

УДК 631.527:633.63

А. М. СВИРЦЕВСКАЯ

**ТРИПЛОИДЫ, ДИПЛОИДЫ И ГАПЛОИДЫ  
В СЕЛЕКЦИИ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ (*BETA VULGARIS* L.)**

*Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, Минск*

*(Поступила в редакцию 11.06.2007)*

**Введение.** Культурные формы сахарной свеклы исходно характеризуются диплоидным набором хромосом ( $2n = 2x = 18$ ), но среди диких видов р. *Beta* L. встречаются не только диплоиды, но и тетраплоиды, например, *B. corolliflora* ( $2n = 36$ ) и гексаплоиды – *Beta trigyna* ( $2n = 54$ ) [1].

Наряду с использованием встречающихся в природе естественных полиплоидов возможно получение полиплоидных форм экспериментальным путем. В зависимости от способа индукции у свеклы известны мейотические полиплоиды и митотические полиплоиды. Искусственные полиплоиды получают в вегетативной фазе развития растения в результате изменений, вносимых искусственно в митоз. Необходимой предпосылкой для мейотической полиплоидизации является образование и участие в оплодотворении нередуцированных гамет, т. е. гамет с диплоидным набором хромосом. Они могут возникать как в первом, так и втором мейотическом делении. Причины нарушений связывают с влиянием факторов среды (температуры, радиации и т. д.). Из различных вариантов валентных скрещиваний у сахарной свеклы наиболее удачными в смысле выделения мейотических тетраплоидов являются комбинации триплоидов между собой (до 20%) и мужски стерильных триплоидов с тетраплоидами [2].

Полиплоидия открывает новые возможности для отбора по сравнению с селекцией на диплоидном уровне, потому что, во-первых, благоприятный аллель с дозовым и сильно выраженным индивидуальным эффектом у диплоида может встречаться только в удвоенном состоянии, а у тетраплоида – четырехкратно. Во-вторых, у тетраплоидов возрастает многообразие комбинационных возможностей в связи с тем, что в отношении одного гетерозиготного локуса при двух аллелях (*A* и *a*) у тетраплоидов возможны 5 сочетаний генов (*AAAA*, *AAAa*, *AAaa*, *Aaaa*, *aaaa*) вместо трех (*AA*, *Aa*, *aa*), которые возможны у диплоидов, причем теоретически возможное расширение диапазона изменчивости у тетраплоидов могло бы иметь практическое значение не потому, что в этом случае будет больше генотипов, поскольку все разнообразие генотипов никогда не может быть практически реализовано, а потому, что возрастает вероятность проявления генотипов, сильно отличающихся друг от друга. В-третьих, у тетраплоидов в отношении каждого гетерозиготного локуса при наличии двух аллелей возможны 3 гетерозиготных состояния (*AAAa*, *AAaa*, *Aaaa*) вместо одного (*Aa*) у диплоидов. Таким образом, процент гетерозигот в тетраплоидных популяциях значительно выше, чем в диплоидных, при равновесном состоянии популяции. Более высокая степень гетерозиготности, достигаемая в тетраплоидных популяциях, дает им возможность полнее проявлять гетерозис, а следовательно, иметь более высокий потенциал урожайности [3].

Первые тетраплоидные ( $2n = 4x = 36$ ) растения сахарной свеклы являлись митотическими полиплоидами и были получены колхицинированием в конце 30-х годов XX века. В начале работ по полиплоидии сахарной свеклы большинство исследователей полагали, что такая прямая автополиплоидия приведет к значительному повышению ее урожайности. Однако уже первые испытания полиплоидов сахарной свеклы показали, что по урожаю корней, сбору сахара, по количеству листьев и качеству пыльцы тетраплоиды уступают диплоидам, к тому же тетраплоиды

требуют более длительного, чем диплоиды, вегетативного периода для реализации их потенциала продуктивности [4]. В связи с этим цель селекционеров получить высокоурожайные тетраплоидные сорта сахарной свеклы вскоре сменилась задачей создания и исследования триплоидных гибридов, получаемых от скрещивания тетраплоидных форм с диплоидами.

**Триплоидия.** До середины XX века селекция сахарной свеклы была негибридной – на этом ее этапе селекционеры создавали диплоидные и анизоплоидные синтетические сорта.

Компонентами для диплоидных сортов синтетиков служили более или менее гетерогенные семьи от популяций различного происхождения, созданные на основе отбора в потомствах и линейной селекции. После оценки всех потенциальных компонентов на урожайность, содержание сахара, устойчивость к цветущности и т. д. эти популяции, которые хороши сам по себе, тестировали на общую комбинационную способность в топ-кроссах. Чтобы выяснить, какие части популяции лучше комбинируются, необходимо оценить их потомство в тест-кроссе в ряду сортоучастков и повторять тест-кроссы в течение 2–3 лет.

Анизоплоидные синтетики (иногда их неверно называют полиплоидными сортами) получались тогда, когда диплоидные и тетраплоидные семенные растения свеклы располагались вперемешку и свободно переопылялись друг друга. Семена, которые собирали с этих семенных растений, давали смесь из диплоидных, триплоидных и тетраплоидных растений в определенных пропорциях. Поскольку тетраплоиды давали меньшее количество пыльцы, а пыльца эта менее эффективна по сравнению с диплоидной, то для того, чтобы получить коммерческие семена, содержащие диплоиды, триплоиды и тетраплоиды в соотношении 25% : 50% : 25%, растения материнских диплоидных и отцовских тетраплоидных компонентов должны быть перемешаны в соотношении 1 : 3 [5]. Первым полигибридом в Швеции был *Hilleshog R poly*, в СССР – Белоцерковский полигибрид 1. В Беларуси в создании анизоплоидных синтетиков Белорусский полигибрид 27 и Белорусский полигибрид 31 участвовали ученые Института генетики и цитологии НАН Беларуси – В. Е. Бормотов, Б. Ф. Матросов, Е. А. Бычко. Районированные в СССР анизоплоидные сорта содержали от 30 до 50% триплоидов.

При рассмотрении растений свеклы с разным уровнем пloidности в популяциях анизоплоидных синтетиков селекционеры отметили, что триплоиды свеклы характеризовались снижением отрицательной корреляции между весом корнеплодов и их сахаристостью, обычно наблюдаемой у растений диплоидных сортов. Ценными свойствами таких триплоидных гибридов являлись их меньшая цветущность и уменьшение количества зародышей на клубочек, что приближало триплоиды многосемянных сортов к односемянным.

Причины, обуславливающие преимущества триплоидов у сахарной свеклы, разными авторами объяснялись по-разному. Одни связывали повышенную продуктивность триплоидов с уровнем пloidности, утверждая, что этот уровень для свеклы наиболее оптимальный, другие рассматривали это свойство как результат проявления гетерозиса и считали, что решающее значение имеет комбинационная ценность родительских популяций – тетраплоидной и диплоидной, от скрещивания которых получают триплоидные семена. Селекция триплоидных гибридов сахарной свеклы с этой точки зрения – разновидность гетерозисной селекции. Что касается селекции триплоидных гибридов, следует считать доказанным, что подбор тетраплоидного и диплоидного компонентов для скрещивания надо проводить главным образом на основании проверки их комбинационной ценности с учетом других агрономически важных признаков, а методика скрещивания должна обеспечивать по возможности увеличение триплоидной фракции, получаемой в семенах.

В производстве диплоидных и анизоплоидных синтетических сортов-популяций стояла задача использовать эффекты гетерозиса, полученные от скрещивания с неблизкородственными генотипами. Однако открытие цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) у сахарной свеклы в 1945 г. Ф. Оуэном позволило делать это более эффективно за счет использования МС линий в производстве простых гибридов, и в последние годы гибриды заменили синтетические сорта практически в большинстве стран, производящих сахарную свеклу. Частично эти серьезные перемены произошли потому, что и ЦМС, и признак одностоквостости семян стали доступными для селекционеров практически в одно и то же время – в конце 50-х годов [6].

Для получения от мужски стерильного растения потомства, которое само мужски стерильно, ЦМС растения должны быть опылены растениями закрепителями О-типа, которые несут те же гены стерильности, что и мужски стерильные, но имеют нормальную цитоплазму (*N*) *xxzz*. Такие растения с низкой частотой существуют в большинстве свекольных популяций и могут быть идентифицированы только путем тест-скрещивания перспективных О-типов с ЦМС растениями. Если все потомство от такого скрещивания мужски стерильное, растение-опылитель из тест-кросса является О-типом. Инбредные линии О-типа и их ЦМС аналоги могут быть получены путем повторяющегося самоопыления идентифицированного О-типа и его одновременным повторяющимся бэккроссированием на ЦМС линию. Обычно при свободном скрещивании сахарной свеклы не достигается полного перекрестного опыления, и наряду с гибридами получают формы материнского и отцовского типа, что снижает эффект гетерозиса [7].

Использование в качестве материнского компонента стерильной по пыльце формы дает возможность увеличить количество гибридов и повысить эффект гибридизации.

**Диплоидные и триплоидные гибриды сахарной свеклы. Методы гибридной селекции.** У сахарной свеклы возможны триплоидные и диплоидные типы гибридов. Диплоидные гибриды могут быть созданы несколькими путями с использованием большего или меньшего числа инбредных или открыто пылящих компонентов. Чаще всего используют гибрид *F1* между инбредной МС линией и неродственным О-типом как материнский компонент и открыто пылящую линию или популяцию как отцовский компонент-опылитель. Причина этого заключается в том, что гибриды от такого опылителя (с широкой генетической основой) дают более стабильные урожаи при различных условиях окружающей среды по сравнению с гибридом от инбредного опылителя. Кроме того, в производстве коммерческих однострочковых гибридных семян необходимо, чтобы только материнская форма была однострочковой, поэтому для завершающего скрещивания можно использовать отличные многострочковые популяции, хотя на практике для лучших коммерческих гибридов используют диплоидные инбредные многострочковые линии.

Триплоидные гибриды в принципе могут быть получены на основе либо диплоидной, либо тетраплоидной мужски стерильной материнской формы. В реальности все коммерческие триплоидные гибриды были получены от скрещивания диплоидных мужски стерильных линий на тетраплоидные опылители.

Методы гибридной селекции и развитие гибридных сортов сахарной свеклы включают следующее: отбор и получение инбредных закрепителей стерильности (О-типов) и их стерильных аналогов, тестирование на комбинационную способность и вовлечение отобранных материалов в гибридные сортопопуляции.

Производство гибридных семян, которое основано на ЦМС, требует получения инбредных линий генотипа-закрепителя. Из этих закрепляющих линий могут быть получены МС линии-аналоги путем повторяющихся бэккроссов на растения со стерильной цитоплазмой.

Линии-закрепители, или О-типы, должны быть идентифицированы через тест-кроссы с ЦМС растениями. Эти скрещивания могут проводиться в теплице или на поле под изоляторами. Из двух сборов семян тот, который снят с опылителя, является результатом самоопыления, его используют для сохранения генотипа опылителя, пока скрещивание не будет оценено на мужскую стерильность.

Поскольку сахарная свекла обычно самостерильна, получение инбредных линий О-типа из такого источника популяций может представлять серьезные трудности, поскольку в условиях изоляции самостерильная свекла не завязывает или мало завязывает семена, поэтому такие линии можно поддерживать вегетативным размножением. В последние десятилетия для целей размножения можно эффективно использовать приемы микроклонального размножения в культуре *in vitro* [8].

Затем продолжают инбридинг О-типов через самоопыление в последующих поколениях с или без одновременных бэккроссов на линии с ЦМС. Инбридинг сопровождается отбором на жизнеспособность и различные свойства семян. Линии, которые выжили после 3 поколений самоопыления, тестируют на комбинационную способность. Если линия хорошая, а ЦМС линию-аналог одновременно с инбридингом О-типа не размножали, то тогда необходимо сделать это позже.

Размножение О-типов и МС линий должно проводиться в условиях строгой изоляции. Если это условие не соблюдается и мужски стерильные растения зацветают раньше растений О-типа, есть вероятность того, что они могут быть опылены чужеродной пылью.

Идентификация и получение инбредных О-типов и их ЦМС аналогов – это наиболее трудоемкая и дорогостоящая часть программы гибридной селекции у свеклы. Главная причина этого заключается в том, что О-типов с хорошими технологическими характеристиками и комбинационной способностью очень мало. Генотипы, способные продуцировать выдающиеся гибриды, крайне редки. Ситуация осложнена не только низкой частотой О-типов в популяциях, но и необходимостью того, чтобы материнская форма гибрида была однострочковой.

Линии, которые выжили после 3 поколений самоопыления, тестируют на общую комбинационную способность (ОКС). Семена для этого теста могут быть получены путем размножения каждого инбредного О-типа и его ЦМС аналога вместе с неродственным гибридом или инбредным ЦМС тестером, который известен своей хорошей ОКС. Поскольку один и тот же тестер используется для всех О-типов для оценки на ОКС, его можно назвать общим мужски стерильным тестером. Выращиваются растения-семенники всех трех форм для свободного переопыления, а завязавшиеся семена собираются строго раздельно. Семена, которые собраны с общего мужски стерильного тестера, используются в полевых испытаниях для оценки ОКС линий О-типа.

Эти новые О-типы с удовлетворительной ОКС могут быть протестированы в скрещиваниях с лучшими существующими ЦМС линиями, тогда это ускорит коммерческое использование самых лучших линий О-типов. На основании результатов этих скрещиваний лучшие *F1* гибридные комбинации с мужски стерильными линиями отбираются и скрещиваются с диплоидными или тетраплоидными опылителями.

**Гаплоидия.** Известные способы индукции гаплоидов свеклы *in vivo* включали различные приемы: колхициновую обработку [9], опыление стерильных растений многосемянных диплоидов свеклы пылью тетраплоидных опылителей с частотой появления гаплоидов в потомстве 0,26% [10], опыление стерильных растений сахарной свеклы пылью красной столовой свеклы с частотой появления гаплоидов в потомстве 0,013% [11], использование облученной в дозах 60 и 100 Krad пыли свеклы *Beta vulgaris* и пыли генетически отдаленных видов р. *Beta – Beta trigyna* (6x) с последующим опылением ею мужски стерильных растений свеклы, причем в обоих этих случаях были получены единичные гаплоиды [12].

В начале 80-х годов наступила пора интенсивного использования приемов культивирования *in vitro*. Общеизвестным является факт безуспешной индукции гаплоидов сахарной свеклы в культуре пыльников или изолированных микроспор. Широкомасштабные исследования показали, что частота морфогенетического ответа в виде образования проэмбриоидов и каллусов при культивировании *in vitro* элементов мужской генеративной сферы у сахарной свеклы была очень низкой – 0,12%. Появление эмбриоидов на культивируемых пыльниках наблюдалось только у 15% генотипов, гаплоидов среди таких андрогенетических растений-регенерантов не было обнаружено, поэтому эксперименты по индуцированной гаплоидии путем андрогенеза у сахарной свеклы были прекращены [13–15].

В противоположность андрогенетическому пути техника гиногенеза оказалась значительно более продуктивной для свеклы. Д. Хоземан и Д. Боссотро [16] были первыми, кто опубликовал данные об индукции гаплоидных растений сахарной свеклы в культуре неопыленных семяпочек с частотой, которая была выше, чем ранее опубликованные данные по технике индукции *in vivo*.

Эксперимент по индукции регенерантов в культуре неоплодотворенных семяпочек из мужски стерильных и мужски фертильных растений показал, что на лучших индукционных вариантах сред было получено в 5 раз больше гаплоидов с мужски стерильных доноров по сравнению с фертильными донорами [17], хотя для целей селекции интерес представляют только удвоенные гаплоиды из самофертильных растений.

В Институте генетики и цитологии НАН Беларуси первые гаплоиды сахарной свеклы были получены в 1992 г. На сегодняшний день технология экспериментального гиногенеза включает следующие этапы: введение неоплодотворенных семяпочек в культуру *in vitro* и культивирова-

ние на индукционной среде; получение регенерантов семяпочечного происхождения через эмбриогенез или органогенез; анализ уровня ploидности на ранних этапах культивирования *in vitro*; размножение вегетативных побегов регенерантов *in vitro*; их полиплоидизация *in vitro*; индукция корнеообразования у вегетативных побегов *in vitro*; перевод регенерантов на ионообменные смолы *in vivo*; формирование растений первого года вегетации и их оценка; формирование растений второго года вегетации и их оценка; повторные циклы рекультивирования [18].

Анализ уровня ploидности на ранних этапах культивирования вегетативных побегов свеклы *in vitro* является необходимым этапом при создании гомозиготных удвоенных линий, поскольку цитологическое исследование переведенных в грунт растений-регенерантов семяпочечного происхождения на поздних стадиях технологии гиногенеза дает иногда (с частотой 8%) неверное представление о природе формирующихся гиногенетических линий. Так, диплоидное растение-регенерант, полученное в культуре неоплодотворенных семяпочек от диплоидного растения-донора, может быть изначально гаплоидом (более 90% случаев) и впоследствии сформировать удвоенный гаплоид (УГ), т. е. представлять гомозиготную линию, либо быть исходно диплоидным, т. е. представлять гетерозиготную линию. Чтобы избежать ошибок, считаем наиболее целесообразным использование цитофотометрического анализа уровня ploидности в клетках листьев побегов на большой выборке делящихся и неделящихся клеток, а не цитологического [19].

Многолетние опыты по созданию и отбору лучших по агрономическим показателям самофертильных гиногенетических линий сахарной свеклы в Институте генетики и цитологии НАН Беларуси позволили добиться положительных результатов полевых испытаний, проведенных на Опытной научной станции по сахарной свекле (г. Несвиж) (табл. 1 и 2).

Посев линейного материала в поле производили в 4-кратной повторности, технологические показатели определяли с помощью технологической линии «Venema». В 2005 г. удвоенные гаплоидные гомозиготные выровненные линии Янаш АЗ СУГ и Янаш АЗ КУГ-2 показали статистически достоверное превышение по признакам урожайности и сбору сахара по сравнению с диплоидным стандартом по Беларуси – Белорусской односемянной 69 (табл. 1), а дигаплоидные гетерозиготные линии, созданные на основе сортов Верхнячской многосемянной 103 и Ганусовской односемянной 55, также продемонстрировали неплохие технологические показатели (сбор сахара – 7,9 т/га и очищенного сахара – 7,0 и 6,9 т/га соответственно), но ниже, чем диплоидный стандарт.

Таблица 1. Результаты предварительного испытания гиногенетических линий сахарной свеклы, Опытная научная станция по сахарной свекле, г. Несвиж (полевой эксперимент), 2005 г.

Генотип*	Урожайность, т/га	Сахаристость, %	Сбор сахара, т/га	Потери сахара в мелассе, %	Вероятный выход сахара на заводе, %	Сбор очищенного сахара, т/га
Белорусская односемянная 69 (стандарт)	40,2	21,0	8,4	2,1	18,9	7,6
Янаш АЗ СУГ	44,8	21,1	9,5	2,1	18,9	8,5
Янаш АЗ КУГ-2	43,3	20,9	9,1	2,3	18,6	8,1
Верхнячская многосемянная 103 ДГ	38,3	20,6	7,9	2,4	18,3	7,0
Ганусовская односемянная 55-9(2) ДГ	39,1	20,2	7,9	2,4	17,7	6,9
Ошибка опыта	1,0	0,2	0,2	0,0	0,2	0,2
НСР <sub>05</sub>	2,8	0,5	0,6	0,1	0,6	0,6

\* СУГ – спонтанно удвоившийся гаплоид, КУГ – удвоенный гаплоид, полученный колхицинированием, ДГ – дигаплоид, т. е. гетерозиготная линия.

Из результатов полевых испытаний 2006 г. (табл. 2) следует, что дигаплоид Верхнячская многосемянная 103 в очередной раз продемонстрировал высокий сбор сахара с единицы площади – 9,9 т/га, а гибриды Янаш АЗ × Белоцерковская (Бц) односемянная 40 СУГ 35 РК / 4 и 9, полученные от скрещивания гомозиготных гиногенетических линий, показали по основным показателям продуктивности статистически достоверный эффект гетерозиса при сравнении с родительской облученной формой Бц 40 СУГ 35 РК 300 Гу, хотя интегральный показатель сбора очищенного сахара диплоидного стандарта Белорусская односемянная 69 достичь не удалось, несмотря на

высокую сахаристость – 18,0–18,4%. Все фертильные гиногенетические линии следует оценивать в скрещиваниях с различными мужски стерильными линиями для последующего отбора лучших гибридных комбинаций, поскольку полученные в последние годы (2003–2006 гг.) данные показывают, что как сами по себе, так и в качестве компонента гибридов они являются ценным исходным материалом для селекции сахарной свеклы.

Т а б л и ц а 2. Результаты предварительного испытания гиногенетических линий и гибридов сахарной свеклы, Опытная научная станция по сахарной свекле, г. Несвиж (полевой эксперимент), 2006 г.

Генотип	Урожайность, т/га	Сахаристость, %	Сбор сахара, т/га	Потери сахара в мелассе, %	Вероятный выход сахара на заводе, %	Сбор очищенного сахара, т/га
Белорусская односемянная 69 (стандарт)	57,0	18,1	10,3	2,3	15,8	9,0
Верхняячская многосемянная 103 ДГ	53,5	18,4	9,9	2,4	16,0	8,6
Янаш А3 × Бц 40 СУГ 35 РК/4	54,5	18,0	9,8	2,4	15,5	8,5
Янаш А3 × Бц 40 СУГ 35 РК/9	52,6	18,3	9,6	2,4	15,9	8,4
Бц 40 СУГ(35) РК 300 Gy	46,9	17,4	8,1	2,5	14,9	6,7
Бел 69-3(5)	45,3	17,6	7,9	2,7	14,9	6,7
Ошибка опыта	0,9	0,1	0,2	0,0	0,1	0,2
НСР <sub>05</sub>	2,6	0,4	0,5	0,1	0,4	0,5

**Возможности и перспективы использования гаплоидов свеклы.** Относительно высокая стоимость удвоенной гаплоидной (УГ) линии у сахарной свеклы, полученной путем экспериментального гиногенеза, является до сих пор одной из основных причин низкой востребованности техники удвоенных гаплоидов для селекции этой культуры. Использование таких форм в селекции сахарной свеклы фактически может быть сведено до создания гомозиготных одностростковых линий и фиксации (стабилизации) отдельных признаков, например, устойчивости к ризомании, желтушности вирусного происхождения. Помимо этого, гаплоиды и удвоенные гаплоиды представляют ценность для генетического картирования как инструменты для исследования генетического разнообразия в изучении репродуктивной биологии и разного рода биотехнологий.

Несмотря на очевидное преимущество получения 100%-ной гомозиготной одностростковой линии О-типа в один шаг вместо использования 3–4 поколений для получения достаточно инбридированных линий, использование удвоенных гаплоидных растений сахарной свеклы для целей селекции все еще ограничено. Причины ограничений могут быть следующие: производство гомозиготных семян ограничивается линиями О-типа, в то время как удвоенные гаплоиды от мужски стерильных растений должны поддерживаться и размножаться вегетативно; УГ линии нуждаются в оценке, в то время как в традиционных селекционных программах оценка и отбор могут частично вестись параллельно процессу инбридинга; обычно небольшое число УГ линий, полученных в рамках селекционной программы, может отражать только часть потенциальной изменчивости, представленной в генетическом материале, и для того, чтобы конкурировать с традиционными приемами селекции, эффективность техники удвоенных гаплоидов должна быть улучшена; нетщательный отбор в процессе производства удвоенных гаплоидов может навредить их применению [20].

При условии, что технология экспериментального гиногенеза *in vitro* станет более эффективной и надежной, можно легко спрогнозировать использование в будущем удвоенных гаплоидов в качестве естественного выбора для селекции свеклы как полностью инбридного компонента в селекционных программах, а также как метод для фиксации желаемых генов.

**Заключение.** В селекции сахарной свеклы первоначально ставилась задача получить высокоурожайные тетраплоидные сорта, но положительные результаты были достигнуты только путем создания триплоидных гибридов, получаемых от скрещивания тетраплоидных форм с диплоидами. Триплоидная свекла характеризуется снижением отрицательной корреляции между весом корнеплодов и их сахаристостью, обычно наблюдаемой у диплоидных сортов (у нее меньшая цветущность). Эти преимущества триплоидов сахарной свеклы рассматриваются как ре-

зультат проявления гетерозиса. Важное значение имеет комбинационная ценность родительских популяций – тетраплоидной и диплоидной, от скрещивания которых получают триплоидные семена. Селекция триплоидных гибридов свеклы с этой точки зрения представляет собой разновидность гетерозисной селекции.

Ранняя негибридная селекция у сахарной свеклы включала создание синтетических сортопопуляций – диплоидных синтетиков и анизоплоидных синтетиков (популяций, состоящих из 2x, 3x, 4x растений). В середине XX века наступил этап гибридной селекции этой культуры, основанием для которой явилось открытие ЦМС и признака одноростковости семян свеклы.

Методы гибридной селекции включают следующее: отбор и получение инбредных закрепителей стерильности (О-типов) и их стерильных аналогов; тестирование на комбинационную способность и включение отобранных материалов в гибридные сортопопуляции. У сахарной свеклы возможны два типа гибридов – триплоидные и диплоидные, в зависимости от уровня пloidности популяций с высокой комбинационной способностью, служащих опылителями материнских диплоидных линий с признаком ЦМС. Идентификация и получение инбредных О-типов и их ЦМС аналогов – наиболее трудоемкая часть программы гибридной селекции свеклы.

Благодаря развитию технологий культивирования *in vitro* стало возможным направленное получение гаплоидных растений сахарной свеклы как основы ускоренного по сравнению с традиционным инбридингом создания у нее гомозиготных линий. Техника экспериментального гиногенеза *in vitro* может быть использована в селекции этой культуры для получения гомозиготных закрепителей стерильности и/или диплоидных линий опылителей с полезными фиксированными генами устойчивости. Культура семяночек в настоящее время рутинно используется в большинстве научных институтов и во всех селекционных компаниях Европы, занимающихся сахарной свеклой, для получения у нее гаплоидов и удвоенных гаплоидов. Использование различных полиплоидных (3x, 4x) и гаплоидных/удвоенных гаплоидных (x/xx) форм сахарной свеклы является неотъемлемой частью ее современной селекционной практики.

## Литература

1. Зосимович В. П. Виды дикой и происхождение культурной свеклы / Биология и селекция сахарной свеклы. М.: Колос, 1968. С. 7–67.
2. Бормотов В. Е., Загрекова В. Н., Матросов Б. Ф. и др. Исследования по цитогенетике полиплоидных форм сахарной свеклы. Минск: Наука и техника, 1976. С. 111–114 (2а), 88–97 (2б), 97–111 (2в).
3. Турбин Н. В. Аутополиплоидия: достижения, трудности и перспективы / Полиплоидия и селекция. Минск: Наука и техника, 1972. С. 18–36.
4. Неговский Н. А. Выведение гетерозисных сортов сахарной свеклы на основе использования полиплоидии / Биология и селекция сахарной свеклы. М.: Колос, 1968. С. 633–638.
5. Bosemark N. O. Genetics and Breeding / The Sugar Beet Crop: Science into Practice. London (UK): Chapman and Hall, 1993. Chapter 3. P. 89–101.
6. Savitsky V. F. A genetic study of monogerm and multigerm characters in beets // Proceedings of the American Society of Sugar Beet Technologists. 1952. Vol. 7. P. 156–159.
7. Owen F. V. Cytoplasmically inherited male-sterility in sugar beets // Journal of Agricultural Research. 1945. Vol. 71. P. 423–440.
8. Saunders J. W., Shin K. Germplasm and physiological effects on induction of high-frequency hormone autonomous callus and subsequent shoot regeneration in sugarbeet // Crop Science. 1986. Vol. 26. P. 1240–1245.
9. Levan A. A haploid sugar beet after colchicine treatment // Hereditas. 1945. Vol. 31. P. 193–204.
10. Bosemark N. O. Haploids and homozygous diploids, triploids and tetraploids in sugar beet // Hereditas. 1971. Vol. 69. P. 193–204.
11. Seman I. Possibilities of detection and induction of haploids in *Beta vulgaris* L. // Biologia (Bratislava). 1983. Vol. 38 (11). P. 1113–1122.
12. Yuce S. Haploidie bei der Zuckerrübe. Thesis. Justus Liebig-Universität. Gissen, 1973.
13. Atanassov A. I., Butenko R. G. Culture of sugar beet isolated anthers // Fiziol. Biokhim. Kult. Rast. 1980. Vol. 12 (1). P. 49–56.
14. Rogozinska J. H., Goska M. Attempts to induce haploids in anther cultures of sugar, fodder and wild species of beet // Acta Soc. Bot. Poloniae. 1982. Vol. 51. N 1. P. 233–237.
15. Herrmann L., Lux H. Antherenkultur bei Zuckerrüben, *Beta vulgaris* L. var. altissima DOLL. // Arch. Zuchtungsforsch. Berlin, 1988. Bd 18. N 6. S. 375–383.

16. Hosemans D., Bossoutrot D. Induction of haploid plants from *in vitro* culture of unpollinated beet ovules (*Beta vulgaris* L.) // Z. Pflanzenzuchtg. 1983. Vol. 91. P. 74–77.
17. Hosemans D., Bossoutrot D. *In vitro* culture of unpollinated beet (*Beta vulgaris* L.) ovules of male sterile and male fertile plants and induction of haploid plants / The Experimental Manipulation of Ovule Tissues. Longman Inc. New York, 1985. P. 79–88.
18. Svirshchetskaya A. M., Dolezel J. Production and Performance of Gynogenetic Sugarbeet lines // J. of Sugar Beet Research (USA). October-December, 2000. Vol. 37. N 4. P. 117–133.
19. Svirshchetskaya A. M., Dolezel J. Karyological characterization of sugar beet gynogenetic lines cultured *in vitro* // J. of Applied Genetics. 2001. Vol. 42. N 1. P. 21–32.
20. Pedersen H. S., Keimer B. Haploidy in sugar beet / *In Vitro* Haploid Production in Higher Plants. Kluwer Academic Press. 1996. Vol. 3. P. 17–36.

A. M. SVIRSHCHEVSKAYA

## TRIPLOIDS, DIPLOIDS AND HAPLOIDS IN SUGAR BEET (*BETA VULGARIS* L.) BREEDING

### Summary

The role of different polyploid forms and haploids of gynogenetic origin for sugar beet breeding is analyzed in the article. Originally, sugar beet is characterized by a set of diploid chromosomes ( $2n = 2x = 18$ ). Sugar beet polyploids (meiotic and mitotic) can be produced experimentally. Genetic preconditions determining the importance of sugar beet polyploids for breeding are examined in the article. The fundamentals of sugar beet breeding and its methods during early non-hybrid breeding and since the 50s of XX century those of hybrid breeding are considered in the historical aspect. Two types of heterotic hybrids are possible in sugar beet – triploid and diploid, depending on the ploidy level (tetraploid or diploid) of populations with the high combining ability which serve as pollinators for maternal diploid cytoplasmic male sterile lines. The haploid technique of experimental gynogenesis *in vitro* can be utilized for sugar beet breeding through the achievement of homozygous fixing sterility lines and/or diploid pollinating lines with desirable stabilized genes. The data on technological traits assessment of sugar beet gynogenetic lines created at the Institute of Genetics and Cytology, National Academy of Sciences of Belarus are given.

It is shown that the use of 3x and 4x polyploids and haploids/ doubled haploids is an integral part of the modern sugar beet breeding practice.