

ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНИЙ АПОМІКСИС У ГРУШ ПІД ВПЛИВОМ ФІЗІОЛОГІЧНО АКТИВНИХ РЕЧОВИН

Хоча різні форми апоміксису відмічені у представників 80 родин і 290 родів покритонасінних рослин (Петров, 1964; Хохлов, 1967), проте питання штучного регулювання цього процесу поки що не розв'язане. Разом з тим проблема ця винятково важлива. Досить нагадати, як наполегливо рекомендували видатні ембріологи (Навашин, 1933; Магешвари, 1954; Поддубная-Арнольди, 1964, 1976) поглиблювати вивчення індукованого апоміксису. В найповнішій на сьогоднішній праці з ембріології В. О. Піддубна-Арнольд (1976) констатує, що, на жаль, експериментальні дослідження штучного апоміксису проводяться недостатньо і часто без цитоембріологічного, фізіологічного та біохімічного аналізу даного явища.

Незважаючи на те, що праць, присвячених питанню експериментального викликання апоміксису, небагато, у ряду рослин під впливом фізіологічно активних речовин (ФАР) все ж таки вдалося одержати апоміктичні плоди: у *Ficus carica* L. — при обробці приймочок квіток вітамінами В₁, В₂, РР і С, пеніциліном, амідом α-НОК, аденозинтрифосфатом (Арендт, 1969, 1970; Нікіфоров, Романова, 1972; Арендт, Казас, 1976), у *Ribes nigrum* L., *Lycopersicum Hill* і *Cucumis* L. — диметилсульфоксидом (Вермель, Солодова, 1973), у *Potentilla argentea* L. — проліном, оксипроліном, сумішшю ферментів папаїну і амілази, гідролізатом казеїну, аденозинтрифосфатом (Бритиков, Мусатова, 1973), у *Malus Mill.* — гібереліном, нітрогуматом, гетероауксином (Бавтуто, 1973), гібереліном, янтарною кислотою і НРР (Никитин, 1975).

Г. Я. Щербеньов (1975), аналізуючи результати своїх досліджень по застосуванню ФАР за міжродової гібридизації (*Malus*, *Cydonia Mill.*), відмічає, що серед одержаних ним сіянців більшість була материнського типу. Ми схильні допустити, що то були не гібридні рослини, а апоміктичні.

У літературі ми не знайшли будь-яких вказівок щодо вдалих спроб експериментального або природного апоміксису у груш, хоча для останніх він мав би, на нашу думку, особливо велике значення, тому ми й присвятили свої дослідні вивчення можливості експериментального апоміксису під впливом ФАР саме у груш.

Матеріал і методика досліджень

Дослідження проводились на Майкопській дослідній станції ВІР над такими видами і сортами груш світової колекції: *Pyrus serotina* Rehd., *P. elaeagnifolia* Pall., *P. domestica* Medic. (сорт Улюблена Клапа і Безнасінна).

Квітки кастрували, залишаючи оцвітину, перед розкриванням бутонів. При досягненні приймочок (звичайно через два-три дні після кастрації) на них наносили розчини ФАР за допомогою скляної палички, повторюючи обробку через 24 год. Запилення не проводили. Бутони, квітки, а потім і плоди захищали ізоляторами з пергаментного паперу.

Для дослідів були використані такі ФАР (у концентрації 0,0001% кожна): гіберелін, α-нафтилоцтова кислота (α-НОК), а також суміш вітамінів В₁ і РР з гібереліном і α-НОК.

Протягом вегетаційного періоду проведено дві ревізії: після опадання незапліднених зав'язей і після червеного опадання плодів. Дозрілі плоди знімали, зважували, визначали їх висоту й діаметр, кількість насінних камер, а також кількість виповнених і порожніх насінин кожного плоду. Промите й підсушене насіння зважували на торзійних терезах.

Одержаний цифровий матеріал, для визначення вірогідності, оброблявся різницевою методою (Доспехов, 1968).

Результати досліджень

У груш експериментально можна домогтися не тільки розвитку партенокарпічних плодів, але й утворення апоміктичного насіння (табл. 1). При цьому, як і слід було чекати, схильність до апоміксису у різних форм і сортів груш далеко не однакова й тісно пов'язана з можливостями апоміктичного утворення насіння без впливу ФАР. У схильних до автономного апоміксису *P. serotina* і Улюбленої Клапа під впливом ФАР особливо добре розвивалися плоди з апоміктичним насінням, а у *P. elaeagnifolia* і Безнасінної без штучної активізації приймочок домогтися розвитку навіть партенокарпічних плодів не вдалося. Навіть під впливом ФАР процент партенокарпічних плодів і апоміктичного насіння у них був невисокий. Неоднаковою схильністю до апоміксису, слід гадати, й пояснюється невдача деяких дослідників в експериментах з грушами (Есаулова, 1960; Лобанов, 1972; Nyéki, 1974).

Використані нами ФАР по-різному впливають на виявлення апоміксису (табл. 1, 2). Найбільшою ефективністю характеризувалася суміш вітамінів В₁ і РР, гібереліну та α-НОК. Лише

Таблиця 1

Вплив фізіологічно активних речовин на утворення плодів і насіння без запилення у *Pyrus L.*

Показники обліку	<i>P. serotina</i> Rehd.					<i>P. elaeagnifolia</i> Pall.				5
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	
Оброблено квіток, шт.	102	116	103	105	324	103	101	103	115	319
Перша ревізія:										
кількість плодів, шт.	6	40	26	14	80	0	25	17	26	68
процент	5,88	34,48	25,24	13,33	24,69	—	24,75	16,50	22,60	21,32
Друга ревізія:										
кількість плодів, шт.	3	31	26	13	70	0	8	9	13	30
процент	2,94	26,72	25,24	12,38	21,60	—	7,92	8,73	11,30	9,40
Достигання:										
кількість плодів, шт.	3	20	26	13	59	0	2	5	13	20
процент	2,94	17,24	25,24	12,38	18,20	—	1,98	4,85	11,30	6,27
Індекс впливу ФАР	—	10,02	13,05	6,50	9,86	—	1,01	2,54	6,60	3,38
Плодів з насінням, шт.	2	3	4	1	8	0	1	1	6	8
У них насіння, шт.	4	5	11	1	17	0	4	9	22	35
Процент плодів з насінням від загальної кількості плодів	66,67	15,00	15,38	7,69	14,04	—	50,00	20,00	46,15	40,00
Середня кількість насіння в одному апоміктичному плоді	2,00	1,67	2,75	1,00	2,12	0	4,00	9,00	3,67	4,37
Середня вага однієї насінини, мг	22,50	15,00	10,45	4,00	16,71	—	12,50	6,67	37,09	26,46
Середня вага однієї насінини при вільному запиленні, мг	20,29	23,91	26,63	26,95		36,47	43,77	43,86	45,37	
$t_{\text{факт}}$ (за зібраними плодами)		3,68	4,85	2,60	5,61	—	1,42	2,29	3,65	4,42
Різниця істотна при рівні ймовірності	—	0,999	0,999	0,99	0,999	—	не істот.	0,95	0,99	0,999

Примітка: 1 — контроль, 2 — оброблено гібереліном, 3 — оброблено α -НОК, 4 — оброблено сумішшю ФАР, 5 — всього з варіантів до

у досліді з *P. serotina* суміш була менш ефективною. Окремо взяті метаболіти діяли дещо слабше. Зав'язування плодів після першої ревізії було кращим під дією гібереліну, але в подальшому (після другої ревізії та під час достигання) кількість плодів була найбільшою у варіантах з обробкою α -НОК. Ця закономірність добре виявляється у диких видів груш. У найбільш схильного до апоміксису сорту Улюблена Клапа перевага гібереліну залишилась до самого збирання врожаю, тимчасом як у Безнасінної вплив гібереліну аж ніяк не стимулював партенокарпії та апоміксису. У варіанті з обробкою сумішшю ФАР одержали чотири плоди (4%), з яких лише один мав єдину виповнену насінину. Під впливом α -НОК у Безнасінної одержано лише два партенокарпічних плоди (1,92%). Отже, груша Безнасінна виправдовує свою назву, лише в незначній мірі піддаючись впливу метаболітів.

Найбільш схильними до утворення партенокарпічних плодів та апоміксису виявились *P. serotina* та Улюблена Клапа, у яких процент партенокарпічних плодів під впливом ФАР досягав відповідно 25,24 і 17,27. Такий процент,

як відомо, не завжди буває навіть при вільному перехресному запиленні. Більше того, в Улюбленій Клапі після обробки гібереліном та сумішшю ФАР урожай на одну квітку був навіть вищим, ніж після вільного запилення (табл. 2).

У літературі укорінилась думка, що гіберелін пригнічує розвиток насіння в плодах, утворених внаслідок запліднення, а саме: зменшується кількість насіння і його вага (Муромцев, Агністикова, 1973, с. 165). Г. С. Муромцев і В. М. Агністикова підкреслюють, що їм не відомий жоден випадок, коли б дія гібереліну давала протилежний результат. Наші ж досліді доводять протилежний вплив цього препарату, принаймні на груші, що нами вивчались. Згідно з одержаними даними (табл. 1), і процент утворюваних під впливом гібереліну плодів, і середня вага насіння в них за перехресного запилення були вищими, ніж у контрольному варіанті. В той же час без запилення під дією гібереліну розмір насіння зменшувався, хоча кількість утворюваного насіння й збільшувалась. Отже, гіберелін безперечно стимулює апоміксис у груш, причому в Улюбленій Клапі навіть сильніше, ніж α -НОК.

P. domestica Medic. Улюблена Клапа		P. domestica Безнасінна										
Pall.												
4		5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
115	319	109	110	108	117	335	106	102	105	100	307	
26	68	10	31	19	23	73	1	0	5	16	21	
22,60	21,32	9,17	28,18	17,59	19,66	21,79	0,94	—	4,76	16,00	6,84	
13	30	1	19	10	18	47	0	0	2	4	6	
11,30	9,40	0,91	17,27	9,26	15,39	14,03	—	—	1,90	4,00	1,95	
13	20	1	19	10	18	47	0	0	2	4	6	
11,30	6,27	0,91	17,27	9,26	15,39	14,03	—	—	1,90	4,00	1,95	
6,60	3,38	—	10,33	5,45	9,72	8,50	0	0	1,00	2,00	1,00	
6	8	1	19	10	18	47	0	0	0	1	1	
22	35	7	20	11	20	51	0	0	0	1	1	
46,15	40,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	—	—	0	25,00	16,67	
3,67	4,37	7,00	1,05	1,10	1,11	1,09	—	—	0	1,00	1,00	
37,09	26,46	12,25	3,68	11,46	3,50	5,29	—	—	—	60,00	60,00	
45,37		13,99	15,49	14,45	14,21		всі плоди без насіння	30,01	17,00	23,58		
3,65	4,42	—	4,40	2,84	4,34	6,24	—	—	1,42	2,04	7,84	
0,99	0,999	—	0,999	0,999	0,999	0,999	—	—	не істот.	0,95	0,999	

всього з в'янутих дослідів.

Цікавою виявилась реакція на дію ФАР *P. serotina*. Протягом усього вегетаційного періоду в неї зовсім не опадали плоди, що мало місце у інших форм груш, особливо у Безнасіної та *P. elaeagnifolia*. Навіть в Улюбленій Клапа при обробці приймочок α -НОК половина плодів, відмічених першою ревізією, в подальшому осипалась. Можна сподіватись, що у цих форм внаслідок повторної обробки ФАР під час першої ревізії (або дещо раніше) зменшиться опадання плодів і підвищиться ефективність впливу метаболітів.

Особливістю експериментально одержаних апоміктичних плодів, на яку дослідники чомусь мало звертають уваги, є їх форма. У всіх видів і сортів груш, що нами вивчалися, плоди, утворені в результаті обробки ФАР, чітко відрізнялись від контрольних за цією ознакою. Особливий інтерес у даному відношенні являли плоди *P. serotina* (рис. 1 і 2). Замість характерної для нормальних плодів заглибини навколо чашечки вони мають добре виявлене підвищення (ніби пухлина чи нарост), на якому й розміщуються чашолистки. Другою, ще більш цікавою особливістю дослідних плодів *P. serotina* є залишення чашолисток на плодах (рис. 2),

тимчасом як у нормальних плодів вони, як відомо, після квітання відпадають¹. Плоди дослідних варіантів *P. serotina* звичайно були менші, ніж контрольні, але в окремих випадках, під дією суміші ФАР, перевищували їх (рис. 2).

Плоди дослідних варіантів груші Улюблена Клапа також помітно відрізняються від плодів контролю, але характер цих змін дещо інший (рис. 3—5). Замість випинання, характерного для *P. serotina*, в Улюбленій Клапа спостерігається деяке звуження плода під чашечкою і помітна ребруватість навколо неї. Розміри плодів і їх вага в Улюбленій Клапа у варіантах з обробкою ФАР (особливо сумішню і розчинами α -НОК) помітно більші, ніж у контрольних (табл. 2, рис. 3—4).

Урожайність на одну квітку після обробки ФАР без запилення набагато перевищує контроль, а у *P. serotina* і Безнасіної без обробки ФАР (контроль) плодів взагалі не було. Надзвичайно результативно на врожайність впливає обробка ФАР квіток Улюбленої Клапа. У цього сорту врожай на одну квітку без запилення під дією ФАР перевищував навіть урожай від

¹ Здатність чашолисток до опадання є генетичною ознакою.

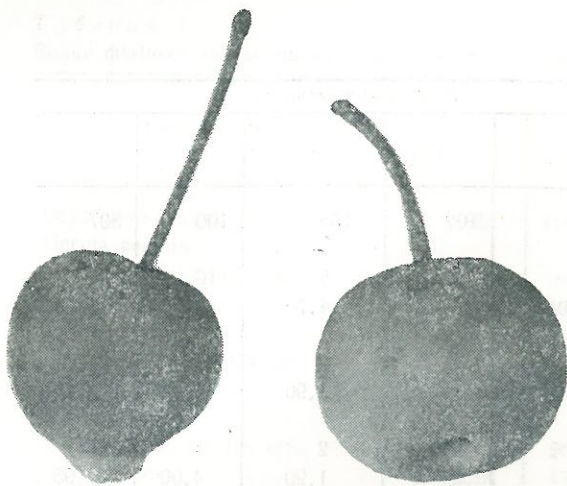


Рис. 1. Плоди *Pyrus serotina* Rehd.: праворуч — контроль, ліворуч — оброблено α -НОК. Добре видно характерну зміну дослідного плода.

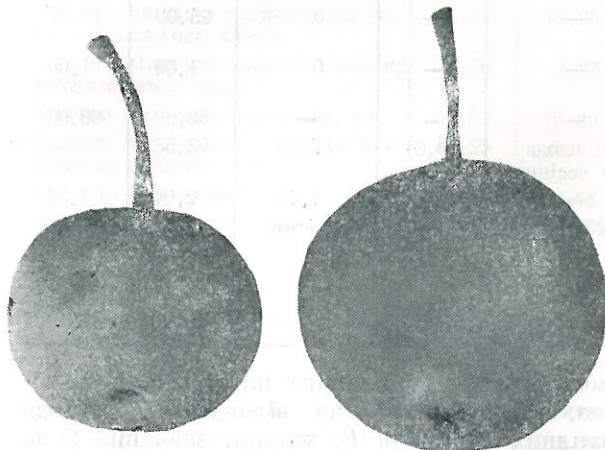


Рис. 2. Плоди *P. serotina*: ліворуч — контроль (чашолистки осипались), праворуч — оброблено сумішшю ФАР (чашолистки залишилися при плодах).

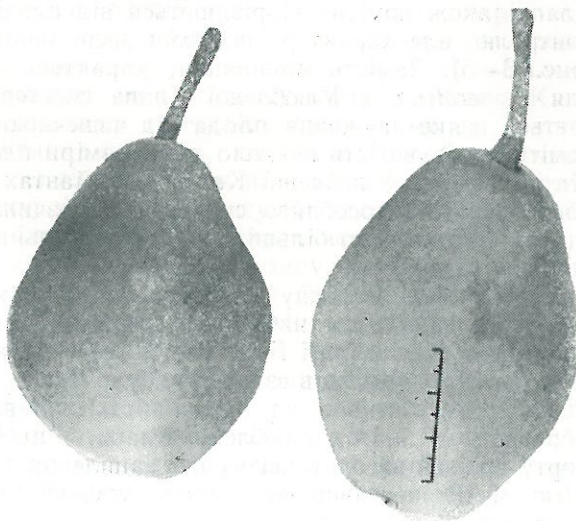


Рис. 3. Плоди груші Улюблена Клапа: ліворуч — контроль, праворуч — оброблено гібереліном.

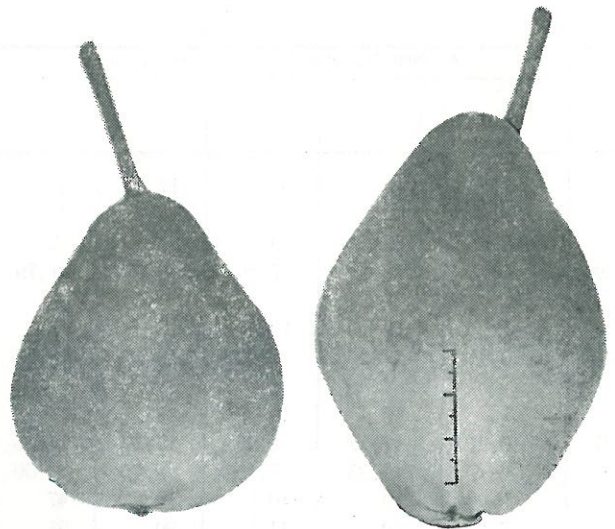


Рис. 4. Плоди груші Улюблена Клапа: ліворуч — контроль, праворуч — оброблено α -НОК. Добре видно ребруватість навколо чашечки і звуження плода біля неї.

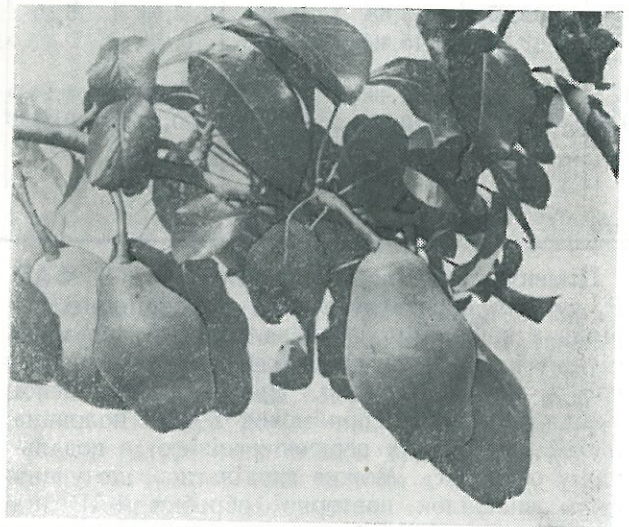


Рис. 5. Гілочка груші Улюблена Клапа з плодами (оброблено сумішшю ФАР). Добре помітна характерна зміна форми плода і ребруватість навколо чашечки.

вільного (перехресного) запилення. Це дає підстави вважати, що за несприятливих погодних умов під час квітування або в роки з недостатнім квітуванням за допомогою ФАР можна досягти значного підвищення врожайності груші.

На закінчення хочемо висловити подяку керівництву Майкопської дослідної станції ВІРА, насамперед докторові сільськогосподарських наук А. С. Тузу та завідувачій цитологічною лабораторією Т. П. Варжаніній за всебічне сприяння нашій роботі і допомогу в її проведенні.

Таблиця 2

Кількісна характеристика апоміктичних плодів груш, одержаних під впливом ФАР

Варіанти дослідів	<i>Pyrus elaeagnifolia</i>				<i>P. serotina</i>			
	Урожай на одну оброблену квітку, г	Вага, г	h, см	d, см	Урожай на одну оброблену квітку, г	Вага, г	h, см	d, см
Контроль:								
під ізолятором	—	—	—	—	2,02	69,0	4,23	5,06
вільне запилення	5,68	27,0	4,03	3,68	29,13	80,5	4,31	5,46
Оброблено:								
гібереліном	0,21	11,0	3,3	2,15	6,54	37,9	3,40	4,20
α -НОК	0,60	12,4	3,5	2,30	11,05	45,8	4,23	4,28
сумішню ФАР	2,02	17,9	3,9	3,0	5,93	47,9	4,10	4,46
Варіанти дослідів	<i>P. domestica</i> , Улюблена Клапа				<i>P. domestica</i> , Безнасінна			
	Урожай на одну оброблену квітку, г	Вага, г	h, см	d, см	Урожай на одну оброблену квітку, г	Вага, г	h, см	d, см
Контроль:								
під ізолятором	1,10	120	7,7	5,9	—	—	—	—
вільне запилення	25,31	99,7	6,8	5,3	3,74	56,16	4,34	4,50
Оброблено:								
гібереліном	26,23	148	8,3	6,1	—	—	—	—
α -НОК	13,19	173	8,8	6,2	1,00	52,5	4,8	4,45
сумішню ФАР	26,77	174	8,9	6,4	2,87	77,8	4,70	5,22

Висновки

1. Обробка кастрованих квіток (без запилення) розчинами гібереліну, α -НОК або сумішню цих препаратів з вітамінами В₁ та РР дозволяє одержати партенокарпічні плоди та апоміктичне насіння у ряду видів і сортів груш, навіть таких, як Безнасінна. Процент зав'язування плодів під впливом ФАР в Улюбленій Клапа може бути навіть вищим, ніж при вільному запиленні.

2. Всупереч ряду літературних вказівок, гіберелін за вільного запилення не пригнічує, а, навпаки, стимулює розвиток апоміктичного насіння у груш і навіть у більшій мірі, ніж інші ФАР. Слід, однак, зазначити, що у варіанті без запилення під дією гібереліну розмір насіння зменшувався, хоча кількість його й збільшувалась.

3. У *P. serotina* під впливом ФАР зав'язані плоди не опадали, що характерно для необроблених квіток.

4. Обробка ФАР призводить до характерних змін партенокарпічних плодів та плодів з апоміктичним насінням, за якими їх легко розрізнити на дереві. Згідно з літературними даними, в результаті обробки ФАР розмір пло-

дів у культурних сортів зменшується, однак у наших дослідів плоди груші Улюблена Клапа помітно збільшувалися, а у диких видів груш були дещо дрібніші, ніж у контролі.

5. У *P. serotina* під впливом ФАР чашолистки після квіткування не опадають, як звичайно, а залишаються на плодах.

6. Обробка груш ФАР може мати певне практичне значення, особливо в роки, несприятливі для квіткування через погодні умови, або ж у випадку малої кількості квіток.

Література

- Арендт Н. К. Использование апомиксиса в селекции инжира. — Тр. Никитск. ботан. сада, 1969, 10, с. 95—120.
- Арендт Н. К. Изменчивость апомиктических сеянцев некоторых видов фикуса. — В кн.: Апомиксис и селекция. М., 1970, с. 55—60.
- Арендт Н. К., Казас А. Н. Вещества — индукторы апомиксиса у инжира. — В кн.: III съезд генетиков и селекционеров Украины. Ч. 2. К., 1976, с. 4.
- Бавтун Г. А. О явлении апомиксиса у яблони. — В кн.: Ботаника (исследования). Вып. 15. Минск, 1973, с. 200—203.
- Бритиков Е. А., Мусатова Н. А. Моделирование стимулирующего влияния пыльцы при партеногенезе у *Potentilla argentea* L., эффективность пролина. — Физиол. растений, 1973, 20, вып. 4, с. 661—667.

- Вермель Е. М., Солодова К. П. Получение искусственного партеногенеза у цветковых растений и некоторые проблемы селекции. — Онтогенез, 1973, 4, № 3, с. 240—248.
- Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М., «Колос», 1968, 336 с.
- Лобанов Г. А. Селекция груши в средней зоне СССР. Автореф. докт. дис. Воронеж, 1972, 54 с.
- Маггшвари П. Эмбриология покрытосеменных. М., Изд-во иностр. лит., 1954, 439 с.
- Муромцев Г. С., Агнистикова В. Н. Гормоны растений — гиббереллины. М., «Наука», 1973, 270 с.
- Навашин М. С. Новая возможность в селекции. — Семеноводство, 1933, № 2, с. 11—16.
- Никитин Г. П. Самоплодность и взаимоопыляемость сортов яблони в условиях Приморского края. Автореф. канд. дис. Мичуринск, 1975, 32 с.
- Нікіфоров Ю. Л., Романова Г. С. Порівняльне вивчення індукованого апоміксису у двох видів фікуса. — У кн.: V з'їзд УБТ. Ужгород, 1972, с. 217.
- Петров Д. Ф. Генетически регулируемый апомиксис. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1964, 320 с.
- Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., «Наука», 1964, 474 с.
- Поддубная-Арнольди В. А. Цитозембриология покрытосеменных растений. М., «Наука», 1976, 507 с.
- Романова Г. С. Индуцированный апомиксис в роде *Ficus* L. — В кн.: Тезисы докл. XII Междунар. ботан. конгрессу. Л., 1975, с. 262.
- Хохлов С. С. Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений. — Успехи соврем. биол., 1967, вып. 1, с. 43—105.
- Щербанев Г. Я. Особенности получения гибридного потомства айвы и яблони. — Сельхоз. биол., 1975, 10, № 2, с. 308—310.
- Эсаулова И. Н. Биология цветения и опыления груши. — Агробиология, 1960, № 2, с. 268—270.
- Nyeki J. Natural parthenocarpy in pear varieties. — Acta Agron. Acad. Sci., 1974, 23, N 3—4, p. 385—393.

Полтавський сільськогосподарський
інститут,
кафедра ботаніки

Надійшла
22.11 1977 р.

I. N. GOLUBINSKIY, V. N. SAMORODOV,
V. I. KEKALO, A. N. GLAZKOV

EXPERIMENTAL APOMIXIS IN PEAR-TREES AS AFFECTED BY PHYSIOLOGICALLY ACTIVE SUBSTANCES

Summary

When treating castrated flowers (without pollination) with solutions of gibberellin, α -NAA or a mixture of these preparations with vitamins B₁ and PP (each in a concentration of 0.0001%) the parthenocarpic fruits and apomictic seeds are obtained in pears-trees of the following species: *Pyrus serotina* Rehd., *P. elaeagnifolia* Pall. and *P. domestica* Medic. (the Lubimitsa Klappa and Bessemjanka varieties). A great tendency to apomixis is established in the Lubimitsa Klappa variety and wild species. In Lubimitsa Klappa the percentage of fruit-setting was higher than when cross-pollinated without treatment.

No inhibitory effect of gibberellin on fruit- and seed-setting was found in the pear-trees. The average weight of seeds in the variant with the gibberellin treatment was lower than in the control but their amount was larger. With the cross-pollination the weight and amount of seeds under the effect of gibberellin were considerably higher than the control. The fruits of Lubimitsa Klappa are larger and in other species they are smaller than the control ones. The fruits of the variants under experiments differed noticeably from that in control. Besides, the shedding of sepals was not observed in *P. serotina*, that is peculiar under normal conditions of their development.

The treatment of pear-trees with the mentioned preparations would be of great practical significance, especially in years with unfavourable conditions of spring or with insufficient blooming.