

THE EFFECT OF GIBBERELLIN ON THE GROWTH OF SEEDS AND NUCLEIC ACID SYNTHESIS IN THE GROWING WHEAT EMBRYOS

S. G. TIRATSUYAN, G. A. PANOSYAN

The treatment of isolated wheat embryos seeds with gibberellin leads to the increase of their lengths. Inhibitors of transcription and translation suppress this increase, which testifies to gibberellin action on the RNA and protein synthesis. Gibberellic acid stimulates the application of ^3H -uridin and ^3H -thimidin into chromatin. The degree of stimulating effect of gibberellic acid depends on its concentration.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ахметов Р. Р., Гилязетдинов Ш. Я., Вахитов В. А. Тез. докл. I Всесоюзн. конф. Регуляторы роста и развития растений, М., 17, 1981.
2. Василевска Л. Д., Вельгат Я. М., Янковски Е., Клячевски К. Тез. докл. I Всесоюзн. симп. по физиолог. и биохим. раст., М., 1981.
3. Гамбург К. З. Фитогормоны и клетки, М., 1970.
4. Лихолат Т. В., Пospelов В. А. ДАН СССР, 213, 1, 1973.
5. Фирсов М. К. В кн.: Жизнеспособность семян, М., 1978.
6. Anderson K. M., Chance H., Kadohama N. Exp. Cell. Research, 94, 176, 190, 1975.
7. Chen D., Osborne D. J. Nature, 226, 1, 1157, 1970.
8. Chi P., Cheng R. I. Suradolnik. Nature, 271, 357, 1978.
9. Galston A. W., Davides P. J. Science, 163, 1288, 1969.
10. Jarvis B. C., Frankland B., Cherry J. J. II. Plant Physiol., 43, 1734, 1968.
11. Johnston F. B., Stern H. Nature (Lond), 179, 145, 160, 1957.
12. Johrl M. M., Varner I. E. Proc. Natl. Acad., USA, 59, 269, 1968.
13. Haber A. H., Lutppold H. J. Plant Physiol., 486, 1959.
14. Kern H. Biologia Plantarum (Praha), 17, 4, 309, 309, 1975.
15. Machalah J. P., Vakil U. K. Indian Journal of Biochemistry and Biophysics, 17, 85, 1980.
16. Simon J. H., Becker W. M. Biochem. et Biophys. Acta, 454, 154, 1976.
17. Sugita M., Yoshida K., Sasaki K. Plant Physiol., 64, 2, 780, 1979.
18. Waters L., Dure L. Mol. Biol., 19, 1, 27, 1966.

«Биол. ж. Армений», т. XXXVI, № 4, 1983

УДК 631.522.21

О РЕАКЦИИ LYCOPERSICON HIRSUTUM F. GLABRATUM НА САМООПЫЛЕНИЕ

А. М. АГАДЖАНЫН, Е. М. НАВАСАРДЯН

У дикого томата *L. hirsutum* f. *glabratum* обнаружена сильная отрицательная реакция на самоопыление, выражающаяся в снижении завязываемости плодов и количества семян на плод и цветонок. Полученные результаты, как и ранее опубликованные данные об инбредной депрессии у этого томата, свидетельствуют о том, что в его системе размножения, несмотря на самофертильность, доминирующее положение зани-

мает перекрестное опыление. Для более полной оценки *glabratum* по свойству самосовместимости, кроме прямого измерения самофертильности, использованы некоторые косвенные характеристики этого признака.

Ключевые слова: томат, самоопыление, опыление.

В одной из наших работ [2] было показано, что *L. hirsutum* f. *glabratum* (вр. 7924) характеризуется довольно высокой инбредной депрессией по продуктивности и некоторым другим признакам. Это свидетельствует о преобладании перекрестного опыления в системе размножения данного образца *glabratum*. В настоящей статье приводятся другие доказательства преимущественного перекрестного опыления у того же образца *glabratum*, а именно данные, показывающие его резко отрицательную реакцию на самоопыление.

Материал и методика. Опыты проводились в 1972—1981 гг. Объектом исследования служила самофертильная разновидность *L. hirsutum* f. *glabratum* (образец под временным номером 7924 каталога ВИРа).

Реакция растений на инцукт определялась двумя способами: путем обычного самоопыления, т. е. заключения еще нераскрывшихся цветков в бумажные изоляторы и путем искусственного самоопыления вручную. В последнем случае также брались под изолятор молодые некастрированные цветки, но примерно через 4—6 дней удалялись как нераскрывшиеся еще бутоны, так и завядшие уже цветки, а остальные вручную опылялись пылью с других цветков своего же соцветия. В качестве контроля к вариантам самоопыления использовалось свободное естественное цветение. С этой целью начиная с 1977 г. на каждом растении в обязательном порядке дополнительно бралось еще одно или два соцветия, которые оставлялись на естественное опыление. (Такое контролируемое свободное опыление проводилось и раньше, но не в каждый год и срок).

Величина самофертильности определялась по завязываемости плодов, числу семян на плод, являющимися компонентами сложного признака—числа семян на опыленный цветок. Этот последний признак, по-видимому, более точно характеризует степень разлития самосовместимости у растений. За самофертильность принято отношение показателей, полученных при самоопылении, к показателям от естественного опыления, выраженное в процентах. В тех случаях, когда контролируемое свободное опыление не проводилось, для вычисления процента самофертильности по признаку числа семян на плод можно привлечь данные об осемененности плодов от массового сбора в конце вегетации. Эти данные, однако, должны быть использованы с известной осторожностью, так как при взятии таких плодов в какой-то мере, возможно, отбирались более крупные из них. Поэтому, хотя эти данные (отмеченные звездочкой) и включены в таблицы (1 и 3), при вычислении средних результатов взяты только те годы и сроки (отмечены знаком плюс), в которые параллельно были получены данные о самоопылении и контролируемом свободном опылении.

Результаты и обсуждение. Как видно из данных, приведенных в табл. 1, реакция *glabratum* на обычное самоопыление значительно меняется в зависимости от года и сроков проведения работы в течение одного и того же сезона. Более ясную картину связи между самофертильностью и условиями среды дает расшифровка данных, полученных в 1979 г. Растения подвергались обычному самоопылению в 4 срока, указанных в табл. 1. Из 11-ти проанализированных растений 6 в те или иные сроки завязали плоды от самоопыления. Однако не было ни одного растения, которое бы образовало плоды во все 4 срока. Лишь 2 растения проявили реакцию самофертильности в 2 срока. Это свидетельствует не только о зависимости между самофертильностью *glabratum* и условиями внешней среды, но и, очевидно, о невысокой способ-

Самофертильность *glabratum* при обычном самоопылении

Таблица 1

Годы	Самоопыление							Свободное опыление				Процент самофертильности		
	Число и месяц изо- ляции соц- ветий	испытано растений	из них са- мофертил- ных	изолирова- но цветков	процент завязывае- мости плодов	число семян		отмечено цветков	процент завязывае- мости плодов	число семян		по заяв- ляемо- сти пло- дов	по числу семян	
						на 1 плод	на 1 цветок			на 1 плод	на 1 цветок		на 1 плод	на 1 цветок
1972	19,7	—	—	129	0,0	—	0,0	89	22,3	24,1	5,4	0,0	—	0,0
	24,7	—	—	78	8,9	—	—	70	17,1	—	—	52,0	—	—
	4,8	—	—	180	6,7	28,9	3,5	—	—	—	—	—	—	—
	15,8	—	—	25	48,0	—	—	—	—	34,6*	—	—	83,5	—
1973	27,7	10	0	131	0,0	—	0,0	103	36,6	—	—	0,0	—	0,0
	15,8	10	6	112	9,8	29,7	2,9	—	—	63,3*	—	—	46,9	—
1975	15,8	10	2	154	20,8	36,7	7,6	—	—	103,3*	—	—	35,5	—
1976	6,8	9	2	142	2,0	6,7	0,1	—	—	100,4+5,0*	—	—	6,7	—
1977+	22,7	10	5	148	7,0+3,2	25,0+7,3	1,6+0,9	102	24,7+7,8	52,8+13,7	14,7+5,5	28,3	47,3	10,9
1979	2,7	8	3	95	13,6+8,1	40,1+7,6	3,6+2,6	—	—	72,2+7,9	—	—	55,5	—
+	20,7	10	3	188	3,1+1,8	15,5+8,5	0,3+0,2	157	18,7+7,7	37,0+6,0	8,5+4,3	16,6	41,9	3,5
+	7,8	11	1	110	2,0+1,4	32,0	0,6+0,5	105	31,9+10,5	52,5+13,2	20,3+3,2	6,3	61,0	3,0
+	20,8	8	1	83	1,0+0,8	9,0	0,1+0,1	78	25,8+9,0	41,8+12,8	12,4+1,0	3,9	21,5	0,8
1980+	3,7	5	1	57	1,7+1,7	54,0	0,9+0,9	26	52,0+11,5	54,6+16,2	31,0+14,1	3,3	98,9	2,9
1981+	29,7	1	1	15	6,7	5,0	0,3	24	45,8	76,1	34,9	14,6	6,6	0,9
Среднее					3,6±1,1	23,4±7,4	0,6±0,2		33,2±5,3	52,5±5,5	20,3±4,3	12,2	46,2	3,7

* Плоды взяты от массового сбора.

+ Средние показатели вычислены только по данным этих лет и сроков.

Таблица 2

Уровень самофертильности у самосовместимых растений *glabratum* при обычном самоопылении

Годы	Число растений	Самоопыление					Свободное опыление					Процент самофертильности		
		опылено цветков	процент завязы- ваемости плодов	проанали- зировано плодов	Число семян		отмечено цветков	процент завязы- ваемости плодов	проанали- зировано плодов	число семян		по завязы- ваемости плодов	по числу семян	
					на 1 плод	на 1 цветок				на 1 плод	на 1 цветок		на 1 плод	на 1 цветок
1977	3	53	7,6	3	26,0	2,3	39	35,3	8	62,3	22,9	21,5	41,7	10,0
1979	2	44	14,0	3	19,5	3,8	36	33,2	7	31,2	11,4	42,2	57,0	33,3
1980	1	24	8,3	2	54,0	4,5	4	75,0	3	82,0	61,5	11,1	65,9	7,3
1981	1	15	6,7	1	5,0	0,3	24	45,8	7	76,1	31,9	14,6	6,6	0,9
Среднее			9,2±1,6		26,1±10,3	2,7±0,9		47,3±9,6		63,7±10,6	32,7±10,7	22,4	42,8	12,9

Таблица 3

Самофертильность *glabratum* при искусственном самоопылении

Годы	Самоопыление							Свободное опыление				Процент самофертильности		
	Число и ме- сяц само- опыления	испытано растений	из них са- мофертиль- ных	опылено цветков	процент завязывае- мости плодов	число семян		отмечено цветков	процент завязы- ваемости плодов	число семян		по завязы- вае- мости плодов	по числу семян	
						на 1 плод	на 1 цветок			на 1 плод	на 1 цветок		на 1 плод	на 1 цветок
1972	15.8	—	—	39	66,7	—	—	—	—	34,6*	—	—	—	—
1974	29.7	12	6	143	11,8±4,9	16,5±5,9	2,5±1,3	183	7,0±4.3	—	—	168,6	—	—
	16.8	7	5	47	32,6±11,0	20,8±2,8	3,7±2,7	—	—	—	—	—	—	—
	13.9	3	3	29	39,1±20,8	12,7	3,9	—	—	68,4*	—	—	18,6	—
1975	24.7	9	9	143	51,5±7,2	30,6±3.9	16,7±3,1	—	—	103,3*	—	—	29,6	—
1976	2.8	1	0	9	0,0	—	0,0	—	—	104,4±5,0*	—	—	—	0.0
1978+	9.8	9	5	39	41,7±16.4	23,6±4.9	7,8±3,7	123	28,0±8.7	41,0±5,1	10,8±3.2	148,9	57,6	72.2
1980+	8.7	5	3	47	30,8±15,5	60,8±13,6	18,5±9,2	26	52,0±11,5	54,6±16,2	31,0±14,1	51.2	111,4	59.7
1981+	3.8	1	1	22	18,2	7,3	1,3	24	45,8	76,1	34,9	39,7	9,6	3,7
Среднее					30,2±6,8	30,6±15,8	9,2±5,0		41,9±7,2	57,2±10,2	25.6±7,5	82,6	59,5	44,6

+ Средние показатели вычислены только по данным этих лет и сроков.

* Плоды взяты от массового сбора.

Таблица 4

Уровень самофертильности у самосовместимых растений *glabratum* при искусственном самоопылении

Годы	Число растений	Самоопыление					Свободное опыление					Процент самофертильности		
		опылено цветков	процент завязывае- мости плодов	проанали- зировано плодов	число семян		отмечено цветков	процент завязывае- мости плодов	проанали- зировано плодов	число семян		по завязы- ваемости плодов	по числу семян	
					на 1 плод	на 1 цветок				на 1 плод	на 1 цветок		на 1 плод	на 1 цветок
1978	4	25	68,9	13	23,6	15,6	56	28,3	15	51,3	13,4	243,5	46,0	116,4
1980	2	24	51,4	12	60,8	30,8	17	48,3	8	58,2	29,2	106,4	104,5	105,5
1981	1	22	18,2	4	7,3	1,3	24	45,8	7	76,1	34,9	39,7	9,6	3,7
Среднее			46,2 $\pm$ 14,9		30,6 $\pm$ 15,8	15,9 $\pm$ 8,5		40,8 $\pm$ 6,3		61,9 $\pm$ 7,4	25,8 $\pm$ 6,4	129,9	53,4	75,2

ности *glabratum* к самоопылению в условиях сухого и жаркого лета Арапатской долины Армянской ССР, где проводились опыты.

В среднем около 1/3 растений дает положительную реакцию на обычное самоопыление (образует плоды и семена). Завязываемость плодов, однако, весьма слабая. Более чем в 2 раза уменьшается также осемененность их по сравнению с таковым при естественном опылении. Иначе говоря, у 12,2% образовавшихся при свободном опылении плодов 46,2% семян завязываются в результате самоопыления. Это значит, что только около 5% семян, приходящихся на один опыленный цветок, образуется за счет инцухта. Таким образом, в системе размножения *glabratum* доминирующим является ауткроссинг. Если взять только самосовместимые растения (табл. 2), показатели самофертильности заметно повышаются, хотя они все еще невысокие: лишь около 13,0% семян образуется в результате самоопыления.

Когда вместо обычного самоопыления растений, проводимого путем простой изоляции цветков, осуществляется искусственное самоопыление их пылью с других цветков того же соцветия, значительно повышается выраженность признаков, в совокупности характеризующих общий уровень самофертильности: доля растений, образовавших плоды при самоопылении, процент завязывания плодов и число семян на опыленный цветок (табл. 3). Сравнительно стабильным является признак «число семян на плод».

А если взять только растения (в среднем более 2/3), показавшие положительную реакцию на искусственное самоопыление, мы получим высокие показатели по завязываемости плодов и числу семян на цветок (табл. 4). По первому признаку вариант искусственного самоопыления даже превосходит вариант свободного опыления, что, бесспорно, говорит о недостатке пыльцы на рыльцах при свободном цветении, в свою очередь свидетельствующем об ограниченном количестве насекомых-опылителей на поле.

Следует отметить, что, хотя при искусственном самоопылении *glabratum* получаем довольно высокие показатели по завязываемости плодов и числу семян на цветок, а также значительно увеличивается доля растений, положительно реагирующих на инбридинг, все же более реальную картину самосовместимости популяции, вероятно, может дать другой вариант инцухта—обычное самоопыление. А как мы уже видели, самофертильность *glabratum* в условиях обычного самоопыления оказалась весьма слабой. Возможно, правда, что результаты самоопыления при этом несколько занижены вследствие того, что, как известно, при оплодотворении малого числа семязачек завязывания плодов у томатов обычно не происходит [5]. Естественно поэтому, что при обычном инцухте некоторая часть завязей, в которых ввиду малого количества попавшей на рыльца пыльцы самооплодотворилось менее критического числа семязачек, опадает преждевременно. А в естественных условиях такие ограниченно самоопыленные завязи наверняка будут доопылены пылью других растений, что приведет к их развитию и, следовательно, сохранению содержащихся в них самоопыленных семян. Общие масштабы инцухта при свободном опылении могут быть в

некоторой степени увеличены и благодаря переносу насекомыми-опылителями пыльцы в пределах растения.

Отметим также возможные явления противоположного порядка. Например, спонтанное естественное самоопыление *glabratum* может быть в определенной степени ограничено в результате того, что при попадании на рыльца цветков смеси собственной пыльцы и пыльцы с других растений своей формы преимущество, по всей вероятности, получает чужая пыльца.

Но вернемся к нашим данным, полученным при обычном инкуте. Если судить только по этим результатам, уровень самофертильности изучаемого образца *glabratum* (вр 7924) скажется близким к данным, характеризующим самоопыляемость самостерильных видов [3].

Можно поэтому предположить, что в популяции *glabratum*, наряду с аллелями самофертильности S_f , в некотором количестве представлены и аллели самостерильности S , но слабого действия. Растения *glabratum*, несущие эти аллели, показывают реакцию самостерильности при обычном инкуте. Многие из этих растений, однако, при искусственном самоопылении образуют достаточное количество плодов и семян. Следовательно, самостерильность этих растений при простой изоляции цветков связана с тем, что на их рыльца не попадает или почти не попадает собственной пыльцы. Часть растений продолжает оставаться самонесовместимой и при искусственном самоопылении. Это заключение, однако, кажется преждевременным. Мы обратимся к этому вопросу в заключительной части статьи.

Действительно ли некоторые растения *glabratum* вр. 7924 несут гены самонесовместимости, пусть и слабого действия, или это гены самофертильности типа S_f , но с относительно высоким уровнем самоингибирования, только на основании изложенных данных определенно сказать трудно. Все же можно привести некоторые доводы в пользу того, что популяция *glabratum* и, в частности, рассматриваемый образец вр. 7924 представлены аллелями самофертильности, сила действия которых приближается к таковой аллелей типа S_f . Ограничимся здесь только двумя характеристиками.

Во-первых, все растения первого поколения гибридов от скрещивания *glabratum* (σ^7) с разными самосовместимыми видами томата при искусственном самоопылении достаточного количества цветков дают реакцию самосовместимости, между тем как гибриды культурного томата и других самосовместимых видов *Lycopersicon* с самонесовместимыми представителями *L. hirsutum* и другими самонесовместимыми видами томата, несущими нормальные аллели самостерильности S , неизменно оказываются самостерильными [4, 6, 10—12]. Более того, есть основания думать, что при повторении работы или увеличении ее объема при одноразовом измерении самофертильности реакцию самосовместимости, по-видимому, покажут все растения *glabratum*. Об этом свидетельствуют следующие данные. В 1974 г. в те или иные сроки путем искусственного самоопыления было изучено 13 растений *glabratum* вр. 7924. В первый срок (29 июля) на самосовместимость было проверено 12 растений, из которых 6 дали плоды при самоопылении. Во

второй срок (16 августа) испытывались другие 6 растений, оказавшиеся самонесовместимыми при первом самоопылении, и 1 неизученное ранее растение. Из этих растений реакцию самосовместимости проявило 5. Наконец, в третий срок (13 сентября) было проверено 2 нерезультативных при предыдущих сроках испытания растения и еще одно растение, которое в первый срок не было проверено, а во второй—2 его цветка из 5 принесли плоды после их искусственного самоопыления. Все 3 растения дали плоды от самоопыления.

Итак, если бы мы ограничились только первым сроком, то должны были бы констатировать, что лишь половина растений *glabratum* является самосовместимой, между тем мы видим, что все 13 растений показывают определенную реакцию автофертильности в тот или иной срок самоопыления. Можно, следовательно, считать, что действительная доля автофертильных растений в популяции *glabratum* больше, чем это наблюдается при одноразовом проведении самоопыления в наших, очевидно, неблагоприятных для проявления самосовместимости, условиях.

Во-вторых, показано, что отношения между обеими формами дикого вида *L. hirsutum*, формами *hirsutum* и *glabratum* носят односторонний характер. Скрещивания удаются лишь при использовании *glabratum* в качестве материнского компонента [1, 9, 11]. Только в опытах Мартина [8] реципрокные скрещивания в редких случаях приводили к образованию плодов и семян. Если бы в составе генофонда формы *glabratum* находились аллели самостерильности, то скрещивания между нею и *f. hirsutum* были бы успешными в обоих направлениях. Более того, даже если бы *f. glabratum* в полной мере относилась к самофертильности типа SF (S_c по символике Льюиса и Кроу), то и тогда она должна была, как это вытекает из модели возникновения самосовместимости, предложенной Льюисом и Кроу [7], показывать нормальную двустороннюю связь с самонесовместимой формой *hirsutum*.

Уже только этих дополнительных фактов, надо полагать, достаточно, чтобы считать, что *f. glabratum* не только не несет аллелей самостерильности, но даже более самосовместима, чем типичные формы SF.

Приведенные выше косвенные характеристики *glabratum* дают нам основание внести поправку в оценку *glabratum* по самосовместимости и способам размножения, полученную в результате опытов по самоопылению. Суммирование результатов прямых и косвенных измерений самофертильности, а также приведенные ранее [2] доказательства наличия сильной инбредной депрессии позволяют сделать вывод, что *glabratum* вр. 7924, несмотря на низкие показатели завязываемости плодов и количества семян на плод и в особенности на опыленный цветок при обычном самоопылении характеризуется довольно высоким уровнем самофертильности (очевидно, несколько более высоким, чем у SF видов) и вместе с тем в основном относится к аутбредным формам.

Ա. Մ. ԱԳԱԶՅԱՆ, Ե. Մ. ՆԱՎԱՍԱՐԴՅԱՆ

Վայրի տոմատ *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum*-ի մոտ, պտղագոյացմամբ և մեկ պտղին ու ծաղկին ընկած սերմերի քանակով, հայտնաբերվել է ուժեղ բացասական ռեակցիա ինքնափոշոտման նկատմամբ: Ստացված արդյունքները, ինչպես նաև այդ տոմատի ինբրեդային դեպրեսիայի մասին վաղ բատարակված տվյալները վկայում են, որ ընկած ինքնաֆերտիլությանը, նրա բազմացման սխտեմում գերակշռում է խաչած լիցողությունը: *Glabratum*-ը ինքնափոշոտման հատկանիշով ավելի լիարժեք գնահատելու համար, բացի ինքնափոշոտման ուղղակի չափումից օգտագործվել են նաև այդ հատկանիշի բնութագրող կողմնակի տվյալներ:

ON THE REACTION OF *LYCOPERSICON HIRSUTUM* F. *GLABRATUM* TO SELF-POLLINATION

A. M. AGADJANIAN, E. M. NAVASARDIAN

Wild tomato *L. hirsutum* f. *glabratum* has shown a negative reaction to self-pollination. The received results, as well as the fairly published data on inbred depression of this tomato, indicate that in its system of reproduction cross-pollination is the dominating one.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 33, 7, 770—773, 1980.
2. Навасардян Е. М., Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 31, 8, 862—868, 1978.
3. Палилов А. И., Хотылева Л. В., Савченко А. П., Корпусенко Л. И., Анохина Т. А., Полканова Т. П., Данилов А. С. Полиморфизм растений по степени перекрестноопыляемости, 1—247, Минск, 1981.
4. Славов С. Генетика и селекция (НРБ), 8, 4, 303—311, 1975.
5. Соболева Т. И. Автореф. канд. дисс., Л., 1967.
6. Hardon J. J. Genetics, 50, 4, 795—808, 1967.
7. Lewis D., Crowe L. Heredity, 12, 2, 233—256, 1958.
8. Martin F. W. Evolution, 17, 4, 519—528, 1963.
9. Martin F. W. Genetics, 50, 3, 459—469, 1964.
10. Martin F. W. Genetics, 56, 3, 391—398, 1967.
11. McGuire D. C., Rick C. M. Hilgardia, 23, 4, 101—124, 1954.
12. Sawant A. C. Genetics, 43, 4, 502—514, 1958.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXVI, № 4, 1983

УДК 633.11.631.52

КОМБИНАЦИОННАЯ СПОСОБНОСТЬ СОРТОВ ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ В СИСТЕМЕ ДИАЛЛЕЛЬНЫХ СКРЕЩИВАНИЙ

Г. А. СААКЯН, Ж. Г. ХАЧАТРЯН

Изучалась общая и специфическая комбинационная способность сортов озимой мягкой пшеницы по 7 хозяйственно-ценным количественным признакам. Выделены