

УДК 582.734.3:634.13:631.522.2
© 1998.

САМОРОДОВ В. Н., доцент.

Полтавский государственный сельскохозяйственный институт

*Светлой памяти лучшего знатока мирового
генофонда груши Анатолия Степановича Куза
посвящаю.*

ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ ПАРТЕНОКАРПИИ В РОДЕ ГРУША (PYRUS L.)

Изменение экологических факторов во время цветения груши, прежде всего таких, как снижение количества насекомых-опылителей, а также выпадание осадков и понижение температуры вплоть до заморозков, заставляют обратить внимание на такое ценное качество данного рода, как партенокарпия — бессемянность плодов. [6].

Именно оно, по нашему мнению, может быть одним из основополагающих элементов адаптации на сортовом уровне имеющегося и создаваемого ассортимента груши. Поэтому разработка теоретических положений, определяющих склонность груши к партенокарпии, столь важна для генетиков и селекционеров. [3].

Учитывая это, в данной статье мы излагаем итоги своих 25-летних исследований, проведенных на кафедре экологии и ботаники Полтавского государственного сельскохозяйственного института, касающихся особенностей проявления партенокарпии в роде груша (Pyrus L.) на довольно разнообразном видовом и сортовом материале, произрастающем в условиях Украины и России.

При этом партенокарпия изучалась как в естественных условиях, так и при постановке специальных исследований, как в отсутствие опыления цветков, так и при их искусственном самоопылении. В этих условиях завязывание плодов регулировалось различными веществами гормональной природы, а также соединениями, имющимиися в пыльце и пестиках.

По нашему мнению, такой подход к изучению партенокарпии может объяснить природу ее возникновения и помочь регулированию в чистосортных посадках пло-

дообразования у склонных к ней сортов.

Все полученные нами данные подвергались математической обработке с использованием методов путевых коэффициентов Райта. Он был выбран нами потому, что характеризуется высокой степенью результативности анализа и определения реального взаимодействия между изучаемыми факторами, выгодно отличаясь тем самым от широко известного коррелятивного анализа.

Полученные нами данные позволяют констатировать, что видам и сортам груши свойственны три формы партенокарпии: автономная, стимулятивная и эмбриогенная. Последняя форма встречается довольно редко и не имеет особого значения для генетико-селекционного использования.

Намного сильнее проявляется естественная стимулятивная партенокарпия, однако в зависимости от года исследований, а главное, погодных условий во время бутонизации и цветения, ее выраженность очень колеблется. При этом процент завязавшихся бессемянных плодов находится в пределах 0,0—7,75%.

Автономная форма партенокарпии распространена значительно, и лишь при ее наличии максимально проявляется стимулятивная партенокарпия, в особенности искусственная. Автономная партенокарпия имеет наибольшее хозяйственное значение, поскольку при склонности к ней отдельные сорта способны завязывать до 12% бессемянных плодов. Это в значительной степени может определить их урожайность, особенно в годы с поздневесенними заморозками, и целесообразность применения физиологически активных веществ, регулирующих плодобразование.

Викладено чвертьвікові дослідження автора по вивченню схильності різноманітних видів та сортів роду Pyrus L. до партенокарпії в природних та експериментальних умовах. Зазначено, що партенокарпія має складну генетико-фізіологічну природу, обумовлену екологічними факторами та морфологічними ознаками дерев, балансом та дією фітогормонів, формою запилення. Запропоновано спосіб визначення партенокарпії для селекції та прикладного садівництва.

Партенокарпия почти не свойственна видам, имеющим древнее происхождение, сформировавшимся в первичных геонцентрах (Восточная Азия) и обладающих большим количеством доминантных генов (подсекции: пашиа, пирифолия, уссурийские). Наиболее полно партенокарпия выражена у видов вторичных центров (Средняя и Передняя Азия, Средиземноморье), несущих рецессивные гены. Максимальной

полнотой в этом отношении выделяется подсекция аргиломалон (табл. 1). По склонности к партенокарпии виды этой секции занимают первое место. Это особенно важно в связи с тем, что они принимают самое активное участие в формировании европейского и кавказского сортамента груши. Сортотипам этих подвидов в значительной степени характерна партенокарпия.

1. Склонность к партенокарпии разных видов груши в зависимости от их систематического положения

Подсекция, вид	Процент завязавшихся партенокарпических плодов:	
	естественное самоопыление	естественное самоопыление + обработка цветков 0,01% гибберелином
Подсекция Пашиа		
Груша березолистная	0,0	0,0
Груша Каллери	0,22	1,22
Груша буроплодная	0,72	2,25
<i>Среднее по секции</i>	0,31	1,15
Подсекция Пирифолия		
Груша грушелистная	1,96	1,09
Груша Бретшнейдера	0,90	0,33
Груша мелкопильчатая	0,00	0,00
<i>Среднее по секции</i>	0,95	0,47
Подсекция Уссурийские		
Груша уссурийская	0,20	1,60
Подсекция Пирус		
Груша европейская лесная	0,64	44,52
Груша кавказская	0,55	15,25
Груша туркменская	0,0	16,26
<i>Среднее по секции</i>	0,39	25,34
Подсекция Аргиломалон		
Груша иволистная	7,69	48,00
Груша лохолистная	3,40	35,10
Груша снежная	4,60	53,95
<i>Среднее по секции</i>	5,23	45,68
Подсекция Ксеропирия		
Груша сирийская	0,0	0,0

На основании изложенного, нами установлена зависимость, выражающаяся в том, что степень склонности к партенокарпии у сорта находится в прямой зависимости от того, какой дикий вид доминирует в его происхождении. Так, если вид склонен к партенокарпии, особенно автономной, это же присуще и сорту. Интересно и то, что обработка цветков диких видов гибберелином A_3 в концентрации 0,01% не нарушает выявленной закономерности в отношении стимуляции партенокарпии (табл. 1). Гиббереллин как бы «высвечивает» генетические возможности вида, показывая его максимальную склонность к партенокарпии, присущую ев-

ропейской лесной, снежной, иволистной, кавказской и лохолистной группам (табл. 1).

Все это весьма интересно, так как европейский и кавказский сортименты *Rugus communis* L. имеют, в отличие от среднеазиатского, а тем более восточно-азиатского, довольно сложное происхождение. Оно связано со вторичным центром формирования рода [1], а также с тем, что его исходными видами были группы: европейская лесная, кавказская, лохолистная, снежная, иволистная и сирийская. [5].

Все эти виды, за исключением группы сирийской, способны завязывать партенокарпические плоды.

2. Проявление склонности к партенокарпии у группы в зависимости от происхождения подвигда

П о д в и г д ы	Количество сортов, способных завязывать партенокарпические плоды при естественном самоопылении, %	Количество сортов, способных завязывать партенокарпические плоды при действии на цветки заморозков — 6,6°С, (%)	Варьирование завязывания партенокарпических плодов (%) при естественном самоопылении и действии на цветки 0,01% гиббереллина
Южно-европейский	3,46	1,38	5,82—13,46
Западно-европейский	76,17	74,95	0,44—29,13
Восточно-европейский	11,36	1,40	0,00—48,54
Кавказский	9,00	2,77	0,96—21,63
Среднеазиатский	0,50	0,00	0,00—1,26

На сортовом уровне максимальная выраженность партенокарпии характерна для западноевропейского подвигда группы обыкновенной (табл. 2). Этот же подвид объединяет наибольшее количество сортов, отличающихся высокой склонностью к партенокарпии. Так, например, сорта этого подвигда на основе склонности к партенокарпии способны даже в годы с поздневесенними заморозками довольно хорошо плодоносить. Особо выделяются в этом отношении сорта: Аббат Фетель, Бергамот Эсперена, Бере Гарди, Бере Лигеля, Ласточка, Скороселка из Треву, Парижская, Винная Эсперена, Эмилль Гейст, Конференция, Мадам Фавр, Доктор Жюль Гюйо, у которых урожай плодов при действии на цветки температуры -6,6°С составил 50—70 кг с дерева, лишь немногим уступаая урожаю, который собирают в годы с обычной, без заморозков, погодой. Несколько слабее выражена партенокарпия у кавказского подвигда, слабо — у южно- и восточноевропейского и практически отсутствует у сортов типов среднеазиатского подвигда.

В большинстве случаев закрепление склонности к партенокарпии у сортов группы связано со степенью их окультуренности. То, что многие сорта, склонные к партенокарпии, принадлежат к группе с достоверно не установленным происхождением, свидетельствует о том, что партенокарпические формы могли возникнуть спонтанно на основе семенных. Потом мог произойти их отбор и закрепление в условиях культуры и интенсивное использование в гибридизации. Подтверждением этого является то, что среди сортов, склонных к партенокарпии, меньше всего тех, которые были созданы путем клонирования, и значительно больше тех, которые выведены в гибридизации.

По нашему мнению, клонирование могло способствовать созданию партенокарпических форм лишь в начале их происхождения. Для партенокарпических сортов винограда характерна та же закономерность.

У винограда наиболее многочисленная партенокарпическая группа сортов создана методом гибридизации, за ними — абортгенные и клоновые сорта. [4].

В литературе распространено мнение о том, что почти все триплоидные сорта яблоны и группы вследствие свойственных им аномалий мейоза склонны к партенокарпии [2]. Однако, как свидетельствуют наши исследования, хотя склонность к партенокарпии у триплоидных сортов груши выражена несколько сильнее, чем у диплоидных, все же это свойство характерно для довольно небольшой группы сортов.

Склонность к партенокарпии ограничена и у сортов с цитоплазматической мужской стерильностью (ЦМС). Для них хотя и характерна 100-процентная бессемянность, но они отличаются при этом довольно ограниченным процентом завязывания таких плодов. П. М. Жуковский (1964) [2] считает, что происхождение форм с ЦМС связано с центрами происхождения видов, и это очень хорошо прослеживается у группы. В происхождении всех ее сортов, за исключением сорта Маргарита Марилья, принимали участие восточно-азиатские виды. А они, как свидетельствуют изложенные материалы, имеют довольно ограниченную склонность к партенокарпии. Это еще раз убеждает в подтверждении того, что основополагающее значение в происхождении партенокарпии в роде *Rutis L.* все-таки имеют виды не первичных, а вторичных центров происхождения.

Кроме этого, нами наблюдается ранее отмеченная закономерность — гиббереллин не меняет степени проявления генетической склонности как подвидов, так и сортов к партенокарпии, а лишь регулирует количество завязывания плодов (табл. 2), тем самым значительно определяя сортовую реакцию.

Таким образом, по нашему мнению, он выступает как гормон, отвечающий в природе за контроль партенокарпии. Видимо, при изменении во время цветения погод-

ных условий (температуры, влажности, освещенности) синтез экзогенных гибберелинов усиливается, и у склонных к партенокарпии сортов завязываются бессемянные плоды. Лишь этим можно объяснить завязывание большого количества партенокарпических плодов в годы с поздневесенними заморозками.

Для стимуляции партенокарпии мы использовали как гиббереллин (A_3), так и гибберсиб (смесь гибберелинов A_3 , A_6 , A_7). Было установлено, что A_3 является более эффективным и надежным регулятором партенокарпии, чем смесь A_3 , A_6 , A_7 . Последний препарат уступает гиббереллину по стимулирующему действию на завязывание бессемянных плодов. По некоторым сортам эта разница в их действии весьма значительна. Лишь небольшая группа сортов почти одинаково реагировала на оба препарата. Как и гиббереллин, гибберсиб сильнее стимулировал завязывание партенокарпических плодов в отсутствие опыления. Гиббереллин оказывал более сильное действие на изменение показателей, характеризующих развитие плодов, — массу, высоту и диаметр. Гибберсиб не влиял на удлинение плодов, что имело место при использовании гиббереллина.

Таким образом, завязывание партенокарпических плодов у груши в природных условиях, по всей видимости, зависит не только от количественного состава эндогенных гибберелинов, а определяется и их физиологической активностью.

Интересно и то, что при обычных погодных условиях использование гиббереллина считается высокоэффективным на сортах, имеющих кольчатый тип плодоношения, толстые, очень долговечные, маловетвистые кольчатки, удлиненные листья, которые весной имеют густое опушение; эффективным — на сортах со смешанным типом плодоношения, тонкими, недолговечными кольчатками, овальными или округлыми листьями, которые весной в разной степени опушены; среднеэффективным — на сортах с кольчатым типом плодоношения, которые хотя и имеют толстые и долговечные кольчатки, но последние хорошо ветвятся, а листья удлиненные и весной хорошо опушенные; низкоэффективным или неэффективным — на сортах с другими признаками.

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что другие фитогормоны — ауксины и цитокинины за процесс завязывания бессемянных плодов самостоятельно не отвечают, они лишь могут дополнить действие гибберелинов, стимулируя совместно с ними развитие околоплодника. При этом

возрастает масса плода, он становится не таким удлинненным и почти не имеет ребристостей в области чашечки. Применение гормонов — эффективный прием регуляции плодобразования у склонных к партенокарпии видов и сортов во время действия на цветки поздневесенних заморозков. Активными стимуляторами партенокарпии в плодовых условиях также являются гиббереллины, в частности A_3 , ему уступают по своей активности ауксины и цитокинины. Весьма результативно использование смесей различных веществ, в первую очередь — гиббереллина и ауксинослоты пролина. От обработки такой смесью подвергшиеся действию заморозка цветки и молодые завязи группы сорта Кюре завязываются 23,6% хорошо развитых бессемянных плодов. Без обработки завязываются лишь единичные плоды. Самые высокие показатели завязывания плодов и их 100-процентная бессемянность отмечена при обработке упомянутой смесью цветков за три дня до наступления заморозков. Насколько уступает ей по эффективности обработка на вторые сутки после заморозка.

Новая разновидность фитогормонов — фузикокицин также стимулирует партенокарпию. Его использование на таком классическом объекте в отношении стимуляции партенокарпии, как сорт Скоропелка из Треху, показало, что этот гормон по своему стимулирующему воздействию даже превысил варианты с гибберелином A_3 .

Однако, если максимальный стимулирующий эффект при использовании гиббереллина A_3 проявлялся в концентрации 10⁻²%, то для фузикокицина он был равен 10⁻⁵–10⁻⁶%. Из этого следует, что в разных экологических условиях партенокарпия может регулироваться разными гормонами или же их компонентами.

Партенокарпические плоды могут завязываться и в том случае, когда цветки опыляются собственной пылью или когда на рыльце их пестиков попадает чужеродная пыльца.

Среди соединений, которые способны стимулировать данный процесс, следует выделить две группы веществ. Это, прежде всего, специфические белки, которые синтезируются в результате несовместимого опыления, — лектины а также аминокислоты.

При помощи экзогенных лектинов, выделенных из кукурузных рылец, нам удалось получить бессемянные плоды у целого ряда сортов груш.

Полученные в отсутствие опыления и двухкратного нанесения на изолированные и кастрированные цветки лектина плоды были не столь сужены по форме по сравнению с плодами, завязавшимися при действии

на цветки ауксинов и гибберелинов. Они не имели характерных наростов и разrostаний в области чашечки. При этом лeткины оказались более активными стимуляторами партенокарпии, чем цитокинины и ауксины, участвуя в этом лишь гибберелину A_3 .

Стимуляторами завязывания партенокарпических плодов могут быть и аминокислоты, и прежде всего такие, как пролин, аспарагин, глутамин, серин, аргинин и триптофан. Отметим и то, что пролин и триптофан встречаются лишь в пыльцевых зернах и никогда не входят в состав пестиков.

Наименьшую стимулирующую активность имел триптофан, а наибольшую — пролин, серин и глутамин. Такие аминокислоты как серин, аргинин, триптофан и аспарагин, были более эффективны в концентрации 0,01%, а глутамин, и особенно пролин, максимально стимулировали завязывание плодов при их использовании в концентрации 0,0001%.

Отметим и то, что аминокислоты по своему действию на завязывание плодов без опыления превышали действие ауксинов и цитокининов, но уступали действию гибберелина A_3 .

Все изложенное еще раз убедительно свидетельствует о специфической роли фитогормонов и, прежде всего, гибберелинов, в экзогенной и эндогенной регуляции партенокарпии у груши.

Кроме того, полученные нами данные свидетельствуют о сложной генетико-физиологической природе партенокарпии. Это удалось выяснить, систематизировав и отработав все полученные нами данные при помощи методов путевых коэффициентов Райта.

При этом было установлено, что завязывание партенокарпических плодов в условиях естественного перекрестного опыления в значительной степени определяется вкладом автономной партенокарпии. Выявлена положительная связь партенокарпии с пирамидальной формой кроны и количеством листьев в соцветии.

В условиях естественного самоопыления завязывание партенокарпических пло-

дов также определялось склонностью сорта к автономной партенокарпии. Кроме этого, имело место прямое влияние высоты, диаметра и объема кроны.

Без опыления склонность сорта к партенокарпии определялась лишь диаметром кроны. Влияние остальных признаков было незначительно.

Обработка цветков гибберелином A_3 в условиях естественного самоопыления, отсутствия опыления увеличивало или уменьшало коэффициенты путей.

Установленные коррелятивные связи позволили нам предложить способ для опрeделения комплексной склонности к партенокарпии. Он выражается соотношением суммы процента завязавшихся партенокарпических плодов в отсутствие опыления и процента завязавшихся партенокарпических плодов от естественного самоопыления цветков, обработанных гибберелином A_3 0,01%, к среднему количеству листьев в соцветии. При этом, если комплексная склонность к партенокарпии будет превышать значение 1,91, то сорта следует отнести к высокосклонным к партенокарпии и вовлекать в селекционные программы.

С использованием данного метода была проанализирована склонность к партенокарпии более чем у 40 сортов груши. При этом высокосклонными к ней оказались сорта: Конференция, Скороспелка из Трeву, Бере Клержо, Мадам Корнуо. Именно их следует использовать для изучения генетики партенокарпии, трансформации данного признака в геномы других сортов при проведении селекционных работ, а также в практической деятельности по закладке грушевых садов и регуляции их плодоношения физиологически активными веществами.

Таким образом, все изложенное представляет наше видение проблемы персонафицированное авторскими свидетельствами СССР № 1124907; 1165337; 1173965; 1323048; 1475540; 1769831. Все это может стать теоретической основой для проведения генетико-селекционных исследований по созданию новых сортов груши, с облигатной склонностью к партенокарпии, необходимого элемента адаптивного садоводства.

БИБЛИОГРАФИЯ

1. Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений. — Л., 1926. — 248 с.
2. Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. — Л., 1964. — 792 с.
3. Семенов Е. Н., Доматов Е. А. Селекция груши. — Орел, 1997. — 254 с.
4. Смирнов К. В. Бессемянность у винограда и селекция бессемянных сортов // Итоги науки и техники. Сер. Проблемы виноградарства. — М., 1979. — Т. 4. — С. 3—49.

5. Луз А. С. Морфолого-ботанические особенности сортов груши в связи с их происхождением // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. — 1978. — Т. 62, в. 3. — С. 43—51.

6. Луз А. С., Бандурко И. А., Барсукова О. Н. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 588. Груша. (Источники хозяйственно-ценных признаков для использования в селекции). — Л., 1991. — 90 с.