

УДК 634.736:631.53(476)

О. В. Морозов, д-р биол. наук, профессор (БГТУ); Д. В. Гордей, магистрант (БГТУ)

**ВЛИЯНИЕ АЛЛОГАМИИ НА ЗАВЯЗЫВАЕМОСТЬ ПЛОДОВ  
ГОЛУБИКИ УЗКОЛИСТНОЙ (*VACCINIUM ANGUSTIFOLIUM* AIT.)  
ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В УСЛОВИЯХ БЕЛАРУСИ**

У *V. angustifolium*, интродуцируемой в условиях Беларуси, аллогамный тип опыления хорошо выражен и является фактором повышения урожайности. Создавая плантации генетически неоднородным посадочным материалом и обеспечивая таким образом возможность перекрестного опыления, можно достичь увеличения завязываемости плодов до 40%.

*V. angustifolium*, introduced in the conditions of Belarus, have a well expressed allogamic type of pollination which is a factor of increase of productivity. Creating plantations of genetically non-uniform planting material and providing, thus, the possibility of cross-pollination, the increase of fruits set can be achieved up to 40%.

**Введение.** Как известно, аллогамия значительно более эффективно, в отличие от самоопыления (клеистогамия, автогамия, гейтоногамия), влияет на завязываемость и размеры плодов. В отношении других видов сем. Брусничные тому есть достаточно много подтверждений [1]. Очевидно, есть основания предположить, что и для культивируемой в условиях интродукционного опыта *V. angustifolium* аллогамный тип хорошо выражен и является фактором повышения урожайности.

Предварительным аргументом в пользу справедливости такого предположения являются результаты анализа морфологии цветков и структуры соцветий, а также фенологического мониторинга в фазе массового цветения. Они свидетельствуют об энтомо- и анемофильности *V. angustifolium* и, следовательно, о склонности ее к перекрестному опылению [2].

Подтверждением обоснованности выдвинутого предположения является экспериментальное доказательство более результативного завязывания плодов при аллогамии. Получив его, мы дополним систему агротехники способом направленного эффективного воздействия на важнейшую в хозяйственном отношении составляющую биопродукционного процесса – урожайность плодов.

**Основная часть.** Экспериментальные растения (формы семенного происхождения № 3, 8, 24) были отобраны по принципу наиболее значительного отличия по некоторым ключевым хозяйственно-биологическим признакам: размер и форма ягод, урожайность, характеристика ассимиляционного аппарата. На опытном участке их разместили в виде небольшой компактной биогруппы на расстоянии 1,5 м друг от друга, т. е. условие возможности перекрестного опыления было полностью соблюдено.

В начале вегетационного сезона 2009 г. (до наступления фенофазы массового цветения) у изучавшихся растений в центре верхней части

куста осуществили подсчет количества сформировавшихся бутонов в 10 цветочных кистях и их последующую изоляцию с помощью двухслойных марлевых мешочков. Количество бутонов зафиксировали и для 10 цветочных кистей каждой формы, также расположенных в центре верхней части куста, помеченных бирками, но не изолировавшихся. В фенофазе массового завязывания плодов учли их количество в вариантах с изоляцией и без нее.

Мы располагаем сведениями о завязываемости плодов только за один вегетационный сезон и делаем на основании их анализа выводы. Возникает вопрос об их корректности. В связи с этим отметим, что, по мнению I. V. Hall с соавторами, величина завязываемости плодов для разных клонов голубики узколистной остается более или менее постоянной из года в год [3]. Разумеется, с учетом погодных условий конкретного года отклонения в ту или иную сторону по величине анализируемого признака неизбежны, однако при использовании относительных показателей ситуация по годам, очевидно, остается сравнительно стабильной.

Данные наблюдений обработали статистически с учетом указаний П. Ф. Рокицкого и Б. А. Доспехова [4, 5]. Определили стандартные статистические показатели ( $\bar{x}$  – средняя арифметическая,  $S_{\bar{x}}$  – ошибка средней арифметической,  $V$  – коэффициент вариации). Используя  $t$ -критерий Стьюдента, установили достоверность разности средних по величине завязываемости плодов при попарном сравнении в вариантах с изоляцией и без изоляции бутонов как в пределах изучавшихся форм, так и между ними.

Как следует из материалов таблицы и рисунка, у всех экспериментальных растений наблюдается статистически достоверное увеличение завязываемости плодов при перекрестном опылении по сравнению с самоопылением.

## Завязываемость плодов при самоопылении и перекрестном опылении

Вариант опыта	№ варианта	Количество бутонов в кисти, шт		Количество завязавшихся ягод, шт		Завязываемость, %	
		$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	<i>V</i> , %	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	<i>V</i> , %	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	<i>V</i> , %
		Форма № 3 с изоляцией	1	11,1 ± 1,6	44,2	0,9 ± 0,5	161,0
Форма № 3 без изоляции	2	14,4 ± 3,0	65,2	9,5 ± 2,4	79,4	59,7 ± 11,8	62,3
Форма № 8 с изоляцией	3	6,8 ± 1,2	53,6	3,0 ± 0,7	72,0	40,2 ± 9,3	72,8
Форма № 8 без изоляции	4	12,0 ± 2,4	64,4	9,0 ± 2,0	68,9	73,3 ± 6,5	28,0
Форма № 24 с изоляцией	5	7,0 ± 1,6	72,2	3,7 ± 0,8	68,7	56,0 ± 7,7	43,7
Форма № 24 без изоляции	6	7,0 ± 1,0	46,7	6,6 ± 1,1	52,6	93,1 ± 3,6	12,2

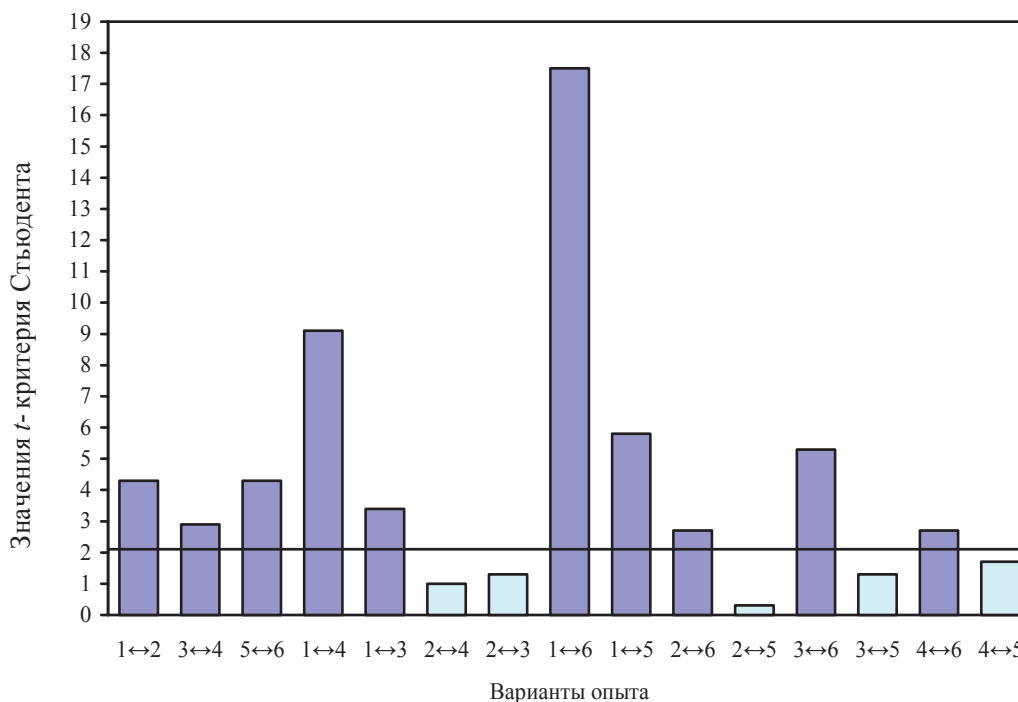
Так, у формы № 3 прирост составляет 53,1%, у форм № 8 и № 24 соответственно 33,1 и 37,1%. Средняя для опыта величина прироста по изучавшемуся показателю составляет 41,1%. Все это свидетельствует о положительном влиянии аллогамии на урожайность *V. angustifolium*.

Отметим значительную вариабельность экспериментальных растений по степени выраженности самоопыления. Так, если у формы № 24 завязываемость по сравнению с формой № 8 в варианте с изоляцией бутонов оказалась выше всего в 1,4 раза, то, например, у форм № 8 и № 24 по сравнению с формой № 3 превышение в аналогичном варианте опыта составило соответственно 6,1 и 8,5 раза.

Достаточно хорошо выраженная способность к самоопылению у некоторых форм голубики узколистной может быть отчасти объяснена результатами исследований M. Noormets и A. P. Olson [6]. По их сведениям, женские генеративные органы цветков *V. angustifolium*

функционально готовы к оплодотворению еще до раскрытия цветков. То есть, возможно, самоопыление частично происходит уже в процессе клейстогамии. Авторы, однако, оставляют открытым вопрос о том, готовы ли функционально в это время мужские генеративные органы. Но даже если синхронность развития мужских и женских органов цветка отсутствует, т. е. имеет место один из вариантов дихогамии – протерогиния, завязывание плодов возможно в результате партеногенеза.

Продолжая рассуждения на тему завязывания плодов у *V. angustifolium* в ходе клейстогамии, следует отметить наличие весомого аргумента «за». Это данные Дж. Ш. Шумейкера о том, что низкие голубики, к которым относится и *V. angustifolium*, закладывают плодовые почки урожая следующего года и формируют ягоды за значительно более короткое время, нежели высокие.



Достоверность разности средних арифметических по завязываемости плодов в пределах формы и между формами при сравнении вариантов с разными способами опыления (*t*-критерий Стьюдента теоретический – 2,1; *P* – 0,05)

Упомянутые растения в изобилии встречаются в местообитаниях, «где средняя продолжительность вегетационного периода составляет всего 60–70 дней» [7, с. 298], в то время как, например, для *V. corymbosum* оптимальным является 160–165 дней. Из этого, безусловно, можно заключить, что и весьма чувствительные к внешним факторам фазы цветения и завязывания плодов она также успешно проходит при сравнительно низких температурах. Следовательно, у *V. angustifolium*, вероятнее всего, присутствует клейстогамия. Как известно, она является крайней степенью специализации самоопыления, обеспечивающей формирование семян в неблагоприятных условиях и, таким образом, способствует выживанию популяции. Для нас же важно, прежде всего, то, что обеспечивается формирование урожая плодов.

Из полученных данных следует, что форма № 3 в отличие от форм № 8 и № 24, является практически самобесплодной – лишь у 6,6% цветков завязываются плоды. Необходимо подчеркнуть, что данный факт, установленный в интродукционном эксперименте, согласуется с литературными сведениями, отражающими ситуацию в естественном ареале. По свидетельству I. V. Hall с соавторами, сорта голубики узколистной «Cumberland» и «Fundy» являются самонесовместимыми («self-incompatible» [8, с. 554]), в связи с чем рекомендуется включение в посадки по меньшей мере трех разных сортов. Отметим, что в отечественной литературе в аналогичном смысле более употребимыми являются термины «самобесплодные», «самостерильные», «автостерильные» сорта. Подчеркнем необходимость для помологии основных культивируемых видов сем. Брусничные: голубики высокорослой, клюквы крупноплодной, брусники обыкновенной, понятия самобесплодный сорт. Как известно, для создания их промышленных плантаций используется генетически однородный сортовой материал вегетативного происхождения.

Из анализа приведенных данных вытекает важный для практического возделывания голубики узколистной вывод. Даже если какое-либо растение и не обладает хорошо выраженной способностью к самоопылению, это вовсе не означает, что оно не имеет абсолютно никаких перспектив в качестве объекта для селекции или не может быть использовано при создании плантаций. Свой генеративный потенциал этот экземпляр сможет реализовать, выступая в качестве акцептора пыльцы в процессе перекрестного опыления и, являясь одновременно донором пыльцы, будет способствовать реализации его у расположенных в непосредственной близости особей.

При перекрестном опылении, т. е. при завязываемости плодов в целом на более высоком количественном уровне, различия между экспериментальными формами оказались не столь существенными, нежели при самоопылении. Так, завязываемость ягод у форм № 8 и № 24 по сравнению с № 3 оказалась больше соответственно в 1,2 и 1,6 раза, а у № 24 по сравнению с № 8 – в 1,3 раза. Причем эти различия даже и не всегда отвечают критериям статистической достоверности, например, сравнение 2↔4 (см. рисунок).

Тем не менее, полученные данные свидетельствуют о существовании достаточно отчетливой закономерности, которая заключается в следующем. У каждой из форм существует некий характерный для нее базовый уровень реализации генеративной функции, которой изначально определяется эффективность самоопыления. Максимальная же степень завязываемости плодов возможна при перекрестном опылении. Чем более выражена у растений способность к самоопылению, тем более результативно осуществляется у них генеративная функция и при аллогамии, что и находит свое отражение, в частности, в количестве завязавшихся плодов. Это означает, что при подборе маточных растений с целью производства посадочного материала, а также при внутривидовой селекции приоритет все же следует отдавать генотипам с хорошей самоопыляемостью.

В контексте приведенного заключения весьма иллюстративно сравнение вариантов 2 и 3; 2 и 5. Как видно, у форм № 8 и № 24, характеризующихся высоким уровнем самоопыления, завязываемость лишь не на много (различие средних статистически недостоверно) уступает самобесплодной форме № 3 в варианте с более эффективным перекрестным опылением (см. таблицу, рисунок).

Важное значение здесь имеет и еще одно обстоятельство. По мнению некоторых исследователей, самоопыление (не только клейстогамию, но и автогамию – опыление в одном цветке, а также гейтоногамию – опыление в пределах растения) следует рассматривать как резервный способ, способствующий реализации генеративной функции при воздействии экстремальных факторов окружающей среды, исключающих возможность перекрестного опыления [9, 10]. Следовательно, выраженная способность растений к самоопылению является косвенным признаком их высокого адаптационного потенциала и толерантности.

В свете непосредственного практического применения выявленной закономерности представляется логичной следующая ее интерпретация. При создании плантаций *V. angustifolium* генетически однородным посадочным материалом,

т. е. при использовании какой-либо одной вегетативно размноженной формы, а значит даже и при отсутствии перекрестного опыления, можно достигнуть определенного (не максимального) уровня урожайности. Необходимо, однако, обязательное предварительное тестирование растений на предмет выявления особей с выраженной способностью к самоопылению. Но гораздо более высокую урожайность можно получить при перекрестном опылении, используя с этой целью набор из нескольких генотипов с изначально высоким уровнем самоопыления. Наглядной иллюстрацией сказанного являются формы № 8 и, особенно, № 24. Последнее растение характеризуется максимальной для данного опыта завязываемостью плодов как при самоопылении (56,0%), так и аллогамии (93,1%).

**Заключение.** Выдвинутое предположение о выраженности у голубики узколистной аллогамного типа опыления и о его положительном влиянии на урожайность экспериментально подтверждено. Из этого следует, что, создавая плантации генетически неоднородным посадочным материалом и обеспечивая таким образом возможность аллогамии, можно достичь увеличения завязываемости плодов (следовательно, и урожайности) до 40%.

Выявленная закономерность генеративного процесса дает основание для заключения о том, что уже сейчас, при отсутствии сортов отечественной селекции и базы маточных растений для организации производства на их основе посадочного материала методом черенкования, целесообразно ориентироваться на посадку сеянцев, выращенных из семян наиболее перспективных на данный момент форм. Это позволит увеличить урожайность плантаций *V. angustifolium*, не повышая себестоимость их создания.

Сеянцы, высаженные на плантации, представляют собой совокупность размещенных в непосредственной близости друг от друга различных генотипов. Каждый сеянец – единственный в своем роде генотип. Выраженная генетическая гетерогенность культурценоза идеально отвечает условию перекрестного опыления. Логично предположить, что более существенного повышения ягодной продуктивности культурценозов можно ожидать при обусловленности генетической вариабельности семенного посадочного материала использованием наиболее урожайных генотипов материнских растений, т. е. при реализации программы селекции. Плантации, создаваемые семенным посадочным материалом, являются одновременно и селекционными участками.

Вследствие парциации материнских кустов, свойственной *V. angustifolium*, и образования со временем сплошного покрова ягодника [11],

пространственная агрегированность генотипов на плантации существенно возрастет, что еще больше активизирует аллогамный тип опыления.

Результаты настоящего исследования свидетельствуют о необходимости разработки эффективного способа семенного размножения *V. angustifolium*.

### Литература

1. Lehmushovi, A. Trials with the cowberry in Finland / A. Lehmushovi // Acta Horticulturae: Vaccinium culture. – 1977. – № 61. – P. 301–308.
2. Морозов, О. В. Цветение и плодоношение голубики узколистной (*Vaccinium angustifolium* Ait.) при интродукции в условиях Беларуси / О. В. Морозов, А. П. Яковлев // Проблемы лесоведения и лесоводства: сб. науч. трудов ИЛ НАН Беларуси. – 2009. – Вып. 68. – С. 642–650.
3. Hall, I. V. Female sterility in the common lowbush blueberry, *Vaccinium angustifolium* Ait. / I. V. Hall, L. E. Aalders, G. W. Wood // Can. J. Genet. Cytol. – 1966. – Vol. 8. – P. 296–297.
4. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск: Вышэйшая школа, 1973. – 319 с.
5. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта / Б. А. Доспехов. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
6. Noormets, M. Stigma receptivity in sweet lowbush blueberry (*Vaccinium angustifolium* Ait.) and in velvet-leaf blueberry (*Vaccinium myrtilloides* Michx.) / M. Noormets, A. R. Olson // Botanica Lithuanica. – 2002. – V. 8(2). – P. 117–123.
7. Шумейкер, Дж. Ш. Культура ягодных растений и винограда / Дж. Ш. Шумейкер. – М.: Изд-во иностранной литературы, 1958. – 562 с.
8. Hall, I. V. Cumberland and Fundy lowbush blueberries / I. V. Hall, A. R. Jamieson, A. D. Brydon // Can. J. Plant Sci. – 1988. – V. 68. – P. 553–555.
9. Верещагина, В. А. Антэкология некоторых дикорастущих ягодных растений темнохвойной тайги и тундр Полярного Урала / В. А. Верещагина, М. С. Кайгородова // Продуктивность дикорастущих ягодников и их хозяйственное использование: матер. к Всесоюз. науч.-произв. совещ. – Киров, 1972. – С. 29–30.
10. Тихменев, Е. А. Цветение и опыление некоторых вересковых (*Ericaceae*) на севере Дальнего Востока / Е. А. Тихменев // Ботанический журнал. – 1979. – Т. 64, вып. 4. – С. 595–601.
11. Яковлев, А. П. Развитие вегетативной сферы голубики узколистной при интродукции в условиях Беларуси / А. П. Яковлев, О. В. Морозов // Лесохозяйственная информация. – 2008. – № 12. – С. 40–44.

Поступила 14.04.2010