

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ЦВЕТЕНИЯ, РАЗНООБРАЗИЕ СЕКСУАЛЬНЫХ ТИПОВ И СЕМЕННАЯ ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНАЯ ФУНКЦИЯ У СОЛЯНКИ ВОСТОЧНОЙ *Salsola orientalis* S.G. Gmel.

Э.З. ШАМСУТДИНОВА

Вопросы репродуктивной биологии изучены у многих экономически значимых культурных растений, однако у новых вводимых в культуру видов, в особенности у аридных кормовых растений, биология цветения, типы опыления, воспроизводство семенной продукции и другие аспекты практически не исследованы. Солянка восточная (*Salsola orientalis* S.G. Gmel.) — галоксерофитный полукустарничек высотой 35-55 см, с корневой системой универсального типа и длительным периодом вегетации (250-254 сут). Она исключительно засухоустойчива и толерантна к солевому стрессу, служит ценным кормовым пастбищным растением в пустынях Центральной Азии, хорошо поедается овцами и верблюдами, особенно в осенне-зимнее время на пастбищах. Солянка восточная — полиморфный вид, состоящий из множества внутривидовых экотипов, популяций и биотипов, различающихся между собой экологической устойчивостью и кормовой продуктивностью. Мы изучали биологию цветения, внутривидовое популяционное разнообразие сексуальных типов и семенную воспроизводительную функцию у солянки восточной. Семена разных эколого-географических форм этого растения были собраны в аридных районах Таджикистана, Киргизстана, Узбекистана, а затем высеяны в пустыне Карнабчуль (Узбекистан, Самаркандская обл., Госплемзавод «Карнаб»). Репродуктивную биологию изучали в коллекционном питомнике солянки восточной по методике А.Н. Пономарева. Размер делянки — 100 м². Для оценки выхода полноценных семян подсчитывали число функционально женских цветков на каждом растении во всех популяциях. Тип опыления у солянки восточной определяли опытным путем с изоляцией растений и отдельных соцветий. Признак беззародышевости выявляли как у семян, собранных в разных эколого-географических районах, так и у трех сортов солянки восточной: Первенец Карнаба, Солнечный и Саланг. Семена перечисленных селекционных сортов были разделены на три фракции по размеру (крупные, средние и мелкие) с одновременным определением массы 1000 семян каждой фракции. Установлено, что солянка восточная относится к перекрестно-ветроопыляемым растениям. Самоопыления у нее не наблюдалось, поскольку к моменту выхода тычинок у обоеполых цветков пестик бурел и становился сухим. Цветение начиналось в июне и продолжалось до середины июля, в самый жаркий период. Однако раскрытие и пыление цветков происходило в утренние часы, то есть в более прохладное время суток, при температуре 25-26 °С и относительной влажности воздуха 26-65 %. Самонесовместимость, препятствующая самооплодотворению, у солянки восточной не ограничивалась диогогамией (неодновременным созреванием мужских и женских генеративных структур гермафродитных особей), а сочеталась с другими приспособлениями к перекрестному опылению: наличием женских и переходных форм цветков с длинными лопастями рыльца пестика, а также присутствием в популяции растений, несущих только функционально женские цветки. Надежность перекрестного опыления у солянки восточной обеспечивалась как системами генетической несовместимости, так и структурными особенностями цветка. Вид был отнесен к трехдомным растениям, поскольку в популяции имелись особи только с тычиночными цветками; с гермафродитными и пестичными цветками; несущие только пестичные цветки. Значительное увеличение числа пестичных цветков у солянки восточной наблюдалось в более влажные годы. Наибольшей полевой всхожестью отличались фракции семян со средними размерами и массой 1000 семян. Установлен широкий диапазон изменчивости семян по признаку беззародышевости (от 0-2 % до 98-100 %). С ростом семенной продуктивности по мере старения растений их беззародышевость росла. Отбор растений по невысокой беззародышевости позволит увеличить их число в новых популяциях. Аналогичного результата можно добиться подбором родительских форм, обладающих низким процентом беззародышевости для скрещивания с целью получения новых популяций с еще большим количеством женских форм. В обоих случаях можно получать перспективный исходный материал для выведения сортов с низкой долей беззародышевости и высокой лабораторной и полевой всхожестью семян. Представленные результаты имеют существенное значение для обоснования рациональных схем селекционно-семеноводческой работы с солянкой восточной в аридных зонах Центральной Азии и России.

Ключевые слова: солянка восточная, биология цветения, сексуальный тип, внутривидовое разнообразие, тип опыления.

Основополагающий вклад в репродуктивную биологию растений внесли отечественные ученые (1-3). Особое развитие получили представления об эмбриогении (4), полиэмбрионии (5), генетической гетерогенности семян (6, 7), об автономности зародыша (8), эмбриологических основах

андроклинной гаплоидии (9, 10). Эти фундаментальные знания были использованы при разработке эффективных технологий создания сортов и линий пшеницы, ячменя, подсолнечника (11-13), а также методов тиражирования ценных генотипов у редких видов растений для сохранения их биоразнообразия и расширенного воспроизводства ресурсов (14-16). Дальнейшие исследования касались происхождения разных типов зародышевых мешков и семязачатков, процессов оплодотворения, особенностей морфогенетических структур и развития семени, роли гетероспермии в семенном размножении (17-19). Были получены данные о роли позиционного контроля в специализации клеток женского гаметофита (20, 21), установлена их способность к полиэмбрионии, выяснены цитоэмбриологические механизмы межвидовой и межлинейной гибридизации у экономически значимых видов культурных растений (22, 23). Достижения репродуктивной биологии стали теоретической базой для обоснования эффективных (инновационных) методов селекции (23, 24), воспроизводства биологических ресурсов (25), сохранения биоразнообразия (26) и создания биотехнологических способов массового размножения ценных генотипов (27, 28).

Вопросы репродуктивной биологии достаточно хорошо изучены у многих экономически значимых культурных растений, однако у вводимых в культуру видов, в особенности у аридных кормовых растений, биология цветения, типы опыления, воспроизводство семенной продукции и другие аспекты практически не исследованы (29). К числу таких видов относится галоксерофитный полкустарничек солянка восточная (*Salsola orientalis* S.G. Gmel.), который широко используется для восстановления кормовой производительности деградированных пастбищ в аридных районах Центральной Азии и России (29). Солянка восточная — это многолетнее растение с глубоко проникающей в почву корневой системой универсального типа, которое обладает исключительно высокой засухоустойчивостью и толерантностью к солевому стрессу, служит ценным кормовым растением на аридных пастбищах Центральной Азии, хорошо поедается овцами и верблюдами, особенно в осенне-зимний сезон (29).

Солянка восточная — полиморфный вид, состоящий из множества внутривидовых экотипов, популяций и биотипов (29). Внутривидовые экотипические и популяционные формы, появившиеся в процессе эволюции в экологически различающихся климатических и эдафических условиях аридных зон, наделены разным адаптивным и продуктивным потенциалом. Таким экотипическим и популяционным разнообразием солянки восточной по экологическим и хозяйственно ценным признакам предопределяется возможность ее селекционного улучшения для формирования более высокопродуктивных засухо- и солеустойчивых сортов.

Отечественный и зарубежный опыт селекции кормовых растений, свидетельствует о том, что ее успехи во многом зависят от знания репродуктивной биологии. В представленной работе мы впервые экспериментально установили, что солянка восточная относится к перекрестно-ветроопыляемым трехдомным растениям. Надежность перекрестного опыления обеспечивается системой генетической несовместимости и структурными особенностями цветка. Изучены суточный и сезонный ритмы цветения этого вида в экстремально жестких ксеротермических условиях аридного климата Центрально-азиатского региона, поэтапно описан процесс раскрытия и пыления цветков. Установлен характер проявления беззародышевости, ее зависимость от условий года, в результате чего выявлена широкая изменчивость семян по этому признаку. Предложен способ отбора растений с невысокой беззародышевостью и высокой всхожестью семян.

Нашей целью было изучение особенностей биологии суточного и

сезонного ритма цветения, а также оценка внутривидового популяционно-го разнообразия сексуальных типов растений и семенной воспроизводительной функции у солянки восточной в связи с задачами селекции и семеноводства в аридных районах Центральной Азии и России.

Методика. Семена разных эколого-географических форм солянки восточной были собраны в аридных районах Таджикистана, Киргизстана, Узбекистана, а затем высеяны в пустыне Карнабчуль (Узбекистан, Самаркандская обл., Госплемзавод «Карнаб») (1998-1999 годы). Репродуктивную биологию исследовали в коллекционном питомнике по методике А.Н. Пономарева (30). Размер опытной делянки — 100 м² (30).

Наблюдения за строением и динамикой раскрытия цветка (полевые условия, начало июня) вели с помощью луп разного увеличения с интервалом 15-20 мин с 6.00 до 20.00 при одновременном учете температуры и относительной влажности воздуха. Измеряли соцветия в длину и ширину при помощи миллиметровой ленты (25 в каждом из 4 повторений), а также все цветки в нижних и верхних частях соцветий. Число цветков за 1 сут учитывали на 3 растениях среднего размера каждого экотипа. При изучении сезонного ритма цветения число цветков подсчитывали ежедневно в течение всего сезона (с начала цветения до появления последнего цветка) 4 раза в сутки — дважды с 6.00 утра до 12.00 и дважды с 13.00 до 20.00. Цветки разных сексуальных типов подсчитывали на всех растениях каждого экотипа в течение всего цветения.

Выход полноценных семян оценивали по числу функционально женских цветков на каждом растении во всех популяциях. Выбирали самый длинный генеративный побег 2-го порядка и подсчитывали снизу вверх сначала все цветки, затем только женские. Определяли соотношение мужских и обоеполых особей с функционально женскими цветками.

Тип опыления солянки восточной изучали в опыте с изоляцией: целое и половину растения заключали в каркас, обитый со всех сторон бязью; отдельные соцветия изолировали в пергаментные мешочки. После созревания семена подсчитывали. Для определения беззародышевости семян в каждой популяции с каждого растения срезали самый длинный генеративный побег, семена которого обрушивали и помещали в индивидуальный бумажный пакетик с указанием номеров образца и растения. Из каждого такого пакетика в отдельные пакетики отбирали четыре пробы по 100 семян. Эти пакетики опускали в сосуд с водой, оставляли на 1 сут, после чего извлекали и высушивали. Из плодиков легким сжатием на стекло выдавливали зародыши. Подсчитывали долю беззародышевых на каждые 100 проверяемых плодов. При изучении беззародышевости у сортов солянки восточной Первенец Карнаба, Сенокосный (Всесоюзный НИИ каракулеводства, г. Самарканд) и Саланг (Всероссийский НИИ кормов им. В.Р. Вильямса) семена разделяли на фракции (крупные, средние и мелкие), определяя массу 1000 семян каждой фракции. Зависимость беззародышевости семян от сорта и возраста растений изучали в коллекционном питомнике, заложенном в 1990 году.

Статистическую обработку экспериментальных данных проводили методами дисперсионного и корреляционного анализа (31).

Результаты. Климат в регионе проведения опытов был континентальным, лето жаркое и сухое, зима холодная. Почвы — серо-бурые супесчаные, среднесоленные, хлоридно-сульфатного типа. Среднегодовая температура воздуха составляла +16 °С, в июне-июле в тени она достигала +40-45 °С, в январе опускалась до -18...-20 °С. Годовая сумма атмосферных осадков — 180 мм с колебаниями по годам 160-250 мм. Происхождение

ние исследуемых образцов солянки восточной представлено в таблице 1.

1. Перечень образцов (экотипов) солянки восточной (*Salsola orientalis* S.G. Gmel.), использованных при изучении биологии цветения

Номер по каталогу	Происхождение образца	Почвы	Среднегодовая сумма осадков, мм
к-9	Таджикистан, Ленинабадская область, пос. Фараб, предгорная полупустыня	Светлые сероземы, суглинистые, слабозасоленные	290
к-10	Таджикистан, г. Канибадам, пос. Куткан, предгорная полупустыня	Сероземы суглинистые, слабозасоленные, сульфатно-хлоридного типа	300
к-11	Таджикистан, г. Курган-Тюбе, окрестности города (пункт 1), предгорная полупустыня	Светлые сероземы, суглинистые, средnezасоленные	280
к-12	Таджикистан, г. Курган-Тюбе, окрестности города (пункт 2), предгорная полупустыня	Светлые сероземы, супесчаные, слабозасоленные	280
к-13	Киргизстан, окрестности г. Таш-Кумыр, подгорные равнины	Светлые сероземы, суглинисто-щербчатые	270
к-14	Узбекистан, Наманганская обл., Чустский р-н, предгорная полупустыня	Светлые сероземы, суглинистые	290
к-15	Таджикистан, Айнинский р-н, пос. Ашт, подгорные равнины	Светлые сероземы, суглинистые, слабозасоленные	230
к-16	Киргизстан, г. Талас, пос. Булак, предгорная полупустыня	Средние сероземы, суглинистые	310
к-17	Киргизстан, Ошская обл., пос. Хайдаркан, предгорная полупустыня	Типичные сероземы, суглинистые, слабозасоленные	320
к-18	Таджикистан, окрестности г. Исфара, пос. Горка, подгорные равнины	Светлые сероземы, суглинистые, средnezасоленные	285

Цветки у солянки восточной были собраны в метельчатые соцветия по одному, обоеполые, сидячие, расположение спиральное. Пестик выходил с некоторым опережением тычинок. Чашечка состояла из пяти пленчатых светло-зеленых чашелистиков, сложенных, как у початка кукурузы, чуть перекрывающихся друг друга. На поверхности имелись волоски. Чашечка нераскрывающаяся, имела пять свободных тычинок, расположенных кругом у основания пестика. При выходе тычинок пыльники оказывались удалены от пестика на значительное расстояние. Тычинки одинаковые по размеру. Тычиночные нити белого цвета, в поперечном сечении округлые. Пыльники желтого, кремового и розового цвета. Пестик в цветке один, без столбика. Рыльце двухлопастное с множеством сосочков. Завязь верхняя. При цветении чашечка оставалась в сомкнутом состоянии, напоминая колбочку, в горлышке которой были сгруппированы тычиночные нити. В безветренную погоду пыльца падала на рыльце своего же пестика. Рассматривая под микроскопом пестик еще не цветших бутонов, можно было увидеть на нем множество сосочков, на которых накопились пыльцевые зерна. Этот факт свидетельствовал о том, что еще до выхода своих тычинок пестик получал достаточное количество пыльцы от цветков соседних растений.

Цветение солянки восточной в условиях пустыни Карнабчуль начиналось в мае и продолжалось до середины июля, в самый жаркий период времени, когда температура воздуха поднималась до 40-41 °С, а относительная влажность воздуха падала до 6-7 %. Однако раскрытие и пыление цветков происходило утром, при температуре воздуха 25-26 °С и относительной влажности 26-65 %. На растущих генеративных веточках одновременно с цветением, которое шло акропетально, продолжали закладываться новые бутоны. В октябре появлялись зрелые семена с крылатками и развитым спирально-закрученным зародышем. Пик цветения приходился на конец июня—июль. Цветки были протерогиничными, и цветение протекало следующим образом. Сначала из околоцветника показывалось двухлопастное сильно опушенное рыльце. На 2-е-3-и сут с 6.30 до 7.30 начинали бывать расти тычиночные нити, которые выносили ярко окрашенные

пыльники из околоцветников. Цветение шло нарастающим темпом, с максимумом раскрытия цветков в 8.30-9.30 и заканчивалось с появлением единичных цветков к 12.30-13.00. Выдвижение пыльников и пыление наступало через 40-50 мин после раскрытия цветочных чешуй. Каждый пыльник лопался продольной трещиной и начинал пылить. Пыление было обильным и скоротечным: 10-15 мин в теплые дни, 30-40 мин — в облачные. Цветок оставался открытым 5-6 ч.

В цветении солянки восточной мы выделили следующие подфазы: появление рылец пестика (женская подфаза) (2-3 сут); распускание тычинок и пыление (1,0-1,5 ч); конец цветения, закрытие цветка (4-7 ч). На побегах имелись цветки в разных стадиях цветения: одни выбрасывали тычинки, другие начинали пылить, третьи интенсивно пылили, четвертые полностью освобождались от пыльцы, пятые закрывались (возвращались в первоначальное состояние), группируя в центре освободившиеся от пыльцы побуревшие тычинки. Благодаря такому цветению достигалось более эффективное опыление солянки восточной, а следовательно, и оплодотворение.

Судя по строению цветков и наличию в популяциях растений с полным отсутствием обоеполюх цветков, солянку восточную можно отнести к перекрестно-ветроопыляемым видам. Самоопыления не происходило, поскольку к моменту выхода тычинок у обоеполюх цветков пестик бурел и становился сухим. Известно, что у покрытосеменных наиболее распространена гомоморфная несовместимость видов, когда популяции однородны в отношении признаков цветка. Гомоморфная несовместимость обнаружена в таких крупных систематических группах, как сем. *Compositae*, *Cruciferae*, *Gramineae*, *Leguminosae*, *Rosaceae* и *Solanaceae*. Сюда же относятся представители рода *Salsola* (сем. *Chenopodiaceae*) (1, 4).

О перекрестном типе опыления у солянки восточной свидетельствовали результаты опытов по изоляции целого и половины куста. В обоих вариантах плоды не завязывались (табл. 2).

2. Завязывание плодов солянки восточной (*Salsola orientalis* S.G. Gmel.) в культуре в полынно-эфемеровой пустыне Карнабчуль (*M±m*, Узбекистан, Самаркандская обл., засушливый год, среднегодовая сумма осадков 130 мм)

Вариант	Число заложённых бутонов	Число полноценных плодов
	Без изоляции	
Целый куст	6,60±0,60/100	5,40±0,49/100
Половина куста	4,37±0,50/100	3,80±0,34/86,9
	При изоляции	
Целый куст	8,90±1,40/100	0
Половина куста	2,13±0,29/100	0

Примечание. Перед и после косой черты — соответственно абсолютные значения, шт., и относительные значения, %

В большинстве исследований систем воспроизводства у растений основное внимание уделено проблеме самонесовместимости как главному звену генетического контроля размножения у перекрестноопыляющихся видов. Однако не меньшее значение в обеспечении перекрестного опыления и надежности функционирования систем несовместимости у ветроопыляемых видов имеют способы опыления, жизненный цикл цветка, его сексуальный тип и структурные особенности. Очевидно, что только в совокупности эти звенья обуславливают перекрестное опыление и, как следствие, сложную гетерозиготность особей в популяции (1, 12, 18).

Известно, что у таких аридных кормовых растений (29), как кохия простертая и солянка восточная, самонесовместимость, препятствующая самооплодотворению, не ограничивается диогогамией (неодновременным созреванием мужских и женских генеративных структур), а сочетается с

другими приспособлениями к перекрестному опылению: наличием женских и переходных форм цветков (с длинными лопастями рыльца пестика).

У солянки восточной растения с женскими цветками в момент цветения отличались от гермафродитных интенсивно зеленым цветом чашечки, которая не раскрывалась. Особи с обоеполыми цветками в утренние часы имели светло-желтую и оранжевую окраску цветков. Только после полного опыления (при закрытии чашелистиков) они вновь приобретали зеленоватый цвет. Эти различия позволяли легко обнаружить стерильные растения. Кроме того, цветок стерильного растения был больше похож на бутон, имеющий в центре двухлопастной пестик, по величине превышая в 1,0-1,5 раза пестик фертильного растения. У стерильных форм пыльники внутри чашечки не растрескивались и оставались нераскрытыми до созревания семян. Окраска пыльцы — от светло-желтой до белой. Пыльники стерильных растений были меньше по размеру, сморщенные, пыльца имела щуплую (не сферическую) форму, в диаметре 7-9 мм (против 29-31 мм у фертильных). Можно предположить, что для некоторых популяций солянки восточной характерна дистилия, то есть наличие двух типов растений: с короткими тычиночными нитями и очень вытянутыми лопастями рыльца пестиков; со сравнительно высокими тычиночными нитями, крупными пыльниками и короткими лопастями рыльца пестиков. По имеющимся данным (20, 32), у других видов цветковых растений существует связь между гетеростилией и раздельнополостью. Короткостолбчатые (с короткими лопастями рыльца) растения представляют собой аналог мужских форм, длинностолбчатые (или с вытянутыми лопастями) — женских.

3. Доля (%) функционально женских цветков в популяциях солянки восточной (*Salsola orientalis* S.G. Gmel.) разного эколого-географического происхождения в зависимости от условий года (коллекционный питомник, Узбекистан, Самаркандская обл.)

Номер по каталогу	Густота стояния растений, шт/100 м ²	1-й год (засушливый, среднегодовая сумма осадков 130 мм)		2-й год (влажный, среднегодовая сумма осадков 283 мм)	
		в среднем	от-до	в среднем	от-до
к-9	18	28	15-50	36	20-55
к-10	82	36	8-65	44	26-58
к-11	82	41	10-63	49	12-90
к-12	14	24	10-48	34	19-60
к-13	13	24	13-41	32	20-60
к-14	58	47	19-71	55	32-86
к-15	26	36	15-63	47	36-70
к-16	66	47	9-82	53	20-98
к-17	56	43	15-72	52	30-89
к-18	30	40	13-73	44	28-64

Значительное увеличение числа пестичных цветков солянки восточной наблюдалось в более влажном году (табл. 3). Недостаток влаги задерживал образование и развитие женских цветков и вел к преобладанию мужских. Оптимальное увлажнение, напротив, способствовало увеличению числа женских цветков и изменению соотношения цветков на растении в их пользу. Это приводило к значительному увеличению семенной продуктивности каждого растения и урожая семян солянки восточной.

Как правило, селекционные сорта более однородны по морфологическим и эколого-биологическим характеристикам, поэтому беззародышевость семян была изучена у трех сортов солянки восточной. Размер семян у Первенца Карнаба колебался от 6,2 (крупные) до 3,8 мм (мелкие), а масса 1000 семян составляла 7,4-5,4 г. Аналогичная связь между фракциями семян и их массой наблюдалась у сортов Сенокосный и Саланг. Фракции со средними размерами и массой 1000 семян имели большую полевую всхожесть, чем представленные крупными и мелкими семенами (табл. 4).

В значительной мере это объясняется тем, что в крупных фракциях нередко встречались низкокачественные семена, а среди сравнительно мелких обнаруживались полноценные.

4. Всхожесть семян селекционных сортов солянки восточной (*Salsola orientalis* S.G. Gmel.) в зависимости от их фракционного состава (коллекционный питомник, Узбекистан, Самаркандская обл., засушливый год, среднегодовая сумма осадков 130 мм)

Сорт	Фракция	Размер семян, мм	Масса 1000 семян, г	Полевая всхожесть, %
Первенец Карнаба	Крупные	6,2	7,4	13,5
	Средние	5,3	6,2	20,0
	Мелкие	3,8	5,4	4,3
Сенокосный	Крупные	5,7	7,0	11,7
	Средние	4,6	6,6	13,5
	Мелкие	3,8	5,0	6,8
Саланг	Крупные	6,5	8,4	14,5
	Средние	5,8	7,2	15,8
	Мелкие	4,0	6,4	7,0

Одной из причин, нарушающих связь размеров и массы семян с показателями их биологической беззародышевости, могла быть невыполненность. Несмотря на важность этого признака для характеристики посевного материала, он мало изучен из-за отсутствия достаточно простого и объективного метода определения.

5. Беззародышевость семян (%) солянки восточной (*Salsola orientalis* S.G. Gmel.) разного эколого-географического происхождения в зависимости от условий года (коллекционный питомник, Узбекистан, Самаркандская обл.)

Номер по каталогу	Густота стояния растений, шт/100 м ²	1-й год (засушливый, среднегодовая сумма осадков 130 мм)		2-й год (влажный, среднегодовая сумма осадков 283 мм)	
		в среднем	от-до	в среднем	от-до
к-9	18	66	52-85	64	19-96
к-10	82	64	17-95	52	0-100
к-11	82	69	27-90	51	10-90
к-12	14	76	57-90	57	26-80
к-13	13	48	49-77	62	26-88
к-14	58	56	29-90	48	4-98
к-15	26	69	29-75	55	34-74
к-16	66	56	18-91	52	8-98
к-17	56	57	28-98	46	0-100
к-18	30	54	27-87	50	18-84

В наших опытах средняя беззародышевость у диких образцов солянки восточной в разные годы колебалась от 48 до 76 % и от 46 до 64 % (табл. 5). Во влажный год этот показатель у всех образцов был на 2-19 % ниже, чем в засушливый, при этом были обнаружены растения практически с нулевой и со 100 % беззародышевостью. Растения с нулевой беззародышевостью принадлежали к популяциям к-10, к-11 и к-18 (Таджикистан), к-14 (Узбекистан) и к-13, к-17 (Киргизия).

6. Семенная продуктивность и беззародышевость семян солянки восточной (*Salsola orientalis* S.G. Gmel.) в зависимости от сорта и возраста растений (коллекционный питомник, Узбекистан, Самаркандская обл.)

Сорт	Возраст растений								НСР ₀₅
	1 год		2 года		3 года		8 лет		
	СП	Б	СП	Б	СП	Б	СП	Б	
Сенокосный	4,7	41,9	13,7	49,5	48,7	52,0	154,7	57,8	3,9
Саланг	3,8	40,9	19,3	45,0	40,7	52,3	136,5	62,2	2,5
Первенец Карнаба	5,5	46,9	—	—	49,7	47,7	144,7	65,5	3,6

Примечание. СП — семенная продуктивность, г; Б — беззародышевость семян, %. Прочерки означают, что данные отсутствуют.

С возрастом растений беззародышевость возрастала с 41,9 до 65,5 %, причем различия крайних значений у большинства сортов были достовер-

ны (табл. 6). Наименьший показатель отмечали у сорта Сенокосный, формировавшего от 41,9 % беззародышевых семян в 1-й год жизни до 57,8 % — на 8-й год. Также наблюдался постоянный рост индивидуальной семенной продуктивности у всех сортов в зависимости от возраста (см. табл. 6). На 1-м году жизни она колебалась от 3,8 до 5,5 г на растение, к 8-му — увеличилась в 26 раз у сорта Первенец Карнаба и в 35 раз у сорта Саланг. Была обнаружена обратно пропорциональная зависимость между семенной продуктивностью и зародышевой. С ростом семенной продуктивности по мере старения растений их беззародышевость увеличивалась.

Таким образом, солянка восточная относится к перекрестно-ветроопыляемым растениям. Самоопыления у нее не наблюдается, поскольку к моменту выхода тычинок у обоеполюх цветков пестик буреет и становится сухим. Цветение солянки восточной начинается в мае и продолжается до середины июля в самый жаркий период, однако раскрытие и пыление цветков происходит в утренние часы при температуре 25–26 °С и относительной влажности воздуха 26–65 %. Самонесовместимость, препятствующая самооплодотворению, у солянки восточной не ограничивается диогогамией и сочетается с другими приспособлениями к перекрестному опылению — наличием женских и переходных форм цветков, а также присутствием растений, несущих только функционально женские цветки. Надежность перекрестного опыления обеспечивается как системами несовместимости, так и структурными особенностями цветка. Обнаружение женских растений среди популяций солянки восточной дает основание относить вид к трехдомным, поскольку в популяции этого полукустарничка имеются особи только с тычиночными цветками, гермафродитными и пестичными цветками, а также несущие только пестичные цветки. Средняя беззародышевость семян колеблется от 48 до 76 %. Изменчивость по этому признаку (от 0–2 % до 98–100 %) создает широкий селекционный фон для отбора растений с очень низкой беззародышевой и увеличения их числа в популяции. Аналогичного результата можно добиться подбором родительских форм с низкой долей беззародышевых семян для скрещивания и получения популяций с увеличенным числом женских форм. В обоих случаях можно создавать перспективный исходный материал для выведения сортов с низкой беззародышевой и высокой лабораторной и полевой всхожестью.

ФГБНУ Всероссийский НИИ кормов им. В.Р. Вильямса, Поступила в редакцию
141055 Россия, Московская обл., г. Лобня, ул. Научный городок, корп. 1, 21 марта 2016 года
e-mail: daplant@mtu-net.ru

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2016, V. 51, № 6, pp. 951–960

BIOLOGY OF FLOWERING, DIVERSITY OF SEXUAL TYPES AND SEED PRODUCTION IN *Salsola orientalis* S.G. Gmel.

E.Z. Shamsutdinova

W.R. Williams All-Russian Fodder Research Institute, Federal Agency of Scientific Organizations, korp. 1, ul. Nauchnii Gorodok, Lobnya, Moscow Province, 141055 Russia, e-mail daplant@mtu-net.ru
Received March 21, 2016 doi: 10.15389/agrobiol.2016.6.951eng

Abstract

Reproductive biology of many cultivated plants has been studied in detail whereas in newly introduced, especially arid fodder species, different aspects of flowering, pollination, reproduction, seed production, etc., should be understood. *Salsola orientalis* S.G. Gmel. is a dwarf semi shrub haloxerophyte plant vegetated for a long period (250–254 days), 35–55 cm in height, with the root system of the generic type that penetrates the soil to a depth of 5–8 m. The species is extremely drought-resistant and tolerant to salt stress so this is a valuable fodder pasture plant in the deserts of Central Asia, well eaten by sheep and camels, especially in autumn and winter. *Salsola orientalis* is a

polymorphic species consisting of a plurality of intraspecific ecotypes, populations and biotypes which differ in environmental sustainability and fodder productivity. *S. orientalis* is considered promising for breeding due to intraspecific plant polymorphism on adaptiveness and productivity. Here we report the data on flowering, intraspecific diversity of sexual types in population, and seed reproductive function of *S. orientalis*. The seeds were collected in arid, geographically and environmentally distinct areas of Tajikistan, Kyrgyzstan, Uzbekistan, and sown in the Desert Karnabchul (Uzbekistan, Samarkand region, Karnab). Karnabchul is characterized by hot summers (+40-45 °C in June-July) and dry climate (annual precipitation of 180 mm with 100-250 mm fluctuations). The soil is grey-brown, middle-saline. This study was carried out in the nursery (each plot of 100 m² in size) by the method of A.N. Ponomarev. The number of functionally female flowers on each plant in all populations was estimated. The type of pollination was determined in experiments with isolation of individual plants and flowers. Embryonless seeds were found among the specimen collected in different eco-geographical areas and in three tested *S. orientalis* varieties (Perventz Karnaba, Solnechnyi and Salang). The seed of these varieties were divided into three fractions by size (large, medium and small) and weight of 1000 seeds. We found that the flowers in *S. orientalis* were cross-wind-pollinated. Self-pollination does not occur, since by the time of stamen appearance in bisexual flowers the pistil turns brown and dry. *S. orientalis* flowering begins in June and lasts until mid-July, the hottest season. However, the disclosure and the dusting of the flowers occur in the cooler morning hours (at a temperature of 25-26 °C and relative humidity of 26-65 %). In *S. orientalis*, self-incompatibility to avoid self-fertilization is not limited to dichogamy (i.e., non-simultaneous maturation of male and female generative structures of hermaphrodite individuals), and also combined with other adaptations to cross-pollination. These are the presence of female flowers and intermediate flowers with long stigma lobes of the pistil, and emergence of the plants with only functionally female flowers. The cross-pollination in *S. orientalis* is provided by both genetic incompatibility and structure of the flower. We attributed *S. orientalis* species to trioecious plants because i) only staminate flowers, ii) hermaphrodite and pistillate flowers, and iii) only pistillate flowers were characteristic of the individuals in the population. A wide variation on embryoless seed ratio (from 0-2 % to 98-100 %) was found in *S. orientalis*. Hence, selection makes it possible to increase the number of plant with low embryoless seed ratio in the population. Similar result can be achieved when using the parental forms with low percentage of embryoless seeds in breeding to obtain population with more frequent female forms. In both cases, you can get perspective parental forms for breeding varieties with low percentage of embryoless seeds and increased seed germination. Our findings are essential for development of *S. orientalis* breeding and seed production in the arid zones of Central Asia and Russia.

Keywords: *Salsola orientalis*, flowering, sex type, intrapopulation diversity, pollination type.

REFERENCES

1. *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. V. 3. Reproductive systems.* T.B. Batygina (ed.). USA, Enfield (NH), 2009.
2. L'vova I.N., Murashev V.V. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 16: Biologiya*, 2005, 3: 38-43 (in Russ.).
3. Anisimova I.N., Gavrilova V.A., Timofeeva G.I. *Materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii «Sovremennye problemy nauchnogo obespecheniya proizvodstva podsolnechnika», posvyashchennoi 120-letiyu so dnya rozhdeniya akademika V.S. Pustovoita.* [Proc. Int. Conf. «Current scientific aspects of sunflower production»]. Krasnodar, 2006: 162-174 (in Russ.).
4. Bragina E.A., Batygina T.B., Looks Yu.A. Reproduction system and repatriation in orchids. *Proc. I Int. School for young scientists «Embryology and biotechnology»*. St. Petersburg, 2005: 33.
5. Batygina T.B. Sexyl and asexual processes in reproductive systems of flowering plants. *Acta Biologica Cracoviensia. Ser. Bot.*, 2006, 47(1): 51-60.
6. Batygina T.B., Vinogradova G.Yu. *Ontogenez*, 2007, 38(3): 1-26 (in Russ.).
7. Voronova O.N., Gavrilova V.A. *Botanicheskii zhurnal*, 2007, 92(10): 1535-1544 (in Russ.).
8. Harrison C.J., Alvey E., Henderson I.R. Meiosis in flowering plants and other green organisms. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(11): 2863-2875 (doi: 10.1093/jxb/erq191).
9. Anisimova G.M., Shamrov I.I., Yakovleva O.V. *Botanicheskii zhurnal*, 2005, 90(10): 1499-1516 (in Russ.).
10. Kruglova N.N., Batygina T.B., Gorbunova V.Yu., Titova G.E., Sel'dimirova O.A. *Embriologicheskie osnovy androklinii pshenitsy. Atlas /Pod redaktsiei I.I. Shamrova [Embryological bases of wheat androclina: Atlas. I.I. Shamrov (ed.)].* Moscow, 2005.
11. Sel'dimirova O.A., Titova G.E., Galin I.R., Kruglova N.N. *Izvestiya Samar'skogo NTS RAN*, 2013, 15(3): 1676-1679 (in Russ.).
12. Batygina T.B., Titova G.E., Vasil'eva V.E. *Innovatsii*, 2007, 2: 39-46 (in Russ.).
13. Vinogradova G.Yu. *Botanicheskii zhurnal*, 2013, 98(8): 959-974.
14. Babro A.A., Anisimova G.M., Shamrov I.I. *Rastitel'nye resursy*, 2007, 43(4): 1-13 (in Russ.).
15. Torshilova A.A., Titova G.E., Batygina T.B. Female reproductive structures and seed development in *Dioscorea nipponica* Makino (*Dioscoreaceae*). *Acta Biologica Cracoviensia*.

- Ser. Bot.*, 2003, 45(1): 149-154.
16. Titova G.E. *Botanicheskii zhurnal*, 2012, 97(9): 1-26 (in Russ.).
 17. Vinogradova G.Yu. *Materialy Mezhdunarodnoi konferentsii «Biotekhnologiya kak instrument sokhraneniya bioraznoobraziya rastitel'nogo mira»* [Proc. Int. Conf. «Biotechnology as a tool in saving flora biodiversity»]. Simferopol, 2014: 264-265 (in Russ.).
 18. Voronova O.N. Integumentary embryony in CMS sunflower line. *Russ. J. Dev. Biol.*, 2010, 41(6): 394-399 (doi: 10.1134/S106236041006007X).
 19. Voronova O.N. Developmental of female reproductive structures and apomixes in some CMS lines of sunflower. *Helia*, 2013, 6: 47-60 (doi: 10.2298/HEL1358047V).
 20. Batygina T.B., Osadtschiy J.V. Polyembryony: Twins — the result of vegetative propagation. *The International Journal of Plant Reproductive Biology*, 2013, 5(1): 21-27.
 21. Brundrett M.C. Mycorrhizal associations and other means of diversity of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil*, 2009, 320(1-2): 37-77 (doi: 10.1007/s11104-008-9877-9).
 22. Munafò Jr. J.P., Gianfagna T.J. Quantitative analysis of steroidal glycosides in different organs of Easter lily (*Lilium longiflorum* Thunb.) by LC-MS/MS. *J. Agr. Food Chem.*, 2011, 59(3): 995-1004 (doi: 10.1021/jf1036454).
 23. Essl F., Biry K., Brandes D., Broennimann O., Bullock J.M., Chapman D.S., Chauvel B., Dullinger S., Fumanal B., Guisan A., Karrer G., Kazinczi G., Kueffer C., Laitung B., Lavoie C., Leitner M., Mang T., Moser D., Müller-Schärer H., Petitpierre B., Richter R., Schaffner U., Smith M., Starfinger U., Vautard R., Vogl G., Lippe M., Föllak S. Biological flora of the British isles: *Ambrosia artemisiifolia*. *J. Ecol.*, 2015, 103(4): 1069-1098 (doi: 10.1111/1365-2745.12424).
 24. Habben J.E., Bao X., Bate N.J., Debruin J.L., Dolan D., Hasegawa D., Helentjaris T.G., Lafitte R.H., Lovan N., Mo H., Reimann K., Schussler J.R. Transgenic alteration of ethylene biosynthesis increases grain yield in maize under field drought-stress conditions. *Plant Biotechnol. J.*, 2014, 12(6): 685-693 (doi: 10.1111/pbi.12172).
 25. Van Dijk H., Hautekietete N.C. Evidence of genetic change in the flowering phenology of sea beets along a latitudinal cline within two decades. *J. Evolution. Biol.*, 2014, 27(8): 1572-1581 (doi: 10.1111/jeb.12410).
 26. Dem'yanova E.I. *O postanovke antiologicheskikh issledovaniy v usloviyakh introduktsii. Mat. Mezhd. nauch. konf. «Biologicheskoe raznoobrazie. Introduktsiya rastenii»* [Proc. Int., Conf. «Biodiversity. Plant introduction»]. St. Petersburg, 2011: 211-213 (in Russ.).
 27. Russell S.D., Gou X., Wei X., Yuan T. Male gamete biology in flowering plants. *Biochemical Society Transactions*, 2010, 38(2): 598-603 (doi: 10.1042/BST0380598).
 28. Barrett S.C.H. Understanding plant reproductive diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 2010, 365(1537): 99-109 (doi: 10.1098/rstb.2009.0199).
 29. Shamsutdinov Z.Sh., Kosolapov V.M., Savchenko I.V., Shamsutdinov N.Z. *Ekologicheskaya restavratsiya pastbishch (na osnovani novykh sortov kormovykh galofitov)* [Eco-restoration of pastures using new varieties of fodder halophytes]. Moscow, 2009 (in Russ.).
 30. Ponomarev A.N. V knige: *Polevaya geobotanika* /Pod redaktsiei E.M. Lavrenko, A.A. Korchagina [In: Field geobotany. E.M. Lavrenko, A.A. Korchagin (eds.)]. Moscow-Leningrad, 1960, tom 2: 9-19 (in Russ.).
 31. Dem'yanova E.I. *Vestnik Permskogo universiteta. Seriya: Biologiya*, 2014, 2: 10-17 (in Russ.).
 32. Dospel'kov B.A. *Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoi obrabotki rezul'tatov issledovaniy)* [Methods of field trials (with statistical analysis)]. Moscow, 1985 (in Russ.).