

ТРИППИНГ И СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ У МНОГОЛЕТНИХ ВИДОВ ЛЮЦЕРНЫ *MEDICAGO L.* ПРИ СВОБОДНОМ ЦВЕТЕНИИ И ОПЫЛЕНИИ

В.И. Коваленко, В.К. Шумный

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия

Проведенное изучение при свободном цветении семенной продуктивности у многолетних видов люцерны показало, что при относительно высоком уровне опыления (72,9–85,4 %) уровень значения показателя семенной продуктивности – число семян на опыленную завязь – был низким и варьировал в зависимости от популяции видов от 18,6 до 27,4 %. В качестве механизмов, влияющих на результаты аллогамного, автогамного и гейтеногамного типов опыления при свободном цветении, рассматриваются скорость роста пыльцевых трубок и структурные особенности цветков люцерны – механизм триппинга, который нарушает их жизненный цикл и ограничивает время, благоприятное для нормального оплодотворения, дифференцируя тем самым оплодотворяющую способность попавших на рыльце столбика цветков пыльцевых зерен в зависимости от скорости роста их пыльцевых трубок. Предполагается, что благодаря такому механизму на фоне общего снижения семенной продуктивности в популяции поддерживается относительно более высокая доля семенного потомства от оплодотворения семяпочек пыльцой с других растений, что для выживаемости вида люцерны как многолетней жизненной формы может играть положительную роль, поддерживая в популяции определенный уровень гетерозиготности.

Ключевые слова: опыление, триппинг, цветок, завязь, цветение, популяция, семенная продуктивность, вид.

Многолетние виды рода *Medicago L.* являются перекрестниками с энтомофильным способом опыления. Цветки видов люцерны имеют своеобразную структуру. Тычиночно-пестничная колонка заключена под напряжением внутри лодочки, и перед опылением необходимо вскрытие – триппинг, или взрыв цветка, в результате которого лепестки лодочки раскрываются, тычиночно-пестничная колонка высвобождается. Опыление происходит в момент вскрытия цветка, когда освобожденное рыльце столбика соприкасается с пыльцой на брюшке насекомого. Основными насекомыми-опылителями цветков люцерны являются дикие одиночные пчелы и шмели (Понамарев, 1954). Цветки люцерны посещают и медоносные пчелы, однако, как показали специальные наблюдения, они не вскрывают цветков и не производят опыление. Всего же в опылении люцерны принимают участие представители 161 вида Пчелиных, но основными опылителями в разных

климатических зонах возделывания люцерны являются 3–8 видов, а остальные представлены единичными особями (Гончаров, Лубенец, 1985). Успешность опыления у люцерны зависит от количества и опылительной активности одиночных диких пчел и шмелей, а также от многих экологических факторов, влияющих на среду обитания этих насекомых. Все это делает люцерну одной из трудных культур для возделывания, и ее семенная продуктивность плохо поддается контролю в процессе селекции и особенно в процессе возделывания, что выражается в неустойчивых и низких урожаях семян у этой культуры. Наличие необходимых опылителей и их активная посещаемость цветков являются необходимыми условиями семенного воспроизводства у энтомофильных видов. Однако уровень воспроизводимой семенной продуктивности у каждого энтомофильного вида во многом определяется особенностями системы размножения вида и прежде всего таких ее

звеньев, как структурные особенности цветков и генетической системы контроля аллогамного типа опыления.

В предлагаемой работе делается попытка подхода к объяснению одной из причин низкой и неустойчивой семенной продуктивности у многолетних видов люцерны, связанной со структурными особенностями ее цветка и роли механизма триппинга в системе размножения этого вида. Нам представляется, что такой подход может привести к более целенаправленной генетико-селекционной реконструкции растения люцерны в плане повышения и устойчивости ее семенной продуктивности.

Материал и методика исследования

Изучение семенной продуктивности при свободном цветении у видов люцерны проводили в Восточном Казахстане на популяциях 5 видов. Четыре из них – *M. hemicycla* Grossh. (люцерна полузакрученная), *M. transoxana* Vass. (люцерна гиссарская), *M. trautvetteri* Sumn. (люцерна Траутветтера) и *M. tianshanica* Vass. (люцерна тяньшанская) являются дикими видами, а люцерна Синегибридная местная – культурная популяция вида *M. sativa* L., широко используемая в условиях Восточного Казахстана. По каждой популяции высевалось по 54 растения, и в период цветения случайным образом выделялось по 18 растений, на каждом из которых отмечалось по 100 цветков. В период цветения ежедневно в 16 часов на каждом из выделенных растений проводили визуальные наблюдения. Отмечались число опавших нетриппингованных цветков, число опыленных (триппингованных) цветков, число опавших опыленных (триппингованных) цветков и число завязавшихся бобов. У полученных бобов определялось число семян и рассчитывалось среднее число семян на цветок, на опыленный цветок (завязь) – долю таких цветков определяли по количеству триппингованных цветков, и число семян на боб. Значения полученных средних по этим признакам выражали в процентах к числу семяпочек в завязях цветков (у изучаемых видов насчитывали по 11 семяпочек). Средний уровень завязываемости бобов, среднее число семян на опыленную завязь и среднее число семян на боб при самоопылении растений в попу-

ляциях Синегибридная местная и *M. transoxana* Vass. получали в результате проведения искусственного триппинга цветков на растениях этих популяций. Выборка в популяции Синегибридная местная составляла 184 растения, в *M. transoxana* Vass. – 209 растений. У каждого растения искусственно триппинговалось по 100 цветков. Все полученные результаты подвергались статистической обработке.

Результаты и обсуждение

Из данных табл. 1 видно, что доля опавших нетриппингованных цветков (которые не посещались опылителями) у растений популяций Синегибридная местная, *M. transoxana* Vass. и *M. tianshanica* Vass. была практически одинаковой (соответственно 14,6, 14,9 и 15,2 %) и соответственно одинаковой была у них и доля опыленных цветков (или уровень опыления): 85,4, 85,1 и 84,8 %. У растений видов *M. hemicycla* Grossh. и *M. trautvetteri* Sumn. доля неопыленных цветков была существенно более высокой (24,8 и 27,1 %) и соответственно уровень опыления был более низким (75,2 и 72,9 %), хотя для люцерны полученные показатели можно считать высокими, учитывая, что ее цветки опыляют в основном только одиночные дикие пчелы и шмели. Из табл. 1 также видно, что при практически одинаковых уровнях опыления (85,4 и 85,1 %) популяции Синегибридная местная и *M. transoxana* Vass. различались по фактическому уровню (69,1–78,9 %) завязываемости бобов (число фактически завязавшихся бобов к числу наблюдаемых цветков) и по уровню эффективности опыления (число завязавшихся бобов к числу опыленных цветков) – 80,9 и 92,7 %. Эти различия можно объяснить более высокой долей (19,1 %) опавших опыленных цветков у растений популяции Синегибридная местная, чем у растений *M. transoxana* Vass. (7,3 %). В среднем по 5 популяциям фактический уровень завязываемости бобов составил 71,7 % (с варьированием в зависимости от популяции от 66,9 до 78,9 %) (табл. 1).

Уровень завязываемости семян. Определялись три показателя: число семян на цветок, число семян на опыленную завязь и число семян на боб (табл. 2). Показатель «число семян на цветок» отражает фактический уровень завяз-

Таблица 1

Уровень завязываемости бобов у популяций люцерны при свободном цветении и опылении

Виды	Число цветков, шт.	Число опавших неопыленных цветков		Число опыленных цветков		Число опавших опыленных цветков		Получено бобов	
		шт.	в % от числа цветков	шт.	в % от числа цветков	шт.	в % от числа опыленных цветков	шт.	в % от числа цветков
<i>M. sativa</i> L. (Синегрибидная местная)	1800	262	14,6	1538	85,4	294	19,1	1244	69,1
<i>M. hemicycla</i> Grossh.	1800	447	24,8	1353	75,2	149	11,0	1204	66,9
<i>M. traxoxana</i> Vass.	1800	268	14,9	1532	85,1	112	7,3	1420	78,9
<i>M. trauvetteri</i> Sumn.	1800	488	27,1	1312	72,9	102	7,8	1210	67,2
<i>M. tianshanica</i> Vass.	1800	273	15,2	1527	84,8	156	10,2	1371	76,2
В среднем по популяциям	1800	347,6	19,3	1452,8	80,7	162,6	11,2	1289,8	71,7

Таблица 2

Показатели семенной продуктивности популяций видов люцерны при свободном цветении и опылении

Виды	Число семян на боб		Число семян на опыленную завязь		Число семян на цветок	
	M ± m	в % от числа семяпочек	M ± m	в % от числа семяпочек	M ± m	в % от числа семяпочек
<i>M. sativa</i> L. (Синегрибидная местная)	2,53 ± 0,04	23,0	2,05 ± 0,04	18,6	1,75 ± 0,04	15,9
<i>M. hemicycla</i> Grossh.	2,87 ± 0,04	26,1	2,56 ± 0,5	23,3	1,92 ± 0,04	17,5
<i>M. traxoxana</i> Vass.	3,26 ± 0,05	29,6	3,02 ± 0,05	27,4	2,57 ± 0,05	23,4
<i>M. trauvetteri</i> Sumn.	2,96 ± 0,04	26,9	2,73 ± 0,05	24,8	1,99 ± 0,04	18,1
<i>M. tianshanica</i> Vass.	2,97 ± 0,04	27,0	2,67 ± 0,05	24,3	2,27 ± 0,04	20,6
В среднем по популяции	2,93 ± 0,04	26,6	2,60 ± 0,05	23,6	2,10 ± 0,04	19,1

звания семян в условиях проведенного опыта. Достоверно более высоким по отношению к показателям, полученным у 4 других популяций, он был у растений *M. transoxana* Vass. $2,57 \pm 0,05$ семян или 23,4 % от потенциально возможного числа семян. Достоверно более низким значение этого показателя было у растений Синегибридной местной: $1,75 \pm 0,04$ семян или 15,9 %. У растений популяций *M. hemicycla* Grossh. и *M. trautvetteri* Sumn. число семян на цветок было практически одинаковым: $1,92 \pm 0,04$ семян или 17,5 % и $1,99 \pm 0,04$ или 18,1 %. Несколько более высоким по отношению к ним значение этого показателя было у растений *M. tianshanica* Vass.: $2,27 \pm 0,04$ семян или 20,6 % от потенциально возможного (табл. 2).

Число семян на опыленную завязь отражает эффективность опыления при семенной репродукции популяции. У растений популяции Синегибридная местная этот показатель был достоверно более низким ($2,05 \pm 0,04$ семян или 18,6 %) по отношению к 4 другим популяциям. Достоверно более высоким этот показатель отмечен у растений популяции *M. transoxana* Vass.: $3,02 \pm 0,05$ семян или 27,4 %. У растений популяций *M. trautvetteri* Sumn. и *M. tianshanica* Vass. среднее число семян на опыленную завязь было практически одинаковым ($2,73 \pm 0,05$ семян или 24,8 % и $2,67 \pm 0,05$ семян или 24,3 %), а у растений *M. hemicycla* Grossh. ($2,56 \pm 0,05$ семян или 23,6 %) несколько ниже, чем у *M. trautvetteri* Sumn., и практически одинаковым с показателем у *M. tianshanica* Vass. (табл. 2). Третий показатель – число семян на боб или семенная фертильность бобов. Из табл. 2 видно, что этот показатель у растений популяции Синегибридная местная ($2,53 \pm 0,04$ семян или 23,0 %) был достоверно более низким по сравнению с данными 4 других популяций. Достоверно более высоким этот показатель был у бобов, полученных у растений *M. transoxana* Vass.: $3,26 \pm 0,05$ семян или 29,6 % от потенциально возможного числа семян. У бобов растений популяций *M. hemicycla* Grossh., *M. trautvetteri* Sumn. и *M. tianshanica* Vass. число семян на боб было практически одинаковым ($2,87 \pm 0,04$ семян или 26,1 %, $2,96 \pm 0,04$ семян или 26,9 % и $2,97 \pm 0,04$ семян или 27,0 %).

Из анализа данных табл. 1 и 2 видно, что в условиях свободного цветения и опыления

цветков при относительно высоком уровне опыления в изучаемых популяциях (72,9–85 %) и высокой эффективности опыления по уровню завязываемости бобов (80,9–92,7 %) уровни значений показателей семенной продуктивности (число семян на цветок, число семян на опыленную завязь и число семян на боб) были низкими и соответственно составляли 19,1 % (с варьированием от 15,9 до 23,4 % в зависимости от популяции), 23,6 % (с варьированием от 18,6 до 27,6 %) и 26,6 % (с варьированием от 23,0 до 29,6 %). Важным показателем для анализа уровня семенной продуктивности при свободном цветении и опылении является наблюдаемое число опавших триппингованных цветков, которое может быть показателем визуально наблюдаемого уровня автогамного и гейтеногамного типов опыления с учетом того, что люцерна относится к видам с генетической системой самонесовместимости гаметофитного типа (Суриков, 1972). Своеобразие процесса опыления у люцерны заключается в том, что цветок люцерны в течение своего жизненного цикла посещается опылителем только один раз – когда он вскрывает его (триппингует) и производит опыление. Вскрытые цветки повторно опылителем не посещаются, в то время как у других энтомофильных видов (гречиха, эспарцет и др.) цветок в течение жизненного цикла может посещаться опылителем 2, 3, а то и 4 раза, увеличивая вероятность аллогамного типа опыления. Отмечая значительные различия по количеству опавших опыленных (триппингованных) цветков у популяций Синегибридная местная и *M. transoxana* Vass. при одинаковых уровнях опыления (табл. 1), можно предположить, что эти различия являются следствием различий в генотипической структуре этих популяций по способности растений завязывать бобы в результате авто- и гейтеногамного типов опыления. При этом фиксировались лишь визуально наблюдаемые результаты такого опыления. Допуская наличие в изучаемых популяциях полиморфизма по этому признаку и учитывая своеобразие процесса опыления, можно предположить, что уровень авто- и гейтеногамного опыления у этих двух популяций в условиях проводимого опыта был значительно выше зафиксированного по количеству опавших триппингованных цветков. В табл. 3 приведены

Таблица 3

Показатели семенной продуктивности у растений видов люцерны при искусственном триппинге цветков

Показатели	<i>M. transoxana</i> Vass.	Синегибридная местная (<i>M. sativa</i> L.)
Уровень завязываемости бобов, %	45,1	32,5
Число семян на боб	2,73 ± 0,02 (24,8 %)*	1,53 ± 0,02 (13,9 %)*
Число семян на опыленную завязь	1,23 ± 0,08 (11,2 %)*	0,52 ± 0,06 (4,7 %)*

* В % по отношению к 11 семечкам.

данные, полученные при изучении показателей семенной продуктивности у этих двух популяций в условиях строгого автогамного опыления (искусственный триппинг цветков). Видно, что у популяции дикого вида *M. transoxana* Vass., сформировавшегося в Среднеазиатском генцентре (Гиссарская долина, Таджикистан), уровень значений этих показателей достоверно выше, чем у сорта-популяции Синегибридная местная (табл. 3), созданного на основе вида *M. sativa* L. и прошедшего в процессе селекции в условиях Восточного Казахстана жесткий отбор по таким признакам, как зимостойкость, долголетие, число укосов и урожай вегетативной массы, что дает основание предполагать существенные различия в генотипической структуре этих популяций по частоте и способности генотипов растений при самоопылении их цветков завязывать определенное количество семян, что выражается в достоверности различий значений показателя «число семян на опыленную завязь», отражающего уровень самофертильности растений или уровень эффективности автогамного опыления в этих популяциях. У растений *M. transoxana* Vass. этот показатель (11,2 %) в 2,4 раза выше, чем у растений Синегибридной местной (4,7 %), так же, как и отношение средних этих показателей, полученных при искусственном триппинге цветков, к средним при свободном цветении и опылении. Для *M. transoxana* Vass. это отношение равно 0,404, а для Синегибридной местной – 0,254. Таким образом, в условиях свободного цветения и опыления возможный вклад автогамии в популяции *M. transoxana* Vass. в конечный результат опыления мог составить до 40,4 %, а у Синегибридной местной до 25,4 %, что могло сказаться и на величине полученных средних числа семян на опыленную завязь (3,02 ± 0,05 и

2,05 ± 0,04) и эффективности опыления (27,4 и 18,6 %) в пользу *M. transoxana* Vass. Еще более низкие значения показателей семенной продуктивности при искусственном триппинге цветков были получены у сортов-популяций, созданных и прошедших жесткий отбор на выживаемость в условиях Западной Сибири. По данным Э. Квасовой с соавт. (1971) у сортов-популяций Омская, Бийская (*M. sativa* L.) и Марусинская (*M. falcate* L.) в среднем на одном растении завязывалось соответственно 26,5, 21,4 и 18,7 % бобов от числа триппингованных цветков, а частота класса полностью самостерильных растений соответственно составляла 16,4, 18,0 и 20,7 %. В *M. transoxana* Vass. в среднем на одном растении завязывалось 45,1 % бобов, а частота класса полностью самостерильных растений составила только 5,3 % от всей выборки. Из анализа полученных и литературных данных следует, что при свободном цветении и опылении у популяций многолетних видов люцерны получаемый уровень семенной продуктивности является результатом аллогамного, автогамного и гейтеногамного типов опыления и особенностей генотипической структуры популяций по способности отдельных генотипов растений завязывать при самоопылении их цветков определенное количество семян. В популяциях южных регионов распространения многолетних видов рода *Medicago* L. частота таких генотипов растений может быть значительно выше, чем в популяциях северных регионов, где проходит жесткий отбор на выживаемость, и менее конкурентоспособные генотипы растений, полученные в результате такого самоопыления цветков, могут элиминироваться из популяций значительно быстрее, чем из популяций в южных регионах, где складываются более

благоприятные условия для роста и развития таких растений. По данным А.И. Иванова (1974, 1980), в Среднеазиатском, Переднеазиатском и Закавказском генцентрах сосредоточен мировой генофонд по самофертильности многолетних видов рода *Medicago* L. В то же время в Европейско-Сибирском центре происхождения культурных растений (периферия ареалов *M. sativa* L. и первичные генцентры для таких видов, как *M. varia* Mart., *M. falcata* L. – сибирские и европейские пойменно-степные экотипы) находятся источники таких важнейших признаков и свойств, как зимостойкость, долголетие, устойчивость к вытаптыванию скотом, самонесовместимость и ЦМС.

Выделение по результатам триппинга классов растений с различным уровнем завязываемости бобов и самофертильности растений свидетельствует о наличии у люцерны двух разных механизмов, контролирующих процессы самоопыления и самооплодотворения. Результаты изучения целесообразности такого двойного контроля аллогамного опыления у люцерны и сущности механизма триппинга и его влияния на жизненный цикл цветка обсуждались в ранее опубликованных нами работах (Коваленко и др., 1987а, б). Было показано, что триппинг – это механизм, приводящий к нарушению жизненного цикла цветка, следствием которого могут быть изменение биохимической среды рыльца столбика и связанное с этим прорастание и рост пыльцевых трубок в тканях столбика. Конечный же результат опыления зависит от характера роста пыльцевых трубок, контролируемого генетической системой самонесовместимости. Описание цитозембриологических особенностей семяобразования при различных типах опыления у люцерны сделано в 1940-х гг. Д. Купером и Р. Бринком (Cooper, Brink, 1940), а позднее Сайерсом и Марфи (Sayers, Murphy, 1966) и рядом наших исследователей (Квасова, Шумный, 1977; Верещагина, Колясникова, 1986; Вишнякова, 1986; Орел и др., 1986; Ибрагимова и др., 1990). Из разнообразия фактов, характеризующих особенности процесса оплодотворения у люцерны, можно отметить несколько наиболее важных из них, которые отмечались и анализировались в этих работах. При самоопылении и перекрестном опылении пыльцевые трубки растут только в

течение 44–48 ч, начиная с момента опыления (вскрытия) цветка. Наиболее благоприятные физиологические условия для роста пыльцевых трубок и наиболее быстрый рост пыльцевых трубок отмечаются в первые 20 ч с момента опыления цветка. При самоопылении пыльцевые трубки растут значительно медленнее, чем при перекрестном опылении. Количество пыльцевых трубок и глубина их проникновения в завязь при самоопылении зависят от уровня самофертильности растений. Частота оплодотворенных семяпочек имеет базипетальный градиент, т. е. большая часть оплодотворенных семяпочек приходится на верхнюю часть завязи и при самоопылении, и перекрестном опылении. Часть семяпочек с проросшими в них пыльцевыми трубками в дальнейшем не развивается и abortируется. Общий процент таких семяпочек выше при самоопылении, однако в обоих вариантах опыления частота abortивности повышается от апекса к основанию завязи. Анализ выше отмеченных фактов, характеризующих особенности процесса оплодотворения у люцерны, показывает, что их проявление связано с механизмом триппинга, а вероятность благополучного завершения процесса оплодотворения (образование нормального семени) определяется двумя переменными факторами – скоростью роста пыльцевых трубок и динамикой завершающего этапа жизненного цикла цветка, связанного с механизмом триппинга. При свободном цветении и опылении на рыльце столбика цветка люцерны всегда попадает как своя пыльца, так и пыльца с цветков других растений. При этом насекомые-опылители производят триппинг цветков, который нарушает их жизненный цикл и резко ограничивает время, благоприятное для осуществления нормального оплодотворения, дифференцируя тем самым оплодотворяющую способность попавших на рыльце столбика пыльцевых зерен в зависимости от скорости роста их пыльцевых трубок. Благодаря такому механизму пыльцевые трубки, проросшие от опыления собственной пылью, как медленно растущие не могут так быстро достигать семяпочек, как пыльцевые трубки от «чужой» пыльцы, и среди тех семяпочек, которое они достигают, в дальнейшем значительное их количество abortируется, а образовавшаяся в результате такого самоопыления

цветков доля семян в дальнейшем подвергается жесткому отбору уже на уровне полученных из них генотипов растений. Вследствие этого при свободном цветении и опылении доля семенного потомства, получаемого в результате автотриппинга и авто- и гейтеногамии, осуществляемых насекомыми, в общей семенной продуктивности такой популяции снижается. На фоне общего снижения семенной продуктивности при свободном цветении и опылении благодаря механизму триппинга в популяции поддерживается относительно более высокая доля семенного потомства, получаемого от оплодотворения семян пылью с других растений. Для выживаемости видов люцерны как многолетней жизненной формы наличие такого отбора при одновременном снижении общей семенной продуктивности может играть положительную роль, поддерживая в популяции определенный уровень гетерозиготности, что будет иметь особенно важное значение в условиях снижения опылительной активности насекомых, когда уровень авто- и гейтеногамии будет возрастать. С другой стороны, это объясняет, почему у многолетних видов люцерны при свободном цветении и опылении и относительно высоком уровне опыления число семян на опыленную завязь, отражающее эффективность опыления при семенной репродукции популяции, может быть низким и практически никогда не достигает своего потенциального уровня.

Рассмотренные особенности системы размножения видов люцерны позволяют высказать определенную точку зрения и в отношении возможностей использования самофертильных линий в селекционных программах по повышению семенной продуктивности у этой культуры. Очевидно, что в таких программах не могут быть использованы самофертильные линии с высоким уровнем (80–100 %) автотриппинга цветков. В созданной на основе таких линий популяции практически исключается аллогамный тип опыления, который приведет к снижению показателей по таким селекционным признакам, как урожай зеленой массы, длительность жизненного цикла, устойчивость к перезимовке и др. При селекционном решении обсуждаемого вопроса необходим определенный компромисс между желанием повышения семенной продуктивности и сохранением на не-

обходимом уровне урожая вегетативной массы у создаваемых сортов. На наш взгляд, наиболее перспективным направлением в решении этой проблемы является создание линий и клонов с высоким уровнем семенной фертильности бобов, у которых цветки должны сохранять до 8–9 сут свою способность к аллогамному опылению, т. е. оставаться нетриппингованными, обеспечивая посещаемость их опылителями, и только на 8–9-е сут своего жизненного цикла при отсутствии опылителей цветки таких линий и клонов должны образовывать бобы с высокой семенной фертильностью в результате самооплодотворения в нетриппингованном состоянии. Примерами таких клонов являются клоны 15–2 и 191К, выделенные из популяции вида *M. transoxana* Vass. Оба клона хорошо переносят перезимовку в условиях Восточного Казахстана, не уступая по урожаю зеленой массы местной популяции Синегибридной местной, и значительно превышали ее по урожаю семян. В пересчете на гектар урожай семян у Синегибридной местной составил 1,88 ц/га, а у клонов 15–2 и 191К соответственно 8,22 и 6,48 ц/га. Создаваемые на основе таких линий и клонов популяции в процессе репродукции могли бы использовать все возможности для аллогамного опыления с помощью насекомых, а в периоды, неблагоприятные для опылительной работы насекомых, ее семенная продуктивность могла бы поддерживаться за счет высокой семенной фертильности бобов при самооплодотворении. Чередуя аллогамии с частичным инбридингом позволило бы сохранять в течение ряда репродукций на достаточном уровне урожай зеленой массы и совмещать его с достаточно высокой и более стабильной семенной продуктивностью.

Заключение

Изучение при свободном цветении у многолетних видов люцерны семенной продуктивности показало, что при относительно высоком уровне опыления (72,9–85,4 %) уровень значения показателя семенной продуктивности – число семян на опыленную завязь – был низким и варьировал от 18,6 до 27,4 % в зависимости от популяции видов. Получаемый уровень семенной продуктивности у люцерны при свободном

цветении является результатом аллогамного, автогамного и гейтеногамного типов опыления и особенностей генотипической структуры популяций по способности отдельных генотипов растений завязывать при самоопылении их цветков определенное количество семян. Предполагается, что в популяциях южных регионов распространения многолетних видов люцерны частота таких генотипов растений может быть значительно выше, чем в популяциях северных регионов, где проходит жесткий отбор на выживаемость, и менее конкурентоспособные генотипы растений, получаемые в результате такого самоопыления цветков, будут элиминироваться из популяций значительно быстрее, чем в южных регионах. В качестве механизмов, влияющих на результаты опыления при свободном цветении, рассматриваются скорость роста пыльцевых трубок и структурные особенности цветков люцерны – механизм триппинга, который нарушает их жизненный цикл и ограничивает время, благоприятное для нормального оплодотворения, дифференцируя оплодотворяющую способность попавших на рыльце столбика цветков пыльцевых зерен в зависимости от скорости роста их пыльцевых трубок, что для выживаемости вида люцерны как многолетней жизненной формы может играть положительную роль, поддерживая в популяции определенный уровень гетерозиготности.

Литература

- Верещагина В.А., Колясникова Н.Л. Потенциальная и реальная продуктивность завязей видов люцерны // Сб. науч. тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. Л.: ВИР, 1986. Т. 99. С. 23–27.
- Вишнякова М.А. Исследование прогамной фазы оплодотворения у люцерны в связи с самонесовместимостью // Сб. науч. тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. Л.: ВИР, 1986. Т. 99. С. 17–22.
- Гончаров П.Л., Лубенец П.А. Биологические аспекты возделывания люцерны. Новосибирск: Наука, 1985. С. 70–73.
- Ибрагимова С.С., Коваленко В.И., Лаптева Л.С. Цитоэмбриологическое изучение самосовместимых и самонесовместимых клонов люцерны // Характеристика генома некоторых видов сельскохозяйственных растений. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 1990. С. 118–128.
- Иванов А.И. Генофонд *Medicago L.* в центрах происхождения культурных растений и перспективы его использования в селекции // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1974. Т. 52. Вып. 2. С. 53–76.
- Иванов А.И. Генцентры люцерны по теории Н.И. Вавилова и ее дальнейшее развитие // Люцерна. М.: Колос, 1980. С. 57–84.
- Квасова Э.В., Нежевенко Г.И., Шумный В.К. Структура популяций люцерны по признаку самофертильности // С.-х. биология. 1971. Т. 6. № 4. С. 608–609.
- Квасова Э.В., Шумный В.К. О механизмах самонесовместимости у люцерны // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1977. № 15. Вып. 3. С. 62–68.
- Коваленко В.И., Ибрагимова С.С., Шумный В.К. Триппинг и его влияние на жизненный цикл цветка и завязываемость бобов у люцерны // С.-х. биология. 1987а. № 4. С. 20–27.
- Коваленко В.И., Ибрагимова С.С., Шумный В.К. и др. Триппинг и эволюция системы размножения видов рода *Medicago L.* // С.-х. биология. 1987б. № 8. С. 35–40.
- Орел Л.И., Константинова Л.Н., Огородникова В.Ф., Дзюбенко Н.И. Фертильность семян люцерны и методы ее оценки // Сб. науч. тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. Л.: ВИР, 1986. Т. 99. С. 10–17.
- Понамарев А.Н. Экология цветения и опыления злаков и люцерны // Ботан. журнал. 1954. Т. 39. № 5. С. 706–720.
- Суриков И.М. Генетика внутривидовой несовместимости мужского гаметофита и пестика у цветковых растений // Усп. соврем. генетики. М.: Наука, 1972. Вып. 4. С. 119–169.
- Cooper D.C., Brink R.A. Partial self-incompatibility and the collapse of fertile ovules as factors affecting seed formation in alfalfa // J. Agric. Res. 1940. V. 60. № 7. P. 453–472.
- Sayers E.R., Murfy R.P. Seed set in alfalfa as related to pollen tube growth, fertilization, ovule abortion // Crop Sci. 1966. V. 6. № 4. P. 365–369.

**TRIPPING AND SEED PRODUCTIVITY IN PERENNIAL SPECIES
OF ALFALFA *MEDICAGO L.* UNDER OPEN POLLINATION AND FLOWERING**

V.I. Kovalenko, V.K. Shumny

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia

Summary

The performed study of seed productivity in perennial species of alfalfa demonstrated that, at a relatively high pollination level (72,9–85,4 %), the indicator of seed productivity – seed number per pollinated ovary – was low and varied from 18,6–27,4 %, depending on the species population. As mechanisms affecting the results of allogamous, autogamous and heterogamous types of pollination, growth rate of pollen tubes and structural features of alfalfa flowers – tripping, which disturbs their life cycle and time favourable for their normal fertilization, thereby differentiating the fertilizing capacity of pollen grain on stigma style, depending on growth rate of pollen tubes, – are considered. It is suggested that due to this mechanism, on the background of a total decrease in seed productivity of the population, a relatively higher proportion of seed offspring from fertilization of ovules with pollen of other plants is maintained. This plays a positive part in survival of alfalfa as a perennial form because of keeping unaltered a definite heterozygosity level in the population.