

УДК 581.162.3 : 582.579.2

М. А. Черткова, С. А. Шумихин

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

## СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В ПРЕДУРАЛЬЕ ВИДОВ РОДА *GLADIOLUS* L.

Описаны особенности семенной продуктивности 4 видов гладиолуса (*Gladiolus* × *hybridus* hort., *G. dalenii* Van Geel subsp. *dalenii*, *G. murielae* Kelway, *G. tenuis* Bieb.). Выяснили, что все изученные виды способны завязывать семена в условиях Предуралья. Все наибольшие значения показателей семенной продуктивности в различных вариантах опыления у *G. × hybridus* и *G. tenuis* принимают при перекрестном опылении. Вклад ксеногамии в семенную продуктивность при свободном цветении, вероятно, выше, чем автогамии. Факт завязывания семян при естественном самоопылении подтверждает результаты антропоэкологических наблюдений о возможности реализации самоопыления в форме контактной автогамии на последних стадиях развития цветка у изученных видов гладиолуса. Все изученные виды гладиолуса имеют пыльцу с высокими показателями фертильности, вполне достаточными для успешного опыления.

**Ключевые слова:** интродукция; гладиолус; семенная продуктивность; фертильность пыльцы; скрещивания; семена; плоды.

M. A. Chertkova, S. A. Shumikhin

Perm State University, Perm, Russian Federation

## SEED CAPACITY OF *GLADIOLUS* L. SPECIES INTRODUCED AT THE WEST URAL AREA

This article describes the features of seed capacity of 4 *Gladiolus* L. species (*Gladiolus* × *hybridus* hort., *Gl. dalenii* Van Geel subsp. *dalenii*, *Gl. murielae* Kelway, *Gl. tenuis* Bieb.). All studied species are found to be able to tie the seeds in the West Ural area. The cross-pollination of *Gl. × hybridus* and *Gl. tenuis* shows the best values for indicators of seed capacity in different pollination types. Xenogamy has greater impact in seed capacity with free pollination than autogamy. The results of seed capacity obtained in this study is supported by anthecology results. Autogamy may occur when cross-pollination fails on the 4-5th flowering stages. Pollen of all studied gladiolus species has high fertility rate which is sufficient for successful pollination.

**Key words:** introduction; gladiolus; seed capacity; pollen fertility; crossing; seeds; fruit.

### Введение

К одним из наиболее популярных декоративных многолетников открытого грунта в условиях Предуралья относится гладиолус.

Гладиолус гибридный (*Gladiolus × hybridus* hort.) является результатом многоступенчатой межвидовой гибридизации. Многочисленные сорта *G. × hybridus* по своей природе аллотетраплоиды (2n=60). Они заимствовали от дикорастущих предков многие полезные признаки, но формообразующий и особенно адаптивный потенциал межвидовых скрещиваний еще далеко не исчерпан.

Особенности генеративного размножения, представляющие интерес для селекции видов рода

*Gladiolus* L., изучены еще крайне недостаточно. Так, например, в известных сводках отсутствуют сведения о встречаемости у гладиолуса явления самонесовместимости [Nettancourt, 1977], апомиксиса [Fryxell, 1957; Хохлов, Зайцева, Куприянов, 1978]. Таким образом, перед селекционерами возникает проблема невозможности мобилизации всего потенциала гибридологического метода, который является основным при создании новых сортов [Мурин, Лысиков, 1989], ввиду недостаточной изученности или противоречивости сведений, касающихся особенностей семенного размножения используемых для селекции видов гладиолуса.

Цель нашей работы – изучение систем скрещивания и особенностей семенного размножения 4

видов рода *Gladiolus* L. при различных вариантах опыления.

### Материалы и методы исследований

Исследования проводились на базе Учебного ботанического сада Пермского государственного национального исследовательского университета (ПГНИУ) в 2007–2016 гг. В качестве объекта исследования были выбраны 4 вида рода *Gladiolus* L. (*G. × hybridus* hort., *G. dalenii* Van Geel subsp. *dalenii*, *G. murielae* Kelway, *G. tenuis* Vieb.). Для изучения систем скрещивания видов и сортов гладиолуса в течение 5 вегетационных периодов были поставлены 5 вариантов опыта:

1. Изоляция соцветий с кастрированными цветками без дальнейшего вмешательства в процесс опыления, чтобы установить возможность апомиксиса.
2. Изоляция соцветий без дальнейшего вмешательства в процесс опыления цветков, чтобы установить возможность естественного самоопыления.
3. Изоляция соцветий с последующим искусственным самоопылением цветков, чтобы установить существование самонесовместимости и эффективность строгой автогамии.
4. Изоляция соцветий с кастрированными цветками и последующим перекрестным межвидовым и межсортовым опылением цветков, чтобы установить эффективность строгой ксеногамии.
5. Учет завязывания семян при свободном опылении, чтобы определить его эффективность в конкретных условиях выращивания.

Каждый вариант опыта повторялся не менее чем на 10 соцветиях (100 цветках) разных сортов *G. × hybridus* и не менее чем на 5 соцветиях (25–40 цветках) других изученных видов рода *Gladiolus* L.

Всего в исследовании было задействовано 30 соцветий *G. tenuis*, 40 соцветий *G. murielae*, 20 соцветий *G. dalenii* subsp. *dalenii*, 258 соцветий *G. × hybridus*, относящихся к 150 сортам. Опыление проводилось на 10 нижних цветках соцветия по методике, описанной нами ранее [Шумихин, Плюснина, 2008]. Подсчет семян производился отдельно в каждой коробочке.

Реальную и потенциальную семенную продуктивность (РСП, ПСП) в расчете на плод, процент плодоцветения определяли по методике, описанной И.В. Вайнагием [1974]. Коэффициент семенной продуктивности ( $K_{сп}$ ) рассчитывали как отношение РСП к ПСП, выраженное в процентах. Фертильность пыльцы определяли ацетокарминовым методом [Паушева, 1980]. Оценку грунтовой всхожести семян проводили по методике Н.К. Фирсовой [1981]. Семена высевали в условиях теплицы в ящики с простерилизованной почвой и проращивали при  $t=+25 \dots +28^\circ\text{C}$ . Статистическая обработка результатов проводилась по методике, описанной Г.Ф. Лакиным [1990], с использованием стандартного пакета анализа Microsoft Excel.

### Результаты и их обсуждение

При изоляции соцветий с кастрированными цветками без дальнейшего вмешательства в процесс опыления ни на одном растении за все годы исследования семена не завязывались. Таким образом, апомиксис у исследованных видов гладиолуса, скорее всего, отсутствует.

При разных вариантах опыления изученные виды гладиолуса существенно различаются по способности завязывания семян (табл. 1).

Таблица 1

#### Показатели семенной продуктивности изученных видов *Gladiolus* L. при разных вариантах опыления

Вид	Число цветков	Число плодов	Плодоцветение, %	Показатели семенной продуктивности в расчете на плод				$K_{сп}$ , %
				ПСП ( $M \pm m$ )	cv, %	РСП ( $M \pm m$ )	cv, %	
естественное самоопыление								
<i>G. tenuis</i>	26	9	34.62	33.95±0.59	2.48	4.94±1.87	53.54	14.56
<i>G. × hybridus</i>	270	22	8.15	86.30±4.72	7.74	7.42±4.96	94.52	8.60
искусственное самоопыление								
<i>G. tenuis</i>	42	20	47.62	34.28±1.55	10.12	8.18±2.20	60.17	23.86
<i>G. × hybridus</i>	320	43	13.44	89.42±1.42	3.54	13.85±2.31	52.63	15.49
искусственное перекрестное опыление								
<i>G. × hybridus</i> × <i>G. × hybridus</i>	700	317	45.29	93.91±1.04	8.61	23.94±2.48	77.47	25.49
межвидовые скрещивания								
<i>G. × hybridus</i> × <i>G. dalenii</i> subsp. <i>dalenii</i>	40	18	45.00	92.60±8.98	19.40	31.69±14.11	62.95	34.22
<i>G. dalenii</i> subsp. <i>dalenii</i> × <i>G. × hybridus</i>	32	11	34.38	61.60±8.62	19.80	23.08±7.11	43.54	37.47

Окончание табл. 1

Вид	Число цветков	Число плодов	Плодоцветение, %	Показатели семенной продуктивности в расчете на плод				K <sub>стр</sub> , %
				ПСП (M±m)	cv, %	PCП (M±m)	cv, %	
<i>G.×hybridus</i> × <i>G. murielae</i>	110	10	9.09	86.47±1.99	5.15	7.61±2.59	48.19	8.80
свободное опыление								
<i>G. tenuis</i>	25	18	72.00	37.08±2.15	8.21	17.13±5.22	43.11	46.20
<i>G.×hybridus</i>	1140	391	34.30	82.84±2.67	26.02	15.88±1.31	68.93	19.17
<i>G. dalenii</i> subsp. <i>dalenii</i>	26	13	50.00	68.59±4.53	9.35	14.17±6.83	48.24	20.66
<i>G. murielae</i>	173	123	71.10	73.61±0.96	5.51	18.08±1.46	53.12	24.56

*G. tenuis* способен формировать плоды и семена как при самоопылении, так и при свободном опылении, однако последнее оказывается наиболее результативным. При естественном самоопылении процент плодоцветения отличается от данного показателя при свободном опылении более чем в 2 раза (соответственно 34 и 72%), коэффициент семенной продуктивности при этом также существенно выше (46 против 14% при самоопылении). Реальная семенная продуктивность в расчете на плод при свободном цветении достоверно выше, чем при естественном самоопылении ( $t=2.20 > t_{05}=1.96$ ), при этом в сравнении с искусственным самоопылением достоверной разницы не обнаружено ( $t=1.58 < t_{05}=1.96$ ). Таким образом, существенный вклад в опыление *G. tenuis* вносит ксеногамия с преобладающей ролью агентов переноса пыльцы, однако автогамия, как резервный способ опыления, у данного вида не исключена.

У *G.×hybridus* при естественном самоопылении процент плодоцветения оказывается наименьшим (8%), при искусственном перекрестном опылении – наибольшим (45%). Вероятно, большую роль в эффективности опыления у *G.×hybridus* также играют агенты переноса пыльцы. При этом коэффициент семенной продуктивности в ряду «естественное самоопыление – искусственное самоопыление – свободное опыление – искусственное перекрестное опыление» возрастает с 8.6 до 25.5%. Количество завязавшихся семян в расчете на плод при искусственном перекрестном опылении достоверно больше в сравнении с вариантами самоопыления и свободного цветения ( $t=[2.87; 2.98] > t_{05}=1.96$ ), что свидетельствует о наибольшем вкладе ксеногамии в семенную продуктивность *G.×hybridus*.

В межсортовых реципрокных скрещиваниях *G.×hybridus* при искусственном перекрестном опылении из 70 вариантов (35 родительских пар) семена развивались в 50 случаях, из них 11 пар завязали семена и в прямом, и в обратном скрещиваниях. В некоторых вариантах семена не удалось получить, что, вероятно, связано с явлением пере-

крестной несовместимости используемых в скрещиваниях сортов и с нарушениями в генеративной сфере, приводящей к их стерильности [Мурин, Лысыков, 1989].

В природно-климатических условиях Предуралья при свободном опылении семена завязываются у всех изученных видов гладиолуса. Процент плодоцветения при этом варьировал в разные годы в зависимости от вида от 34 до 72%, а коэффициент семенной продуктивности от 19% у *G.×hybridus* до 46% у *G. tenuis*. У других изученных видов гладиолуса K<sub>стр</sub> имел промежуточные значения.

В межвидовых скрещиваниях *G.×hybridus* и *G. dalenii* subsp. *dalenii* плоды и семена образуются как в прямом, так и в обратном скрещиваниях. Процент плодоцветения в прямом и обратном скрещиваниях принимает средние значения (соответственно 45 и 34%). При этом PCП в расчете на плод в прямом и обратном скрещиваниях достоверно не отличается и составляет в среднем соответственно 31.69 и 23.08 семян на плод ( $t=0.55 < t_{05}=1.96$ ).

Из 11 реципрокных скрещиваний *G.×hybridus* × *G. murielae* были получены семена только в 3 прямых. При этом низкое значение PCП (7.61±2.59 семян на плод), возможно, связано с разным числом хромосом в соматических клетках данных видов (*G.×hybridus* 2n=60, *G. murielae* 2n=30). Кроме того, морфологически выполненные семена при посеве оказались невсхожими. Обратные скрещивания оказываются безрезультатными. Вероятно, это связано с большей длиной столбика пестика (почти в 2 раза) у *G. murielae* в сравнении с *G.×hybridus* [Былов, Гринкевич, 1988], что является одной из причин, препятствующих процессу оплодотворения семян *G. murielae*.

Скрещивания *G.×hybridus* × *G. tenuis* в условиях Предуралья оказываются безуспешными из-за потери жизнеспособности пыльцы раноцветущего *G. tenuis* ко времени цветения *G.×hybridus* (июль-август). Хотя в период цветения *G. tenuis* (середина июня) имеет довольно высокий показатель фертильности пыльцы (табл. 2).

Все изученные виды гладиолуса имеют пыльцу с высокими показателями фертильности, вполне достаточными для успешного опыления. Наибольшая фертильность пыльцы отмечена у сортов *G. ×*

*hybridus* (87.17±1.42%), что достоверно выше, чем у других видов ( $t=[3.72; 2.48] > t_{05}=1.96$ ).

Таблица 2

Средние показатели фертильности пыльцы видов *Gadiolus* L. в условиях Предуралья

Вид	Фертильность, %	cv, %
<i>G. × hybridus</i>	87.17±1.42	11.36
<i>G. dalenii</i> subsp. <i>dalenii</i>	79.69±1.44	5.70
<i>G. murielae</i>	74.40±1.93	8.18
<i>G. tenuis</i>	81.76±1.34	4.93

Для семян видов гладиолуса характерен неглубокий физиологический покой. Известно, что для семян *G. palustris* Gaudin необходима стратификация [Николаева, Разумова, Гладкова, 1985]. В то же время у видов растений засушливых тропических областей физиологический покой семян, как правило, преодолевается путем недолгого сухого хранения. Семена *G. tenuis* в нашем опыте не всходили, что, возможно, связано с необходимостью преодоления вынужденного покоя путем стратификации. Семена *G. × hybridus* и *G. dalenii* subsp. *dalenii*, полученные при различных вариантах опыления, всходят на 16–23-й день после посева. Всхожесть семян *G. × hybridus*, полученных при самоопылении (3.13%) существенно ниже, чем тот же показатель у семян, полученных при свободном (31.73%) и искусственном перекрестном опылении (49.80%). Семена *G. murielae* всходят гораздо позже других видов, на 65–70-й день после посева, и не отличаются высокой всхожестью (4.82%).

### Заключение

Таким образом, все изученные виды гладиолуса в условиях Предуралья способны размножаться семенным способом. Все показатели семенной продуктивности в различных вариантах опыления у *G. × hybridus* и *G. tenuis* наибольшие значения принимают при перекрестном опылении. При свободном цветении вклад ксеногамии в семенную продуктивность, вероятно, выше, чем автогамии. Факт завязывания семян при естественном самоопылении подтверждают данные антропоэкологических наблюдений о реализации самоопыления в форме контактной автогамии на последних стадиях развития цветка изученных видов гладиолуса [Гринкевич, 1978; Шумихин, Плюснина, 2008; Черткова, Шумихин, 2015].

### Библиографический список

Былов В.Н., Гринкевич Н.Г. Исследование межродовых гибридов *Gadiolus hybridus* hort. × *Acidanthera bicolor* hochst. var *muriela perry* // Интродукционное изучение и основы селекции де-

- коративных растений. М., 1988. С. 91–102.
- Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
- Гринкевич Н.Г. Биология цветения и оплодотворения гладиолуса гибридного // Интродукция и селекция цветочно-декоративных растений. М., 1978. С. 32–47.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
- Мурин А.В., Лысиков В.Н. Генетические основы создания исходного материала гладиолуса. Кишинев: Штиинца, 1989. 196 с.
- Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 347 с.
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1980. 304 с.
- Сацыперова И.Ф. Основные аспекты и методы изучения репродуктивной биологии травянистых растений при их интродукции // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. СПб., 1993. Вып.8. С. 25–35.
- Фирсова Н.К. Семенной контроль. М.: Колос, 1981. 299 с.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд-во СГУ, 1978. 224 с.
- Черткова М.А., Шумихин С.А. Особенности антропоэкологии *Gadiolus × hybridus* hort., *G. garnieri* Klatt, *G. callianthus* Marais, *G. tenuis* Bieb. и *G. imbricatus* L. при интродукции в Предуралье // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. 2015. Вып. 2. С. 115–119
- Шумихин С.А., Плюснина М.А. Суточная ритмика гладиолуса гибридного в условиях Предуралья // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Петрозаводск, 2008. С Ч. 6. С. 380–382.
- Fryxell P.A. Mode of reproduction of higher plants // Bot. Rev. 1957. Vol. 23, № 3, P. 135–233.
- Nettancourt D. de. Incompatibility in Angiosperms. N.Y.: Springer Verlag, 1977. 230 p.

## References

- Bylov V.N., Grinkevich N.G. [Research of intergeneric hybrids of *Gladiolus hybridus* hort. × *Acidanthera bicolor* hochst. var *muriela perry*]. *Introdukcionnoe izučenie i osnovy selekcii dekorativnykh rastenij* [Introduction the study and basis for selection of ornamental plants]. Moscow, 1988, pp. 91-102. (In Russ.).
- Chertkova M.A., Shumikhin S.A. [Features of anthecology of *Gladiolus* × *hybridus* hort., *G. garnieri* Klatt, *G. callianthus* Marais, *G. tenuis* Bieb. и *G. imbricatus* L. at introduction in the West Urals] *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Biologija. Nauki o Zemle. V. 2* (2015): pp. 115-119. (In Russ.).
- Firsova N.K. *Semenoj kontrol'* [Seed control]. Moscow, Kolos Publ., 1981. 299 p. (In Russ.).
- Fryxell P.A. Mode of reproduction of higher plants. *Bot. Rev. V. 23, N 3* (1957): pp. 135-233.
- Grinkevich N.G. [Biology of flowering and fertilization of *Gladiolus* × *hybridus* hort.]. *Introdukciya i selekciya cvetočno-dekorativnykh rastenij* [Introduction and selection of ornamental plants]. Moscow, 1978, pp. 32-47. (In Russ.).
- Hohlov S.S., Zajceva M.I., Kupriyanov P.G. *Vyyavlenie apomiktichnykh form vo flore cvetkovykh rastenij SSSR* [Identification of apomictic forms of flowering plants in the flora of the USSR]. Saratov, 1978. 224 p. (In Russ.).
- Lakin G.F. *Biometriya* [Biometrics]. Moscow, Vysšaja škola Publ., 1990. 352 p. (In Russ.).
- Murin A.V., Lysikov V.N. *Geneticheskie osnovy sozdaniya iskhodnogo materiala gadiolusa*. [The genetic basis for the creation of the original material of *Gladiolus*]. Kišinev, Štinica Publ., 1989. 196 p. (In Russ.).
- Nettancourt D. de. *Incompatibility in Angiosperms*. N.Y., Springer Verlag, 1977. 230 p.
- Nikolaeva M.G., Razumova M.V., Gadkova V.N. *Spravochnik po prorashchivaniyu pokoyashchih-sya semyan*. [Handbook on germination of dormant seeds]. Leningrad, Nauka Publ., 1985. 347 p. (In Russ.).
- Pausheva Z.P. *Praktikum po citologii rastenij* [Practical lessons of plant cytology]. Moscow, Kolos Publ., 1980. 304 p. (In Russ.).
- Sacyperova I.F. [Main aspects and methods of studying the reproductive biology of herbaceous plants with their introduction]. *Problemy reproduktivnoj biologii semennykh rastenij* [Problems of reproductive biology of seed plants]. Saint Petersburg, 1993, is. 8, pp. 25-35. (In Russ.).
- Shumikhin S.A., Plyusnina M.A. [The daily rhythm of *Gladiolus* × *hybridus* hort. under conditions the West Urals] *Fundamental'nye i prikladnye problemy botaniki v načale XXI veka. Chast' 6* [Fundamental and applied problems of botany at the beginning of the XXI century]. Petrozavodsk, 2008, part 6, pp. 380-382. (In Russ.).
- Vajngaj I.V. [About a technique of studying the seed productivity of plants]. *Botaničeskij žurnal. V. 59, N 6* (1974): pp. 826-831. (In Russ.).

Поступила в редакцию 30.01.2017

## Об авторах

Черткова Марина Анатольевна, аспирант кафедры ботаники и генетики растений ФГБОУВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» научный сотрудник  
Учебный ботанический сад имени профессора А.Г. Генкеля  
**ORCID** 0000-0003-3558-9575  
614990, Пермь, ул. Букирева, 15;  
plyusnina-marina@yandex.ru; (342)2396571

Шумихин Сергей Анатольевич, кандидат биологических наук, директор ФГБОУВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет», Учебный ботанический сад имени профессора А.Г. Генкеля  
**ORCID** 0000-0001-9428-2800  
614990, Пермь, ул. Букирева, 15;  
botgard@psu.ru; (342)2396346

## About the authors

Chertkova Marina Anatol'evna, postgraduate student of the Department of botany and plant genetics  
Perm State University.  
researcher  
Botanical Garden  
**ORCID** 0000-0003-3558-9575  
15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990;  
plyusnina-marina@yandex.ru; (342)2396571

Shumikhin Sergej Anatol'evich, candidate of biology, director  
Perm State University, Botanical Garden  
**ORCID** 0000-0001-9428-2800  
15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990;  
botgard@psu.ru; (342)2396346

