

УДК 633.416:1631.522.42+631.527.5

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДИ- И ТЕТРАПЛОИДНЫХ МУЖСКИ СТЕРИЛЬНЫХ ФОРМ СВЕКЛЫ КОРМОВОГО НАПРАВЛЕНИЯ В СЕЛЕКЦИИ НА ГЕТЕРОЗИС

П. П. ВАВИЛОВ, А. Н. РОГОЖИН, П. Ф. СОСНОВСКИЙ  
(Кафедра растениеводства)

В настоящее время в селекции свеклы особенно широко используется явление гетерозиса. Это осуществляется несколькими путями: созданием полиплоидных гибридов посредством скрещивания фертильных тетраплоидных и диплоидных форм; получением триплоидных гибридов с использованием в качестве материнской формы ди- или тетраплоидов, обладающих признаком цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС). Однако до сих пор не выяснено, какой плоидности должна быть материнская форма — мужски стерильной диплоидной или тетраплоидной.

При использовании диплоидной мужски стерильной формы полученные триплоидные гибриды отличаются хорошей всхожестью семян, высокой семенной продуктивностью [1, 20]. Вместе с тем представляется возможным применять мужски стерильные тетраплоидные формы без закрепителей стерильности, так как они имеют в своем составе растения-опылители с неполной стерильностью пыльцы II типа [12, 13, 23].

Целью наших исследований было изучить возможность создания полигибридов свеклы кормового направления, полученных с привлечением в качестве материнских диплоидных и тетраплоидных мужски стерильных форм.

### Место, материал и методика исследований

Исследования проводились в 1976—1978 гг. на экспериментальной базе учхоза имени М. И. Калинина Тимирязевской академии в Мичуринском районе Тамбовской области. Почва — выщелоченный, среднемогучный чернозем, средний суглинок. Реакция почвенного раствора — слабокислая.

Годы испытаний резко различались как по количеству осадков за период вегетации и распределению их по месяцам, так и по среднемесячным температурам воздуха.

Для получения полиплоидных гибридов служили следующие сорта и формы сахарной и полусахарной свеклы: диплоидный сорт Верхнячская 038 (В038 2х), тетраплоидная форма сорта Верхнячская 038 (В038 4х), диплоидный сорт Полусахарная розовая (ПР 2х), тетраплоидная форма сорта Полусахарная розовая (ПР 4х), мужски стерильная (мс) линия, выделенная из сорта Полусахарная розовая (мсПР 2х № 218), и ее закрепитель стерильности (ПР 2х № 218), полустерильная популяция сорта Полусахарная розовая на диплоидном (мсПР 2х) и тетраплоидном (мсПР 4х) уровнях плоидности.

Выход гибридных семян определяли путем подсчета числа хлоропластов в замыкающих клетках устьиц семядольных листочков у гибридов сорта Полусахарная розовая (мсПР 4х × ПР 2х и мсПР 2х × ПР 4х) [7]. Родительские формы при получении гибридных семян высаживали в соотношениях 5:1; 4:1; 3:1. У гибридов изучали семенную продуктивность при совместной и раздельной уборке исходных компонентов, энергию прорастания и всхожесть (ГОСТ 22617.2—77), массу 1000 соплодий (ГОСТ 22617.4—77).

Гибриды испытывали на делянках учетной площадью 20 м<sup>2</sup> в 4-кратной повторности, густота стояния — 85 тыс. растений на 1 га. Урожай учитывали методом сплошной уборки 5—10 сентября. Для оценки качества урожая брали по 40 корнеплодов из каждого варианта. Мезгу готовили на прессе Вольского. Содержание сахаров определяли по Бертрану [18], общих сухих веществ — методом высушивания мезги (повторность 3-кратная, навеска 30 г).

Экспериментальные данные обрабатывали методом дисперсионного анализа [9].

## Результаты и обсуждение

Наличие мужски стерильных линий с закрепителями стерильности дает возможность получать почти полностью гибридное потомство при раздельной уборке семян с компонентов скрещивания. Несколько по-другому обстоит дело, если в популяции растений с ЦМС имеется некоторое количество полустерильных, относящихся к I и II типам. При использовании в семеноводстве таких популяций на диплоидном уровне, даже в случае небольшого процента полустерильных растений II типа, значительно снижается выход гибридных семян (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Выход гибридных семян в зависимости от доли мужски стерильных растений 0 типа в популяциях материнских форм

Гибрид	Соотношение компонентов	% стерильных растений 0 типа		% гибридных семян в урожае при раздельной уборке	
		1977 г.	1978 г.	1977 г.	1978 г.
мсПР 4х × ПР 2х	5:1	51	49	90,3	86,1
	4:1	52	48	92,6	87,4
	3:1	50	53	94,7	90,1
мсПР 2х × ПР 4х	5:1	89	84	89,4	82,5
	4:1	89	86	92,6	86,6
	3:1	90	86	95,5	91,0

Вместе с тем использование тетраплоидной мужски стерильной популяции, имеющей 48% стерильных растений 0 типа, не дает столь значительного уменьшения доли гибридных семян. Это можно объяснить селективностью оплодотворения тетраплоидных растений II типа. В литературе подобное явление отмечалось у полиплоидных форм как сахарной, так и кормовой свеклы [4, 10, 12, 15, 17, 22]. В работе кафедры растениеводства Тимирязевской академии с кормовой свеклой на фертильной основе наилучшим соотношением при получении гибридов было 3 : 1. Дальнейшее увеличение доли тетраплоида приводило к отрицательным результатам [19].

В наших исследованиях с изменением соотношения исходных материнских форм с 3 : 1 до 5 : 1 уменьшался процент гибридных семян, но у гибрида мсПР 4х×ПР 2х и при соотношении 5 : 1 он оставался довольно высоким (табл. 1). По-видимому, долю материнской формы на участке гибридизации можно еще увеличить. Таким образом, при использовании тетраплоидной мужски стерильной материнской формы представляется возможным ведение семеноводства без закрепителей ЦМС с помощью полустерильных растений-опылителей внутри популяции. Для успешного получения гибридных семян необходимо добиваться совмещения сроков начала цветения родительских форм гибрида, так как тетраплоиды в своем развитии отстают от диплоидов на 6—7 дней [6, 16]. С указанной целью могут применяться несколько методов: использование разных сроков посадки компонентов, воздействие ингибиторами и стимуляторами роста на маточные корнеплоды [15]. Помимо этого, можно воспользоваться и тем, что перевод на мужски стерильную основу раннеспелого сорта Полусахарная розовая привел к зацветанию тетраплоидных его форм одновременно с диплоидным опылителем. В частности, отмечено совпадение сроков начала и массового цветения исходных компонентов, тогда как при создании реципрокного по плоидности гибрида (мсПР 2х № 218×В038 4х) сроки наступления фазы начала цветения существенно различались; в фазу массового цветения эти расхождения уменьшались (табл. 2).

Наступление фаз развития у родительских форм при получении полигибридов свеклы (дни от посадки) в 1976—1978 гг.

Родительские формы	Начало цветения			Массовое цветение		
	1976	1977	1978	1976	1977	1978
♀ мсПР 4х	72,5	50,7	71,4	75,9	59,0	76,0
♂ В038 2х	71,9	51,8	70,8	75,1	58,7	75,9
♀ мсПР 2х № 218	70,9	49,1	70,1	75,2	55,8	75,6
♂ В038 4х	73,3	53,9	72,6	77,2	58,9	76,2
НСР <sub>05</sub>	2,3	2,3	2,1	2,4	2,5	2,2

Диплоидные и тетраплоидные семенные растения сорта Верхняяская 038 различались по числу цветоносных побегов на семенной куст в период уборки. На полусахарную свеклу изменение плоидности влияло меньше (табл. 3).

Наибольшее количество цветоносных побегов на семенной куст было у диплоидного сорта Верхняяская 038, который является опылителем для гибрида мсПР 4х×В038 2х, а наименьшее — у тетраплоидной формы этого сорта, входящей в гибрид мсПР 2х № 218×В038 4х. Различия между материнскими формами по данному показателю несущественны. Отсюда следует, что большее количество цветоносных побегов у диплоидного опылителя позволяет получить от него значительно больше пыльцы, что может способствовать расширению соотношения компонентов скрещивания. По литературным данным, у тетраплоидных форм образуется меньше пыльцевых зерен в пыльниках [2, 19]. Следовательно, при увеличении доли материнской формы на участках гибридизации семенная продуктивность гибрида с диплоидным опылителем будет не намного меньше, чем у гибрида, отцовской формой которого является тетраплоид (табл. 4).

Из-за разных сроков цветения родительских компонентов и недостатка пыльцы резко снижались урожайность семенных кустов и число клубочков на растение у гибрида мсПР 2х № 218×В038 4х.

Таблица 4

Семенная продуктивность и число клубочков на растение при совместной (С) и раздельной (Р) уборке

Гибрид	Соотноше- ние компо- нентов	1977 г.				1978 г.			
		семенная про- дуктивность, г		число клу- бочков, шт.		семенная продук- тивность, г		число клу- бочков, шт.	
		С	Р	С	Р	С	Р	С	Р
мсПР 4х ×	5:1	118	126	3664	4013	145	148	4239	4289
× В038 2х	4:1	120	127	3896	4233	166	170	4926	4857
	3:1	132	146	3905	4345	164	170	4823	4927
мсПР 2х № 218	5:1	98	103	5051	4402	135	143	4909	5296
× В038 4х	4:1	112	120	5333	5263	144	156	5143	5379
	3:1	148	155	7400	6681	167	180	6007	6666
НСР <sub>05</sub>			21,7		425		28,5		642

У гибрида мсПР 4х×В038 2х изменение соотношения компонентов от 3 : 1 до 5 : 1 не оказало существенного влияния ни на урожай, ни на число клубочков на растение. Это говорит о возможности получения гибридных семян по данной схеме семеноводства.

Способ уборки компонентов скрещивания (совместно, отдельно) не влиял на урожай семян с куста. Таким образом, высокая семенная продуктивность опылителя, а также коническая форма его корнеплодов, как и у материнских растений, и полное погружение их в почву позволяют вести семеноводство по анизопloidной схеме, т. е. проводить совместно уборку компонентов.

По количеству полученных с растения семян значительное преимущество имел гибрид мсПР 2х № 218×В038 4х. Разница объясняется тем, что в одном случае семена образовались на диплоидном, а в другом — на тетраплоидном материнском растении.

По урожаю (по массе) семян с растения между гибридами не отмечено таких четких различий, как по их количеству. Это объясняется тем, что масса 1000 соплодий у диплоидов гораздо меньше, чем у полиплоидов: например, у мужски стерильных форм сорта Полусахарная розовая она равнялась соответственно 19,4 и 31,4 г. Снижение урожая семян у тетраплоидной мужски стерильной материнской формы свеклы не имеет столь большого значения, так как она возделывается не ради семян и имеет высокий коэффициент размножения.

Качество (энергия прорастания и всхожесть) диплоидных семян было на 6—20% выше, чем у тетраплоидных, что подтвердило данные, полученные многими авторами [5, 6, 24] (табл. 5).

В литературе имеются также указания на то, что триплоидные семена по энергии прорастания и всхожести занимают промежуточное положение между диплоидными и тетраплоидными [3, 8]. Всхожесть и энергия прорастания триплоидных семян, полученных при использовании в качестве материнских мужски стерильных диплоидных форм, недостаточно изучена. Существенных различий по этим показателям между гибридами мсПР 4х×В038 2х и мсПР 2х № 218×В038 4х нами не обнаружено. По-видимому, более высокая всхожесть триплоидных семян по сравнению с тетраплоидными и менее высокая по сравнению с диплоидными обусловлена изменением ploidy зародыша. Ploidность эндосперма и перисперма, по мнению М. Яссема, не имеет существенного значения, отклонения в развитии тетраплоидного и пентаплоидного эндосперма встречаются редко и, вероятно, обуславливаются

Таблица 5

Энергия прорастания и лабораторная всхожесть семян у триплоидных гибридов и их родительских форм при совместной (С) и раздельной (Р) уборке (%)

Форма, гибрид	Соотноше- ние компо- нентов	1977 г.				1978 г.			
		энергия прорастания		всхожесть		энергия прорастания		всхожесть	
		С	Р	С	Р	С	Р	С	Р
мсПР 4х × В038 2х	5:1	72	70	91	88	88	89	92	91
	4:1	80	77	92	90	91	89	94	94
	3:1	94	90	95	92	90	89	95	94
мсПР 2х № 218 × × В038 4х	5:1	74	72	88	90	84	85	92	93
	4:1	82	83	92	94	94	96	95	97
	3:1	89	90	96	96	95	94	96	97
В038 2х		90		97		96		97	
В038 4х		70		87		81		90	
мсПР 2х № 218		92		98		94		98	
мсПР 4х		84		87		86		90	
НСР <sub>05</sub>		4		4		3		3	

анеуплоидией гамет и зигот [21]. В тетраплоидных семяпочках развитие эндосперма и зародыша идет медленнее, чем в диплоидных, но запаздывание в развитии эндосперма несколько меньше, чем в развитии зародыша. Опыление диплоидной пыльцой вызывает замедление развития и увеличение количества отмирающих семяпочек [11].

Все это обусловило более высокую всхожесть семян у гибрида мсПР 4х×В038 2х по сравнению со всхожестью у тетраплоида, а у гибрида мсПР 2х № 218×В038 4х несколько менее высокую всхожесть, чем у семян диплоида, что и сблизило их показатели до уровня несущественности различий (табл. 5).

Т а б л и ц а 6

Продуктивность полигибридов полусахарной свеклы

Гибриды	Урожайность, ц/га	Сахар	Общие сухие вещества	Сбор сахара	Сбор общих сухих веществ
		%		ц/га	
1976 г.					
мсПР 4х×В038 2х	670	13,1	18,2	87,7	121,9
мсПР 2х № 218×В038 4х	563	15,2	20,2	85,6	113,7
НСР <sub>05</sub>	43,6			7,5	7,7
1977 г.					
мсПР 4х×В038 2х	500	13,7	19,2	68,5	96,0
мсПР 2х № 218×В038 4х	450	15,0	20,0	67,5	90,0
НСР <sub>05</sub>	18,5			4,5	5,9
1978 г.					
мсПР 4х×В038 2х	467	14,0	19,2	65,4	89,6
мсПР 2х № 218×В038 4х	399	15,5	20,1	61,8	80,2
НСР <sub>05</sub>	12,7			2,5	2,5

Уменьшение доли опылителя при получении триплоидного гибрида приводит к снижению качества семян у обоих гибридов, причем более значительному у гибрида на основе мужски стерильной диплоидной формы. Это объясняется, по-видимому, как селективностью оплодотворения, так и недостатком пыльцы у тетраплоидного опылителя при широком отношении родительских форм.

Данные табл. 6 свидетельствуют о достоверном превышении урожайности корнеплодов у гибрида, полученного на основе мужски стерильной тетраплоидной материнской формы. В среднем за все годы оно составило 11—17%. По содержанию сахара и сухих веществ, напротив, преимущество имел гибрид мсПР 2х № 218×В038 4х. Это объясняется тем, что в первом случае у гибрида мсПР 4х×В038 2х два генома полусахарной свеклы, которая содержит меньше сахара, но более урожайна, и один геном сахарной свеклы; во втором — один геном полусахарной свеклы и два генома сахарной. Большая урожайность, но меньший процент сахара в корнеплодах у первого гибрида и меньшая урожайность, но больший процент сахара у второго гибрида определили выравнивание у них сбора сахара. Но такой показатель, как сбор общих сухих веществ, говорит о достоверном превышении продуктивности у гибрида мсПР 4х×В038 2х на 7,2—11,2%, создающемся в основном за счет небелковых азотистых веществ (аминокислот), минеральных солей и других компонентов [19]. Все эти вещества являются вредным балластом в сахаропроизводстве, но весьма необходимы при кормлении сельскохозяйственных животных.

## Выводы

1. Использование в семеноводстве тетраплоидов с мужской стерильностью пыльцы может быть перспективным и при отсутствии закрепителей ЦМС «0» типа, так как выход гибридных семян не снижался даже при 48% мужской стерильных растений 0 типа.

2. Полученный гибрид мСПР 4x×V038 2x по урожайности и выходу общих сухих веществ имел преимущество перед реципрокным по пloidности гибридом.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Балков И. Я. Цитоплазматическая мужская стерильность сахарной свеклы. — В сб.: Селекция и семеноводство сахарной свеклы, 1975, т. 5, вып. 1, Воронеж, с. 3—11. — 2. Балков И. Я. Селекция сахарной свеклы на гетерозис. М., «Россельхозиздат», 1978. — 3. Бережко С. Т. Наследование некоторых признаков у односемянной тетраплоидной сахарной свеклы. — В сб.: Вопр. генетики, селекции и цитол. сахарной свеклы, Киев, 1971, с. 21—37. — 4. Бережко С. Т. Избирательность оплодотворения при скрещивании тетраплоидной и диплоидной сахарной свеклы. — Сб. науч. тр. Белоцерк. опыт.-селек. ст., 1973, вып. 5, с. 101—109. — 5. Вавилов П. П., Соловьев А. М., Фирсов И. П. Оценка семенного материала ди-, три-, и тетраплоидов кормовой свеклы. — Изв. ТСХА, 1972, вып. 5, с. 27—35. — 6. Вавилов П. П., Фирсов И. П., Соловьев А. М. Изучение биологии ди- и тетраплоидных форм свеклы второго года жизни. — Изв. ТСХА, 1971, вып. 6, с. 39—46. — 7. Вавилов П. П., Фирсов И. П., Соловьев А. М. Влияние условий выращивания на специфику устьичного аппарата у ди-, три- и тетраплоидов свеклы. — Изв. ТСХА, 1978, вып. 2, с. 74—80. — 8. Дидык Л. Н. К вопросу изучения всхожести семян тетраплоидной, триплоидной и диплоидной формы свеклы. — Сб. науч. тр. Белоцерк. опыт.-селек. ст., 1973, вып. с. 110—118. — 9. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М., «Колос», 1973. — 10. Драч Н. П. Исследование жизнеспособности пыльцы полиплоидов кормовой свеклы. — В сб.: Эксперимент. полиплоидия у культур. растений, Киев, «Наукова думка», 1974, с. 104—108. — 11. Зайковская Н. Э., Жужжалова Т. П., Балков И. Я. Наследование стерильности пыльцы и особенности метаболизма в эмбриогенезе сахарной свеклы. — Вест. с.-х. науки, 1970, № 9, с. 39—47. — 12. Захариев А. Проучвания на избирателността при оплождането и изя-
- няване на методите за семепроизводство на полиплоидни сортове захарно цвекло въз основа на мъжката стерилност. — Генет. и селекция (НРБ), 1971, т. 4, № 3, с. 179—187. — 13. Захариев А., Михайлов В. Проучване на възможностите за използване на мъжкостерилни тетраплоидни форми с непълна поленова стерилност в хибридно семенопродуктивно на захарното цвекло. — Генет. и селекция (НРБ), 1977, т. 10, № 3, с. 246—249. — 14. Зосимович В. П., Щевцов И. А. Сравнительное изучение кормово-сахарных гибридов свеклы разного уровня плоидности. — С.-х. биология, 1971, т. 6, № 1, с. 35—40. — 15. Зубенко В. Ф., Доля В. С., Снегур Г. П., Мусненко Ю. В., Зимин Я. А. Способ выращивания семян полиплоидных гибридов сахарной свеклы. Авт. св. СССР, кл. А, 01 1/04, № 428727, заяв. 03.07.72, опубли. 24.10.74. — 16. Зубцова А. В. Экспериментально полученные тетраплоиды — исходные материалы в селекции сахарной свеклы. — В сб.: Селек. и агротехн. сахарной свеклы и других культур. Киев, 1976, с. 23—27. — 17. Малецкий С. И. Зависимость выхода триплоидных семян у сахарной свеклы от коэффициента селективности. Теория. — Генетика, 1976, т. 12, № 6, с. 37—42. — 18. Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. М., «Колос», 1976. — 19. Фирсов И. П. Использование полиплоидии и цитоплазматической мужской стерильности в селекции свеклы. — Автореф. докт. дис. М., 1974. — 20. Bandlow G. — Naturwissenschaft, Randschem, 1957, Jrg. 10, H. 8, S. 302—308. — 21. Jasssem M. Genetica polonica, 1973, vol. 14, N 3, p. 295—303. — 22. Magassy L. — Novénytermelés, 1961, t. 10, N 2, p. 133—144. — 23. Owen F. V. — J. Am. Res., 1972, v. 64, N 12, p. 679—698. — 24. Zincker M. — Fortschrittsberichte für die Landwirtschaft und Nahrungsgüterwirtschaft, 1975, Bd 13, H. 3, S. 1—51.

Статья поступила 27 февраля 1979 г.

## SUMMARY

Investigations were conducted with the forms of Polusakharnaja Rozovaja and Verkhnyachskaja 038 varieties. In developing beet polyhybrids on sterile base using diploids or tetraploids as maternal component, tetraploid was preferred, as male sterile tetraploids in seed growing of polyhybrids may be promising even without sterility fixators of "0" type. The ratio of crossing components may be extended up to 5:1 and even more.

The obtained hybrid ms PR 4x×V038 2x has higher heterosis effect in yielding capacity and higher yield of total dry matters than the hybrid which is reciprocal in ploidy.