

Резюме

Вивчено сумісний вплив препаратів “Бетастимулін” та “Акварин №5” на енергію проростання та схожість насіння цукрових буряків. Експериментально доведено, що обробка фізіологічно активними речовинами сприяє покращанню селекційних якостей даної культури.

Исследовано совместное влияние препаратов “Бетастимулин” и “Акварин №5” на энергию прорастания и всхожесть семян сахарной свеклы. Экспериментально доказано, что обработка физиологически активными веществами способствует улучшению селекционных качеств данной культуры.

Joint influence of preparations “Betastimulin” and “Acvamarin №5” on energy of germination and germinability seeds of a sugar beet is investigated. It is experimentally proved, that processing physiologically active substances improvement of breeding qualities of the given culture.

МАЛЕЦКИЙ С.И.

Институт цитологии и генетики СО РАН, Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. акад Лаврентьева, 10 e-mail: stas@bionet.nsc.ru

“ВЕТВЛЕНИЕ” СЕМЯПОЧЕК В ЗАВЯЗЯХ ЦВЕТКОВ И РЕПРОДУКЦИЯ СЕМЯН У САХАРНОЙ СВЕКЛЫ (*BETA VULGARIS L.*)

В ботанико-эмбриологической литературе дискурс о способах репродукции семян у *Beta vulgaris L.* происходил ранее и происходит сейчас примерно в той же манере, как и для любого другого вида покрытосеменных растений. Разница в дискурсах обычно сводится к тому, что в каждом конкретном случае отмечается специфика в строении морфологических частей и эмбриологических структур, тканей и органов у цветков, плодов и семян, присущих конкретным видам. Этот дискурс обычно затрагивает описание структур тканевого или органного уровней, но не затрагивает уровень клеток.

Мультидивидуальность строения растений, их способность к неограниченному росту, позволяет выделить два типа детерминации континуальных признаков: а) конечные размеры признака детерминирует само растение (его эпигенотип); б) конечные размеры признака определяют условия среды. К признакам первого типа относят размеры и число частей цветка, размеры семян, плодов и др. К признакам второго типа относят дискретные счетные признаки — число цветов, плодов или семян на растениях и др. [1] и, как будет показано ниже, число семяпочек в завязях цветков.

У *Beta vulgaris L.* на побегах закладываются гермафродитные цветки, из которых после их опыления и оплодотворения формируются семена и плоды. Цветоносные побеги у свеклы при благоприятных условиях обильно ветвятся и формируют большое число цветков, исчисляемое сотнями, тыся-

чами или десятками тысяч на одно растение. Число формируемых в завязях цветков семяпочек всегда выше числа цветков на растении [2]. Формула типичного цветка сахарной свеклы — $P_5A_5G_3$.

“Цветок свеклы пятерного типа, правильный, обоеполый, с простым раздельнолистным чашечковидным околоцветником, остающимся при плодах в соплодиях. Гинецей (совокупность плодолистиков) у свеклы синкарпный, состоит из 3–4-х плодолистиков, сросшихся в один пестик. В пестике отсутствует столбик; поэтому рыльце сидячее — трех-, реже четырехлопастное. ...Завязь одногнездная с **одной** (выделено автором настоящей статьи) двупокровной семяпочкой. Описанное строение цветка свойственно всем культурным и диким формам, принадлежащим к полиморфному виду *B. vulgaris* L. Другие виды Beta, сохраняя тот же пятерный тип строения цветка, различаются, главным образом, в деталях околоцветника” [3, с. 92]. “Каждый цветоносный побег у свеклы представляет собой ось стебля (колоса), на которой располагаются соцветия-“клубочки”. Под соцветием-“клубочком” понимается возникновение нескольких цветков, весьма скученных, в виде одного монолитного головчатого образования в пазухах прицветника. ...Цветки в клубочке свеклы возникают в виде меристематических бугорков в пазухе прицветника. При этом, первый из бугорков является началом первого цветка в клубочке, а возникновение следующих 2-3-х бугорков указывает на образование в клубочке еще 2–3 цветков” (3, с. 90).

Наряду с правильными цветками $P_5A_5G_3$ на растениях исследователи отмечали и наличие “неправильных” цветков, с увеличенным числом андроцейных и гинецейных элементов, которые классифицировали как случайные уродства. К таковым относили и цветки не с одной, а с несколькими семяпочками в завязях. Например, формулу цветков раздельноцветковой (РЦ) линии 742-24-8 записывается как $P_6A_6G_6$ [2]. Встречаемость цветков с измененной морфологией была относительно редкой, так как в 1940–1960 гг. все исследователи работы преимущественно со сростноцветковыми (СЦ) формами свеклы [4, 5]. При анализе же посевных партий одноростковых сортов свеклы стали обнаруживать одиночные плоды, у которых под крышечкой было 2–4 семени. Такие семена ошибочно называли близнецами [6–8]. Особенно часто растения с многосемянными плодами встречались в потомствах инбредных РЦ линий [9, 10]. Доля одиночных плодов с 2–3 или большим числом семян в отдельном плоде варьировала от растения к растению, достигая иногда 73% от числа просмотренных плодов. Наблюдения касались числа семян в плодах, а не числа семяпочек в завязях цветков. Между тем значительное число цветков с несколькими семяпочками в цветках формируют в плодах лишь одно семя [2].

С нашей точки зрения, многосемяпочковые цветки и многосемянные плоды у свеклы скорее обычный, нежели случайный феномен, и связан он, с “ветвлением” эмбриологических структур, протекающих в завязях цветков. “Анализ множественности семяпочек у инбредной РЦ линии 742-24-8 показал, что число семяпочек в завязях почти всегда четное. Если семяпочек

две — их размеры примерно одинаковы, если четыре — одна пара крупнее другой — результат одновременной их закладки. При большем числе семяпочек в завязи цветка, различие во времени их закладки еще большее, что сказывается и на их размерах. Такая парная закладка семяпочек, вероятно, связана с делениями одной стволовой клетки цветочного бугорка. Дробление в примордиях цветков одной стволовой клетки приводит к формированию двух семяпочек, а деление двух клеток — к четырем семяпочкам в одном цветке и т.д. Число пар семяпочек в завязи цветка соответствует числу последовательных митозов этой клетки: одно деление — две семяпочки, два деления — четыре и т.д. [11, с. 291]. Формирование четного числа семяпочек в одном цветке напоминает процесс дихотомического ветвления побегов. Если цветок — это видоизмененный побег, то такие морфогенетические события как ветвление вполне возможны как на тканевом и органном уровнях, так и на клеточном уровне.

Ход развития растений — формирование побегов, закладка в пазухах прилистников цветков и соцветий связано с непрерывным эпигенетическим репрограммированием генома: одни программы в клетках сменяются вторыми, которых сменяют третьи и т.д. В норме в цветках свеклы закладываются по одной семяпочке на завязь [3]. Однако, множественность семяпочек в завязях однолетних растений свеклы (“ветвлении” семяпочек) довольно обычное явление и вполне аналогично процессам ветвления побегов, закладке цветков и соцветий на побегах.

Изменить порядок морфогенеза (в частности, ветвления) у свеклы удается путем различных экспериментальных воздействий: а) отбор растений с одиночными цветками (РЦ фенотипы); б) гомозиготизация генома (репродукция растений путем инбридинга); в) получение семян в беспыльцевом режиме (апозиготическая репродукция семян).

Согласно ботанической классификации *Beta vulgaris* L.— это перекрестноопыляющееся растение, которому свойственно открытое цветение, легучесть и обилие пыльцы, разносимой ветром и насекомыми. Цветение свеклы начинается с раздвигания листочков околоцветника и раскрытия цветка. Длительность цветения отдельного цветка определяется сроком жизнедеятельности рыльца, который колеблется от 3 до 6 суток (в зависимости от условий цветения), после чего лопасти рыльца подсыхают, и восприимчивость рыльца пестика к пыльце исчезает. Попадание новых порций пыльцы на дегенерировавшие рыльца пестиков не позволяет им прорасти и сформировать пыльцевые трубки. В свою очередь, в неоплодотворенных зародышевых мешках начинаются дегенерационные процессы, ведущие в конечном итоге к гибели исходной семяпочки.

Исходя из вышесказанного, можно было бы ожидать, что если процессы дегенерации затрагивают не единственный цветок, а цветки на всем растении, то утрата центров аттракции (цветков) должно вести к гибели и растения в целом. Однако при беспыльцевом режиме семенной репродукции, хотя и наблюдается дегенерация тканей рыльца пестиков в массовом масштабе,

но эти события обычно не отражаются на общей жизнеспособности растений. Правда, у таких растений заметно удлиняется сроки семягеза и плодоношения, так как партенокарпические плоды и агамоспермные семена развиваются партеногенетически из дополнительных семяпочек.

Если в норме (зиготический тип получения семян) от распускания цветков до созревания семян проходит примерно 35–45 суток, то при апозиготическом способе репродукции семян этот срок увеличивается на 2–3 недели и составляет в среднем 50–60 суток (условия г. Новосибирска). Увеличение срока плодоношения связано с тем, что для формирования апозиготических семян необходимо дополнительное время для возникновения и полноценного развития новых семяпочек (процесс “ветвления” семяпочек в тканях цветков показан на рисунке). Во вновь сформированных семяпочках представлены нормально развитые зародышевые мешки, клетки которых и дают начало апозиготическим семенам.

Уровень семенной продуктивности у растений, репродуцируемых в беспыльцевом режиме, достаточно высок и часто оказывается вполне сопоставимым с уровнем семенной продуктивности растений свеклы, репродуцирующих семена путем перекрестного оплодотворения [12]. Этот уровень в сильной степени определяется условиями произрастания растений [13, настоящее издание]. Как показывают многолетние наблюдения, большая часть плодов, возникших апозиготически, являются диплоидами (дигаплоидами), а меньшая часть гаплоидами (до 10%) [14]. В дигаплоидных семенах наблюдается сегрегация по маркерным локусам, что свидетельствует о том, что клетки зародышевых мешков в дополнительных семяпочках, развились из мегаспор, которые претерпели мейотические деления [15].

Благодарности. Настоящая работа выполнена при поддержке Интеграционного гранта СО РАН №99 и гранта РФФИ 10-04-00697.

Литература

1. *Малецкий С.И.* Слитное наследование (новая парадигма) // Эпигенетика растений. Новосибирск, ИЦиГ СО РАН, 2005. — С. 113–143.
2. *Малецкая Е.И.* Анатомия и морфология цветков, плодов и соплодий свеклы. // Одноростковость свеклы (эмбриология, генетика, селекция). Новосибирск, Наука. Сиб. Отделение, 1988. — С. 12–78.

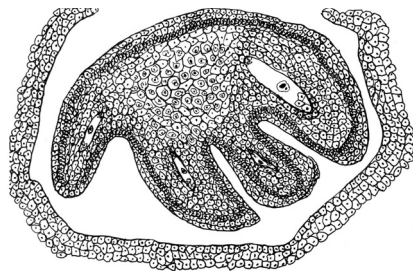


Рис. Ветвление семяпочки в завязи цветка у сахарной свеклы

3. Табенцкий А.А. Анатомия сахарной свёклы // Свекловодство. Биология, генетика и селекция сахарной свеклы. Киев, Госсельхозиздат, 1940. Т.1.— С. 89–169.
4. Харечко-Савицкая Е.И. Цитология и эмбриология сахарной свеклы. // Свекловодство. Биология, генетика и селекция сахарной свеклы. Киев: Госсельхозиздат, 1940. Т.1.— С. 453–550.
5. Зайковская Н.Э. Биология цветения, цитология и эмбриология сахарной свеклы // Биология и селекция сахарной свеклы. М., Колос, 1968.— С. 137–206.
6. Fischer H.E. Untersuchungen an Zwillingen von *Beta vulgaris* L. // Der Züchter, 1956. Bd.26. H.4/5.— S. 136–152.
7. Жигайло М.И. Особенности цветения и формирования семян односемянной сахарной свеклы // Односемянная сахарная свекла. М., МСХ СССР, 1960.— С. 111–115.
8. Мусиенко А.А. Что нужно знать о семенах свеклы. // Сахарная свекла, 1963. №1.— С. 31–34.
9. Nemazi J., Nielson K. Occurance of double ovules in sugar beets // Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol. 1967. V.14. №5.— P. 389–399.
10. Savitsky V.F., Savitsky H.I. Weight of fruits in self-fertile, male-sterile and self-sterile diploid, tetraploid monogerm *Beta vulgaris* L. // Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol., 1965. V.13.— P. 621–644.
11. Малецкая Е.И. Многосемяпочковость цветков и многоростковость посевных единиц у сахарной свеклы // Энциклопедия рода *Beta*. Биология, генетика, селекция. Новосибирск, Сова, 2010.— С. 290–301.
12. Юданова С.С., Малецкая Е.И. Связь эпигеномной изменчивости с семенной продуктивностью при апозиготическом способе размножения сахарной свеклы // Достижения і проблеми генетики, селекції та біотехнології. Київ.— Логос, 2007.— Т.2.— С. 221–225.
13. Позняк С.И., Юданова С.С., Малецкая Е.И. Апозиготическая репродукция семян у сахарной свеклы в двух экологических зонах // Достижения і проблеми генетики, селекції та біотехнології. Київ — Логос, 2010 (настоящее издание).
14. Малецкая Е.И., Юданова С.С., Малецкий С.И. Гаплоидия в апозиготических семенных потомствах сахарной свеклы *Beta vulgaris* L. // Доклады АН, 2009. Т.426. №5.— С. 710–713.
15. Малецкий С.И. Экспериментальный анализ сцепленного и несцепленного наследования генов в дигаплоидных потомствах сахарной свеклы // Биномиальные распределения в генетических исследованиях. Новосибир., ИЦиГ СО РАН, 2000.— С. 42–46.

Резюме

Изложено представление о множественности (“ветвлении”) семяпочек в цветках сахарной свеклы. Это свойство цветков свекловичного растения можно наблюдать у многих раздельноцветковых растений: формируются одиночные плоды с несколькими семенами в плоде. У растений, репродуцируемых в беспыльцевом режиме, происходит утрата чувствительности и жизнеспособности рыльца пестика, что ведет к отмиранию первичной семяпочки. Из дополнительных семяпочек развивается новое поколение семян (апозиготический способ репродукции семян).

The presentation about multiplicity ovules (process of “ovules branching”) in flowers of sugar beet plants was posed. This feature is observed in an unianthy plants (with solitary flowers): solitary fruits form some seeds in it. A cultivation of the sugar beet plants without pollen (pol-lenless regime) result in a loss of stigma pistils viability that by-turn bring to basic ovule atro-phy. A new progeny can develop from the additional ovules (apozygotic seed reproduction).

МАХНО Ю.А.¹, ПОЛЯКОВА И.А., ЛЯХ В.А.

*¹Институт масличных культур Украинской академии аграрных наук
Украина, 7041, Запорожье, пос. Солнечный, ул. Весенняя, 1,*

e-mail: makhnjulija@rambler.ru

*Запорожский национальный университет Украина, Запорожье,
ул. Жуковского, 66*

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛИМОРФИЗМА ЗАПАСНЫХ БЕЛКОВ СЕМЯН ЛЬНА МАСЛИЧНОГО МЕТОДОМ ЭЛЕКТРОФОРЕЗА

Одним из важнейших путей получения информации о генотипе растений является исследование полиморфизма белков. Для характеристики сортов все чаще применяют электрофоретический анализ различных фракций белков семян. Это дает возможность по спектру компонентов полиморфного белка различать генотипы и идентифицировать сорта, биотипы и линии [2].

Изучение запасных белков льна проводилось в разных научных центрах [1, 3, 4]. Кутузовой С.Н. [1] удалось выделить и электрофоретически разделить в диссоциирующих условиях запасные белки из семян льна. При этом были получены три зоны компонентов. С помощью стандартных наборов метчиков молекулярных масс был установлен вес и подвижность компонентов, которые во II и III зоне соответствовали кислым и основным легиминоподобным белкам. Компоненты, оставшиеся в I зоне, принадлежали белкам не глобулиновой, а альбуминовой природы. Недостатком данного метода является невозможность его использования для идентификации коммерческих сортов из-за их генетической близости.

Лапина Г.П. [3], изучая электрофоретические спектры суммарного белка разных сортов льна, выделила общую и сортоспецифическую фракцию. Юренкова С.И. и др. в своей работе [4] изучали генетику ряда ферментов. Однако работ по изучению белковых маркеров льна проводилось крайне мало и недостаток информации в данном направлении определил цели нашей работы по изучению гетерогенности отдельных фракций запасных белков семян льна и возможности идентификации сортов льна масличного с помощью электрофореза.

Материалы и методы

Материалом для исследования служили семена коллекции лаборатории селекции льна Института масличных культур УААН. Нами была разработана методика для электрофоретического разделения запасных белков льна масличного в кислом полиакриламидном геле концентрацией 11,8% (методика зарегистрирована как полезная модель №27671 от 12.11.2007). Анализу подвергались белки из индивидуальных семян. Электрофорез проводили в одинаковых условиях. Электрофореграммы снимали в трех повторах для каждого варианта опыта. Полученные белковые фракции, обнаруженные на электрофореграммах, характеризовались величиной относительной электрофоретической подвижности (ОЭП), рассчитанной по отношению к по-