

половины, при учете данных настоящей работы 2004, 2006 гг. и других более ранних лет 1989-2001 гг. (несмотря на колебания по некоторым показателям). Принято считать, что высокая стекловидность зерна соответствует высокому качеству. Однако из данных настоящей работы по двум годам (см. табл.) следует, что эта зависимость не всегда имеет место. Например, образцы 7723, 7469 при низкой стекловидности имеют высокую общую хлебопекарную оценку. Высокие хлебопекарные свойства – редко возникающий признак при использовании только традиционных методов селекции без применения химического мутагенеза. Под влиянием ЭИ в настоящей работе высокое качество – признак, часто возникающий. Из 27 образцов, впервые исследованных еще в 1989 году, 9 образцов, т. е. одна треть, показали высокие хлебопекарные свойства, стабильно проявляющиеся в дальнейшем по годам. По-видимому, частое возникновение этого признака можно объяснить тем, что при оптимальном сочетании химического мутагена, диапазона его доз и исходного сорта мутациями бывают охвачены разнообразные локусы. При этом возникают множественные мутации и мутации полимерных факторов в разных генетических системах. При их совокупном действии возникают в значительном числе мутанты с высокими хлебопекарными свойствами. Стабильно высокое качество по годам и при разных условиях выращивания свидетельствует о том, что у перечисленных сортов и образцов это свойство определяется более генотипически и менее зависит от условий выращивания по сравнению с другими образцами.

Выводы

Получено высокое генотипическое и фенотипическое разнообразие мутационного спектра на озимой пшенице под влиянием супермутагена этиленимина. Представленное в данном исследовании одно из направлений использования ценных мутантных признаков – зерновое продовольственное включает в себя сорта и образцы с высокими хлебопекарными свойствами, которые с высокой частотой возникают при действии этиленимина и стабильно проявляют их по годам.

Резюме

На озимой мягкой пшенице – сорте ППГ 186 под влиянием этиленимина получено широкое генотипическое и фенотипическое разнообразие признаков, включающее высокие стабильно по годам проявляющиеся хлебопекарные свойства.

На озимій м'якій пшениці – сорті ППГ 186 під впливом етіленіміна отримане широке генотіпічна і фенотіпічна різноманітність ознак, що включає високі стабільно по роках хлібопекарські властивості, що виявляються.

On winter common wheat – variety of PPG 186 under influencing of ethylene imine wide genotypic and phenotypic diversity of characters, including high stably on years showing up bakery properties is received.

ЮДАНОВА С.С., МАЛЕЦКАЯ Е.И.

Институт цитологии и генетики СО РАН; пр. Лаврентьева 10, 630090, Новосибирск, Россия; sonia@bionet.nsc.ru

ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ И МИКРОСПОРОГЕНЕЗА ГАПЛОИДНЫХ РАСТЕНИЙ У САХАРНОЙ СВЕКЛЫ (*BETA VULGARIS* L.).

Гаплоидами (моноплоидами) называют растения, в ядрах клеток которых содержится только один набор хромосом. Удвоение числа хромосом у гаплоидов – эффективный путь получения гомозиготных диплоидных линий у многих видов

культурных растений. Исследования, проведенные на семенных партиях свеклы, полученных от свободного опыления, показали, что гаплоидные проростки в таких семенных партиях встречаются с очень низкой частотой $10^{-5} - 10^{-6}$. Это ограничивает возможность использования таких семенных партий в практической селекции [1, 2]. Это побудило исследователей искать более эффективные методы репродукции семян для выявления гаплоидных проростков. Существенный результат был достигнут при партеногенетической индукции эмбриогенеза: опыление пылью дикорастущих видов (10^{-3}); опыление облученной пылью (10^{-4}); опыление диплоидных растений пылью тетраплоидов (2×10^{-3}); опыление пылью красной столовой свеклы (10^{-4}) [3, 4]. Эти результаты получены путем ручной кастрации цветков, что неприемлемо для целей практической селекции. Показано также, что семенные партии, собранные с пыльцестерильных растений, дают примерно в десять раз больший выход гаплоидов, чем семенные партии, собранные с фертильных растений [5].

В настоящее время во многих селекционных учреждениях используют биотехнологический метод получения гаплоидов путем культивирования семян *in vitro*. В среднем выход гаплоидных эмбрионов в культуре *in vitro* составляет не более 1% от числа высаженных на среду семян. Частота выхода гаплоидных эмбрионов зависит от генотипа донорских растений варьирует от 0 до 13 % [6, 7, 8]. Широкое использование метода в практической селекции *in vitro* метода сдерживается его затратностью и трудоемкостью работ.

В 1990-е годы в лаборатории популяционной генетики ИЦиГ СО РАН был разработан однородительский (или апозиготический) метод семенной репродукции у сахарной свеклы [9]. По нашим наблюдениям у растений, склонных к однородительскому способу размножения, повышен уровень миксоплоидности клеточных популяций, что делает возможным попадание полиплоидных клеток в зародышевые пути, и формированию партеногенетических эмбрионов [10]. Диплоидные семена, полученные при однородительской репродукции, обозначаются дигаплоидами.

Целью данной работы было: исследовать особенности цветения и микроспорогенеза у гаплоидных и дигаплоидных растений сахарной свеклы, полученных из апозиготических семенных потомств.

Материалы и методы

В качестве материала была использована линия мсСОАН-5 А₃ из коллекции лаборатории популяционной генетики растений ИЦиГ СО РАН. Семена, взятые на проращивание, получены от растений, которые в течение трех поколений репродуцировались апозиготически. Для проращивания было отобрано 2400 плодов и на третьи сутки после промывки и проращивания проводили учет и отбор гаплоидных и дигаплоидных проростков по биоморфологическим признакам (длина и диаметр корешка). Гаплоидные проростки на 3-и сутки в четыре раза короче и имеют вдвое меньший диаметр, чем дигаплоидные [11].

Результаты

Из общего числа 1822 проросших семян было выделено 100 гаплоидных проростков (5,49%), остальные были дигаплоидными. Для цитологической оценки клеточных популяций проведен подсчет числа хлоропластов в замыкающих клетках устьиц, поскольку существует высокая корреляция между уровнем плоидности и числом хлоропластов в замыкающих клетках устьиц у растений сахарной свеклы ($r > 0,90$) [12]. Хлоропластная методика позволяет, во-первых, быстро определить уровень плоидности, во-вторых, дает большие выборки, характеризующие клеточные популяции растения. У каждого растения подсчитаны хлоропласты в 50 замыкающих клетках устьиц. Среднее число хлоропластов на клетку у гаплоидных сеянцев составило 9 шт. клетку, а у дигаплоидов – 16.

В первый год жизни гаплоидные растения заметно отставали в развитии, а в процессе вегетации в первый год жизни и при хранении корнеплодов на второй год была очень высокая их гибель (примерно 30% и 50% соответственно). После прохождения яровизации и высадки корней в поле, отрастание происходило дружно, но уже через неделю наблюдалось отставание в развитии. Размеры растений в некоторых случаях различались более чем вдвое. На рисунке 1 показаны гаплоидное и дигаплоидное растения второго года жизни в конце периода вегетации.

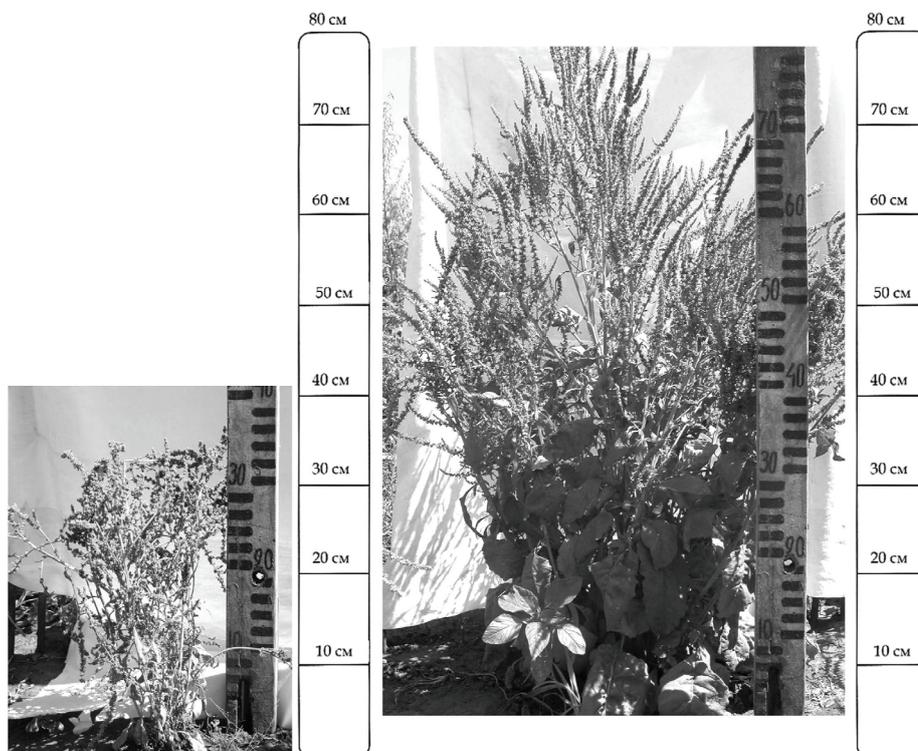


Рис.1. Гаплоидное (слева) и дигаплоидное растения на второй год жизни.

Кроме того гаплоидные растения позже, чем дигаплоиды, вступили в фазу цветения (табл. 1). Некоторые растения различались вдвое: 51 день с момента посадки у гаплоидного растения и 25 дней – у дигаплоидного. Статистический критерий G для многопольных таблиц показал, что различия между вариантами опыта по динамике вступления в фазу цветения гаплоидных и дигаплоидных растений высоко достоверны: в среднем у гаплоидных растений цветение начинается более чем на неделю позже.

Таблица 1. Начало цветения гаплоидов и дигаплоидов, линии мССОАН-5 при апозиготическом размножении.

	Число дней с момента высадки									того
	5-27	8-30	1-33	4-36	7-39	0-42	3-45	6-48	9-51	
<i>гаплоиды</i>						7				6
<i>дигаплоиды</i>			2	4	0					20
Итого:			2	5	2	4				46

$G = 101,3$; $G_{0,999} = 20,1$ ($df = 8$).

Анализ микроспорогенеза показал, что у гаплоидов формируются все четыре типа микроспор, но, как и ожидалось, большая часть микроспор была представлена монадами - 53,42 % (рис. 2). У дигаплоидных растений картина была обратная: большую часть популяции микроспор составляли тетрады – 79% (рис. 2).

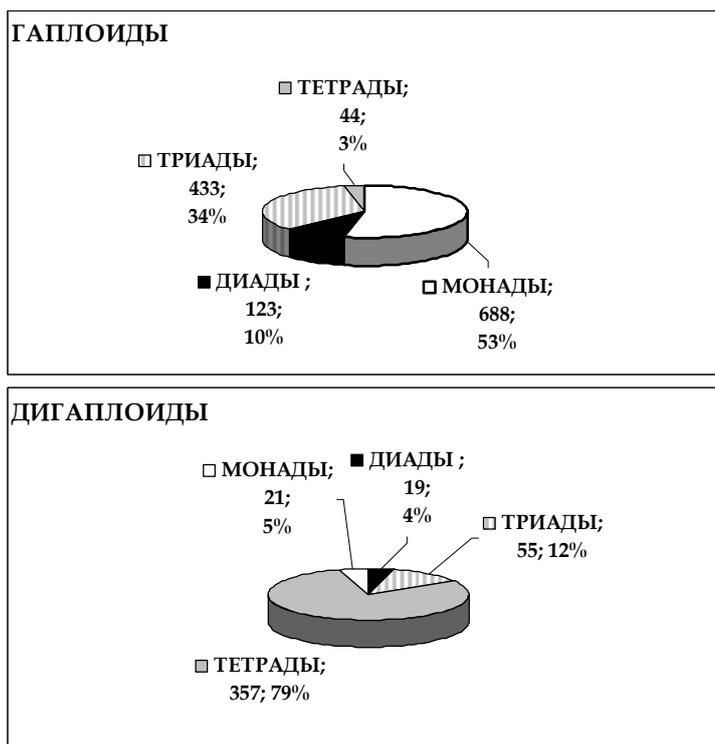


Рис. 2. Частоты микроспор у гаплоидных растений

Рис. 3. Частоты микроспор у дигаплоидных растений

Обсуждение. Метод однородительского семенного размножения у свеклы можно достаточно эффективно использовать для проведения различных экспериментальных исследований, в том числе для получения гаплоидов. Процесс апомитотической репродукции может реализовываться на основе как эндополиплоидии (наличия многократных хромосом – дупло- и квадруплохромосомы), так и вследствие миксоплоидности клеточных популяций меристем. Оба явления свойственны семейству *Chenopodiaceae* и давно описаны в литературе [13]. Спонтанная миксоплоидия представляет собой вариацию числа наборов хромосом в ядрах клеток с преобладанием одной основной фракции, что позволяет растениям при однородительском размножении формировать гаплоидные и дигаплоидные семенные потомства.

Наличие у гаплоидов микроспор, прошедших мейотические деления, т. е. диад, триад и тетрад, свидетельствует о том, что часть микроспороцитов вступили в мейоз и осуществили либо однократное, либо двукратное деление. Природа их возникновения у гаплоидов полностью не ясна. Она может быть, как следствием эндополиплоидии, так и миксоплоидии. Следует отметить, что наличие тетрад микроспор в мейозе гаплоидных растений свеклы не является исключением. Например, у томата в некоторых случаях формируется более 40% тетрад. И соответственно, наблюдается некоторый уровень фертильности пыльцы $\approx 8\%$ (Иванова, 2001). Наличие тетрад микроспор объясняет появление некоторой доли фертильных пыльцевых зерен. Это дает возможность получения семенного потомства от гаплоидных растений.

Выводы: Гаплоидные растения существенно отстают в росте и развитии, в отличие от дигаплоидов: а) они позже вступают в фазу цветения и б) на второй год жизни гаплоидные и дигаплоидные растения иногда имеют более чем двукратное различие по размерам.

Литература

1. *Levan A.* A haploid sugar beet after colchicines treatment // *Hereditas*, 1945. V. 31. P. 399–410.

2. Добрецова Т.Б., Лутков А.Н., Манжос А.М. Спонтанные полиплоидные и гаплоидные формы сахарной свеклы у близнецовых растений // ДАН СССР, 1965. Т. 160, №2. С. 454–457.
3. Bosermark N.O. Haploids and homozygous diploids, triploids and tetraploids in sugar beet // Hereditas, 1971. Иванова С.В. Мейоз у гаплоидов томата как возможный индуктор генотипической изменчивости // Известия ТСХА, выпуск, 1, 2001, с. 72–82.
4. Seman I. Possibilities of detection and induction of haploids in *Beta vulgaris* L. // Biologia, V. 38 (1), 1983. P. 1113-1122.
5. Yüce S. Haploidie bei der Zuckerrübe. Landwirtschaftl. Hochschule Giessen, 1973 Цит. по: Pedersen H.C., Keimer B. Haploidy in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) In: Vitro Haploid Production in Higher Plants. Vol. 3: Important Selected Plants. // Kluwer Academic Publishaer, 1996. P. 17–36.
6. Lux H., Herrman L., Wetzel C. Production of haploid sugar beet (*Beta vulgaris* L.) by culturing unpollinated ovules // Plant Breeding, 1990. V.104. P. 177–183.
7. Svirshevskaya A.M., Kozyrevich T.P., Bormotov V.E. Sugar beet haploids in an unpollinated ovule culture. // Doklady Akademii Nauk Belarusi, 1993. Vol. 37(4), P.74-76.
8. Gürel S., Gürel E., Kaya Z. Doubled haploid plant production from unpollinated ovules of sugar beet (*Beta vulgaris* L.). Plant Cell Rep., 2000. V. 19 (12), P. 1155-1159.
9. Малецкий С.И., Малецкая Е.И. Самофертильность и агамоспермия у сахарной свеклы // Генетика, 1996. Т.32(12). С. 1643-1650.
10. Малецкий С.И., Юданова С.С. Зародышевый путь и ствольные клетки у высших растений. // Цитология и генетика, 2007. Т.41, №5. с. 67-80.
11. Малецкая Е.И., Малецкий С.И. Апозиготический способ репродукции семян и гаплоидия у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Сборник научных трудов: «Факторы экспериментальной эволюции организмов». Том 3. Київ: «ЛОГОС», 2006.
12. Savitsky H. Effectiveness of Selection for Tetraploid Plants in C₀ Generation on the Basis of the Number of Chloroplasts in Stomata. Journal Amer. Soc. Sugar Beet Technol., 1966. V.13 (8). P. 655 –661.
13. Gentcheff G., Gustafsson A. The double chromosome reproduction in *Spinaceae* and its causes. 1. Normal behavior // Hereditas. 1939. V.25. №3. P. 349-358.

Резюме

В работе получены гаплоидные растения из семенного материала, прошедшего однополодную репродукцию. Гаплоидные растения отбирали по морфобиологическим признакам (длина и диаметр корешка). Показано, что гаплоидные растения на неделю позже вступают в фазу цветения, и кроме того, у них формируются все 4 типа микроспор (монады, диады, тетрады), но, как и ожидалось, большая часть микроспор была представлена монадами - 53,42 %.

In the work a haploid plants were obtained from the seed material after uniparental seed reproduction. The haploid plants were selected by biomorphological characters. It was shown that (i) haploids enter into the flowering stage; (ii) a haploid plants form all four type of microspore: monade (53 %), diade (10%), triade (34%), tetrade (3%).