

231

**ИЗУЧЕНИЕ
БИОРАЗНООБРАЗИЯ
ФЛОРЫ БЕЛАРУСИ
И ОБОГАЩЕНИЕ
ГЕНОФОНДА
КУЛЬТУРНЫХ
РАСТЕНИЙ**

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования
«Белорусский государственный педагогический университет
имени Максима Танка»

**ИЗУЧЕНИЕ
БИОРАЗНООБРАЗИЯ ФЛОРЫ БЕЛАРУСИ
И ОБОГАЩЕНИЕ ГЕНОФОНДА КУЛЬТУРНЫХ
РАСТЕНИЙ**

*Материалы межвузовского семинара ботанических кафедр
по проблемам биоразнообразия флоры
и селекции культурных растений
24—26 апреля 2002 года*

Минск 2003

УДК 581(476)
ББК 285(4Бел)
ИЗ95

Печатается по решению редакционно-издательского совета БГПУ

Редакционная коллегия:

И.Э. Бученков (отв. редактор),
В.Т. Каравосов,
В.Э. Гаманович

Рецензенты:

Центральный ботанический сад НАН Беларуси;
В. Н. Решетников, академик, директор НИИ овощеводства;
А. А. Аутко, доктор с/х наук

ИЗ95 **Изучение биоразнообразия флоры Беларуси и обогащение генофонда культурных растений: Материалы межвуз. семинара ботанических каф. по проблемам биоразнообразия флоры и селекции культурных растений, Минск, 24—26 апр. 2002 г.— Мн.: БГПУ, 2003.— 107 с.**

ISBN 985-435-496-2

В сборнике изложены экспериментальные данные многолетних исследований сотрудников и аспирантов ботанических кафедр вузов Беларуси и Литвы по проблемам комплексного изучения биоразнообразия и обогащения генофонда культурных растений.

Адресуется научным сотрудникам, аспирантам, студентам старших курсов факультетов естествознания ВУЗов, занимающихся проблемами изучения культурных и дикорастущих растений.

УДК 581(476)
ББК 285(4Бел)

ISBN 985-435-496-2

© Коллектив авторов, 2003
© УИЦ БГПУ, 2003

ПРОЯВЛЕНИЕ ПРИЗНАКОВ У МЕЖРОДОВЫХ ГИБРИДОВ F₁ RIBES В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СООТНОШЕНИЯ ЧИСЛА ГЕНОМОВ ИСХОДНЫХ РОДИТЕЛЬСКИХ ФОРМ

Г. А. Бавтуто, И. Э. Бученков
БГПУ

Гибридизация смородины (*Ribes nigrum* L.) с крыжовником (*Grossularia reclinata* (L.) Mill) на диплоидном и тетраплоидном уровнях, рецiproкные скрещивания тетраплоидных форм с исходными диплоидами, бекроссы полученных тетраплоидных гибридов смородина x крыжовник с исходными тетраплоидными формами позволили получить растения с различным сочетанием числа геномов исходных форм (условное обозначение генома черной смородины «В»; генома крыжовника — «G»). Были получены гибриды следующих генотипов: амфигаплоид (Ag) с $2n = 16$ и геномным составом BG; сесквидиплоиды (Sd) с $2n = 24$ и геномным составом BGG и BBG, аллотетраплоиды (At) с генотипом BGGG и BBBG, амфидиплоид (Ad) с $2n = 32$ и геномным составом BBGG. Сочетание числа геномов *Ribes* и *Grossularia* у перечисленных гибридов можно представить как 1:1, 1:2, 2:1, 1:3, 3:1, 2:2.

Сравнительное изучение отдаленных гибридов *Ribes* с различным геномным составом позволяет установить степень эффективности метода удвоения хромосом для преодоления бесплодия отдаленных гибридов между смородиной и крыжовником, а также представляет интерес с точки зрения исследования проявления признаков в F₁ в зависимости от сочетания числа геномов родительских форм (Бавтуто, 1980; Бавтуто, Бученков, 1997; Бученков, 1998).

Сравним вначале формы, которые, имея по одному геному *Ribes*, отличаются друг от друга количеством геномов *Grossularia*. Это гибриды с генотипом BG, BGG, BGGG. Амфигаплоидная форма, сочетающая равное число хромосом смородины и крыжовника, отличается промежуточным характером наследования признаков исходных родителей и целым рядом новообразований. Увеличение числа хромосом крыжовника с 8 до 16 сказывается на характере проявления признаков в F₁. Так, у Ag наблюдается подавление признака околюченности побегов, свойственного крыжовнику, сесквидиплоид же отличается промежуточным типом наследования данного признака — мелкие шипики формируются только на молодых побегах, располагаются редко и быстро исчезают.

Как доминантные признаки у Ag проявляются такие особенности смородины, как морщинистость верхней поверхности листа, опушение цветочной кисти, серый оттенок побегов, которые при удвоении числа хромосом крыжовника полностью подавляются.

Усиление признаков крыжовника с увеличением числа его геномов сказывается на строении цветочной кисти. Так, у Ag цветочная кисть равна $6,10 \pm 0,25$ см (у смородины $7,18 \pm 0,30$ см, у крыжовника $0,9-1,4 \pm 0,72$ см) и несет в среднем $4,13 \pm$

0,20 цветков (у смородины число цветков в кисти не превышает $8,13 \pm 1,03$, у крыжовника — $1,4 \pm 0,5$). Распростертое положение кисти у Ag относится к новообразованиям, в сравнении с изогнутой вниз кистью смородины и крыжовника. Sd характеризуются короткой ($1,2 \pm 1,07$ см), изогнутой вниз кистью, несущей $1,50 \pm 0,06$ цветков. Цветки у Sd крупнее цветков Ag (длина цветка $8,02 \pm 0,23$ мм против $7,32 \pm 2,14$; диаметр цветка — $9,30 \pm 0,70$ мм против $9,18 \pm 0,17$), что придает им сходство с цветком крыжовника.

Отмечены различия у Ag и Sd по наследыванию особенностей строения цветка. У Ag форма чашелистиков чаще узколанцетная (признак смородины), с широким спектром варьирования. Гамма переходов характерна и для лепестков амфигаплоида. У Sd чашелистики и лепестки по форме близки к крыжовнику. Как доминантные наследуются у Ag и Sd признаки крыжовника — усеченная верхушка чашелистиков и лепестков, отогнутое положение чашелистиков.

Особым путем у гибридов F_1 проявляется признак окраски чашелистиков. При наличии одного генома крыжовника признак «зеленых» чашелистиков полностью подавляется. Доминируют «*Ribes* — окрашенные чашелистики», так как, вероятно, зеленая окраска определяется рецессивными генами. При удвоении числа хромосом крыжовника этот признак подавляется не полностью, и чашелистики имеют смешанную красно-желто-зеленую окраску.

У Sd изменяется форма и окраска почек. Они сходны с почками крыжовника. Удвоение дозы геномов вызвало доминирование целого ряда признаков, свойственных крыжовнику: форма куста, окраска и характер поверхности побегов, расположение чешуек в почке и положение почек на побеге, форма основания листа и густое опушение его нижней поверхности, отсутствие белых кончиков на зубчиках края листа и эфирных железок, розоватый оттенок цветков, ребристая завязь, раздвоенность и опушенность столбика.

Сравнительный анализ признаков у гибридов F_1 смородина \times крыжовник показывает, что удвоение числа геномов крыжовника усиливает проявление его признаков. С одной стороны это проявляется по линии изменения размеров органов гибрида: почек, цветка, чашелистиков и лепестков, столбика, завязи, цветочной кисти, числа цветков в кисти, т. е. количественных признаков, имеющих вероятно, полигенный тип наследования. В то же время изменяется наследование ряда альтернативных качественных признаков — форма и окраска почек, листовых пластинок, лепестков и чашелистиков, фенофазы.

К константно-доминирующим признакам, проявляющимся независимо от изменения числа геномов исходных форм, следует отнести раскидистый характер куста, высокую зимостойкость, иммунитет к сферотеке и антракнозу.

Целый ряд новообразований, возникших у Ag, не исчезает с увеличением числа хромосом крыжовника. К ним следует отнести гетерозисный тип куста, варьирование листьев по форме и окраске, форму и размер гипантия, величину чашелистиков. Следовательно, у сесквидиплоида, также как у амфигаплоида, появляется соматический (мощные кусты, крупные побеги, листья, почки) и репродуктивный (крупные цветки) гетерозис. Нетребовательность гибридов к условиям роста, уходу объясняется наличием приспособительного гетерозиса.

Можно отметить, что удвоение дозы геномов ведет к исчезновению некоторых свойственных Ag признаков. К ним относятся такие особенности, как формирование двух почек вместо одной в пазухе листа, соцветия типа кисте-зонтика, многолопастные листья. Можно предположить, что появление этих признаков связано с явлением фасциации. По мнению Н. П. Чувашиной (1974), исчезновение фасциации у Sd является доказательством того, что склонность к фасциациям у Ag не унаследована от исходных форм, а является результатом взаимодействия равных в численном отношении хромосом родителей. У амфидиплоидной формы, где геномы родителей удвоены, вновь наблюдается появление указанных признаков.

Добавление генома крыжовника у аллотетраплоида BGGG усиливает проявление его признаков еще в более сильной степени. Это сказывается на окраске и характере побегов, окраске почек и их положении на побеге, форме и окраске листьев, лепестков и чашелистиков, форме завязи, столбика, плодов, окраске плодов и типу кожицы, неспособности гибридов к размножению одревесневшими черенками.

Сравним две формы, которые отличаются между собой по числу хромосом *Ribes* при равном числе хромосом *Grossularia*. Это сесквидиплоид с геномным составом BGG и амфидиплоид с геномным составом BBGG. Числа геномов *Ribes* и *Grossularia* у названных гибридов имеют соотношение 1:2, 2:2.

Увеличение числа хромосом черной смородины с 8 до 16 приводит к усилению ее признаков у гибридов. Это проявляется в окраске побегов и характере их поверхности. У Sd побеги бордовые, шелушащиеся по типу крыжовника, у Ad — буро-коричневые с серым оттенком, почти гладкие по типу смородины.

Усиление проявления признаков черной смородины сказывается в преобладании правильно-пятилопастных листьев темно-зеленой окраски с желтым рельефом жилок, отсутствии колючек на побегах, морщинистом характере верхней поверхности листа, отсутствии опушения на нижней поверхности, наличии редких белых кончиков на зубчиках края листа (у Sd они отсутствуют), преобладании 5—7-цветковой кисти (у Sd преобладает одиночный цветок, реже 1—2-цветковая кисть), опушении цветочной кисти (у Sd голая), положении чашелистиков. При наличии двух геномов черной смородины устойчиво доминируют такие признаки *Ribes*, как форма и окраска ягоды, матовая кожица и такой нежелательный признак, как невыровненность плодов. Независимо от числа геномов устойчиво доминирует признак *Ribes* — расположение тычинок на уровне с лепестками и признаки *Grossularia* — раскидистый характер куста, отсутствие эфирных железок, ребристая завязь.

Из приведенного сравнения видно, что у амфидиплоида при равном соотношении числа хромосом исходных видов, гомозиготное состояние геномов *Ribes* обуславливает доминирование многих ценных признаков смородины. В то же время такие признаки исходных форм, как околюченность побегов, специфический запах смородины, несмотря на гомозиготное состояние генов, остаются в рецессивном состоянии.

Сравнивая особенность проявления признаков у Ad, Sd и Ag можно заметить, что ряд новообразований проявляется только при равном соотношении числа геномов исходных форм (1:1 у Ag и 2:2 у Ad). У Sd при изменении равного соотношения числа геномов исчезают такие признаки, как многолопастная или 2—3-лопастная форма листьев, наличие двух почек в пазухе листа, варьирование окра-

ски листьев, длины цветоножки, 5—7-цветковая кисть. Для проявления этих признаков важна не доза геномов (они проявляются одинаково и при 1:1 и при 2:2), а равное соотношение геномов смородины и крыжовника.

Однако имеется ряд признаков, проявление которых имеет место лишь при соотношении определенного числа хромосом исходных форм. Эти признаки проявляются лишь при соотношении 2:2 и исчезают при соотношении 1:1. Здесь, прежде всего, следует отметить плодовитость Ad и стерильность Ag. В некоторых случаях наблюдается усиление признаков смородины при добавлении геномов крыжовника (положение пыльников в цветке). Это можно объяснить тем, что изменение числа геномов не ведет к простому суммированию эффектов действия дозы каждого гена, взаимодействие аллелей одного и того же и разных генов при увеличении геномов может дать неожиданный эффект (Фадеева, 1975).

Сравнивая характер проявления признаков при удвоении числа хромосом каждого родителя, и анализируя амфигаплоид (BG, $2n=16$) и амфидиплоид (BBGG, $2n=4x=32$) гибрида *R. nigrum* × (*Gr. reclinata* × *Gr. robusta*) видно, что при удвоении у гибридов геномов каждого родителя характер доминирования признаков в ряде случаев изменяется. Так, с одной стороны, у Ad в сравнении с Ag наблюдается усиление некоторых признаков смородины. Изменился характер поверхности побегов. Они стали гладкими, буро-коричневого цвета (у Ag — серо-бордовые, шелушащиеся). Почка Ad имеют округлую форму с тупой верхушкой, что сближает их с почками смородины (у Ag почки конические, заостренные, с плотными чешуями). С черной смородиной Ad, в отличие от Ag, сближает отсутствие опушения на нижней стороне листа, характер формы основания листа, края листа с редкими белыми кончиками. У Ad усиливается проявление признаков смородины в окраске и форме ягод. Следовательно, при наличии лишь одного генома смородины, указанные признаки подавляются, так как, видимо, гены *Ribes*, контролирующие их, относятся к рецессивным. При удвоении числа хромосом *Ribes* явление доминирования этих признаков выражено сильнее, несмотря на двойное число геномов *Grossularia*.

В то же время, у амфидиплоидов доминируют некоторые признаки *Grossularia*, которые у амфигаплоида были в рецессивном состоянии. К таким особенностям относятся: плотное расположение почечных чешуек, крупная завязь, сплюснутая с полюсов форма плодов, почти выровненные размеры плодов, темно-бордовая окраска ягод. Следовательно, для доминирования ряда ценных признаков *Ribes* и *Grossularia* необходимо, чтобы гены этих видов были в гомозиготном состоянии. Отдельные признаки не изменяют характера доминирования при удвоении родительских геномов. Как у амфигаплоида (1:1), так и у амфидиплоида (2:2), доминируют такие признаки *Ribes*, как неколюченные побеги, морщинистый характер верхней поверхности листовых пластинок, преобладание 4—6-цветковой кисти, ее опушение, окраска чашелистиков, форма гипантия, расположение пыльников, легкая укореняемость черенков.

К доминирующим у Ag, и Ad признакам *Grossularia* следует отнести — отсутствие ароматических железок, ребристую поверхность завязи, раздвоенность и опушение столбика. Остаются доминантными у гибридов с $2n=16$ и с $2n=32$ такие хозяйственно-ценные признаки, как высокая зимостойкость, иммунитет к антракнозу, сферотеке и повышенная устойчивость к почковому клещу.

Амфигаплоиды являются полностью стерильными. Они ежегодно обильно цветут, завязывая лишь в отдельные годы единичные бессемянные плоды. Амфидиплоиды нормально плодовые и резко отличаются от амфигаплоидных растений по степени фертильности пыльцы. Анализ пыльцы показывает, что амфидиплоидная форма имеет морфологически выровненную пыльцу (от $79,8 \pm 1,04$ до $86,4 \pm 2,11$ % в различные годы), нормальные размеры ($49,6 \pm 1,16$ — $50,1 \pm 0,44$ мк), высокий процент прорастания (от $60,6 \pm 0,16$ до $69,6 \pm 0,84$). Морфологически нормальная пыльца у амфигаплоида составляет всего $0,96 \pm 0,09$ — $1,32 \pm 0,01$ %. Пыльцевые зерна мелкие ($20,1 \pm 0,18$ — $22,8 \pm 30$ мк), не прорастают на искусственной питательной среде.

От свободного опыления у Ad завязывается $26,8 \pm 0,06$ — $54,0 \pm 0,35$ % ягод, у Ag только единичные бессемянные плоды. Ягоды Ad крупные ($1,02 \pm 0,14$ — $1,2 \pm 0,17$ г), овальной формы, несколько сплюснуты с полюсов, темно-бордовые, с гладкой блестящей кожицей, кисло-сладкие. По размерам ягоды почти выровненные, созревают в середине августа. Число семян в ягоде в среднем от $3,4 \pm 0,19$ до $5,6 \pm 0,63$. Семена нормально развиты. Средний вес 100 семян равен $0,36 \pm 0,01$ — $0,44 \pm 0,02$ г. Выполненность семян составляет не менее 76,2 — 81,3 %. Всхожесть семян от $30,6 \pm 1,02$ до $38,0 \pm 0,05$. Энергия прорастания семян невысокая, всходы появляются недружно на протяжении 20—32 дней.

Единичные ягоды Ag мелкие, массой $0,19 \pm 0,03$ г. Семена в них не образуются. В 1998 г Ag завязал $0,03 \pm 0,01$ % ягод от искусственного опыления. Ягоды опали до созревания. Образование Ad фертильной пыльцы и жизнеспособных семян говорит о нормализации процесса мейоза при спорогенезе в сравнении с Ag стерильными формами. Фертильность Ad позволяет использовать их в скрещиваниях с крыжовником и смородиной для усиления желательных признаков. Не скрещиваясь с диплоидными формами *Ribes* и *Grossularia*, Ad скрещиваются с их тетраплоидными формами. Так, при опылении автотетраплоидной формы *Gr. reclinata* x *Gr. robusta* (геномный состав GGGG) пыльцой амфидиплоида *Ribes nigrum* x *Grossularia reclinata* (геномный состав BBGG) получен аллотетраплоид с новым геномным составом BGGG, а при опылении автотетраплоида *R. nigrum* (геномный состав BBBB) пыльцой Ad удалось получить аллотетраплоид с геномным составом GBVV.

Наиболее интересными новообразованными признаками, свойственными гибридам на диплоидном и тетраплоидном уровнях, являются, прежде всего, многочисленные фасциации листьев, побегов, цветков, цветочных кистей, ягод (что особенно ценно для Ad), а также позднее созревание ягод. У Ag единичные бессемянные ягоды созревают в конце, у Ad — в середине августа (у смородины — в середине июля). Для появления фасциированных новообразований необходимо равное сочетание числа геномов исходных форм. В численном отношении 1:2, 1:3 эти признаки у гибридов исчезают. Позднее созревание ягод проявляется у гибридов при всех изученных сочетаниях геномов (1:1, 1:2, 2:2 и 1:3).

У амфидиплоидов появляется целый ряд признаков, которые характерны для полиплоидов вообще, независимо от вида растений и происхождения гибридов. Это увеличенные размеры листьев, цветков, чашелистиков, лепестков, пыльников, завязи, изломанно-волнистый характер листовых пластинок и края листа, «пухлые» почки, сплюснутая с полюсов форма ягод, мощные побеги и гетерозисные кусты.

Выводы

1. Эффективным способом преодоления гаплонтического типа стерильности отдаленных гибридов *Ribes* является получение амфидиплоидных форм.
2. Отдаленная гибридизация и полиплоидия позволяют получить в роде *Ribes* разнохромосомные формы с различным сочетанием геномов *Ribes* и *Grossularia* (1:1, 1:2, 1:3, 2:2), обуславливая различную степень проявления признаков, появление новообразований, вскрывая скрытый генетический потенциал этих родов.
3. С целью получения бесшипных, крупноплодных, иммунных форм *Grossularia* большой практический интерес представляет работа по созданию форм, содержащих тройную дозу геномов крыжовника (BGGG).

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
Раздел I. ИЗУЧЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ФЛОРЫ БЕЛАРУСИ	4
Через интродукцию к сохранению биоразнообразия (Е. В. Антонова)	4
Находки охраняемых видов грибов в окрестностях деревни Лунно Гродненской области (И. Э. Бученков)	6
Пикнидиальные грибы, вызывающие пятнистости листьев древесных растений, используемых в озеленении г. Минска (Л. М. Ерей)	7
Сохранение биоразнообразия редких и охраняемых растений путем введения в культуру (В. Н. Кавцевич)	10
Флора окрестностей деревни Косино Логойского района Минской области (В. Н. Кавцевич, И. Э. Бученков)	12
Характеристика годичного кольца дуба черешчатого (<i>Quercus robur</i> L.) (Г. Кмитене)	13
Смертность и диапазон внутривидовой изменчивости морфометрических признаков травяной лягушки (<i>Rana temporaria</i>) Копыльского района во время зимовки (Е. В. Корзун)	16
Диатомовые водоросли реки Поплав (Т. В. Королевич, А. А. Свирид)	17
Экологические аспекты исследования и охраны биологического разнообразия (О. Мотеюнайте, Г. Кмитене)	19
Динамика флоры и растительности Белорусского Поозерья (Л. М. Мержвинский)....	24
Леса как места сосредоточения охраняемых видов растений (Л. М. Мержвинский, С. Ф. Сяборова)	25
Работа ботанического сада ВГУ по сохранению биоразнообразия редких и охраняемых растений (И. М. Морозов, Ю. И. Высоцкий, В. Л. Волков)	27
Сад «Виолентия» как научно-исследовательская лаборатория по сохранению лекарственной флоры (Т. Н. Никитина)	28
Исходные ассоциации типов леса, подвергшиеся сплошной вырубке на территории Полоцкого лесного хозяйства (Ж. М. Петрикова)	29
Пероксидазная активность ассимиляционного аппарата ели колючей в условиях городской среды (И. А. Шобанова, С. В. Судейная, О. Н. Мурашко)	31
Состояние и перспективы использования выработанных торфяных месторождений Белорусского Поозерья (А. П. Яковлев, Л. М. Мержвинский)	36
Раздел II ОБОГАЩЕНИЕ ГЕНОФОНДА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ	40
Апомиксис у полиплоидных форм смородины (<i>Ribes</i> L.) (Г. А. Бавтуто)	40
Цитогенетика автотетраплоидов смородины (<i>Ribes</i> L.) (Г. А. Бавтуто, И. Э. Бученков)	42

Проявление признаков у межродовых гибридов F_1 <i>Ribes</i> в зависимости от соотношения числа геномов исходных родительских форм (Г. А. Бавтуто, И. Э. Бученков).....	45
Цитологический анализ причин стерильности отдаленных гибридов в семействе <i>Grossulariaceae</i> Dumort (Г. А. Бавтуто, И. Э. Бученков, В. Н. Кавцевич).....	50
Особенности изменчивости признаков у мутантов смородины и крыжовника (И. Э. Бученков, В. Н. Кавцевич).....	52
Корреляционные связи между устойчивостью растений огурца к пероноспорозу и некоторыми анатомическими признаками (Т. Е. Власова).....	58
Особенности клонального микроразмножения вишни (Т. А. Гайдук).....	60
Перспективы использования культуры <i>in vitro</i> в селекции смородины и крыжовника (С. И. Гайнутдинова).....	64
Влияние кинетина на активность S-аденозил-L-метионин: Mg-протопорфирин-IX метилтрансферазы в этиолированных и зеленеющих листьях ячменя (Е. Р. Грицкевич).....	65
Использование морфо-анатомических признаков яблони в ранней диагностики их продуктивности (А. В. Деревинский).....	67
Конкурсное испытание образцов крапивы двудомной на продуктивность зеленой массы (В. Т. Каравосов).....	70
Ускоренное размножение клоновых подвоев яблони в условиях <i>in vitro</i> (А. В. Лукомский).....	76
Вегетативное размножение <i>Peperomia caperata</i> <i>Ficus benjamina</i> на ионитных субстратах (С. В. Судейная, В. А. Тимофеева).....	80
Изучение влияния температурного шока на формирование аппарата фотосинтеза в этиолированных проростках ячменя (С. А. Чернышов).....	83
Сортовые особенности каллусобразования в культуре тканей картофеля (Т. И. Фоменко, Т. В. Мазур).....	88