

ման համար Այսպես, ժառուտի խտության մեծացմանը զուգընթաց իջնում է առանձին անհատների արտադրողականությունը: Ամենամեծ արտադրողականությունը աչքի է ընկնում հեկտարում 6000 ծառ խտությամբ տնկարիչը, որն էլ հասակային այդ դասում կարելի է համարել օպտիմալ:

## INFLUENCE OF PLANTING DENSITY ON THE PRODUCTIVITY OF CANADIAN POPLAR

P. A. KHURSHUDIAN, A. M. PAHLEVANIAN

The productivity of canadian poplar planting has been studied in dependence on the density of trees. In the second class of age the growth density determines accumulation and redistribution of phytomass elements. The productivity of separate trees decreases in accordance with the increase of number in lha. The maximum meanings of planting general phytomass are noted in case of the density of 6000 trees per hectare which can be counted as the optimum density for such age under conditions of the Lake Sevan region.

### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Аничин Н. П. Лесная таксация. М., 1977.
2. Базилевич Н. И., Титлякова А. А., Смирнов В. В., Родин Л. Е., Нечаева Н. Г. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М., 1978.
3. Бузыкин А. И., Пшеничникова Л. С. Формирование и продуктивность древостоев. Новосибирск, 1981.
4. Галеев В. И. Тр. по лесному хозяйству Зап. Сибири. 9, 238—243, 1971.
5. Годунов Н. Т. Изучение корневых систем деревьев и кустарников. Сталинград, 1955.
6. Евдокименко М. Д. Лесное хозяйство, 12, 34—36, 1968.
7. Завялова Н. С., Юшков В. И. Тез. докл. Всесоюз. конф. «Проблемы физиологии и биохимии древесных растений». Красноярск, 1982.
8. Наikov Г. С., Яковенко Н. А. Лесное хозяйство. 9, 21—27, 1973.
9. Колесников В. А. Методы изучения корневой системы древесных растений. М., 1972.
10. Крайновидов А. Н., Мартынов А. И. Сб. научн. тр. Ленингр. НИИ лес. хоз-ва, вып. 27, 1977.
11. Малкина И. С., Цельникер Ю. Л., Яшина А. М. Фотосинтез и дыхание подраста М., 1970.
12. Молчанов А. А., Смирнов В. В. Методика изучения прироста древесных растений. М., 1967.
13. Писаренко А. И., Мерлякко М. Д., Гурцев А. И. Формирование эталонных насаждений 190—193, Каунас—Гирюлис, 1979.
14. Плохимский Н. А. Биометрия. Новосибирск, 1961.
5. Vaks L. Zpr. lesu yzk, 26, 3, 33, 1961.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXVIII, № 3, 1985

ЗДК 635.64:575.127.2

## НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКА ВЫСТУПАЮЩЕГО РЫЛЬЦА У ГИБРИДОВ САМОСОВМЕСТИМЫХ ВИДОВ ТОМАТА С САМОНЕСОВМЕСТИМЫМИ

А. М. АГАДЖАНЯН

Рассматривается наследование признака выступающего рыльца у гибридов высокосамосовместимого короткопестичного вида *Lycopersicon esculentum* с самонесовместимыми длинопестичными видами *L. hirsutum* и *L. peruvianum*. Делается пред-

положение, что по выраженности этого признака без прямых измерений самофертильности можно дать сравнительную оценку формам томата в отношении их перекрестноопыляемости. Эта оценка может быть подкреплена и уточнена относительными величинами чашечки и венчика.

*Ключевые слова:* гибриды томатов, выступающее рыльце, наследование признака.

Длинностолбчатость является естественным состоянием самопесочистых видов томата. Она свойственна, хотя и в менее выраженной форме, также самофертильной (но преимущественно перекрестноопыляющейся) разновидности *L. hirsutum* f. *glabratum*. Редко длинностолбчатость встречается и у самосовместимого вида *L. esculentum* [1, 6—12, 14, 23 и др.]. Тем не менее именно у этого вида довольно обстоятельно изучено наследование данного признака. Бесспорно, этому способствовало экономическое значение вида и возможность использования длиннопестичности в производстве гетерозисных семян культурного томата.

При длинностолбчатости, или лонгостилии, самоопыления культурного томата, как правило, не происходит. Использование длиннопестичных форм в качестве материнских компонентов без кастрации цветков обеспечивает получение 80% и более гибридных семян [9]. Хотя длинностолбчатые цветки легко опыляются при скрещивании, но, ввиду неустойчивости данного признака, лонгостилия не получает применения в производстве гибридных семян [9—12, 14]. Большинство исследователей считают наиболее перспективным для этих целей использование форм с функциональной мужской стерильностью (ФМС), у которых, хотя пыльца и потенциально активна, пыльники не раскрываются. Такие формы, однако, плохо опыляются, так как у основных типов ФМС (Джон Бер и Врбычацкий низкий) пестики обычно расположены ниже уровня колонки тычинок. Поэтому некоторые авторы [6, 7, 9—11] связывают решение проблемы с созданием и использованием сортов, сочетающих в себе ФМС с длиннопестичностью, так как такие сорта не только не требуют трудоемкой работы по кастрации цветков, но и легко опыляются.

По-видимому, основанием для такого заключения служит мнение, что длинностолбчатость, подобно ФМС, является рецессивным признаком [7, 9, 12]. Однако другие исследования [22, 23] показали, что у гибридов между обычными и длинностолбчатыми сортами в  $F_1$  наблюдается промежуточное наследование или неполное доминирование признака выступающего рыльца, что, ограничивая самоопыление, значительно снижает продуктивность гибридов. Вообще обнаружена положительная корреляция между низким расположением пестика и завязываемостью плодов [22]. Напротив, корреляция между низким пестиком и степенью перекрестноопыляемости отрицательная [8, 16, 21]. Поэтому предполагается [22, 23], что длинностолбчатость у мутантов типа  $rs$ , г. е. у форм, обладающих ФМС, не может быть использована при получении гибридных семян. Вероятно, это особенно относится к южным районам, так как известно, что высокая температура и сухость воздуха приводят к удлинению столбика [1, 9]; этому способствуют также условия короткого дня и высоких температур [23].

Таким образом, использование лонгостилии в гибридном семеноводстве томата сдерживается не только вследствие заметного влияния условий выращивания на степень развития этого признака у материнских форм, но и значительного проявления длиннопестичности у гибридов  $F_1$ . Все же удалось создать линии с ФМС типа Врбычанский низкий, обеспечивающие максимальный (всего 0,5% самоопыления) выход гибридных семян независимо от погодных условий [14]. У этих линий с геном ps-2 пестики короче тычинок только на 0,5 мм.

Большое значение имеют и исследования по изучению наследования длиннопестичности у самонесовместимых видов томата. Вопрос этот представляет интерес не только в теоретическом плане, но и в практическом отношении в связи с широким вовлечением в селекционных целях диких видов в программу гибридизации с культурным томатом.

В настоящем сообщении приводятся данные, показывающие характер наследования признаков длины столбика и тычинок у гибридов самосовместимого вида *L. esculentum* с самонесовместимыми видами *L. hirsutum* и *L. peruvianum*. Дается также анализ родительских форм и гибридов по степени развития чашечки относительно венчика.

*Материал и методика.* Изучены гибриды первого поколения, полученные от скрещивания короткопестичных самосовместимых материнских форм *L. esculentum* (сорт Midseason 427) и *L. esculentum* var. *serotiforme* (Вишневидный красный томат) с длиннопестичным самонесовместимым видом *L. hirsutum* (К-2021), и гибриды  $F_1$  того же сорта культурного томата с другим самонесовместимым длиннопестичным видом *L. peruvianum* (К-2020). Проводились измерения длины столбиков и тычинок у раскрывшихся одноозрастных цветков гибридных растений и родительских форм. Этому предшествовала визуальная оценка некоторых автофертильных и автостерильных видов томата и ряда гибридов между ними по структуре цветка.

*Результаты и обсуждение.* Комбинация Midseason 427×*L. hirsutum*. У материнского сорта Midseason длина тычинок составляет 7 мм, столбика—6—6,5 мм, так что рыльце находится чуть ниже верхнего края тычинок. Вообще у культурного томата рыльце обычно расположено несколько ниже тычиночной колонки или, реже, на одном уровне с ней, что легко обеспечивает самоопыление.

Отметим также, что у этого томата в фазе бутонов чашечка несколько (на 1—3 мм) длиннее венчика, но у зрелого цветка они выравниваются, а иногда чашечка по размерам даже чуть уступает венчику. Интересно, что в этом отношении даже у филогенетически наиболее близкого к культурному томату вида *L. pimpinellifolium* чашечка не достигает длины венчика не только у зрелого цветка, но и у самого молодого бутона. У молодого бутона этого вида длина чашечки составляет приблизительно 3/4 длины венчика, а у раскрывшегося цветка—только 1/3. С этой точки зрения *L. pimpinellifolium* больше напоминает самонесовместимые виды.

У отцовского вида *L. hirsutum* столбики зрелых цветков выступают над колонкой тычинок примерно на 3, иногда до 4 мм. Например, средние данные промеров 30 цветков разных растений за 1976 г. составляют: длина столбиков— $13,10 \pm 0,19$  мм, длина тычинок— $10,63 \pm 0,24$  мм. Следует при этом подчеркнуть, что хотя столбики одних цветков по сво-

ей длине уступают тычинкам других цветков, в пределах одних и тех же цветков они всегда бывают длиннее тычинок.

Стоит, однако, заметить, что не на всех стадиях развития цветка столбики длиннее тычинок. Более того, у молодых цветков наблюдается обратная картина. Например, у еще очень мелких, но уже доступных визуальному анализу бутонов при длине тычинок 2 мм высота столбика составляет только около 0,5 мм. У бутонов покрупнее тычинки и столбики имеют длину 4—5 и 1,5—2 мм соответственно. В фазе бутонов, достигших величины зрелого цветка, но имеющих еще зеленовато-желтые пыльники, рыльца находятся уже на уровне тычинок. По мере дальнейшего развития цветка столбики удлиняются все больше и постепенно начинают выступать над колонкой тычинок. Когда рыльца выдвигаются примерно на 1 мм, пыльца уже зрелая, но пыльники еще не лопаются. Пыльца начинает высыпаться, когда рыльце выдвигается приблизительно на 2 мм, а когда оно возвышается на 3—4 мм, в пыльниках пыльцы уже бывает мало.

Отношение длины чашечки к длине венчика составляет примерно 1:1 у самых маленьких бутонов, 1:2—у бутонов крупных и 1:3—у зрелых цветков.

Гибриды первого поколения от скрещивания культурного томата с самонесовместимым *L. hirsutum* обычно оказываются некротическими с сублетальным эффектом, и только редкие растений  $F_1$  в некоторых сочетаниях имеют нормальный фенотип [2]. Это свойственно и комбинации Midseason 427  $\times$  *L. hirsutum*.

Для измерения использовались цветки как нормальных, так и некротических растений  $F_1$ . В целом столбики выступают над тычиночной колонкой на 1—1,5, иногда до 2 мм. Длина столбика цветков у здоровых растений составляла  $11,6 \pm 0,29$  мм, тычинок— $10,7 \pm 0,22$  мм. Цветки некротических растений чуть мельче цветков нормальных растений.

Чашечка у молодого бутона равна венчику, у крупного бутона она составляет  $3/4$ , а у зрелого цветка— $1/2$  величины венчика или чуть меньше его.

*Комбинация Вишневидный красный  $\times$  *L. hirsutum*.* В отличие от культурного томата и других форм *L. esculentum* вишневидные томаты при скрещивании с самосовместимым *L. hirsutum* образуют гибриды с нормальным фенотипом [2].

У этих гибридов наследование длины столбика и тычинок носит примерно такой же характер, как и в комбинации Midseason 427  $\times$  *L. hirsutum*.

*Комбинация Midseason 427  $\times$  *L. peruvianum*.* У самонесовместимого вида *L. peruvianum* цветки заметно мельче, чем у другого автостерильного вида (*L. hirsutum*). Длина столбика составляет около 9—10, а тычинок—8 мм. Рыльце выступает над колонкой тычинок всего на 1—1,5, реже 2 мм. Как видим, в этом отношении виды *L. peruvianum* и *L. hirsutum* значительно отличаются друг от друга.

У гибридов  $F_1$  между культурным и перуанским томатами, которые, как известно, получают чрезвычайно трудно, обнаруживается некоторый гетерозис по величине цветков. Высота столбика равна 10—

10,5, тычинок—9,5—10 мм. Над колонкой тычинок рыльце здесь выступает лишь на 0,5 мм, а нередко находится на одном с ней уровне или даже чуть ниже.

Таким образом, у гибридов между сортом Midseason 427 высокосамосовместимого короткопестичного вида *L. esculentum* (рыльце находится почти на уровне конуса тычинок) и самонесовместимым длиннопестичным видом *L. hirsutum* (рыльце выступает на 3—4 мм), наблюдается или промежуточное наследование длины столбика или некоторое отклонение в сторону длинностолбчатого компонента скрещивания (степень доминантности равна 0,56). Важно подчеркнуть, что здесь длиннопестичный родитель по высоте столбика более чем в два раза превосходит родителя с коротким пестиком. Вероятно, промежуточным следует считать и наследование отношения длины чашечки к длине тычинки.

По длине тычинок у этих же гибридов наблюдается доминирование родителя с лучшим выражением этого признака (степень доминантности 1,04). Разница между исходными родительскими формами в степени развития данного признака значительно меньше. Тут родительский компонент с длинными тычинками (он же и с длинными столбиками) превосходит компонент с короткими тычинками только на 50%.

В гибридной комбинации Midseason 427 × *L. peruvianum* имеет место сверхдоминантное наследование длинного пестика (степень доминантности 1,47). Длиннопестичный родитель (*peruvianum*) относится к короткопестичному компоненту по длине столбика как 1,5:1. Казалось бы, рыльце у гибрида должно было быть выдвинуто больше, чем это фактически имело место. Но дело в том, что наследование длины тычинок происходит еще более сверхдоминантно (степень доминантности 4,50), что и, по существу, выравнивает столбики и тычинки у растений.

Тут отношение родителя с лучшей выраженностью признака (*peruvianum*) к худшему родителю составляет 1,14:1. Впрочем, тенденция к более доминантному наследованию длины тычинок по сравнению с пестиками наблюдается и у гибридов с *L. hirsutum*.

Следовательно, чем меньше отличаются родительские виды по степени развития признаков гинецея и андроцея, тем в большей степени (вплоть до сверхдоминирования) полученные гибриды уклоняются в сторону родителя, у которого данный признак развит лучше.

Любопытно, что сходная тенденция отмечена в литературе в отношении наследования ряда количественных признаков у некоторых растений.

Уместно провести здесь параллель между характером наследования такого признака, как выступающее рыльце, и физиологическим проявлением самонесовместимости у гибридов. Прежде всего напомним, что гибриды между типичными самосовместимыми и типичными самонесовместимыми видами томатов (и других растений) оказываются самонесовместимыми. Интересно, однако, что несмотря на полное фено-

типическое проявление самонесовместимости, определяемое путем экспериментальных самоопылений, косвенные характеристики показывают, что по степени развития автостерильности такие гибриды заметно уступают самонесовместимому компоненту скрещивания [3, 5, 15, 17, 18].

Очевидно, что реакция автостерильности и тут может быть обеспечена, ввиду большой резервной мощности данного признака у диких видов, и при неполном доминировании самонесовместимости или даже промежуточном ее наследовании. Факты, показывающие нарушение независимого действия S-аллелей у гетерозигот  $S_c S_r$ , а отсюда и ослабление самонесовместимости гибридов  $F_1$  по сравнению с автостерильным родителем, рассмотрены ранее [3, 5]. Здесь мы хотим лишь обратить внимание на необоснованность, как нам кажется, взгляда о неприемлемости использования термина «доминирование» в отношении наследования свойства автостерильности—автофертильности при гаметофитной системе несовместимости [13 и др.]. Такой подход казался логичным, пока считался неизбывным принцип индивидуального действия S-аллелей у гибридов между видами и другими таксонами с разным типом этих аллелей. В соответствии с этим принципом гибриды самосовместимых видов с самонесовместимыми должны обладать такой же сильной реакцией автостерильности, как и самонесовместимый родитель. Между тем мы располагаем достаточным количеством фактов [3—5, 15, 17—20], которые прямо или косвенно свидетельствуют об ослаблении ингибирующей функции  $S_r$ -аллелей в пестике гибридов между самосовместимыми и самонесовместимыми видами и функциональной активности  $S_r$ -несущей пыльцы, продуцируемой ими. А если так, то нет, стало быть, серьезных ограничений для применения термина «доминирование» (и других терминов, производных от него) в отношении свойства самонесовместимости—самосовместимости у гибридов, гетерозиготных в любом варианте сочетания аллелей  $S_r$ ,  $S_f$  и  $S_c$ .

Разумеется, автостерильны и все последующие поколения гибридов самосовместимых видов с самонесовместимыми. Более того, автостерильность гибридов вследствие спонтанного замещения генома самосовместимого вида геномом самонесовместимого неуклонно возрастает от поколения к поколению. И по мере такого замещения происходит постепенное восстановление функциональной независимости S-аллелей. Чем старше поколение гибрида, тем в большей мере реакция пыльников определяется ее собственным S-генотипом. Примечательно, что постепенно в ряду поколений параллельно восстанавливаются и структурные особенности цветков самонесовместимых видов. Мало-помалу различия между поколениями гибридов в уровне пестичной и пыльцевой совместимости сглаживаются. В результате, если скрещивания между ранними смежными поколениями гибридов удаются только при использовании младшего поколения в качестве материнского компонента, а старшего—в качестве отцовского [4], то скрещивания между поздними соседними поколениями оказываются успешными уже в обоих направлениях. По этой же причине становятся возможными и скрещивания самонесовместимого родительского вида со старшими поколениями гибридов, причем результаты от поколения к поколению улучшаются,

между тем как пыльца ранних поколений гибридов, особенно первого, подавляется в пестиках автостерильного родителя [3].

Итак, у гибридов самосовместимых видов томата с самонесовместимыми в последовательных поколениях происходит усиление самонесовместимости и одновременно с этим увеличение признака выступающего рыльца.

Следовательно, по параметрам выдвинутости столбика можно охарактеризовать виды (пусть только сравнительно) по степени выраженности свойства автостерильности. Вместе с тем возможно и даже вероятно, что степень развития чашечки относительно венчика также отражает отношение вида к способам опыления. Очевидно, чем слабее развит чашечка, тем выше степень перекрестноопыляемости данной формы. Таким образом, по степени выдвинутости столбика и относительным величинам чашечки и венчика можно без прямых измерений самофертильности сравнительно оценить формы томатов, а может быть, и других растений по склонности к перекрестному опылению.

Институт земледелия МСХ Армянской ССР,  
отдел селекции и генетики

Поступило 20.VIII 1984 г.

ԵՆԻՄՏԱԶԵՎ ՍՊԻՆ ՀԱՏԿԱՆԻՇԻ ԺԱՌԱՆԳՈՒՄԸ ՏՈՄԱՏԻ  
ԻՆՔՆԱՀԱՄԱՏԵՎԵԼԻ ԵՎ ԻՆՔՆԱՆՀԱՄԱՏԵՎԵԼԻ ՏԵՍԱԿՆԵՐԻ  
ԽԱՉԱԶԵՎՈՒՄԻՑ ՍՏԱՑՎԱԾ ՇԻՐՔԻՆԵՐՈՒՄ

Ա. Մ. ԱԳԱԶՅԱՆ

Ուսումնասիրվել է *Lycopersicon esculentum* բարձր ինքնահամատեղելի կարճ վարսանդ ունեցող և *L. hirsutum* ու *L. peruvianum* խնքնաանհամատեղելի երկար վարսանդով տեսակների խաչաձևումից ստացված հիբրիդներում:

Ենթադրվում է, որ այդ հատկանիշի չափանիշներով, առանց ինքնաֆերտիլության ուղղակի չափումների, կարելի է տալ տոմատի համեմատական գնահատական՝ բոլոր խաչաձև փոշոտելիություն մակարդակի Այդ գրնահատականը կառող է հաստատվել և ճշտվել բաժակի և պսակի հարաբերական չափերի պարամետրերով:

INHERITANCE OF THE SIGN OF JUT OUT STIGMA IN HYBRIDS  
BETWEEN SELF-COMPATIBLE AND SELF-INCOMPATIBLE  
SPECIES OF TOMATO

A. M. AGHADJANIAN

The inheritance of the sign of jut out stigma in hybrids between high self-compatible short-styled species *Lycopersicon esculentum* with self-incompatible long-styled species *L. hirsutum* and *L. peruvianum* has been considered. It has been suggested that by the criterion of this sign comparative appraisal of the forms of tomato according to level of cross-pollination can be given without straight measuring of self-fertility. This appraisal may be verified and stated exactly by parameters of relative quantities of calyx and corolla.

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Авдеев Ю. И., Щербинин Б. М., Дюнова А. С., Кондратьева И. Ю. IV съезд ВОГИС им. Н. И. Вавилова. Тез. докл., 2, 8—9, Кишинев, 1982.
2. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 26, 10, 16—23, 1973.
3. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 31, 12, 1246—1253, 1978.
4. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 32, 1, 81—84, 1979.
5. Агаджанян А. М. Генетика, 16, 3, 493—500, 1980.
6. Брежнев Д. Д., Симонов А. А. В кн.: Докл. сов. уч. к 19-му междунар. конгр. по садоводству. 349—352, М., 1974.
7. Кавсников Б. В. В кн.: Гетерозис в овощеводстве. 3—24, Л., 1968.
8. Кетрарь Ф. В. Тр. Всесоюзн. съезда по ген., селек., сем. и племен. животноводству, 3, 277—291, Л., 1930.
9. Симонов А. А. Вестн. с.-х. науки, 2, 27—33, 1967.
10. Симонов А. А. Вестн. с.-х. науки, 3, 40—43, 1970.
11. Ткаченко Ф. А., Сокол П. Ф. В кн.: Генетические основы селекции растений. 466—504, М., 1971.
12. Троицкова Е. В кн.: Гетерозис в овощеводстве, 103—110, Л., 1968.
13. Abdalla M. M. F. Agr. Res. Rep., 748, 1—213, 1970.
14. Gnerogulev H., Atanasova H. Genet. and breed. tomato, Proc. meet. Eucarpia tomato work, 221—223, Montpellier, 1981.
15. Hardon J. J. Genetics, 37, 4, 795—880, 1967.
16. Lesley J. W. J. Heredity, 15, 5, 233—235, 1924.
17. Martin F. W. Genetics, 46, 1443—1454, 1961.
18. McGillre D. C., Rick C. M. Hilgardia, 23, 4, 101—124, 1954.
19. Pandey K. K. Amer. Nat., 102, 927, 475—489, 1968.
20. Pandey K. K. Heredity, 31, 3, 381—400, 1973.
21. Rick C. M. Evolution, 4, 110—122, 1950.
22. Rick C. M., Dempsey W. H. Bot. Gar., 130, 3, 180—186, 1959.
23. Williams W. Rept. Tomato Genet. Cooperat., 11, 27—28, 1961.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXVIII, № 3, 1985

УДК 633.71:575.11:575.115

### ДИАЛЛЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СОРТОВ ТАБАКА ПО СОДЕРЖАНИЮ СУХИХ ВЕЩЕСТВ

В. А. МАРКАРЯН, М. А. ГЮЛЬХАСЯН, Л. М. МОВСИСЯН  
С. О. БАЗБАЗЯН, О. Х. КАЗАНЧЯН

Установлено, что для наследования содержания сухих веществ у табака характерно сверхдоминирование и что высокие положительные значения этого признака у сортов Трапезонд 42 и Трапезонд 10 управляются рецессивными генами. Между эффектами общей комбинационной способности и этим показателем нет полного соответствия. В практической селекционной работе при подборе родительских пар рекомендуется использовать сорта Трапезонд 42, Трапезонд 10 и Самсон 36, характеризующиеся высоким эффектом общей комбинационной способности.

*Ключевые слова:* табак, комбинационная способность, диаллельный анализ, отбор.

Интенсивное развитие табаководства предъявляет повышенные требования к селекции, предполагающее, в частности, ускоренные тем-