЦ-1	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
	ДН-1	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+
Карликовые	Р-25	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
	М-24	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+
	Б-20	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+

П р и м е ч а н и е. «+» — плоды завязываются; «-» — плоды не завязываются

Дон Базилио, Скарлет) и серии сортов (Рокет, Тип Топ, Баттерфляй) были отобраны самонесовместимые экземпляры, на основе которых получены самонесовместимые линии львиного зева с разной степенью самонесовместимости.

Основными проблемами, которые препятствуют практическому использованию гаметофитной самонесовместимости в селекции гибридов львиного зева, являются: сложности в проведении самоопыления самонесовместимых линий; низкая всхожесть и жизнеспособность полученных семян, растений; размножение линий с высокой степенью самонесовместимости.

Но эти проблемы решаемы благодаря высокому коэффициенту размножения этой культуры. В коробочке завязывается от 80 до 250 семян. Соцветие колос несет от 15 до 50 цветков, распускающихся последовательно каждый день. Нами выявлена возможность получения семян при гейтеногамном опылении бутонов, в определенной стадии развития, вручную. Это связано с тем, что у львиного зева цветки протерогинические (пестик созревает раньше, чем тычинки).

Самонесовместимость, контролируя перекрестное опыление у растений, препятствует гомозиготизации генов и предотвращает негативные последствия, возникающие в потомствах родственных скрещиваний. У львиного зева (сем. Scrophulariaceae) гаметофитная однолокусная самонесовместимость. Этот тип несовместимости также отмечен и у других семейств, многие из которых имеют декоративную ценность [4,6].

Гомозиготы образуют семена при опылении пыльцой гетерозигот и гомозигот по иному аллелю. Вследствие того, что пестики принимают только пыльцу с иным аллелем, все сформировавшиеся семена гетерозиготны. Выращенные из них гетерозиготные по гену самонесовместимости растения

представляют собой самонесовместимую линию. Если она достаточно выровнена и имеет хорошие декоративные качества, то её можно использовать для оценки комбинационной способности в скрещиваниях с другими аналогичными линиями, имеющими иной состав аллелей гена самонесовместимости, и в производстве гибридных семян.

Ослабить самонесовместимость и получить семена от самоопыления можно при цветении растений в условиях пониженной температуры. Как показали исследования, наиболее эффективно самоопыление цветков сахарной свеклы происходило, когда температура воздуха была в пределах от 10 до 13°C. В этих условиях формировали семена до 72-100% изолированных растений сортовой популяции [2].

На коллекции львиного зева некоторые формы не завязывали семян от самоопыления (гейтеногамного) при обычной температуре 20~25°C, а при температуре 15~18°C удалось получить семена у этих форм. При этом гибридизация, которая проводится в открытом грунте, без особых сложностей, практически не дала результатов в условиях остекленной зимней теплицы при температуре воздуха 28-30°C. Поэтому при гибридизации, не стоит делать опыление родительских форм при повышенной температуре воздуха и высокой влажности. Для проведения самоопыления нужно снизить температуру до 15-18°C.

На опыление (само- и перекрестное) влияет возраст опыляемого цветка (фаза), стерильность (махровые формы), экологические условия (освещенность, влажность, температурный режим), дополнительные обработки стимуляторами, фитогормонами, подкормки [3,7].

При задержке опыления (отсутствие опылителей, изолятор) срок функционирования рылец и пыльников уд-

линяется, и к концу затянувшегося цветения происходит самоопыление. Цветение одного цветка некоторых линий (Б-6, А-2, М-1) под изолятором продолжалось в течение 7-10 дней.

При гибридизации (особенно отдаленной) некоторые скрещивания трудноосуществимы или совсем не удаются из-за несовместимости, т. е. неспособности пыльцевых трубок прорасти в столбик, или остановки их роста и неспособности совершить оплодотворение.

Влияние условий на проявление самонесовместимости достаточно полно изучено в работах по селекции капусты, гречихи, сахарной свеклы, петунии. Результаты исследований у разных авторов достаточно противоречивы. По данным одних авторов, высокая температура способствует более сильному проявлению самонесовместимости, а по данным других — пониженная. Время опыления (утро, день, вечер) тоже влияет на степень самоопыления, так как и температура воздуха в течение дня изменяется. По данным А.В. Крючкова, при самоопылении в утренние и вечерние часы (температура понижена) семян завязывается больше, чем в дневные.

По данным метеостанции РГАУ - МСХА, июль 2006 г. был засушливым, осадков выпало меньше нормы в 3,5 раза. В связи с этим на фоне повышенной температуры, которая во второй декаде достигла 20,6°C, растения, высаженные на изоточку в конце июня, не цвели в течение месяца. При сни-

жении температуры в первой декаде августа отмечается высокая степень завязываемости семян. При этом количество осадков соответствовало средним значениям. Число семян в одной коробочке по первой декаде варьировало от 65 до 110 шт. в среднем и составило 82,6 шт. Во вторую декаду при повышении температуры на 2°C завязываемость семян снизилась и составила в среднем 48,9 шт. на одну коробочку (табл. 3).

Львиный зев — перекрестноопыляемое растение, опыляется пчелами. [3,6]. В жаркие, солнечные дни (вторая декада августа) лет пчел максимален, и очень высока вероятность опыления. Несмотря на переопыление пчелами внутри линии количество семян, завязавшихся в коробочках минимально.

Ослабить самонесовместимость и получить семена от самоопыления можно при цветении растений в условиях пониженной температуры. Как видно из табл. 3 первая декада августа была более холодная, чем вторая и третья, поэтому и завязываемость семян от опыления пчелами максимальная. Для исключения влияния на самонесовместимость такого фактора, как влажность почвы (выпавшие осадки), растения были пересажены в зимнюю остекленную теплицу, где в октябре - ноябре при температуре воздуха 10-13°C завязываемость семян составила 90%. Для сравнения в грунте степень завязываемости семян составила 31,3%.

Таблица 3
Завязываемость семян при самоопылении у линии Б-6 львиного зева, 2006 г.

Декада августа	В среднем число семян в коробочке, шт.	Варьирование признака, шт.	Средняя температура воздуха за декаду, С°	В среднем количество осадков, мм
I	82,6	65,0-110,0	16,5	44,4
II	48,9	0-50,0	18,8	55,0
III	7,7	0-40,0	17,6	41,0

Выводы

1. Самонесовместимые инбредные линии львиного зева отличаются по интенсивности раскрытия цветков в течение суток от 0,6 у М-1 до 2,4 у М-1 и М-24.

2. Продолжительность цветения одного цветка без опыления составляет 5—8 дней в зависимости от генотипа инбредных линий.

3. Самонесовместимость наиболее сильно проявляется у 1—3-дневных цветков, с возрастом (5-6-й день) значительно снижается.

4. Наибольшая завязываемость семян отмечена при гейтеногамном опылении бутонов за 1—2 дня до распускания.

5. Установлено, что снижение температуры воздуха до 13—15°C снижает действие гена самонесовместимости и приводит к повышению завязываемости семян при самоопылении цветков.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ващенко Т. Г. Создание и использование самоопыленных линий сахарной свеклы в селекции на гетерозис. Автореф. канд. дис. с.-х. наук. Л., 1987. — 2. Денисова Э.В. Получение инцухт линий у самонесовместимых растений сахарной свеклы. Автореф. канд. дис. биол. наук. Новосибирск, 1971. — 3. Дрягина И.В., Кудрявец Д.Б. Селекция и семеноводство цветочных культур. М.: Агропромиздат, 1986. — 4. Китаева А.А. Семеноводство цветочных культур /Сост. Китаева А.А. М.: Россельхозиздат, 1983. — 5. Кудрявец Д.Б., Петренко Н.А. Атлас декоративных растений. М.: КРОН-ПРЕСС, 1996. — 6. Тахтаджан А.Л. Жизнь растений. Т. 5, ч. 2. М.: Просвещение, 1981. С. 421-427. — 7. Френкель Р., Галун Э. Механизмы опыления, размножение и селекция растений. М.: Колос, 1982.

Рецензент — д. с.-х. н., проф. А.Ф. Исачкин

SUMMARY

Results of research into biology of self-incompatible snapdragon inbred lines flowering have been adduced in the article. Age influence of both pollinated flower and bud on seed ovary with self-incompatible snapdragon lines by the process of self-pollination has been determined. The role of temperature factor in self-incompatibility display with snapdragon has been established. Fall in temperature up to 15, 17°C results in self-incompatibility level decrease and rises setting seeds in the process of self-fertilization.