

УДК 633.63.78:631.527.57(476)

С. И. МАЛЕЦКИЙ¹, С. А. МЕЛЕНТЬЕВА², И. С. ТАТУР²,
С. С. ЮДАНОВА¹, Е. И. МАЛЕЦКАЯ¹

СОХРАНЕНИЕ ГИБРИДНОЙ МОЩНОСТИ В АПОЗИГОТИЧЕСКИХ ПОТОМСТВАХ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ (*BETA VULGARIS L.*)

¹ Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: stas@bionet.nsc.ru

² Опытная научная станция по сахарной свекле, Несвиж, Минская обл., Республика Беларусь,
e-mail: melenteva-s@mail.ru

(Поступила в редакцию 23.11.2012)

Системы репродукции семян, связанные с само- или перекрестным опылением у растений, на протяжении последних столетий относятся к актуальным проблемам общей биологии. Представление о вреде родственных и пользе неродственных скрещиваний у растений давно стало трюизмом. «Перекрестное оплодотворение имеет биологическое преимущество перед самоопылением, так как приводит к новым комбинациям признаков у дочернего организма. С другой стороны, самоопыление способствует стабилизации признаков вида» [1].

Способы репродукции семян играют ключевую роль при создании новых сортов и гибридов. Например, использование самоопыления у кукурузы привело к созданию метода гибридной (гетерозисной) селекции. Термины «гибридная мощь» или «гетерозис» (от греч. *heteroiosis* – изменение, превращение) впервые введены в дискурс американским генетиком и селекционером Г. Н. Shull. Под гетерозисом он понимал высокую хозяйственную продуктивность гибридов кукурузы, получаемых от скрещивания самоопыленных (инбредных) линий. Эффект гетерозиса у гибридов противоположен по знаку *эффекту депрессии* у родительских (инбредных) линий, вызываемой переходом в гомозиготное состояние генов при принудительном самоопылении. Прибавка урожая зерна у межлинейных гибридов кукурузы в опытах Г. Н. Shull была столь существенна, что с лихвой компенсировала все затраты на выведение депрессивных (гомозиготных) линий. «Г. Н. Shull (1908) пришел к выводу, что сорта-популяции представляют собой сложную смесь гибридов, где каждое растение имеет свой генотип. Он также показал, что межлинейные гибриды по урожайности превышают урожайность сортов-популяций, из которых эти линии получены. В 1909 г. Г. Н. Shull детализировал некоторые из своих умозаключений, которые впоследствии стали стандартными процедурами в селекционных программах по кукурузе» [2].

В те же годы было установлено, что максимальную величину гетерозиса у межлинейных гибридов кукурузы можно получить, выращивая растения поколения F_1 , так как в последующих поколениях репродукции (F_2 , F_3 и др.) эффект гетерозиса обычно затухает. Урожайность зерна у гибридов кукурузы в F_2 уже на 10–30% ниже, чем урожайность зерна у гибридов F_1 . На основе подобных наблюдений был сделан вывод: «Эффект гетерозиса максимально проявляется только в F_1 и не передается по наследству» [3].

В первой половине XX в. природу гибридной мощности оценивали лишь в рамках менделеевской парадигмы наследственности. Рассматривали две генетические гипотезы: а) гетерозис – результат взаимодействия неаллельных доминантных генов у гибридов (гипотеза накопления благоприятных доминантных факторов); б) гетерозис – результат внутрилокусных взаимодействий (гипотеза «сверхдоминирования» или моногибридного гетерозиса). Моногибридный гетерозис можно наблюдать при скрещивании двух линий, различающихся всего по одной паре аллелей. Если генотип одной линии записать как AABVCCDD, а второй как aaBVCCDD,

то генотип гибридных растений будет $AaBbCcDd$: $AA<Aa>aa$ (гетерозигота превосходит обе гомозиготы).

Гипотеза сверхдоминирования предполагает, что в селекции следует использовать гетерозиготность по отдельным локусам. Хотя сверхдоминирование – это реальный феномен, селекционеры работают не с отдельными локусами, дающими эффект сверхдоминирования, а проводят длительные и трудоемкие полевые исследования по оценке общей и специфической комбинационной способности (ОКС и СКС) линий, сочетая его с жестким отбором линий и оставляя на гибридизацию лишь комбинационно ценные. Длительные полевые испытания и отбор линий по ОКС и СКС определяют основные затраты в селекции кукурузы на гетерозис.

Результаты гибридной селекции кукурузы, достигнутые в XX в., весьма впечатляют. «Анализ эффективности селекции на гетерозис у кукурузы в США показывает, что за 48 лет селекции на гетерозис (начиная с 1930 г.) среднее ежегодное повышение урожайности у современных гибридов составило 0,78 ц/акр, причем на долю генетического улучшения гибрида приходилось 0,49 ц, или 63%, на долю улучшения условий агротехники – 0,29 ц, или 37%» [4].

Селекционно-генетические исследования и наблюдения за проявлением эффекта гетерозиса на кукурузе позволили усомниться в корректности гипотезы сверхдоминирования. «Предполагалось, что простые межлинейные гибриды, получаемые скрещиванием двух инбредных родителей, должны дать максимальное различие по составу и частоте аллелей, т. е. ожидалось, что большинство локусов у гибридов F_1 будет гетерозиготно. Однако за многие годы исследований не было обнаружено ни одного такого случая. По большинству локусов наиболее популярные и продуктивные простые гибриды (F_1) были гомозиготны. Исследования, проведенные по аллозимному составу у нескольких гибридов риса (F_1), также дали убедительные свидетельства тому, что «сетееобразное» взаимодействие между распознаваемыми аллозимными локусами у F_1 гибридов определенно ответственны за высокую продуктивность у этих гибридов. Итоги многих исследований свидетельствуют, что эпистаз по множеству локусов играет ведущую роль в эффекте гетерозиса у гибридов F_1 кукурузы, аналогично тому, что имеет место и у гибридов F_1 риса».

Robert W. Allard связывает гибридную мощь не только с межгенными взаимодействиями, но и с системой репродукции семян, т. е. с ролью само- и перекрестного опыления в эволюции генных комплексов, контролирующих количественные признаки. Он акцентирует внимание на высоком уровне хозяйственной продуктивности тех культурных растений, которые репродуцируют семена путем самооплодотворения (пшеница, рис, ячмень, бобовые и др.). Принципиальным исключением из этого правила была кукуруза, образующая в природных условиях семена путем перекрестного оплодотворения. Примечательно, что кукуруза присоединилась как культура истинно мирового значения к таким основным растениям, как пшеница, ячмень, рис, лишь после того, как она была превращена в культуру, сочетающую самоопыление с гибридизацией между специально отобранными инбредными линиями. Это увеличило ее урожайность в XX веке в несколько раз.

Рассматривая вопрос о системах размножения семян у растений, отметим, что самооплодотворение оказывает двоякий эффект на структуру генома: а) происходит гомозиготизация генов (в том числе летальных и полублетальных); б) структурная перестройка генома осуществляется за счет отбора эпистатически взаимодействующих локусов (возникновение в геноме функционально значимых суперлокусов). «Любой процесс (включая инбридинг), ведущий к гомозиготизации генома, вызывает образование ансамблей благоприятно взаимодействующих аллелей по многим локусам, расположенных в разных хромосомах, что влияет на функциональное сцепление конкордантных аллелей в разных локусах, связанных совместными функциями. Это ведет к образованию все более и более крупных «супергенов», так что разнообразие различных благоприятно взаимодействующих генотипов гамет может привести впоследствии к доминированию инбридинга в популяции. Теоретически ожидается, что длительный инбридинг, особенно самоопыление, эффективен в организации (связывании) генома в одно целое, включая благоприятно взаимодействующие аллели многих локусов из разных хромосом. Инбридинг (самоопыление) весьма эффективен в организации пула генов или в организации множественной эпистатически взаимодействующей системы генов, а следовательно, в закреплении гетерозиса».

Практические достижения в гибридной селекции кукурузы оказались столь значительными, что во второй половине XX в. межлинейные гибриды стали получать у многих других культурных видов растений, включая сахарную свеклу [5]. Схемы создания межлинейных гибридов у других видов растений не отличимы от схем создания межлинейных гибридов у кукурузы (инбридинг, оценка ОКС и СКС и отбор комбинационно ценных линий, гибридизация и пр.).

Хотя представления Robert W. Allard о роли межлокусных взаимодействий в эволюции генома при самооплодотворении и регуляции количественных признаков у растений позволяют объяснять многие селекционно-генетические эффекты, описание самой динамики продукционного процесса в агроценозах во времени в них отсутствует. Объяснение эффекта гетерозиса у растений на основе анализа межгенных взаимодействий (внутри- и межлокусных) с учетом роли само- и перекрестного оплодотворения, на наш взгляд, недостаточно. Селекция на гетерозис связана не только с отбором линий по комбинационной способности, но и с отбором гибридных комбинаций, которые дают высокую хозяйственную продуктивность при выращивании их в плотных посевах.

Величина эффекта гетерозиса в полевых испытаниях определяется, в частности, тем, сравнивают ли продуктивность единичных растений между собой или же сравнение проводят по группам гибридных и негибридных растений, растущих в плотном посеве. Другими словами, оценивается ли продуктивность индивидуальных растений или оценивается продуктивность растений в плотных ценозах (на делянках, производственных посевах). С точки зрения физиологии, биологическая продуктивность – это накопление растением сухого вещества, создаваемого в процессе фотосинтеза. Продукционный процесс напрямую связан с фотосинтетической активностью посева на протяжении всего срока вегетации. По этой причине продуктивность посева не арифметическая сумма продуктивности отдельных растений, она представляет собой интегральный или групповой признак, формирующийся у совместно произрастающих растений. Под групповыми понимаются признаки, присущие не отдельным растениям, а их совокупностям. Примеры групповых признаков – урожай биомассы, урожай зерна, плодов, корней и др., собранных с единицы площади.

Хозяйственная продуктивность подразумевает использование различных частей растений в качестве конечного продукта. У одних растений урожай считают суммарную биомассу надземных частей растений (кормовые травы, некоторые овощные растения и др.), у других урожай – это биомасса подземных частей (корнеплодные растения – свекла, редис и др.), у третьих урожай – это масса репродуктивных частей растения (кукуруза, злаки, овощные) и т. д. Поэтому механизмы гетерозиса у разных растений не могут быть одинаковыми: эффект гетерозиса необходимо рассматривать отдельно для надземных и подземных частей и отдельно для генеративных частей растений.

Процесс реализации эффекта гетерозиса необходимо связывать с особенностями продукционного процесса и со структурой урожая. Накопление продуктов фотосинтеза у растений коррелирует с количеством поглощаемого листьями ФАР (фотосинтетически активная радиация). Захват света листьями зависит от распределения суммарной поверхности листьев по глубине листового полога. В свою очередь, распределение листьев по глубине полога определяется плотностью размещения растений в посевах, их однородностью по типам стебле- и листообразования. Высокостебельные растения (кукуруза, сорго и др.) формируют многослойный листовый полог, и в плотных посевах индекс листовой поверхности LAI (LAI – leafarea) у таких растений достигает значения 4–6 и более (отношение поверхности листьев к поверхности почвы).

Известно, что у кукурузы между признаками продуктивности родительских линий и создаваемых на их основе гибридов нет какой-либо зависимости, что делает необходимым проведение полевых испытаний на комбинационную ценность.

Для кукурузы, выращиваемой на зерно, эффект гетерозиса связывают не с биомассой надземных частей растения, а с массой зерна, собранной с единицы площади. Рассматривая различие в продуктивности гибридных растений двух смежных поколений (F_1 и F_2), их следует связать со структурой посева и с ходом продукционного процесса. Посевы гибридов кукурузы F_1 и F_2 существенно различаются по однородности: посев гибрида F_1 представлен одним генотипом

(гибрид между двумя гомозиготными линиями), а посев F_2 представлен множеством генотипов (их число составит величину 3^k , где k – число гетерозиготных локусов у растений F_1). В плотных посевах кукурузы наблюдается затенение высокорослыми растениями низкорослых, а также затенение ниже расположенных листьев выше расположенными. Растения с более короткими стеблями в плотном посеве кукурузы будут угнетены и из-за недостатка света, такие растения не формируют початок. По многим наблюдениям в поколении F_2 доля растений без початков в посевах кукурузы может достигать 20%, что ведет к снижению урожая зерна с единицы площади (негативная компенсация). Поэтому падение «гетерозиса» в F_2 , вероятно, можно связать не столько с понижением уровня гетерозиготности растений, сколько с изменениями структуры листового полога, хотя выход общей биомассы в этом посеве кукурузы может измениться не столь существенно.

У розеточных растений, к числу которых относится сахарная свекла, конкуренция между растениями в посевах носит иной, чем у кукурузы, характер. У кукурузы гетерогенность растений в плотном посеве ведет к снижению урожая початков, а у розеточных растений гетерогенность может быть источником как понижения, так и повышения биомассы корнеплодов за счет оптимизации структуры листового полога в смешанных посевах (компенсационные эффекты между растениями в посевах). Если у кукурузы высота посева достигает 300–400 см, то у сахарной свеклы высота листового полога не превышает 40–60 см. У сахарной свеклы затенение между растениями в посевах возможно лишь в плотных рядах между близко расположенными растениями, а также между верхними и нижними листьями. Конкуренция за свет у розеточных растений не оказывает драматического влияния на конечный продукт (массу корнеплодов), если сравнивать ее с конкуренцией за свет между высокостебельными растениями в плотном посеве (урожай зерна кукурузы с единицы площади).

Ранее было сделано предположение, что у розеточных растений продуктивность посева (урожай корней с единицы площади) в F_2 может остаться на том же уровне, что и у гибридов F_1 . Это предположение основано на исследованиях продуктивности у анизоплоидных гибридов сахарной свеклы. В 1940–1950-е годы широкое распространение во всех свеклосеющих странах получили анизоплоидные гибриды – смесь растений с различной ploидностью клеток (диплоиды, триплоиды и тетраплоиды), возникающая при свободном переопылении ди- и тетраплоидных форм свеклы. Эти гибриды оказались на 10–15% более продуктивными (урожай корней и сбор сахара с единицы площади), чем их диплоидные и тетраплоидные компоненты. Нами показано, что природа высокого уровня хозяйственной продуктивности анизоплоидных гибридов свеклы связана не столько с эффектом гибридной мощности у гибридных растений (триплоидов), сколько с *эффектом сверхкомпенсации*, вызванной выращиванием в посеве смеси растений различного уровня ploидности. Эффект сверхкомпенсации можно наблюдать и у свеклы одного уровня ploидности, если формировать посев из растений с разной геометрией листовых розеток. В смешанных посевах диплоидных инбредных линий сахарной свеклы содержание сухих веществ превышало содержание этих веществ в чистых посевах на 10–15% [6].

Как и у кукурузы, в производственных посевах сахарной свеклы используют межлинейные гибриды. Свекла – типичный ветроопыляемый перекрестник с гермафродитными цветками на цветоносах, что позволяет ей репродуцировать семена как путем перекрестного, так и самооплодотворения. Самооплодотворение у свеклы предотвращается генами самонесовместимости, хотя оно возможно за счет псевдосовместимости – изменения условий выращивания растений. Перекрестное оплодотворение обеспечивает двуродительский (зиготический) способ репродукции семян: семена развиваются из зиготических клеток (один набор хромосом получен от материнского, а второй от отцовского растения). Промышленное семеноводство гибридов стало возможным после обнаружения у свеклы цитоплазматической мужской стерильности. Пыльцестерильные одноростковые линии свеклы служат материнскими, а многоростковые опылители – отцовскими растениями.

Наряду с само- и перекрестным оплодотворением растениям свеклы присущ и однородительский (апозиготический) способ репродукции семян: семена развиваются либо из клеток зародышевого мешка – гаметофитная апозиготия, либо из соматических клеток семязпочки – спо-

рофитная апозиготия [7]. В совокупности перекрестное оплодотворение, самооплодотворение и апозиготия образуют единую систему репродукции семян у сахарной свеклы.

Особый интерес представляет возможность закрепления гетерозиса (возможность использования в семеноводстве не только инбредных линий, но и семян гибридных поколений – F_1 , F_2 и т. д.). Эта проблема решается просто только у вегетативно размножаемых растений – гетерозис, достигнутый в поколении F_1 , сохраняется при последующем вегетативном размножении растений (сорта картофеля и плодово-ягодных культур) [8]. «Для растений, размножающихся семенами, эта проблема находится в стадии теоретических изысканий или в начальной стадии экспериментальной разработки. Наиболее эффективным считают перевод гетерозисных гибридов на путь устойчивого апомиктического размножения и полиплоидизация гетерозисных гибридов, вследствие чего скорость гомозиготизации в поколениях снижается» [9].

Опираясь на представления о генетической природе гетерозиса, достигнутые в генетике популяций растений в XX в., с одной стороны, и на разработанный нами в начале 1990-х годов апозиготический способ репродукции семян у сахарной свеклы, с другой, было сформулировано предположение: высокую продуктивность у гибридов свеклы (закрепление гетерозиса) можно сохранить, используя апозиготический (беспыльцевой) способ репродукции семян. Апозиготия, как и самооплодотворение, поддерживает в ряду смежных поколений репродукции в гомозиготном состоянии эпистатические комплексы генов, что должно сохранять гетерозис у растений сахарной свеклы, репродуцируемых апозиготическим способом.

Цель настоящего исследования – сравнение апозиготических семенных потомств сахарной свеклы (поколение A_3) по признакам продуктивности (урожай корней с делянки, содержание сахара в корнях, сбор сахара с единицы площади) с исходными гибридными семенными потомствами (поколение F_1).

Материалы и методы исследования. Гибридные поколения обозначены буквой «F» с нижним индексом, указывающим на номер поколения (поколение F_1 , F_2 и т. д.). Апозиготические семенные потомства обозначаются буквой «A» с нижними индексами, также указывающими на номер апозиготического поколения (поколения A_1 , A_2 и т. д.). Если растения поколения F_1 (или поколения A_0) репродуцируют семена в беспыльцевом режиме, то новое семенное потомство обозначается A_1 . Работа по беспыльцевому размножению гибридных растений (получение семенных поколений A_1 и A_2) была проведена в 2008–2010 гг. в г. Новосибирске, Россия.

Получение исходного материала. В качестве материала использовали семена коммерческих гибридов Лентурон и Ирис поколения A_0 и A_2 . Для получения апозиготических семенных потомств использовали семена гибридов (поколение F_1 или A_0). Методика получения апозиготических семян от пыльцестерильных растений свеклы описана нами ранее [10]. Растения F_1 (A_0) выращивали в беспыльцевом режиме на изолированном участке (2008) для получения семенного потомства (поколение A_1). В следующем году в таком же режиме репродуцировали семена растений A_1 с целью получения семян A_2 . При выращивании растений A_2 (2010 г.) выделяли растения с одиночными цветками на цветоносах (раздельноцветковые растения), семенные потомства которых (поколение A_3) и были использованы в 2011 г. в сортоиспытательных опытах.

Сортоиспытательные опыты. В 2011 г. 8 семенных потомств поколения A_3 от гибрида Лентурон и 6 семенных потомств гибрида Ирис (также поколения A_3) сравнивали по уровню хозяйственной продуктивности с гибридными семенами (Лентурон и Ирис, поколение F_1) на полях Опытной научной станции по сахарной свекле в г. Несвиж, Республика Беларусь. Апозиготическое поколение A_1 по структуре генома примерно соответствует поколению F_2 при зиготическом способе репродукции, а поколение A_2 – поколению F_3 , A_3 – поколению F_4 . Каждое семенное потомство, включенное в сортоиспытание, – это семена, собранные с отдельного пыльцестерильного растения (поколение A_2), которое росло в беспыльцевом режиме. В качестве стандартов в сортоиспытании использовали семена коммерческих гибридов Лентурон и Ирис (поколение F_1). Посев проводили 21 апреля в 3-кратной повторности, уборку корнеплодов – в октябре 2011 г. Вегетационный период составил 160 сут. Учетная площадь одной делянки составила 13,5 м², делянки 3-рядковые с ориентацией рядков с севера на юг, плотность посева 100–110 тыс. шт/га. Плотность растений по всему опыту была примерно одинаковой, за исключением потомства БЛ-76 (таблица),

у которого плотность составила лишь 91 тыс. шт/га. Уборку корнеплодов проводили в начале октября, по каждой повторности определяли массу корней с делянки и содержание сахара в корнях. В дальнейшем на основе массы корней с делянки и выборочной сахаристости подсчитывали выход сахара с единицы площади (гектара). Содержание сахара в корнях определяли на автоматизированной линии «Венема» методом холодной дигестии.

Статистические методы. В качестве нуль-гипотезы принято представление, что продуктивность посева образцов с апозиготическими семенами (поколение A_3) ниже, чем продуктивность исходных коммерческих гибридов (снижения продуктивности за счет «затухания» или снижения эффекта гетерозиса), так как общепринято, что гетерозис гибридов в следующих поколениях репродукции не наследуется. Результаты сравнительных сортоиспытаний по двум опытам оценивали по схеме однофакторного дисперсионного комплекса [11]. По каждому из двух опытов рассчитывали наименьшую существенную разность ($НСР_{05}$ при 5%-ном уровне значимости).

Результаты и их обсуждение. Результаты испытаний на продуктивность 8 апозиготических семенных потомств поколения A_3 гибрида Лентурон и 6 семенных потомств того же поколения репродукции гибрида Ирис, представленные таблицы, показали, что все 8 семенных образцов по урожаю корнеплодов и сбору сахара с единицы площади либо равны исходному гибриду (Лентурон), либо достоверно его превосходят. Это свидетельствует о том, что в апозиготических потомствах не наблюдалось снижения уровня продуктивности ни по урожаю корней, ни по содержанию сахара в корнях по сравнению с исходным родительским гибридом. Аналогичная картина наблюдается и по 6 апозиготическим потомствам гибрида Ирис (см. таблицу). Тот факт, что из 14 семенных потомств поколения A_3 уровень хозяйственной продуктивности (урожай корней и сбор сахара с единицы площади) равен или превосходит продуктивность исходных гибридов, свидетельствует, что в апозиготических потомствах сохраняется гибридная мощь, присущая исходным родительским гибридам. Проведенные ранее полевые испытания хозяйственной продуктивности семенного поколения A_2 также показали высокий уровень продуктивности апозиготических потомств, сравнимый с уровнем продуктивности международных стандартов [12].

Хозяйственная продуктивность апозиготических потомств (поколение A_3), выделенных из Мс-гибридов сахарной свеклы сортов Лентурон, Ирис, 2011 г. (г. Несвиж)

№ п/п	Потомство	Густота, тыс. шт/га	Урожайность, т/га	Содержание сахара, %	Сбор сахара, т/га	В % от стандарта
<i>Сорт Лентурон</i>						
1	БЛ-2	112,3	75,9	17,8	13,5	103,8
2	БЛ-10	104,9	72,6	17,9	13,0	100,0
3	БЛ-49	104,2	74,4	18,3	13,6	104,6
4	БЛ-71	112,3	79,6	17,7	14,1	108,5
5	БЛ-76	91,9	76,3	17,3	13,2	101,5
6	БЛ-85	109,1	79,8	18,3	14,6	112,3
7	БЛ-108	103,0	78,0	17,7	13,8	106,2
8	БЛ-118	104,9	73,8	17,2	12,7	97,7
	Лентурон (контроль)	108,1	74,8	17,4	13,0	100,0
	НСР 05		2,65	0,5	0,78	
<i>Сорт Ирис</i>						
1	БИ-7	92,8	68,1	17,2	11,7	94,4
2	БИ-27	111,6	76,5	18,6	14,2	114,5
3	БИ-34	104,4	75,1	18,7	14,1	113,7
4	БИ-45	101,5	71,1	18,3	13,0	104,8
5	БИ-46	113,3	74,1	18,6	13,7	110,5
6	БИ-56	99,5	76,8	17,5	13,5	108,9
	Ирис (контроль)	98,8	69,1	17,9	12,4	100,0
	НСР 05		3,4	0,5	0,62	

Как следует из материалов таблицы, некоторые потомства превосходят родительский гибрид как по урожаю корней, так и по содержанию сахара в корнях. Это указывает на то, что в потомствах апозиготических растений можно проводить отбор по признакам продуктивности.

Системе репродукции семян у сахарной свеклы характерен полиморфизм – перекрестное оплодотворение, самооплодотворение и апозиготия (получение семян без участия пыльцевого родителя). Самоопыление и перекрестное оплодотворение широко используются в программах гибридной селекции свеклы во всех странах. Апозиготический способ репродукции семян в селекционно-семеноводческой практике сахарной свеклы пока не используется, хотя, как показали наши наблюдения, уровень семенной продуктивности пыльцестерильных растений, репродуцируемых в беспыльцевом режиме, мало отличается от семенной продуктивности пыльцефертильных [13].

При апозиготическом способе репродукции от диплоидных растений получают диплоидные семена, возникающие партеногенетически либо из соматических клеток семяпочек (спорофитная апозиготия) либо из клеток зародышевого мешка, прошедших мейоз (гаметофитная апозиготия). Возникновение семян при апозиготии из клеток зародышевого мешка позволило отнести апозиготию к одному из вариантов инбридинга. За одно поколение репродукции доля гомозигот в потомстве возрастает на 42,86% по сравнению с 50% при самоопылении. Анализ сегрегации по маркерным локусам в апозиготических потомствах показал, что во всех случаях мы наблюдаем дисомическую гаметную сегрегацию, присущую тетраплоидным материнским клеткам мегаспор. Это возможно, если дисомической автосегрегации предшествует процесс эндополиплоидизации клеток зародышевого пути, т. е. материнские клетки мегаспор у свеклы имеют удвоенный набор хромосом или хроматид.

Апозиготические семена кроме сохранения высокого уровня хозяйственной продуктивности имеют ряд преимуществ перед вегетативным размножением, также сохраняющим высокий уровень продуктивности гибридов. В литературе именно вегетативную репродукцию рассматривают как единственно возможный путь сохранения продуктивности у гибридов. Между тем при вегетативной репродукции клетки не проходят через зародышевые мешки и не очищаются от инфекций. Апозиготические же семена кроме сохранения гибридной мощности проходят через мейоз, формируя мегаспоры и зародышевые мешки, что позволяет избавляться от инфекции, распространяемой вегетативно и приводящей к вырождению сортов.

Как показывают материалы сравнительного сортоиспытания (таблица), уровень хозяйственной продуктивности апозиготических потомств (поколение A_3) равен или превышает уровень продуктивности коммерческих гибридов (поколение F_1). Гибриды F_1 Лентурон и Ирис получены по стандартной схеме путем скрещивания одностростковых пыльцестерильных линий (материнских растений) с многостростковым опылителем (отцовской формой). Эти гибриды, как и любые другие коммерческие сорта, создавались в ходе длительной селекции и включали в себя как процедуры родственных скрещиваний (инбридинг), так и отбор линий по комбинационной способности. Очевидно, что растения поколения F_1 гетерозиготны по многим локусам.

Ранее было показано, что растения, выращенные из апозиготических семян, сегрегируют в поколении A_2 по различным маркерным локусам, контролирующим как морфологические, так и биохимические признаки (различные ферментные системы свеклы) растений [14,15]. В частности, в апозиготических потомствах (поколение A_2) наблюдается расщепление по признакам цветочных побегов – раздельно- и сростноцветковость (локус Mm) [16]. В этих потомствах наблюдается сегрегация по локусу Mm и другим маркерным локусам, что, по-видимому, не затрагивает комплекс эпистатирующих локусов, обеспечивающих поддержание и сохранение высокого уровня продуктивности.

Природу высокой продуктивности апозиготических потомств (см. таблицу) можно связать, с одной стороны, с гомозиготностью комплекса генов, определяющих продуктивность, а с другой, со структурой листового полога, формируемого свекловичными растениями. В первый год жизни свекла образует розетку листьев и в плотном посеве конкуренция между растениями за свет, по-видимому, не оказывает заметного влияния на биологическую продуктивность. Можно полагать, что в сегрегирующих потомствах A_3 (включая сегрегацию по признакам листовой розетки) возможен эффект сверхкомпенсации, как это, например, наблюдается в смешанных посе-

вах свеклы с различными типами листовых розеток. В апозиготических поколениях сохраняется уровень биологической и хозяйственной продуктивности (гибридной мощности), присущий гибридным сортам.

Данные настоящего исследования свидетельствуют также, что семенные потомства, полученные без участия отцовского родителя (апозиготический способ репродукции семян), можно использовать в селекционном процессе, в частности, в сортоиспытательных опытах, как это показано в настоящем исследовании.

Настоящая работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ 10-04-00697.

Литература

1. Биологический Энциклопедический Словарь. – М.: Совет. Энцикл., 1989. – 864 с.
2. *Sprague, G. F.* Heterosis in maize: theory and practice / G. F. Sprague // Heterosis. Reappraisal of theory and practice. – Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: Springer-Verlag. 1983. – P. 47–93.
3. *Allard, Robert W.* History of plant population genetics. Genetics / Robert W Allard. – 1999. – Vol. 33. – P. 1–27.
4. *Хаджинов, М. И.* Генетические и селекционные основы использования гетерозиса у растений / М. И. Хаджинов // Сельскохозяйственная биология. – 1980. – Т. 15. – С. 3–11.
5. *Oldemeyer, R. K.* Importance of sugar beet hybrid development / Journal of International Institute of Research Beet / R. K. Oldemeyer, P. B. Smith. – 1965. – Vol. 1. – P. 16–27.
6. *Вепрев, С. Г.* Популяционно-генетические аспекты продуктивности растений. / С. Г. Вепрев, О. А. Кудрявцева, С. И. Малецкий. – Новосибирск, 1982. – С. 43–64.
7. *Сеилова, Л. Б.* Энциклопедия рода Beta. Биология, генетика и селекция / Л. Б. Сеилова. – Новосибирск, 2010. – С. 158–163.
8. *Петров, Д. Ф.* Апомиксис в природе и опыте / Д. Ф. Петров. – Новосибирск: Наука, СО, 1988. – 214 с.
9. *Картель, Н. А.* Генетика: энцикл. словарь / Н. А. Картель, Е. Н. Макеева, А. М. Мезенко. – Минск, 1999. – С. 99.
10. *Юданова, С. С.* Изменчивость завязываемости плодов при апозиготическом способе репродукции у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) / С. С. Юданова, С. И. Малецкий, С. И. Позняк, Е. И. Малецкая // Генетика. – 2011. – Т. 47, № 5. – С. 633–642.
11. *Доспехов, В. А.* Методика полевого опыта / В. А. Доспехов. – М., 1985. – С. 207–222.
12. *Юданова, С. С.* Селекционная оценка материала, полученного при однополом размножении сахарной свеклы / С. С. Юданова, С. А. Мелентьева, И. С. Татур // Фактори експериментальної еволюції організмів. – Київ, 2011. – Т. 10. – С. 584–589.
13. Завязываемость плодов у гибридов сахарной свеклы при апозиготической репродукции в контрастных условиях выращивания / Р. А. Цильке [и др.] // Вестник НГАУ. – 2010. – Т. 5, № 3. – С. 19–25.
14. *Левитес, Е. В.* Псевдосегрегация в агамоспермных потомствах пыльцестерильных растений сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) / Е. В. Левитес, Т. Шкутник, О. Н. Овечкина, С. И. Малецкий // Докл. РАН. – 1998. – Т. 362, № 3. – С. 430–432.
15. *Левитес, Е. В.* Авто- и эписегрегация по признакам окраски в агамоспермных потомствах сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) / Е. В. Левитес, О. Н. Овечкина, С. И. Малецкий // Генетика. – 1999. – Т. 35, № 8. – С. 1086.
16. *Юданова, С. С.* Биология развития: морфогенез репродуктивных структур и роль соматических, столовых клеток в онтогенезе и эволюции / С. С. Юданова, С. И. Малецкий. – М., 2010. – С. 140–142.

S. I. MALETSKY, I. S. TATUR, E. I. MALETSKAYA, S. A. MELENTYEVA, S. S. YUDANOVA,

MAINTAINING HETEROSIS OF SUGAR BEET APOZYGOTIC OFFSPRINGS

Summary

The results of comparative field trials of 14 sugar beet apozygotic offsprings (generation A₃) and two parental hybrids (generation F₁) are demonstrated in the article. It's shown that apozygotic offsprings in terms of economic productivity (yield of roots and sugar yield per unit area) are either equal or surpass parental hybrids. The possible genetic and physiological mechanisms to maintain heterosis of sugar beet apozygotic offsprings are discussed.