

УДК 035.63:631.522

РЕГУЛЯЦИЯ ПОЛА У ОГУРЦА (*CUCUMIS SATIVUS L.*) И ЕЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В СЕЛЕКЦИИ И СЕМЕНОВОДСТВЕ

Г. И. ТАРАКАНОВ, С. А. АГАПОВА, А. М. ГУСЕВ, А. В. БОРИСОВ

(Кафедра овощеводства)

В нашей стране и за рубежом накоплен обширный экспериментальный материал, свидетельствующий о важной роли различных групп фитогормонов (ауксинов, гиббереллинов, цитокининов и др.) в проявлении пола у огурца [1, 6, 8, 10, 11, 13 и др.], об участии генетической системы в детерминации пола [3, 8, 10, 11, 15 и др.], влиянии длины дня и качества света, температуры, минерального питания и других факторов внешней среды на проявление пола [5, 7, 10 и др.], широких возможностях практического использования рострегулирующих веществ (РРВ) [1, 6, 14 и др.] для регуляции пола растений.

Многочисленные теоретические и экспериментальные работы, посвященные различным аспектам указанной проблемы, явились основой для разработки моделей регуляции пола у важнейших сельскохозяйственных культур, в том числе у огурца — одной из главных овощных культур в СССР.

Использование «копчения» огуречных растений с целью ускорения образования женских цветков и увеличения их количества было известно клинским огородникам еще в конце прошлого века. Сущность этого явления была изучена в 30-е годы советскими овощеводами [4, 9, 12 и др.]. Однако механизм смещения пола у огурца под влиянием «копчения» не раскрыт полностью и сегодня.

В Тимирязевской академии данная проблема рассматривалась в связи с проводимой здесь селекцией огурца и разработкой промышленной технологии гибридного семеноводства. Некоторые результаты этих исследований уже опубликованы [1, 6, 7 и др.].

В задачи настоящего исследования входило: определение взаимодействия азотнокислого серебра (AgNO_3) и гибберелловой кислоты (ГК), с одной стороны, и комплекса внешних условий (зимне-весенний, весенне-летний, летне-осенний обороты) — с другой, в процессе экспрессии и модификации пола у огурца, разработка модели регуляции пола, разработка конкретных рекомендаций по практическому использованию этих РРВ и внешних условий для направленного смещения пола огурца в элитном и гибридном семеноводстве.

Материал и методика

В работу включены данные, полученные на Овощной опытной станции им. В. И. Эдельштейна в 1981—1983 гг., а также материалы биологического обследования семеноводческих и товарных посевов огурца в хозяйствах, расположенных в различных зонах нашей страны.

В качестве объекта исследования взяты линии гиноцидного сорта Нацу Фусинари. Опыты проводились на фоне различных сочетаний факторов внешней среды (комплексов), усиливающих или ослабляющих эффект от применения РРВ.

Испытывали 3 комплекса внешних усло-

вий, соответствующих зимне-весеннему (комплекс 1), весенне-летнему (2) и летне-осеннему (3) оборотам.

В опытах определяли:

а) оптимальный возраст (фазы онтогенеза) огурца, когда следует проводить обработку растений в целях регуляции их пола;

б) влияние места (зоны) нанесения РРВ (апекс, листья, пазухи листьев, вся надземная часть растения) на эффективность их действия;

в) влияние дозы $AgNO_3$ и ГК 0,5; 1,0; 2,0 мл на 1 растение при концентрации растворов РРВ соответственно 500 и 1500 мг/л на динамику роста, сексуализацию и семенную продуктивность огурца;

г) оптимальное количество обработок (1, 3 или 5), обеспечивающее максимальный эффект от применения РРВ;

д) влияние интервала между обработками

(1, 3 или 7 дней) на смещение пола у огурца;

е) влияние совместного (комбинированного) применения ГК и $AgNO_3$ на сексуализацию огурца.

Мелкоделяночные опыты были заложены методом рендомизированных повторений. В каждом варианте было по 10 растений, растение — повторность.

Учет динамики роста, цветения и сексуализации, а также семенной продуктивности и качества семян проводили по общепринятым методикам.

Условия внешней среды контролировали по следующим основным параметрам: температура воздуха и почвы, влажность воздуха и почвы, освещенность. Данные о длине дня и ФАР получены с метеостанции им. Михельсона ТСХА.

Основные результаты опытов обрабатывались методами дисперсионного анализа.

Результаты исследований

Материалы, полученные в ходе экспериментальной работы, а также данные биологического обследования семеноводческих и товарных посевов тепличного огурца в хозяйствах Московской области (колхозы «Завет Ильича», им. Горького, им. Владимира Ильича), УССР (совхозы «Киевская овощная фабрика», «Пуца-Водица») и КБ АССР (совхозы «Нальчикский», «Майский» и колхоз «Красная Нива») показали, что комплекс внешних условий существенно влияет на проявление пола у огурца [1].

В условиях зимне-весеннего оборота (короткий день, относительно низкие температуры, особенно ночью, резкое понижение температуры воздуха, относительно малый удельный вес прямой радиации, относительно высокая влажность воздуха из-за ограниченной возможности вентилирования, частое появление водного конденсата, высокий уровень азотного питания и благоприятный гидротермический режимы почвы) корневая система огурца развивается обычно быстрее надземной части [1], что, вероятно, обусловлено большей активностью синтезируемых в корнях цитокининов, которые, попадая в зоны дифференциации пола (апексы побегов), способствуют реализации женского пола [8, 10, 11] (рис. 1).

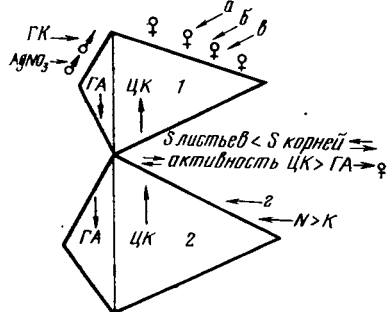


Рис. 1. Модель регуляции пола у огурца (*Cucumis sativus* L.) в условиях зимне-весенней культуры.

1 — площадь листьев; 2 — площадь корней; ГА — гиббереллины; ЦК — цитокинины; а — день короткий; б — температура относительно низкая особенно ночная; в — влажность воздуха высокая; г — гидротермический режим почвы благоприятный.

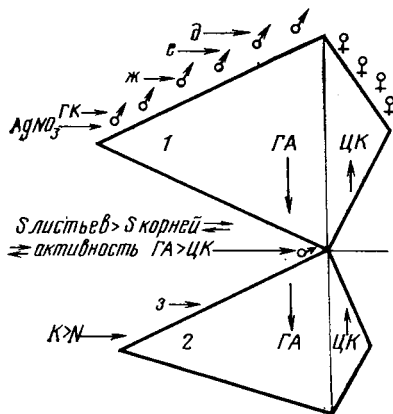


Рис. 2. Модель регуляции пола у огурца (*Cucumis sativus* L.) в условиях весенне-летней культуры.

д — день длинный; е — температура, особенно ночная, высокая; ж — влажность относительно низкая; з — гидротермический режим почвы неблагоприятный. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

При выращивании огурца в весенне-летнем обороте (длинный день, высокие ночные температуры, относительно низкая влажность воздуха благодаря интенсивной вентиляции, а также частые неблагоприятные изменения гидротермического режима почвы, а следовательно, и режима питания растений) у растений относительно сильнее была развита надземная часть, что, вероятно, объясняется большей активностью синтезируемых в листьях гиббереллинов, которые, в свою очередь, способствуют реализации мужского пола [8, 10, 11] (рис. 2).

В летне-осеннем обороте вначале преобладают условия, характерные для комплекса 2, а во 2-й половине периода выращивания (октябрь — ноябрь) усиливается действие факторов комплекса 1, что и приводит к соответствующему проявлению пола у растений.

Было установлено [1], что эффект от обработки растений $AgNO_3$ и ГК в зимне-весеннем обороте существенно ниже, чем в весенне-летнем и летне-осеннем.

Влияние экзогенных фитогормонов и синтетических регуляторов роста на дифференциацию пола может быть как прямым (проникновение в растение и изменение содержания эндогенных фитогормонов и их активности), так и опосредованным (изменение метаболизма, силы и характера роста надземной и корневой систем, что способствует ускорению или замедлению синтеза эндогенных фитогормонов и изменению их активности). Поэтому следует, видимо, принять теорию экзоэндогенной регуляции пола, согласно которой реализация пола растений определяется взаимодействием внешних и внутренних факторов, в том числе и факторов гормональной природы. Основываясь на этой теории и анализе модели регуляции пола у огурца в условиях зимне-весеннего оборота, можно сделать очень важные в практическом отношении выводы: выявляются, с одной стороны, возможность ослабления неблагоприятного воздействия комплекса условий на пол огурца путем использования РРВ и некоторых агротехнических мероприятий (подкормки, регуляции газового состава, температурного режима и т. д.), а с другой — необходимость учета противодействующего влияния комплекса внешних условий на эффект от обработки растений ГК и $AgNO_3$ в целях усиления их маскулинизации.

В условиях зимне-весеннего оборота в 1981 г. в контрольном варианте у огурца Нацу Фусинари сформировались только женские цветки (табл. 1). Опрыскивание верхушки растений экзогенной ГК не обес-

Т а б л и ц а 1

Проявление пола огурца Нацу Фусинари в условиях зимне-весеннего оборота при обработке РРВ. ТСХА, 1981 г.

Вариант обработки	Число узлов на 1 растение					
	общее	шт.	без цветков	♀	♂	смешанных
H_2O дист.-контроль	18,0		22,2	72,2	0,0	5,6
$AgNO_3$	22,0		18,2	45,5	31,8	4,5
ГК	17,0		23,5	70,6	5,9	0,0
НСР ₀₅	2,3		—	—	—	—

П р и м е ч а н и е. Здесь и далее доза РРВ 1 мл/раст, обработка утром с фазы двух настоящих листьев.

печило существенного ослабления влияния на пол комплекса внешних факторов. Обработка растений $AgNO_3$ в тех же условиях привела к существенному смещению пола, что указывает на иной механизм его действия. Поскольку Ag^+ ингибирует этиленовую активность а также нарушает передвижение в растении цитокининов, можно предположить, что Ag^+ инициирует появление дополнительных (в обычных условиях неформирующихся) мужских цветков даже в тех узлах, где уже заложены женские цветки. В пользу этого предпо-

ложения свидетельствует появление смешанных узлов на обработанных $AgNO_3$ растениях. Вероятно, в результате нарушения передвижения цитокининов, последние неравномерно распределяются в надземной части, что приводит к преобладанию в отдельных узлах активности гиббереллинов (ГА) и, формированию мужских цветков.

В весенне-летнем обороте реализация пола осуществляется под влиянием комплекса условий, благоприятствующего преимущественно росту листовой поверхности, что соответствует преобладанию активности гиббереллинов. ГА, передвигаясь к точкам роста (зоны дифференциации пола), способствует маскулинизации значительного числа узлов (рис. 2). Влияние РРВ, индуцирующих мужское цветение ($AgNO_3$; ГК и др.), в указанных условиях (комплекс 2) усиливалось, что необходимо учитывать при их практическом применении. В тех же условиях обработка растений этрелом, препаратом, способствующим их феминизации, приводила к формированию преимущественно женских цветков [6]. Этот пример еще раз показывает, что фитогормоны и их синтетические аналоги могут в значительной мере увеличивать способность растений адаптироваться к изменяющимся внешним условиям, в частности путем модификации пола.

Разработка моделей регуляции пола в условиях зимне-весеннего и весенне-летнего оборотов проводилась нами с учетом практических задач гибридного семеноводства и товарного производства огурца в защищенном грунте, при этом в число факторов, определяющих пол, наряду с рассмотренными выше включались элементы технологии (сроки и схемы посева, формирование растений как способ регуляции соотношения надземной и корневой систем у огурца, подкормки и др.).

Анализ предлагаемых моделей позволяет обосновать новые технологические приемы и способы выращивания огурца, в частности метод малообъемной культуры, а также конкретизировать технологию выращивания рассады, сделав акцент на создание условий, обеспечивающих преимущественное развитие корневой системы (оптимальные объем торфоперегнойного горшочка и режим увлажнения, дополнительный обогрев почвы и снижение температуры воздуха сразу после появления всходов и др.). Контроль за формированием пола у огурца в период выращивания рассады приобретает особое значение в условиях весенне-летнего и 2-го оборотов, когда нарушение режима и условий выращивания может приводить к формированию значительного количества мужских узлов даже у сортов преимущественно женского типа цветения, а следовательно, в товарных посевах к недобору урожая, в семеноводческих — к увеличению затрат ручного труда на удаление мужских цветков с материнской формы и снижению гибридности семян.

Сроки обработки. При определении лучших сроков применения РРВ было установлено (табл. 2), что обработка растений $AgNO_3$

Таблица 2

Рост и формирование ассимиляционного аппарата Науу Фусинари при обработке растений РРВ в разные фазы онтогенеза. ТСХА, 1983 г.

Фаза 1-й обработки	Высота растений, см			Индекс листовой поверхности		
	25/IV	10/V	20/V	25/IV	10/V	20/V
Обработка $AgNO_3$						
Семядолей	23,5	79,0	156,0	0,07	0,40	0,99
Двух настоящих листьев	22,8	105,0	190,0	0,12	0,94	1,93
Начало цветения	33,0	131,2	187,0	0,15	1,49	2,06
Обработка ГК						
Семядолей	36,8	95,3	158,3	0,09	0,38	0,92
Двух настоящих листьев	51,8	148,6	209,6	0,22	1,42	2,66
Начало цветения	29,2	123,4	218,4	0,18	1,11	2,20
НСР ₀₅	10,9	28,0	33,4	—	—	—

с фазы семядолей и двух настоящих листьев ингибировала осевой рост в течение 7—10 дней, однако в дальнейшем различия по высоте между вариантами сглаживались. Обработка ГК в те же фазы, напротив, стимулировала рост растений в высоту, но тоже ненадолго. В том и другом случае при 1-й обработке в фазу семядолей растения росли медленнее и были несколько ниже, чем в других вариантах (табл. 2).

При ранних сроках обработки AgNO_3 наблюдались уменьшение облиственности (табл. 2), общее угнетение растений, меньшие размеры и площадь среднего листа. ГК, примененная в фазу двух настоящих листьев, напротив, стимулировала рост листьев — в этом варианте площадь их была наибольшей, что соответствует синтезу большего количества гиббереллинов. В связи с этим именно здесь можно было ожидать более сильного действия РРВ на проявление пола цветков.

Т а б л и ц а 3

Половая экспрессия у растений Науэ Фусинари при обработке РРВ в разные фазы онтогенеза. ТСХА, 1983 г.

Фаза 1-й обработки	Число узлов на 1 растение				
	общее, шт.	без цветков	♀	♂	смешанных
			% к общему		
Обработка AgNO_3					
Семядолей	23,0	10,9	28,3	39,1	21,7
Двух настоящих листьев	20,8	4,8	25,0	33,7	36,5
Начало цветения	22,8	10,5	36,8	43,0	9,7
Обработка ГК					
Семядолей	26,3	43,0	26,6	20,2	10,2
Двух настоящих листьев	23,0	34,8	18,3	44,3	2,6
Начало цветения	21,6	12,1	65,7	21,3	0,9

Из табл. 3 видно, что ГК не только стимулировала появление значительного количества мужских узлов (при обработке в фазу двух настоящих листьев 44,3 % против 33,7 в соответствующем варианте с AgNO_3), но и тормозила одновременно появление генетически детерминированных женских цветков, что привело к формированию 12,1—43,0 % узлов без цветков. Иная картина наблюдалась в случаях применения AgNO_3 . Здесь наряду с большим количеством (33,7—43,0 %) мужских узлов формировалось значительное количество смешанных (9,7—36,5 %). Вероятный механизм взаимодействия Ag^+ с эндогенной гормональной системой описан выше, однако, учитывая, что одни и те же процессы могут возникать под действием различных эндогенных фитогормонов, а между содержанием этилена и ауксинов существует определенная зависимость, можно объяснить торможение роста растений, наблюдаемое в вариантах с обработкой Ag^+ , соответствующим снижением уровня ауксинов, которое наступает вслед за снижением уровня этилена вследствие ингибирования его синтеза Ag^+ .

Обработка растений с фазы начала цветения оказалась менее эффективной при использовании обоих препаратов. Это свидетельствует о том, что возможности направленного смещения пола у огурца не безграничны, в определенный момент (например, когда дифференциация цветочных зачатков завершается) они существенно снижаются. Чем же объясняется появление довольно значительного количества мужских цветков в данном варианте, особенно под влиянием AgNO_3 (табл. 3). По нашим наблюдениям, это связано с появлением дополнительных мужских цветков, дифференциация которых не закончилась до момента обработки растения AgNO_3 и которые в контроле вообще не появились. Кроме того, важную роль в инициации формирования муж-

ских цветков сыграл комплекс 2. Как мы увидим далее, в контроле также наблюдалось формирование 13,9—30,4 % мужских узлов.

Помимо сроков обработки, большое влияние на эффект РРВ оказывает время суток, когда она проводится. Действительно, в течение суток изменяются и содержание эндогенных фитогормонов, и факторы внешней среды, что, в свою очередь, воздействует на скорость проникновения РРВ в растение, их передвижение и инактивацию. Известно, что содержание ГА снижается ночью и увеличивается днем. Кроме того, при обработке в жаркое дневное время заметно возрастают потери РРВ (высыхание раствора, кислотный гидролиз ГК и др.). Из этого следует, что лучшим временем обработки растений регуляторами роста должны быть утренние часы (табл. 4).

Таблица 4

Динамика роста растений Нацу Фусинари и формирование их ассимиляционного аппарата в зависимости от времени обработки (в течение суток) $AgNO_3$ (в числителе) и ГК (в знаменателе). ТСХА, 1983 г.

Доза РРВ, мл/раст	Высота растений, см			Индекс листовой поверхности		
	25/IV	10/V	20/V	25/IV	10/V	20/V
Обработка утром (8 ч)						
0,5	30,2	141,2	226,8	0,24	1,47	3,42
	48,0	147,3	223,7	0,19	1,28	1,91
1,0	22,8	105,0	190,0	0,12	0,94	1,93
	51,8	148,6	209,6	0,22	1,42	2,66
2,0	21,3	112,0	197,8	0,08	0,86	2,29
	46,2	119,0	186,3	0,16	0,61	1,27
Обработка днем (13 ч)						
0,5	23,2	110,0	198,2	0,06	0,96	2,28
	50,8	142,8	211,2	0,18	1,23	2,23
1,0	28,3	122,0	207,3	0,12	0,85	1,89
	53,0	142,5	199,8	0,16	1,11	1,99
2,0	22,5	81,5	163,0	0,05	0,43	1,28
	47,0	155,4	224,0	0,15	1,61	2,77
Обработка вечером (17 ч)						
0,5	32,3	150,0	234,0	0,18	1,74	2,59
	53,0	164,8	233,6	0,14	1,35	2,37
1,0	25,3	123,8	203,8	0,13	1,31	2,20
	47,3	146,8	213,8	0,17	1,32	2,10
2,0	23,6	108,8	197,0	0,12	0,89	1,98
	36,6	120,2	187,6	0,14	0,99	1,94
НСР ₀₅	8,5	25,0	25,6	—	—	—

Из табл. 4 видно, что эффективность $AgNO_3$ существенно зависит от времени обработки, а ГК — слабо.

Наибольший ингибирующий эффект от использования $AgNO_3$ отмечен в вариантах с обработкой в дневные часы, наименьший — в утренние. Под влиянием максимальных доз $AgNO_3$ наблюдался выраженный формативный эффект — эпинастия листьев, сокращался линейный рост главного стебля, замедлялось формирование ассимиляционного аппарата, изменялись другие показатели. Семенные плоды на растениях размещались в основном на боковых стеблях, тогда как при обработке ГК — на главном стебле. Отмеченные изменения в характере закладки семенных плодов при воздействии $AgNO_3$ являются следствием значительной маскулинизации главного стебля, а также снятия апикального доминирования и усиления таким образом роста боковых побегов.

Динамика роста растений Нацу Фусинари и формирование их ассимиляционного аппарата в зависимости от места нанесения $AgNO_3$ (в числителе) и ГК (в знаменателе). ТСХА, 1983 г.

Доза РРВ, мл/раст	Высота растений, см			Индекс листовой поверхности		
	25/IV	10/V	20/V	25/IV	10/V	20/V
Обработка верхушек растения						
0,5	30,2	141,2	226,8	0,24	1,47	3,42
	48,0	147,2	223,7	0,19	1,28	1,91
1,0	22,8	105,0	190,0	0,12	0,94	1,93
	51,8	148,6	209,6	0,22	1,42	2,66
2,0	21,3	112,0	197,8	0,08	0,86	2,29
	46,2	119,0	186,8	0,16	0,61	1,27
Обработка боковых точек роста						
0,5	25,0	97,6	173,3	0,13	0,76	1,40
	27,2	103,8	150,6	0,16	0,85	1,18
1,0	29,6	97,8	162,2	0,13	0,86	1,53
	29,5	107,8	171,5	0,14	0,80	1,34
2,0	24,4	92,6	152,4	0,15	0,95	1,32
	27,4	93,8	162,2	0,13	1,00	1,85
Обработка верхушечной и боковых точек						
0,5	22,8	95,0	151,3	0,11	0,70	1,30
	36,0	121,0	203,4	0,18	0,96	2,26
1,0	23,2	85,0	158,5	0,11	0,71	1,74
	37,3	115,0	180,8	0,14	0,84	1,15
2,0	33,0	96,4	160,4	0,13	0,78	1,50
	45,7	133,3	203,0	0,19	1,13	1,70
Обработка всех листьев						
0,5	25,2	83,4	149,6	0,10	0,44	1,09
	16,0	67,0	160,0	0,03	0,41	1,79
1,0	21,0	79,3	153,3	0,05	0,52	1,26
	57,6	141,4	194,8	0,18	1,16	1,60
2,0	28,6	96,2	169,4	0,06	0,40	1,11
	58,0	159,0	202,0	0,13	0,83	1,34
НСР _{0,5}	4,3	26,4	14,8	—	—	—

Место нанесения РРВ. Анализ данных табл. 5 показывает, что лучшее место нанесения $AgNO_3$ и ГК — верхушка растения. В других вариантах получен либо меньший эффект по смещению пола, либо значительный формативный эффект. Это связано, вероятно, с различиями в скорости проникновения РРВ в ткани молодых и взрослых листьев, а также в расстоянии перемещения РРВ от мест нанесения до мест их действия (зоны дифференциации пола).

В зависимости от места нанесения менялся характер влияния $AgNO_3$ и ГК на растение. Ингибирующее влияние $AgNO_3$ проявлялось во всех вариантах, тогда как влияние ГК было неодинаковым в разных вариантах. Максимальная стимуляция ростовых процессов отмечена при нанесении ГК на верхушку растения. При обработке ГК боковых точек роста также наблюдалась стимуляция их развития, однако рост главного стебля при этом ослаблялся; при обработке взрослых листьев эффект стимуляции роста отмечен только в вариантах с дозами 1,0—2,0 мл на 1 растение.

Во всех вариантах с ГК формировались более сильнорослые и облиственные растения, чем в вариантах с $AgNO_3$. Формирование мощного листового аппарата, вероятно, сопровождалось активизацией и

синтезом ГА и смещением баланса эндогенных гиббереллинов и цитокининов в сторону первых [10].

Дозы РРВ. Эффективность действия экзогенных РРВ на растение огурца, как это явствует из проведенных ранее исследований [1, 4, 7, 9 и др.], определяется количеством введенного РРВ и его биологической активностью. В рассматриваемом опыте количество вводимых в растение $AgNO_3$ и ГК определялось концентрацией рабочего раствора и количеством этого раствора, расходуемого на 1 растение (мл/раст). При этом концентрация растворов была постоянной (оптимальной —

Таблица 6

Динамика роста растений Нацу Фусинари и формирование их листового аппарата в зависимости от дозы $AgNO_3$ (в числителе) и ГК (в знаменателе). ТСХА, 1983 г.

Доза, мл/раст	Высота растений, см			Индекс листовой поверхности		
	25/IV	10/V	20/V	25/IV	10/V	20/V
0,5	30,2	141,2	226,8	0,24	1,47	3,42
	48,0	147,3	223,7	0,19	1,28	1,91
1,0	22,8	105,0	190,0	0,12	0,94	1,93
	51,8	148,6	209,6	0,22	1,42	2,66
2,0	21,3	112,0	197,8	0,08	0,86	2,29
	46,2	119,0	186,8	0,16	0,61	1,27
Контроль — H_2O дист.						
0,5	41,0	123,4	184,8	0,16	1,07	1,76
1,0	33,0	122,6	164,2	0,16	0,92	1,45
2,0	30,6	101,6	161,6	0,19	0,93	1,33
Контроль общий (без обработки)						
0,0	28,2	98,8	146,2	0,17	0,93	1,38
НСР ₀₅	10,5	27,5	30,0	—	—	—

по результатам опытов, проведенных в ТСХА до 1980 г. [6]), а дозы различались.

Максимальный рост растений Нацу Фусинари в высоту и максимальные значения индекса листовой поверхности были в вариантах с 0,5 мл $AgNO_3$ и 1,0 мл ГК на растение (табл. 6), что позволяет считать эти дозы РРВ лучшими.

Таблица 7

Динамика формирования ассимиляционного аппарата Нацу Фусинари при обработке различными дозами $AgNO_3$ (в числителе) и ГК (в знаменателе). ТСХА, 1983 г.

Доза, мл/раст	Количество листьев, шт/раст			Площадь среднего листа, см ²		
	25/IV	10/V	20/V	25/IV	10/V	20/V
0,5	6,0	14,7	23,7	121,7	302,2	403,7
	7,3	18,7	25,7	78,7	207,0	224,8
1,0	5,3	11,7	20,3	71,1	242,6	288,3
	7,7	19,7	26,3	85,2	218,9	306,8
2,0	5,3	11,3	20,3	44,8	230,5	341,4
	7,3	15,3	23,0	67,5	120,3	166,8
Контроль — H_2O дист.						
0,5	5,7	15,3	22,0	82,5	212,3	248,4
1,0	5,7	14,0	19,7	84,4	199,0	223,3
2,0	6,0	14,0	19,7	95,5	200,8	204,6
Контроль общий (без обработки)						
0,0	6,0	14,7	19,0	83,4	192,4	219,6
НСР ₀₅	0,8	2,7	2,7	—	—	—

Индукция мужского цветения у растений Науу Фусинари при обработке различными дозами AgNO_3 (в числителе) и ГК (в знаменателе), ТСХА, 1983 г.

Доза, мл/раст	Число узлов на 1 растение					Число цветков в 1 узле шт.			
	общее	без цветков	♀	♂	смешанных	общее	♀	♂	гермафродитных
0,5	19,6	1,2	4,8	9,0	4,6	3,4	2,4	1,0	0,0
	24,6	7,0	5,3	11,0	1,3	1,4	1,1	0,3	0,0
1,0	20,8	1,0	5,2	7,0	7,6	3,1	2,1	1,0	0,0
	23,0	8,0	4,2	10,2	0,6	2,6	2,3	0,3	0,0
2,0	19,3	1,5	4,0	10,0	3,8	3,5	2,7	0,7	0,1
	25,0	10,8	4,2	8,0	2,0	3,0	2,2	0,8	0,0
Контроль — H_2O дист.									
0,5	25,0	1,8	14,0	7,6	1,6	2,6	1,6	1,0	0,0
1,0	22,8	2,4	15,0	5,2	0,2	1,3	0,7	0,6	0,0
2,0	24,0	1,0	17,0	5,8	0,2	1,3	0,6	0,7	0,0
Контроль общий (без обработки)									
0,0	24,4	2,4	17,8	3,4	0,8	1,3	0,5	0,8	0,0

При обработке растений AgNO_3 в дозе 0,5 мл торможение их роста наблюдалось только первые 2—4 дня, в дальнейшем они не только догнали растения, обработанные ГК, но по некоторым показателям (размеры и площадь среднего листа, индекс листовой поверхности) превосходили их (табл. 7). При оптимальной дозе AgNO_3 облиственность растений была на уровне контроля, а при увеличении дозы до 1—2 мл — меньше, чем в контроле в первые два срока определения.

Растения, обработанные ГК в дозе 1 мл, были сильнее облиственны, чем обработанные AgNO_3 , однако уступали последним по площади среднего листа.

Дозы препарата особенно сильно влияли на площадь среднего листа. При определении 20 мая значения этого показателя у растений, обработанных AgNO_3 , оказались более высокими, чем у обработанных ГК, в 1,8, 0,9 и 2,0 раза соответственно при дозах препаратов 0,5—1,0—2,0 мл. Эти данные еще раз подтверждают наличие тормозящего дей-

Таблица 9

Половая экспрессия в разных ярусах растений Науу Фусинари в зависимости от доз AgNO_3 (в числителе) и ГК (в знаменателе). ТСХА, 1983.

Доза, мл/раст	Ярус								
	нижний			средний			верхний		
	число узлов	число цветков в узле, шт.		число узлов	число цветков в узле, шт.		число узлов	число цветков в узле, шт.	
		♀	♂		♀	♂			♀
0,5	7,0	2,7	0,7	6,3	2,7	1,3	6,0	3,4	1,0
	7,7	—	0,2	7,7	0,6	0,4	7,7	2,5	0,4
1,0	7,0	2,9	0,7	6,7	2,5	1,2	6,0	0,7	1,1
	7,3	0,3	0,1	7,0	2,6	0,5	6,7	4,1	0,3
2,0	7,0	3,3	0,4	6,3	3,6	0,8	6,0	1,4	1,0
	7,3	2,5	0,5	7,3	2,9	1,1	7,0	1,2	0,9
Контроль — H_2O дист.									
0,5	8,0	1,7	0,3	7,7	2,0	2,0	7,7	1,0	0,8
1,0	8,3	0,8	0,4	7,7	1,0	0,7	7,7	0,2	0,9
2,0	7,3	1,3	0,3	7,3	0,5	0,8	7,3	—	1,0
Контроль общий (без обработки)									
0,0	8,0	1,1	0,3	8,0	0,5	0,8	8,0	—	1,2

ствия Ag^+ на развитие обработанных им участков и зон растения. Поскольку в рассматриваемом случае была обработана верхушечная точка роста, произошло перераспределение продуктов фотосинтеза, что и определило более мощное развитие листьев. Учитывая, что Ag^+ является ингибитором этиленовой активности, а этилен ответствен за проявление женского пола у огурца, мы вправе ожидать усиления маскулинизации растений под влиянием $AgNO_3$ (табл. 8, 9).

В вариантах с обработкой $AgNO_3$ мужские цветки сформировались в 7—10 узлах, в вариантах с обработкой ГК — соответственно в 8—11 узлах, причем в первом случае наибольшее количество таких цветков заложилось в среднем и верхнем ярусах, а в последнем — в нижнем и среднем (табл. 9).

Т а б л и ц а 10

Семенная продуктивность и качество семян Нацу Фусинари на разных ярусах растений, основных (о) и боковых (б) побегах в зависимости от доз $AgNO_3$ (в числителе) и ГК (в знаменателе). ТСХА, 1983 г.

Ярус	Выход семян, г/раст		Масса 1000 семян, г		Длина семени, мм		Шарина семени, мм	
	побеги							
	о	б	о	б	о	б	о	б
Доза 0,5 мл/раст								
Н	—	7,09	—	26,3	—	9,1	—	3,9
	5,58	0,0	31,9	—	9,6	—	3,9	—
С	1,19	8,47	31,2	27,4	9,8	9,2	4,0	3,8
	4,90	1,13	35,1	29,5	10,3	9,5	4,0	3,9
В	2,81	1,23	34,2	28,6	10,0	9,5	4,0	4,0
	0,22	4,56	30,0	29,1	9,2	9,4	4,1	3,9
Доза 1,0 мл/раст								
Н	—	2,56	—	30,0	—	9,5	—	3,8
	—	4,38	—	28,1	—	9,2	—	3,8
С	0,69	2,37	32,8	28,0	10,2	9,5	3,9	4,0
	1,83	4,39	33,9	31,3	10,1	9,9	4,2	3,9
В	2,01	0,34	31,6	29,6	9,5	9,3	4,0	3,8
	3,75	0,49	32,0	34,5	10,0	9,7	4,0	4,1
Доза 2,0 мл/раст								
Н	—	3,23	—	26,9	—	9,5	—	3,8
	—	—	—	—	—	—	—	—
С	—	3,07	—	28,2	—	9,5	—	3,8
	—	—	—	—	—	—	—	—
В	0,57	1,41	33,4	23,9	10,3	9,1	4,1	4,0
	1,22	—	28,7	—	9,4	—	3,9	—
Контроль* — H_2O дист.: доза 0,5 мл/раст								
Н	5,03	—	28,4	—	9,2	—	3,6	—
С	3,64	—	30,5	—	9,1	—	3,6	—
доза 1,0 мл/раст								
Н	2,48	—	28,7	—	9,0	—	3,5	—
С	3,54	—	28,8	—	9,0	—	3,5	—
доза 2,0 мл/раст								
Н	3,44	—	28,3	—	8,9	—	3,8	—
С	1,87	—	30,5	—	9,1	—	3,7	—
Контроль общий (без обработки)								
Н	2,99	—	26,2	—	9,0	—	3,4	—
С	3,37	—	28,3	—	9,5	—	3,8	—

* Во всех контролях на верхнем ярусе семена не сформировались.

Обработка огурца $AgNO_3$ значительно сильнее индуцировала смещение пола у огурца, что особенно заметно выразилось в увеличении доли смешанных узлов (табл. 8), которые формировались преимущественно в нижнем ярусе и появлялись сразу после первой обработки растений $AgNO_3$; выше шла зона полностью маскулинизированного побега (5—6 узлов), а затем снова 3—4 узла смешанного типа (указанная картина особенно четко прослеживалась при однократной обработке).

У растений, обработанных ГК, зоны маскулинизированных побегов не имели постепенных переходов, образованных смешанными узлами: граница индуцированной зоны (5—7 узлов) отделялась от неиндуцированной узлами без цветков (2—3), появляющимися сразу после обработки растений ГК. Наибольшее количество цветков в узле сформировалось при дозе ГК 2,0 мл. В этом варианте в каждом узле нижнего, среднего и верхнего ярусов насчитывалось соответственно 3,0, 4,0 и 2,1 цветка, среди которых 16,7, 26,5 и 42,9 % мужских.

Наибольший выход семян получен при дозе $AgNO_3$ 0,5 мл на 1 растение и дозах ГК 0,5—1,0 мл, при этом в вариантах с $AgNO_3$ основная доля семенных плодов размещалась на боковых побегах (табл. 10).

К р а т н о с т ь о б р а б о т о к Р Р В. Количество обработок, необходимых для эффективного индуцирования мужского цветения у элитных гиноцидных растений Нацу Фусинари, зависело от комплекса условий выращивания: в зимне-весеннем обороте наибольший эффект обеспечивали 3—5 обработок, в условиях 2-го и весенне-летнего оборотов достаточно было однократно опрыскивания апекса растений в фазе двух настоящих листьев (табл. 11—12).

Влияние РРВ в зимне-весеннем обороте на рост и длину междоузлий было минимальным, во 2-м обороте аналогичное количество обработок ГК вызывало существенное усиление роста надземной части, что и определяло усиление маскулинизации растений.

Увеличение количества обработок ГК приводило к росту доли пустых узлов (без цветков). При 5-кратной обработке в условиях комплекса 2 она достигла 39,8 %, а доля мужских узлов не увеличилась, наоборот, отмечалась тенденция к ее снижению (табл. 11).

Т а б л и ц а 11

Проявление пола у огурца Нацу Фусинари в зависимости от числа обработок $AgNO_3$ (в числителе) и ГК (в знаменателе). ТСХА, 1983 г.

Число обработок	Число узлов на 1 растение				
	общее, шт.	без цветков	♀	♂	смешанные
	% к общему				
1	23,2	3,5	20,7	44,8	31,0
	23,0	18,3	30,4	47,0	4,3
3	25,0	4,0	32,0	22,0	42,0
	24,0	20,0	29,2	47,9	2,9
5	20,8	4,8	25,0	33,7	36,5
	23,0	39,8	18,3	44,3	2,6

При обработке $AgNO_3$ максимальный эффект в маскулинизации растений получен при однократной обработке. С увеличением числа обработок до 3—5 процент мужских узлов не возрастал, существенно не изменялась и доля смешанных узлов. В вариантах с $AgNO_3$ последняя была в 7,2—14,5 раз больше, чем в вариантах с ГК. Это еще раз свидетельствует о том, что ГК не стимулирует образования новых мужских цветков, но ингибирует появление женских, в результате чего появляются мужские цветки, которые в контроле не формируются.

Под влиянием РРВ наблюдалось изменение соотношения женских и мужских цветков в пазухах листьев по ярусам (табл. 12). В вариантах с $AgNO_3$ независимо от их числа максимальный маскулинизирую-

Половая экспрессия в разных ярусах растений Науу Фусинари в зависимости от количества обработок $AgNO_3$ (в числителе) и ГК (в знаменателе). ТСХА, 1983 г.

Число обработок	Ярус								
	нижний			средний			верхний		
	число узлов	число цветков в узле, шт.		число узлов	число цветков в узле, шт.		число узлов	число цветков в узле, шт.	
		♀	♂		♀	♂		♀	♂
1	6,5	2,5	0,5	11,1	2,9	1,1	10,2	1,2	0,9
	6,9	0,4	0,2	9,9	2,3	0,5	9,5	2,3	0,5
3	6,2	2,5	0,5	10,0	2,4	1,4	8,6	1,0	0,9
	7,2	0,4	0,2	8,7	2,3	0,2	7,5	2,7	0,4
5	7,0	2,9	0,7	6,7	2,5	1,2	6,0	0,7	1,1
	7,3	0,3	0,1	7,0	2,6	0,5	6,7	4,1	0,3

щий эффект получен в верхнем ярусе, а наибольшее общее количество цветков в узле — в среднем ярусе. У растений, обработанных ГК, большая доля тычиночных цветков отмечена в нижнем ярусе, а наибольшее общее их количество — в верхнем.

Наиболее высокий выход семян получен с растений, обработанных ГК однократно и 5-кратно. Большая доля семян в вариантах с ГК формировалась на главном побеге, а в вариантах с $AgNO_3$ — на боковых (табл. 13).

Интервал между обработками РРВ. Ранее проведенные исследования [1, 3, 10 и др.] позволили выявить характер индук-

Таблица 13

Семенная продуктивность и качество семян Науу Фусинари на разных ярусах растений, основных (о) и боковых (б) побегов в зависимости от количества обработок $AgNO_3$ (в числителе) и ГК (в знаменателе). ТСХА, 1983 г.

Ярус	Выход семян, г/раст		Масса 1000 семян, г		Длина семян, мм		Ширина семян, мм	
	о	б	о	б	о	б	о	б
Однократная обработка								
Н	—	1,81	—	26,9	—	8,9	—	3,7
	9,19	—	28,6	—	9,7	—	3,8	—
С	—	0,67	—	27,3	—	9,2	—	3,7
	1,30	1,80	33,5	32,4	10,2	10,0	3,7	3,9
В	0,96	—	27,0	—	9,2	—	3,9	—
	1,80	—	25,5	—	8,9	—	3,8	—
3-кратная обработка								
Н	—	—	—	—	—	—	—	—
	0,21	—	36,7	—	9,7	—	4,4	—
С	—	0,32	—	2,7	—	8,7	—	3,8
	1,66	—	28,4	—	9,5	—	3,6	—
В	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—
5-кратная обработка								
Н	—	2,56	—	30,0	—	9,5	—	3,8
	—	4,38	—	28,1	—	9,2	—	3,8
С	0,69	2,37	32,8	28,0	10,2	9,5	3,9	4,0
	1,83	4,39	33,9	31,3	10,1	9,9	4,2	3,9
В	2,01	0,34	31,6	29,6	9,5	9,3	4,0	3,8
	3,75	0,49	32,0	34,5	10,0	9,7	4,0	4,1

ции мужского цветения при обработке РРВ: наличие зон максимума и их влияния. Это позволяет поставить вопрос о воздействии интервала между обработками на регулирующий эффект $AgNO_3$ и ГК.

Применение $AgNO_3$ с интервалом 1 день приводило к скручиванию (эпинастии) верхушечных листьев и появлению некротических ожогов (вероятно, в результате накопления значительного количества Ag^+ в местах его нанесения). В результате растения этого варианта росли значительно хуже, чем в вариантах с большими интервалами между опрыскиваниями (табл. 14).

Таблица 14

Проявление пола у огурца Нацу Фусинари в зависимости от интервала между обработками $AgNO_3$ (в числителе) и ГК (в знаменателе). ТСХА, 1983 г.

Интервал между обработками, дни	Число узлов на 1 растение				
	общее, шт.	без цветков	♀	♂	смешанные
	% к общему				
1	23,2	29,3	24,1	32,8	13,8
	20,8	2,9	27,9	35,6	33,6
3	20,8	4,8	25,0	33,7	36,5
	23,0	39,8	18,3	44,3	2,6
7	24,0	30,0	25,8	43,3	0,9
	20,8	4,8	24,0	47,2	24,0

При обработке ГК через день формативного эффекта не наблюдалось и растения практически росли так же, как в вариантах с интервалами 3—7 дней.

Существенных различий темпов и характера роста у растений, обрабатываемых РРВ с интервалами 3—7 дней, не установлено.

Наиболее мощное развитие ассимиляционного аппарата и максимальный индекс листовой поверхности в 1983 г. наблюдались при интервале между обработками $AgNO_3$ и ГК 3 дня. Аналогичные данные получены и в предыдущие годы.

Наибольшее число и доля мужских узлов были при обработке $AgNO_3$ с интервалом 3 и при обработке ГК с интервалом 7 дней.

Комбинированное применение $AgNO_3$ и ГК. Как показали многолетние исследования, использование $AgNO_3$ и ГК обеспечивает различную эффективность в условиях трех основных комплексов факторов внешней среды. В зимне-весеннем обороте эффективнее $AgNO_3$, в весенне-летнем и 2-м оборотах — чаще ГК. В целях получения стабильных результатов в смещении пола у гибридного сорта Нацу Фусинари нами предложено совместное (комбинированное) использование этих РРВ.

Из анализа полученных в 1983 г. результатов следует (табл. 15),

Таблица 15

Динамика формирования ассимиляционного аппарата Нацу Фусинари при комбинированных обработках РРВ в разных дозах. ТСХА, 1983 г.

Доза РРВ, мг/раст	Количество листьев, шт/раст			Площадь среднего листа, см ²		
	25/IV	10/V	20/V	25/IV	10/V	20/V
AgNO ₃ 2-крат. + ГК 3-крат.						
0,5	6,0	16,0	24,3	76,2	288,6	266,8
2,0	4,5	12,5	21,0	49,4	192,4	281,9
ГК 3-крат. + AgNO ₃ 2-крат.						
0,5	6,3	16,7	23,7	74,4	193,8	231,9
2,0	5,7	12,3	20,7	64,4	153,4	244,1
HCP ₀₅	1,1	2,4	3,0	—	—	—

что сочетание 2-кратной обработки растений AgNO_3 и 3-кратной обработки ГК обеспечивает такой же маскулинизирующий эффект, как лучшие варианты их раздельного 5-кратного применения. При этом снижается расход дорогостоящего AgNO_3 , существенно уменьшается формативный эффект от использования максимальных доз препаратов (табл. 15, табл. 7).

Оптимальная доза ГК в комбинированных обработках 0,5 мл на 1 растение. Повышение ее до 2 мл приводило к угнетению растений и усилению формативного эффекта.

Выводы

1. Комплекс факторов внешней среды, складывающийся в условиях зимне-весенней культуры огурца (1-й оборот) в остекленных теплицах, благоприятствует преимущественному развитию корневой системы, увеличению количества и активности синтезируемых в ней цитокининов, которые, передвигаясь в зоны дифференциации цветков и взаимодействуя с генетической системой, индуцируют феминизацию растений огурца (модель 1).

2. Комплекс факторов внешней среды, складывающийся в весенне-летней культуре, благоприятствует быстрому нарастанию листовой поверхности, что свидетельствует о большей активности синтезируемых в листьях гиббереллинов, которые, передвигаясь в апексы побегов (зоны дифференциации цветков) и взаимодействуя с генетической системой, модифицируют пол огурца, вызывая маскулинизацию (модель 2).

3. Эффективность действия AgNO_3 и ГК на пол растений ослабляется в зимне-весеннем обороте и усиливается в весенне-летнем. Применение экзогенных фитогормонов и их синтетических аналогов позволяет ослабить неблагоприятное влияние факторов внешней среды на пол огурца.

4. В элитном и гибридном семеноводстве в целях усиления маскулинизации растений отцовской формы рекомендуется использовать AgNO_3 и ГК. Обработку рекомендуется проводить в утренние или вечерние часы начиная с фазы двух настоящих листьев. Обработка проводится путем опрыскивания верхушки растений раствором AgNO_3 в концентрации 500 мг/л и ГК в концентрации 1500 мг/л при дозе 1 мл на растение. В зимне-весеннем обороте рекомендуется проводить 3—5 обработок с интервалом между обработками 3—7 дней, в весенне-летнем — 1—3 обработки с интервалом 1—3 дня. Для усиления образования мужских цветков и снижения расхода AgNO_3 целесообразно применять комбинированные обработки растений AgNO_3 и ГК начиная с 2-кратной обработки AgNO_3 .

5. Использование AgNO_3 и ГК в элитном и гибридном семеноводстве обеспечивает увеличение пыльцепродуктивности отцовской формы, улучшение качества опыления, а следовательно, повышение выхода семян и их качества.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агапова С. А., Вольф Л. К., Гусев А. М., Борисов А. В., Крылов С. Н. Индукция мужского цветения гиноцитарного огурца путем использования РРВ. — Сб. науч. тр. Эколог. особенности овощных культур и разработка агротехн. элементов их выращивания. М.: ТСХА, 1984. — 2. Герцк А. В. Тепличный огородный промысел в Клинском уезде Московской губернии. СПб, 1903. — 3. Львова И. Н. Влияние физиологически активных веществ на пол цветка у огурца. — В сб.: Половой процесс и эмбриогенез растений. М.: Изд-во МГУ, 1973, с. 79—83. —
4. Марков В. М. Тепличный огуречный промысел в Клинском уезде Московской губернии. М., 1929, с. 24—33. — 5. Минина Е. Г. Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. М.: Изд-во АН СССР, 1952. — 6. Тараканов Г. И., Агапова С. А. О влиянии обработки этрелом на проявление пола у огурца и возможность использования его в гибридном семеноводстве. — Докл. ТСХА, 1973, вып. 195, с. 157—162. — 7. Тараканова С. И. Особенности формирования ассимиляционного аппарата и урожая у партенокарпических сортов и гиб-

ридов тепличного огурца в зимне-весенней культуре. — В сб.: Биол. основы повышения урожайности с.-х. культур. М.: ТСХА, 1978, с. 122—125. — 8. Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка/Пер. с англ. М.: Мир, 1984, с. 90—99. — 9. Харузин А. И. Огурцы, дыни, арбузы, тыквы. М.: Новая деревня, 1923, с. 20. — 10. Чайлахян М. Х., Хрянин В. Н. Пол растений и его гормональная регуляция. М.: Наука, 1982. — 11. Френкель Р., Галун Э. Механизмы опыления, размножение и селекция расте-

ний/Пер. с англ. М.: Колос, 1982, с. 182—237. — 12. Эдельштейн В. И. Новое в огородничестве. М.—Л., 1931. — 13. Jones R. L. — An. Rev. Plant Physiol., 1973, vol. 24, p. 571—598. — 14. Den Nijs A. P. M., Visser D. L. — Euphytica, 1980, vol. 29, p. 273—280. — 15. Fujieda K. Reprinted from the Bulletin of the Hort. Res. Stat., seris D. (Kurumbe), 1966, N 4.

Статья поступила 26 декабря 1984 г.

SUMMARY

The article offers and theoretically explains a model of sex regulation in cucumber (*Cucumis sativus* L.). The model is based on the interaction of genetic and hormonal system of the plant and series of external factors. The three complexes of factors are distinguished corresponding to winter-spring, spring-summer and autumn cycles. Effect of growth regulators on the sex of cucumber under conditions of winter-spring cycle is found to be lower, and masculinization is found to be higher under conditions of spring-summer cycle. The experiments proved the possibility of lowering the influence of environment on sexualization through utilization of exogenous phytohormones and their synthesized analogues. Elements of technique of growth regulators application in the cultivation of elite and hybrid seed worked out and applied in the Timiriyaev Agricultural Academy are described in the article.