

Тезиса Степанівна 050 995 9993

**ВСЕСОЮЗНАЯ ОРДЕНА ЛЕНИНА АКАДЕМИЯ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК имени В. И. ЛЕНИНА**

**ВСЕСОЮЗНЫЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ДРУЖБЫ НАРОДОВ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ РАСТЕНИЕВОДСТВА
имени Н. И. ВАВИЛОВА**

На правах рукописи

ДЯЧУК
Людмила Павловна

**БИОМОРФОЛОГИЧЕСКОЕ
И ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ
АНЕУПЛОИДНЫХ ФОРМ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ**

03.00.15 — Генетика

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

ЛЕНИНГРАД
1979

Работа выполнена во Всесоюзном ордена Ленина научно-исследовательском институте сахарной свеклы в 1973—1977 гг.

Научный руководитель—доктор биологических наук **Н. Э. Зайковская.**

Официальные оппоненты: доктор биологических наук **Л. И. Орел,** кандидат биологических наук **С. П. Соснихина.**

Ведущая организация—Всесоюзный научно-исследовательский институт сахарной свеклы и сахара.

Защита диссертации состоится « » 1979 г.
в часов на заседании специализированного совета К 020.18.02 по присуждению ученой степени кандидата наук во Всесоюзном ордена Ленина и ордена Дружбы народов научно-исследовательском институте растениеводства им. Н. И. Вавилова по адресу: 190000, г. Ленинград, ул. Герцена, д. 44.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Всесоюзного НИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова.

Автореферат разослан « » 1979 г.

Ученый секретарь
специализированного совета,
кандидат биологических наук

О. Д. Быков

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Многие продуктивные сорта сахарной свеклы выведены на основе использования явления полиплоидии. Большое распространение получили триплоидные и тетраплоидные сорта. Первичное семеноводство этих сортов связано с отбраковкой анеуплоидов из тетраплоидных популяций. По своей природе анеуплоиды цитологически не стабильны, что приводит к возникновению в их потомствах большого разнообразия форм по морфологическим, в том числе цитозембриологическим признакам, качеству семян и продуктивности корнеплодов. Это свойство может определять значение анеуплоидов как источника перспективного селекционного материала.

Исследования нами анеуплоидные формы были обнаружены при репродуктивном зететраплоидов сахарной свеклы сорта Болоцеровская односемянная с нарушенным мейозом.

Спонтанно возникшие в потомствах анеуплоидов растения с числом хромосом соответствующим диплоидному ($2n = 18$), триплоидному ($3n = 27$) и тетраплоидному ($4n = 36$) уровню мы называли ресинтезированными диплоидами, триплоидами и тетраплоидами. Обладая новыми по сравнению с исходными формами признаками, они могут быть ценным материалом для селекции. Поэтому анеуплоиды требуют всестороннего изучения и привлечения различных методов для исследования, в том числе цитогенетического, цитозембриологического, морфологического и биохимического. Применение этих методов дает возможность получить ответы на практически важные вопросы о мейотической и митотической стабильности, продуктивности, плодовитости, а также всхожести семян анеуплоидов.

Для усиления эффективности выделения анеуплоидов из тетраплоидных популяций необходима разработка метода, позволяющего определять анеуплоидные растения по внешним морфологическим признакам без применения цитологического анализа. Кроме того, этот метод может быть использован в селекционной практике при работе с тетраплоидными материалами сахарной свеклы, где анеуплоиды являются нежелательным компонентом.

Цель и задачи исследований. Целью работы было цитогенетическое, цитозембриологическое, морфологическое исследование анеуплоидов и их потомств, а также изучение возможности получения форм сахарной свеклы с повышенной продуктивностью корнеплодов и урожайностью семян на основе генетического преобразования в потомствах анеуплоидов.

Научная новизна работы. Впервые дана подробная сравнительная характеристика широкого спектра анеуплоидных форм сахарной свеклы с числами хромосом, варьирующими от 23 до 40. Описана цитозембриология восьми, цитология семи, морфология двенадцати анеуплоидных форм сахарной свеклы. Изучено наследование чисел хромосом, морфологического типа растений и продуктивности в потомствах анеуплоидов.

Из анеуплоидных потомств выделены и изучены спонтанно возникшие, так называемые, ресинтезированные диплоиды, триплоиды и тетраплоиды. Среди спонтанно ресинтезированных диплоидов было отобрано одиннадцать семей с высокой плодovitостью и всхожестью семян. Из них выделены формы с повышенной сахаристостью корней.

В дополнение к ранее описанным в литературе десяти типам анеуплоидной сахарной свеклы, различающихся по морфологическим признакам изучено и описано два новых морфологических типа, так называемые "листья табака" и "ланцетовидные листья".

Разработан и успешно применен метод визуальной отбраковки анеуплоидов по морфологическим признакам листовых пластинок и длине черешков.

В потомствах спонтанно ресинтезированных диплоидных форм нами впервые были обнаружены растения с открыто сидящими семяпочками на расширенных цветоносах без пестика и завязи, не встречавшиеся ранее среди обычных диплоидных материалов.

Практическая ценность работы. В работе показана возможность выделения из потомств анеуплоидов новых, генетически измененных, продуктивных исходных форм для селекции.

Разработана методика отбраковки анеуплоидных растений сахарной свеклы (до 70,0%) из тетраплоидных популяций в фазе розетки растений второго года вегетации по морфологическим признакам листьев и черешков без применения цитологических анализов.

Реализация результатов исследований. В результате проведенных исследований выделены из анеуплоидных потомств стабильные диплоиды, имеющие высокую всхожесть семян. Несколько семей, превышающие стандарты Рамонская 06 и Ялтушковская односемянная по весу корнеплодов и сахаристости, используются в селекционной работе на Веселоподолянской опытно-селекционной станции ВНИС на Львовском селекционном пункте ВНИС с целью получения линейных материалов и на Панфильской опытной станции УНИИЗ с целью получения кормово-сахарных гибридов.

Метод выбраковки анеуплоидов по морфологическим признакам

без цитологических анализов применяется на Белоцерковской опытно-селекционной станции и рекомендован для внедрения на других селекционных станциях системы ВНИС, занимающихся выведением полиплоидных форм и сортов сахарной свеклы (Верхнячская опытно-селекционная станция, Северо-Кавказский филиал) и в других учреждениях, ведущих селекцию сахарной свеклы.

Апробация работы. Результаты исследований доложены на IV Всесоюзном совещании по полиплоидии, Киев, 1975; на III съезде генетиков и селекционеров Украины, Киев, 1976; на IV съезде ботанического общества, Киев, 1977; на XIV Международном генетическом конгрессе, Москва, 1978.

Публикация в печати. По результатам исследований опубликовано десять работ.

Структура и объем работы. Диссертация написана на русском языке. Текстовая часть состоит из введения, семи глав, выводов и предложений производству; изложена на 138 страницах машинописи, содержит 33 таблицы, в том числе 3 таблицы приложения, 81 фотография. Список литературы включает 267 наименований, в том числе 111 на иностранном языке.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

I. Обзор литературы

В обзоре литературы освещаются результаты ранее проведенных исследований в хронологическом порядке по вопросам: выявление анеуплоидных форм в результате экспериментальной полиплоидии у сахарной свеклы; морфологические особенности анеуплоидов; наследование признаков и свойств анеуплоидных форм; микрос- и макроспорогенез, формирование мужского и женского гаметофитов; эмбриогенез и нарушения репродуктивного цикла в этот период.

2. Место, объект и методы исследований

Экспериментальные исследования выполняли в лаборатории генетики и цитологии Всесоюзного ордена Ленина научно-исследовательского института сахарной свеклы, г. Киев; полевые опыты проводили на Уманском селекционном пункте ВНИС в Черкасской области.

Объектом изучения были анеуплоидные формы, выделенные из потомств тетраплоидной сахарной свеклы сорта Белоцерковская одессеминная с мейотической нестабильностью, которая обуславливает

Формирование анеуплоидных гамет, а затем и таких же растений. Изученные анеуплоиды и числа хромосом этих растений приведены в таблице I. Контролем служили тетраплоидная высокофертильная форма сахарной свеклы сорта Белоцерковская односемянная (БЦО), отобранная из исходной популяции на протяжении трех генераций по выровненности пыльцы, и в некоторых случаях диплоидная сахарная свекла.

Для подсчета числа хромосом анеуплоидных форм и их потомств использовалась меристема корешков проростков и меристема растущих листьев. Препараты окрашивали ацетоорсеином.

Фиксацию бутонов для изучения мейоза и гаметогенеза проводили в смеси Карнуа (3 части спирта, 6 частей хлороформа и 1 часть ледяной уксусной кислоты); пыльники окрашивали в 4% ацетокармине в течение 4-7 дней с применением смеси Гейера (Ширлева, Зайковская, 1973).

Барьерирование пыльцевых зерен по размеру изучали в пыльниках, окрашенных в слабом растворе метиленовой синей. Во время цветения определяли жизнеспособность пыльцы (Диакону, 1961). Материал для изучения процессов макроспорогенеза и эмбриогенеза различных форм сахарной свеклы фиксировали в смеси Навашина. При резке парафинированного материала на микротоме, толщина срезов была равна 10-12 мк; препараты окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну. Для изучения динамики и локализации полисахаридов в женском гаметофите применяли реакцию ШИК.

Препараты просматривали на микроскопах МБИ-3 и МГ; для микрофотографирования употребляли фотонасадку МФН-10. Математическую обработку проводили по В.А.Доспехову (1973), П.Ф.Рокицкому (1974).

3. Биоморфологическое изучение анеуплоидов сахарной свеклы

Термин "анеуплоид" впервые был употреблен Текгольмом (Taskholm, 1922) для обозначения организмов с числами хромосом, не кратными основному их числу данного вида. Впервые спонтанно возникшие анеуплоиды сахарной свеклы с 26 и 28 хромосомами и гибриды между ними были описаны в лаборатории цитологии ИИС (1940 г.), но константных форм в их потомстве в то время не получили. Трисомии сахарной свеклы были получены методом валентных скрещиваний сначала А.Леваном (Levan, 1942), обнаружившим пять отличающихся морфологических типов растений и

Затем А.Филатовичем (Filutowicz, 1956), выделившим еще четыре новых трисомии сахарной свеклы. На материале Белодерковской опытно-селекционной станции ВНИС Г.И.Ярмолюк (1969) установила среди 37 хромосомных анеуплоидов (трисомиков) девять морфологических типов растений, многие из которых сходны с типами, установленными ранее Леваном и Филатовичем. Несколько позднее С.А.Дмитриева (1975) также обнаружила некоторые морфологические типы у 37 хромосомных растений другого сорта.

Нами исследованы растения, число хромосом которых варьировало от 18 до 40. Однако по морфологическим признакам выделено только двенадцать типов, десять из которых ранее были отмечены среди 37 хромосомных анеуплоидов (трисомиков). Классификация растений по типам строилась на основе изучения: морфологии листовых пластинок - по их форме: уродливые (скрученные, ассиметричные и т.д.), ланцетовидные и напоминающие листья других растений: салата, хрена, сирени, табака; по их окраске: наличие подкожных желтых пятнышек (мозаичность); по типу поверхности: глянцевая; по степени гофрированности пластинки листа, крупности; морфологии черешка - длинночерешковость; характера куста - карликовость (таблица I).

Данные таблицы I свидетельствуют о том, что в потомствах анеуплоидов наиболее часто встречались растения нормального фенотипа (22,5%), тогда как появление каждого измененного морфологического типа варьировало от 0,6 до 15,7%. Почти все морфологические типы, за единичным исключением, встречались у спонтанно ресинтезированных диплоидных и тетраплоидных форм, а также у анеуплоидов с 35 и 38 хромосомами; около половины их обнаружено у анеуплоидов с 28, 34, 39 хромосомами и у спонтанно ресинтезированных триплоидов. У анеуплоидов с 26, 29 хромосомами при небольшом количестве особей (4, 5) появлялось два-три морфологических типа и у весьма редких анеуплоидов с 31, 32, 33 и 40 хромосомами обнаружен лишь один "карликовый" тип. Изменения нормального фенотипа, которые выражаются в различной морфологии листьев у изученных форм, в первую очередь, вероятно, определяются различиями в числе и составе хромосом, что является ведущим генетическим фактором.

Морфологическое описание растений в процессе развития от розеток до зрелых семянников проведено для спонтанно ресинтезированных диплоидов и анеуплоидов с числами хромосом 26, 28, 29, 31-39. Описаны также растения, признаки которых могут быть отне-

бенз к двум или трем морфологическим типам. Все морфологические типы растений представлены в диссертации на 48 фотографиях.

Особенностью анеуплоидов является некоторое отставание в развитии, однако, отдельные анеуплоиды характеризуются нормальным развитием вегетативных органов и высокой продуктивностью семенников. Наибольшая изменчивость наблюдалась в строении листьев, расположении цветков на побегах и их облиственности.

Проводили производственную оценку семенников различных морфологических типов. Отмечали прямостоячие, многостебельные высокоурожайные растения второго года жизни в период созревания семян. Больше всего хорошо развитых семенников было среди растений "нормального фенотипа" и "длинночерешковых", среди "мозаичных" их совсем не обнаружено. Высокофертильная тетраплоидная свекла (БЦО) имела 82,1% нормально развитых семенников, тогда как у спонтанно ресинтезированных тетраплоидов - только 35,1%, что наглядно свидетельствует о генотипическом различии этих форм. Анеуплоиды имели еще меньше нормально развитых семенников - 25,0%, самое меньшее количество их наблюдалось у анеуплоидов с 39 хромосомами.

4. Наследование чисел хромосом различными анеуплоидами сахарной свеклы.

Наследование чисел хромосом в потомствах анеуплоидной сахарной свеклы представляет интерес как для выявления генетических особенностей изучаемой культуры, так и для выяснения возможности получения стабильных высокопродуктивных форм для генетических исследований и селекции (Fischer, 1967; Ахраменко, 1972; Зайковская, Яромлик, Перфильева, 1975; Захариев, 1976).

Прежде всего следовало выяснить характер потомств у отдельных анеуплоидов по варьированию у них чисел хромосом, что проводилось при свободном опылении, самоопылении и скрещивании анеуплоидов друг с другом. Следует отметить, что редко в целом встречающиеся анеуплоиды с 24, 26, 30, 31, 32, 33 и 40 хромосомами обнаруживаются чаще при анализе семян, так как такие растения обычно гибнут в течение вегетации.

В потомствах почти всех изученных анеуплоидов наблюдается значительное преобладание тетраплоидных растений, их число варьирует от 50,9 до 70,1 (таблица 2). Содержание тетраплоидов в потомствах анеуплоидов объясняется участием в оплодотворении преимущественно зуплоидных гамет, тогда как анеуплоидные гаметы

Частота анеуплоидов в потомствах дк-, тетраплоидных и анеуплоидных форм сахарной свеклы, 1973-1976 гг.

Число всего плоидо-рас- сов мате- рин- ской формы	Количество растений (%) с числом хромосом в потомствах материнских форм																	
	18	23	24	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
1. 18 (БЮ)	82	97,6	-	-	2,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2. 36 (БЮ)	1059	0,2	-	-	0,7	-	-	-	-	-	-	-	1,2	92,7	4,9	0,3	-	-
3. 23	117	-	-	-	0,9	-	-	-	-	-	-	1,7	8,5	70,1	12,8	5,1	0,9	-
4. 28	173	10,4	-	1,2	9,8	2,9	1,2	-	0,6	1,7	2,3	2,9	12,7	50,9	3,4	-	-	-
5. 34	99	1,0	-	-	17,3	-	-	-	-	-	1,0	1,0	24,2	39,4	12,1	3,0	1,0	-
6. 35	1009	0,3	-	0,1	3,2	1,3	0,1	-	-	-	-	1,1	15,5	68,4	8,9	1,0	0,1	-
7. 36 ^x	925	1,0	0,1	0,2	0,8	0,3	-	-	-	-	-	0,1	3,8	77,2	14,0	2,5	-	-
8. 37	1126	3,2	-	0,1	4,0	0,4	0,1	1,1	0,1	0,1	0,2	1,4	5,0	57,1	23,7	2,9	0,5	-
9. 38	625	0,6	-	-	4,3	0,3	-	-	-	-	-	-	1,8	54,6	28,0	7,8	2,4	0,2
10. 39	24	-	-	-	-	4,2	-	-	-	-	-	-	-	66,7	16,6	8,3	4,2	-
анеу- плоидов, %	100,0	3,63	0,02	0,14	6,95	0,76	0,09	0,28	0,06	0,09	0,16	0,83	7,26	59,57	16,05	2,90	0,57	0,02

x - спонтанно ресинтезированные тетраплоиды

Менее жизнеспособны и часто элиминируют (Бормотов и др., 1976). У спонтанно ресинтезированных тетраплоидов количество тетраплоидных форм в потомстве (77,2%) уступает количеству их в потомствах высокофертильных тетраплоидов (БЦО) (92,7%), что объясняется преобладанием у первых из них анеуплоидных гамет. Этот факт также свидетельствует о генотипических различиях этих двух форм тетраплоидов.

Анеуплоиды с 23-мя хромосомами обычно маложизнеспособны и элиминируют в процессе первого года вегетации. Однако одно 23 хромосомное растение, выявленное в потомстве ресинтезированного тетраплоида, достигло фазы семяобразования. На нем завязалось достаточное количество семян, обладающих высокой всхожестью. Потомство этого растения по числу хромосом оказалось близким к потомствам, полученным от спонтанно ресинтезированных тетраплоидов.

В потомствах многих анеуплоидных форм встречались спонтанно ресинтезированные диплоидные растения, чаще всего в количестве от 0,3% у анеуплоидов с 35 хромосомами до 3,2% у анеуплоидов с 37 хромосомами, но больше всего их появлялось в потомстве 28 хромосомных анеуплоидов (10,4%). Можно было бы предположить возникновение этих форм от слияния гамет $8 + 10$; $7 + 11$; $6 + 12$, так как при неправильном мейозе возникали ядра с такими числами хромосом. Однако при изучении гаметогенеза в пыльцевых зернах меньше 9 хромосом не наблюдалось. Этот факт дает основание полагать, что функциональных гамет с меньшим числом хромосом не образуется. Следовательно, спонтанно ресинтезированные диплоиды происходят скорее всего от слияния 9-ти хромосомных гамет с различными структурными нарушениями, что и объясняет появление наблюдаемых у них отклонений. Для уточнения этого вывода необходимы исследования по морфологии хромосом, что для свеклы является делом будущего. Изучение наследования спонтанно ресинтезированных диплоидных форм по числу хромосом свидетельствует о постоянном образовании у них 9-ти хромосомных гамет, как это свойственно обычной диплоидной свекле. Несмотря на стабильность в числах хромосом по сравнению со всеми другими анеуплоидами, спонтанно ресинтезированные диплоиды характеризуются большим варьированием морфологических признаков. Возникновение среди них форм с открытосидящими семяпочками, что можно по аналогии с другими растениями рассматривать как генную мутацию или как результат хромосомных нарушений, свидетельствует о глубоком изменении их генотипической природы.

При более быстром продвижении других и образовании мостов. В мейозе 38 хромосомного анеуплоида были обнаружены картины агглютинации хроматина.

У спонтанно ресинтезированных диплоидов в новообразованных ядрах микроспор преобладало 9 хромосом (65,8%), ядер с анеуплоидным числом хромосом от 6 до 10 встречалось не более 2,6-15,8%. У анеуплоидов гаметы с гаплоидным числом хромосом возникали реже, число таких гамет варьировало от 32,6% у 28 хромосомного анеуплоида до 55,5% у анеуплоида с 37 хромосомами.

4 (Нарушений мейоза меньше всего наблюдалось у спонтанно ресинтезированных диплоидов (21,8%), в результате чего образовалось наибольшее количество нормальных тетрад микроспор (86,3%). Больше всего нарушений установлено у анеуплоида с 34 хромосомами (78,1%) при наименьшем (25,8%) количестве нормальных тетрад.)

Гаметогенез нами изучен у спонтанно ресинтезированных диплоидов и анеуплоидов с 34 и 39 хромосомами. Этот процесс у анеуплоидов с другими числами хромосом описан Э.И.Ширяевой, Н.Э.Зайковской (1973). По нашим данным нарушения митозов в пыльцевых зернах выражались в отставании отдельных хромосом в анафазах и в образовании мостов, что вело к возникновению у полюсов групп с различным числом хромосом, сохраняющимся затем в ядрах вегетативных и генеративных клеток и в спермиях.

Растения изученных форм сахарной свеклы обнаруживали большие различия в выравненности и жизнеспособности образующейся пыльцы. Так, у спонтанно ресинтезированных тетраплоидов жизнеспособность более выравненной пыльцы составила 78,3%, менее выравненной только 58,0%.

Микроспорогенез у сахарной свеклы начинается раньше макроспорогенеза, но оба эти процесса завершаются почти одновременно и за день до цветения обнаруживаются полностью сформированные семиклеточные зародышевые мешки и трехклеточные пыльцевые зерна. У анеуплоидов при этом наблюдались различные отклонения: число ядер в зародышевых мешках было меньшим или большим обычного (4-II) при нередком нарушении полярности в их расположении. Иногда стадия ценотипа задерживалась, не сопровождаясь образованием клеток, или не происходило окончательной дифференциации яйцевого аппарата и вторичного ядра центральной клетки. Наиболее распространенным отклонением, наблюдаемым у Белоцерковской тетраплоидной односемянной формы, не подвергавшейся отбору по фертильности пыльцы, было отсутствие слияния полярных ядер, кото-

+ рое нередко встречалось и у анеуплоидов. На просмотренных 4351 препарате было обнаружено около 9% зародышевых мешков с неслиявшимися полярными ядрами и около 2% семязпочек с недоразвитыми зародышевыми мешками.

Наблюдали уменьшение отложения полисахаридов в тканях и органах семязпочек анеуплоидных форм. Количество семязпочек с недостаточным отложением питательных веществ варьировало от 0,4% у анеуплоидов с 35 и 37 хромосомами до 34,2% у 29 хромосомных анеуплоидов.

6. Развитие семян у анеуплоидной сахарной свеклы

Эмбриогенез изучали у анеуплоидов с 23, 28, 29, 34, 35, 37, 38, 39 хромосомами, а также у спонтанно ресинтезированных диплоидов и тетраплоидов. Больше всего нормально развитых семян образовалось у обычной диплоидной свеклы—95,1%, затем у высокофертильной тетраплоидной — 89,4%, что превысило исходную форму, не проходившую отборов по фертильности пыльцы на 25,7%.

Тетраплоиды, возникающие в потомствах анеуплоидных форм, образовали почти такое же количество нормально развитых семян, как исходные для них тетраплоиды. Спонтанно ресинтезированные диплоиды формировали в среднем 59,9% нормально развитых семян и 37,8% семязпочек, отстающих в развитии, дающих невсхожие семена, кроме того часть (2,3%) плодов дегенерировали в начале развития в результате отсутствия слияния полярных ядер и развития эндосперма (таблица 4). Менее 40% нормально сформированных семян наблюдалось у анеуплоидов с 35, 37 и 38 хромосомами; немного более 20% у анеуплоидов с 29, 34, 39 хромосомами.

На ранних стадиях эмбриогенеза дегенерация семязпочек у анеуплоидов происходит вследствие недоразвитости зародышевых мешков и нарушения процесса оплодотворения.

Отсутствие слияния полярных ядер в зародышевых мешках препятствует процессу оплодотворения в результате чего семязпочки дегенерируют. Неслияние полярных ядер в зародышевых мешках наблюдалось нами у всех изучаемых форм, кроме обычной диплоидной свеклы и высокофертильных тетраплоидов.

Позднее, когда зародыш достигает стадии "шара" и начинается формирование семядолей, наблюдается отставание в развитии семязпочек и дегенерация их на различных стадиях развития.

У анеуплоидов с 28 хромосомами были обнаружены цитологические

Таблица 4

5 Результаты изучения амброгекса у различных анеуплоидных форм Белоперговской одесской сахарной свеклы, 1973-1976 гг.

№ п/п	Число хромо-сом	Общее число семко-почек	нормально развитых	отставших в развитии	Из них в %		коэффици-цент вариации
					снесленным мярными ядра в зародышевом мешке	снесленным по-зародышевым мешком	
1.	18 (ЕЮ)	550	95,1 ± 0,92	4,9 ± 0,92	-	-	3,9
2.	36 (ЕЮ)	500	89,4 ± 1,38	10,6 ± 1,38	-	-	6,1
3.	36 _{II}	500	63,7 ± 2,15	28,6 ± 2,02	7,7 ± 1,20	-	9,8
4.	18 _{II}	172	59,9 ± 3,74	37,8 ± 3,70	2,3 ± 1,14	-	28,5
5.	23	163	35,8 ± 3,79	54,6 ± 3,87	8,0 ± 2,12	0,6 ± 0,06	29,5
6.	28	279	14,3 ± 2,00	76,0 ± 2,56	5,7 ± 1,41	4,0 ± 1,20	12,6
7.	29	178	24,1 ± 3,21	50,6 ± 3,74	18,5 ± 2,9	6,8 ± 1,89	24,0
8.	34	217	21,2 ± 2,77	67,3 ± 3,31	5,5 ± 1,54	6,0 ± 1,6	18,8
9.	35	823	38,5 ± 1,69	52,0 ± 1,74	8,8 ± 0,312	0,7 ± 2,9	5,9
10.	36 _{II}	530	61,3 ± 2,12	31,7 ± 2,02	7,0 ± 1,10	-	9,4
11.	37	786	37,7 ± 1,73	50,6 ± 1,79	10,9 ± 1,1	0,8 ± 0,33	6,2
12.	38	516	38,4 ± 2,14	50,0 ± 2,20	9,5 ± 1,3	2,1 ± 0,63	9,4
13.	39	187	22,4 ± 3,05	63,7 ± 3,46	12,8 ± 2,44	1,1 ± 0,77	22,3

I - ЕЮ тетраплоидная сахарная свекла, не подвергавшаяся отбору по фертильности шлицы

II - отобрано резантезлованные диплоиды, тетраплоиды (исходная)

картины аномиксиса. Все описанные аномалии определяются генетическими факторами, в данном случае, скорее всего, числом и составом хромосом.

При определении существенности отличий (t) между изученными формами по количеству нормально развитых семян, было установлено 5 достоверно отличающихся групп. В первую группу вошла диплоидная свекла; во вторую - тетраплоидная высокофертильная; в третью спонтанно ресинтезированные диплоидные и тетраплоидные растения, а также исходная тетраплоидная форма; в четвертую - анеуплоиды с 23, 35 и 38 хромосомами и в пятую - анеуплоиды с 28, 29, 34 и 39 хромосомами.

Определение завязывания семян по отношению к количеству цветков дало сходные с эмбриональным развитием результаты. Диплоиды, тетраплоиды и анеуплоиды расположились по плодовитости в следующем убывающем порядке: с 18-й, 36, 35, 37, 38, 39, 34, 28, 29 хромосомами.

Изучение урожая семян проводилось на протяжении пяти лет (таблица 5). Наблюдалось очень большое варьирование отдельных растений по этому показателю, что создает условия для отбора лучших из них. Самым низким урожаем семян характеризовались анеуплоиды с 29, 34 и 39 хромосомами. Лучшие показатели наблюдались у спонтанно ресинтезированных диплоидов и тетраплоидов, а также у высокофертильной тетраплоидной свеклы.

Анеуплоидные формы сахарной свеклы характеризуются низкой энергией прорастания и всхожестью семян (Щипачева, 1966; Юсубов, Мосина, 1972; Ахраменко, 1974).

Данные по всхожести семян анеуплоидов (таблица 6) согласуются с приведенным выше количеством нормально развитых семян каждой изученной формы. Однако большое варьирование между отдельными растениями по всхожести семян открывает возможности для отборов по этому признаку.

7. Продуктивность анеуплоидов по весу и сахаристости корнеплодов

Для исследования продуктивности анеуплоидов проводилось определение веса и содержания сахара каждого корня. Вес корней варьирует у различных анеуплоидных форм, но отборы по этому признаку неэффективны. Более интересны различия по сахаристости. Количество перспективных высокосахаристых растений (с весом корнеплода 400-990 г и сахаристостью 20,1-23,2%) у анеуплоидов 17.

Таблица 5

Урожай семян у различных форм сахарной свеклы

№ п/п	Число хромосом	Количество исследованных растений	Средний урожай семян с одного растения (г)					Варьирование урожая семян (г)	
			Г о д и						
			1973	1974	1975	1976	1977		среднее за 5 лет
1.	36 (БД)	800	54,0	68,0	100,6	80,6	72,5	75,8	31,0-230,0
2.	18 ^х	52	-	45,5	-	52,6	-	50,0	3,0-140,0
3.	28	15	18,0	21,3	15,0	11,0	20,0	17,6	9,0-32,0
4.	29	5	5,0	-	-	1,0	10,0	5,3	1,0-10,0
5.	34	11	-	4,0	5,0	1,0	-	3,4	2,0-5,0
6.	35	154	22,4	20,7	31,1	14,1	23,1	22,3	0,1-30,0
7.	36 ^х	992	30,8	56,4	67,8	38,1	60,5	50,7	3,0-340,0
8.	37	530	22,0	37,7	24,6	16,8	34,3	27,1	0,1-190,0
9.	38	81	16,5	32,5	10,0	5,2	23,5	17,5	1,0-149,0
10.	39	13	-	16,0	-	1,0	-	8,5	5,0-30,0

^х - спонтанно ресинтезированные диплоиды, тетраплоиды

Таблица 6

Энергия прорастания и всхожесть семян у различных форм сахарной свеклы, 1973-1976 гг.

№ п/п	Число хро- мосом	Общее число расте- ний	Результаты прорастивания (%)						Распределение се- менников по груп- пам всхожести (%)			Варьирова- ние семен- ников по всхожести (%)	
			энергия прорас- тания семян	всхо- жесть семян	непроросших семян			1,0- 60,0	60,1- 80,0	80,1- 100,0			
					нор- маль- но раз- витые	без тель- ных ве- ществ	без заро- дья ровые и дотво- рения						
1.	36 (БД)	600	56,1	76,0	3,0	2,0	1,0	15,0	3,0	13,3	66,7	20,0	40,1-88,5
2.	18 ^х	44	50,7	63,7	3,5	12,5	1,0	18,0	1,3	50,0	-	50,0	28,0-99,8
3.	28	10	19,1	28,4	6,9	5,4	2,7	49,7	6,9	88,9	11,1	-	10,0-64,5
4.	34	10	33,4	39,6	4,0	8,5	3,0	40,5	4,4	100,0	-	-	15,0-60,0
5.	35	153	39,4	54,3	4,2	2,2	3,3	30,7	5,3	62,2	26,4	11,4	10,0-91,0
6.	36 ^х	654	43,7	63,6	2,4	2,3	3,4	23,0	5,3	33,8	45,7	20,5	10,5-98,0
7.	37	476	35,2	56,8	5,1	2,7	4,3	25,7	5,4	54,4	34,2	11,4	4,0-91,0
8.	38	72	37,1	48,1	2,0	1,4	2,7	41,6	4,2	68,2	22,7	9,1	1,0-81,0

^х - спонтанно ресинтезированные диплоиды, тетраплоиды

Невелико и варьирует от 3,7% у 28 хромосомных анеуплоидов до 6,1% у 35 хромосомных анеуплоидов, но у ресинтезированных диплоидов достигает 24,0%.

Проведенное сравнительное испытание продуктивности одиннадцати семей спонтанно ресинтезированных диплоидов с высокой всхожестью семян (90-98%) показало хорошие результаты. По предварительным данным одна семья (№ 3) превисила оба стандарта по весу корнеплодов и сахаристости. Семь семей, близкие по происхождению, проявили повышение сахаристости настолько, что при одинаковом весе корней они в одном случае превисили стандарт Рамонская 06 и в четырех случаях стандарт Ялтушковская односемянная по сбору сахара. Такие результаты свидетельствуют о перспективности этого материала для селекционной работы, особенно в связи с их повышенной сахаристостью.

В результате проведенного цитогенетического, цитозембриологического, морфологического и биохимического исследований двенадцати анеуплоидных форм и их потомств тетраплоидной сахарной свеклы сорта Белоцерковская односемянная можно сделать следующие выводы:

1. В потомствах анеуплоидов наблюдалось возникновение большого разнообразия растений, варьирующих от появления хорошо развитых и продуктивных форм до низкопродуктивных особей с новыми признаками, такими как формирование открытых семяночек и склонность к апомитическому развитию дополнительных зародышей.

2. Разработан и использован в исследовании метод отбраковки анеуплоидов из тетраплоидной популяции по внешним морфологическим признакам: форме листовой пластинки и длине черешка в фазе розетки растений второго года жизни. Метод позволяет отбраковать 70% анеуплоидов из тетраплоидной популяции без цитологических анализов.

3. В потомстве изученных анеуплоидов сахарной свеклы преобладают тетраплоидные формы (71,0-50,9%), а также образуются гипо- и гиперплоиды.

4. Выделенные анеуплоидные формы классифицированы на группы, в которые отнесены растения, различающиеся по уровню стабильности числа хромосом в потомстве.

5. Изученные анеуплоиды сахарной свеклы характеризуются мейотической нестабильностью. В результате неправильной конъюгации хромосом наблюдается появление унивалентов и мультивалентов,

что ведет к дальнейшим отклонениям в мейозе и гаметогенезе.

6. Среди анеуплоидных потомств, выделенных из тетраплоидов обнаружены растения с 18, 27, 36 хромосомами - спонтанно ресинтезированные диплоиды, триплоиды и тетраплоиды. Спонтанно ресинтезированные диплоиды, отличаясь по морфологическим признакам от обычных диплоидов, показали при размножении большую стабильность числа хромосом в потомствах, способность образовывать гаплоидные гаметы, высокую плодовитость и продуктивность отдельных растений.

Спонтанно ресинтезированные триплоиды и тетраплоиды отличаются от исходных анеуплоидов по морфологическим признакам и меньшим количеством нарушений при развитии генеративных органов.

7. Проведенное сравнительное испытание одиннадцати семей диплоидов спонтанно ресинтезированных в потомствах анеуплоидов с высокой всхожестью семян, показало, что некоторые из них отличаются повышенной сахаристостью корней. Этот материал может быть исходным для проведения улучшающего отбора.

8. Анеуплоиды сахарной свеклы характеризуются следующими эмбриологическими особенностями: варьированием числа ядер в зародышевых мешках, поздним наступлением фазы клеткообразования при развитии зародышевого мешка, отсутствием дифференциации яйцевого аппарата центрального ядра, замедленным развитием зародышей, а также меньшим отложением питательных веществ в тканях и органах семяночек.

Предложения по использованию основных выводов диссертации

Предлагается метод визуальной отбраковки анеуплоидов, сахарной свеклы (до 70%) из тетраплоидных популяций на свекле I года и в фазе розетки растений второго года вегетации по морфологическим признакам листьев без подсчета чисел хромосом.

Выделенные в процессе работы из анеуплоидных потомств спонтанно ресинтезированные диплоиды, характеризующиеся в ряде случаев высокой всхожестью семян и повышенной сахаристостью корней можно использовать в качестве перспективного исходного материала для селекции.

Основные положения диссертации изложены в следующих публикациях:

1. Некоторые особенности потомств анеуплоидной сахарной свеклы .Ж. Доклады ВАСХНИЛ № 12, 1975, 8-10 (в соавторстве).
2. Полиплоидия у сахарной свеклы. Тезисы докладов IV Всесоюзного совещания по полиплоидии. Изд-во "Наукова думка", К., 1975, 51 (в соавторстве).
3. Биоморфологические особенности анеуплоидной сахарной свеклы. Тезисы докладов III съезда генетиков и селекционеров Украины, ч. I, изд-во "Наукова думка", 1976, 121 (в соавторстве).
4. Цитозамбриологические особенности различных форм сахарной свеклы. Сб. Селекция сахарной свеклы на повышение продуктивности и технологических качеств. Изд-во ВНИС, К., 1976, 102-106 (в соавторстве).
5. Микроспорогенез и эмбриогенез анеуплоидной сахарной свеклы. Ж. Вестник с.-х. науки, № 4, 1977, 24-29 (в соавторстве).
6. Некоторые особенности семенников анеуплоидной сахарной свеклы и их потомств. Сб. Теоретические основы и практические приемы выращивания сахарной свеклы и других культур. Изд-во МСХ СССР, ВНИС К., 1977, 30-32.
7. Анеуплоидия у сахарной свеклы. Тезисы докладов IV съезда Украинского ботанического общества. Изд-во "Наукова думка", К., 1977, 143 (в соавторстве).
8. Цитозамбриологическое исследование анеуплоидной сахарной свеклы. Тезисы докладов III съезда ВОГИС. Генетика и селекция растений I (2), Ленинград, 1977, 396.
9. Эмбриогенез у анеуплоидных форм сахарной свеклы. Тезисы докладов VII Всесоюзного симпозиума по эмбриологии растений, ч. I, изд-во "Наукова думка", К., 1978, 44-45.
10. Особенности потомств анеуплоидной сахарной свеклы. Тезисы докладов XIU Международного генетического конгресса. Изд-во "Наука", ч. II, М., 1978, 149 (в соавторстве).

11 К вопросу об удручении цитоплазматической мутацией ситрохромной системы у моркови *Daucus carota* L. В кн.: Развитие и эволюция. В. И. Мигурина в работе ученик Академического института чл. И. В. Мигурина, Мигурина, 1981.
Литвинова Л. К., Терехина Л. П.