

В телофазе II, как закономерное следствие неравномерного расхождения хромосом и наличия дополнительных групп, образуются разновеличинные ядра в большем, чем при нормальном мейозе, числе. На стадии тетрад основная масса состоит из полиад. Так, у отдаленных гибридов в среднем пентады представлены $27,4 \pm 1,18$ %, гексады — $10,8 \pm 0,75$ %, гептады — $11,6 \pm 0,26$ %, октады — $3,6 \pm 1,62$ %, полиады из 9, 10 и большего числа микроспор — $2,8 \pm 1,06$ %, диады и триады — $0,8 \pm 0,05$ %. Встречающиеся у отдаленных гибридов тетрады следует отнести к ненормальным, так как микроспоры в них имеют разную величину клеток и ядер: число хромосом в крупных ядрах колеблется от 9 до 12, в мелких — от 2 до 7.

Изучение дифференциации женского гаметофита у отдаленных гибридов в семействе Grossulariaceae Dumort показало, что наиболее характерные нарушения в макроспорогенезе сводятся к следующим случаям: прекращение развития семязпочки на стадии спорогенеза; дегенерация макроспор в период образования диад и триад; остановка развития гаметофита на стадии 2—4-ядерного зародышевого мешка; отсутствие полярности и нормальной дифференциации элементов зародышевого мешка; редукция или увеличение числа элементов зародышевого мешка.

Выводы

1. Полная стерильность отдаленных межвидовых и межродовых гибридов объясняется нарушением в мейозе при формировании мужских и женских спорогенных клеток.
2. Изучение мейоза при микроспорогенезе у межвидовых и межродовых гибридов позволяет считать основной причиной мужской стерильности — нарушение мейоза.
3. Изучение формирования женского гаметофита у отдаленных гибридов выявило ряд нарушений (прекращение развития семязпочки, дегенерация макроспор, редукция или увеличение числа элементов зародышевого мешка), которые обуславливают женскую стерильность.

ОСОБЕННОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ У МУТАНТОВ СМОРОДИНЫ И КРЫЖОВНИКА

И. Э. Бученков, В. Н. Кавцевич
БГПУ

В настоящее время методом мутагенеза получено около 500 сортов по всем основным сельскохозяйственным культурам. Этот метод достаточно широко используется во всех странах интенсивного земледелия. Международные проекты с использованием мутагенеза связаны с селекцией на устойчивость к различным неблагоприятным факторам окружающей среды, на повышенное содержание определенных соединений, на создание сортов интенсивного типа.

Современные сорта ягодных растений являются постоянным объектом совершенствования человеком. Нет сомнения, что широко используемые методы селекции этих культур, также как внутривидовые и межродовые скрещивания, отбор, клоновая изменчивость будут и в дальнейшем использоваться селекционерами. Однако в программы создания нового исходного материала ягодных растений все чаще включают метод индуцированного мутагенеза.

Важными ягодными кустарниками Беларуси являются смородина и крыжовник. Их ценят за ежегодную и хорошую урожайность, поливитаминность. Смородина и крыжовник характеризуются высокой степенью гетерозиготности и относи-

тельно продолжительным ювенильным периодом. Эти обстоятельства с одной стороны осложняют селекционную работу, а с другой — не позволяют механически перенести на них некоторые теоретические и методические положения мутационной селекции, разработанные на однолетних культурах (Равкин, 1981).

Цель, объекты и методика исследований

Обработку смородины и крыжовника химическими мутагенами проводили с целью расширения изменчивости и создания исходного материала для селекции. В качестве объектов исследования использовали 10 сортов смородины черной, смородины красной, крыжовника селекции БелНИИ плодоводства и 4 гибридные смородинно-крыжовниковые формы нашей селекции (Бученков, 1998).

В качестве мутагенов использовали водные растворы и эмульсии нитрозоэтилмочевины (НЭМ), нитрозометилмочевины (НММ), этиленimina (ЭИ), диметилсульфата (ДМС), диэтилсульфата (ДЭС) в концентрациях 0,001 — 0,5 % при экспозициях 6 — 24 часа. Верхушечные почки обрабатывали рано весной, до их распускания. Расхимеривание проводили путем обрезки верхней части побегов, выросших из обработанных почек, с последующим укоренением и отбором.

Учет результатов проводили по следующим показателям: распутившиеся верхушечные почки (%), укоренившиеся растения (%), характер морфозов и мутаций.

Результаты исследований и их обсуждение

Изучение реакции различных сортов смородины и крыжовника на воздействие химическим мутагенами, кроме теоретического значения, имеет ряд практических аспектов. Так, знание чувствительности необходимо при подборе доз мутагенов. С другой стороны, решение этой проблемы позволит разработать способы, снижающие повреждающее действие мутагенов на растения первого поколения без существенных изменений частоты и спектра мутаций у потомков, без изменения соотношения макро- и микромутаций. Таким образом, изучение чувствительности является одним из первых и необходимых этапов работы по мутационной селекции и одним из путей, так или иначе связанных с возможностью управления мутагенозом.

Данные по чувствительности различных сортов к химическим мутагенам дают возможность определить:

- биохимические свойства мутагена (химическая активность);
- морфологические свойства растений (проницаемость покровных тканей);
- физиологические особенности растений (активность метаболических процессов, репарирующих и восстановительных систем);
- физические и временные параметры в период обработки (способ введения мутагена, экспозиция обработки, стойкость мутагена и его концентрация);
- цитогенетические особенности (плоидность, митотическая активность).

В наших исследованиях в качестве критерия определения чувствительности различных сортов смородины и крыжовника использовали показатель выживаемости растений, выращенных из обработанных химическими мутагенами черенков, которые определяли на второй год роста. В результате установлено, что наибольшей химической активностью обладают НЭМ и ДЭС, меньшей — ЭИ и ДМС (Бученков, Бавтуто, Кавцевич, 2001).

За годы исследований обработано 5916 почек, выращено 486 растений, из которых отобрано 91, с более чем 20 различными типами морфозов и мутаций. В процессе исследований установлено, что частота хозяйственно-ценных мутационных изменений зависит от исходного сорта, мутагена, концентрации, экспозиции воздействия и в среднем составляет у смородины черной — $2,07 \pm 0,28$ %; смородины красной — $1,94 \pm 0,15$ %; крыжовника — $1,07 \pm 0,08$ %; смородинно-крыжовниковых гибридов — $0,90 \pm 0,02$ % (табл. 1).

Таблица 1
Обобщенные результаты обработки верхушечных почек сортов и гибридов смородины и крыжовника

Культура	Обработано почек, шт.	Распустившихся верхушечных почек		Укоренившихся растений		Измененных растений		Отобрано форм с селекционно-ценными признаками	
		шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
Смородина черная	1783	1041	58,38	154	8,64	37	2,07	4	0,22
Смородина красная	1341	921	68,68	152	11,33	26	1,94	2	0,15
Крыжовник	1684	1002	59,50	98	5,82	18	1,07	3	0,18
Смородина черная х крыжовник	1108	979	88,36	82	7,40	10	0,90	1	0,09

Изучение эффективности влияния химических мутагенов на сорта смородины черной, смородины красной, крыжовника и смородинно-крыжовниковые гибриды показало линейную зависимость в степени угнетения растений от концентрации и экспозиции мутагенов. Оптимальными для сортов и гибридов являются варианты с 0,005 % НЭМ; 0,01 % ДЭС; 0,1 % ЭИ; 0,05 % ДМС при экспозиции 12 часов. При данных условиях наблюдается максимальный процент хозяйственно-полезных мутаций. При использовании более высоких концентраций (от 0,5 до 1 %), с увеличением общего числа мутантных форм, снижается процент хозяйственно-полезных мутаций. При концентрациях выше 1 % не происходит развитие побега из верхушечной почки.

Изучение чувствительности сортов к действию мутагенов показало, что наибольшей мутабельностью характеризуются сорта Памяти Вавилова (4,38%), Минай Шмырев (4,26 %), Кантата 50 (3,87 %), Яровой (2,63 %), Белорусский красный (2,79 %), Ненаглядная (4,32 %), гибридные формы Кантата 50 х Белорусский красный (2,79 %), Памяти Вавилова х 10 Д-52 х Яровой (2,63 %). Меньшей мутабельностью обладают сорта Церера (0,84 %), Катюша (0,78 %), Машека (0,63 %), Голландская красная (0,72 %), гибридные формы Церера х Яровой (0,67 %), Катюша х Яровой (0,63 %).

Сравнение литературных данных по спонтанному мутагенезу смородины и крыжовника (Огольцова, 1992; Сергеева, 1989) с нашими данными по индуцированному мутагенезу у этих культур показывает, что характер изменений растений, вызванных действием химических мутагенов, принципиально не отличается от подобных изменений, полученных действием экстремальных факторов окружающей среды. Однако по частоте и спектру изменений химические мутагены эффективнее факторов окружающей среды, таких как температура, свет, элементы питания.

Анализируя встречаемость различных типов мутаций спонтанного происхождения и индуцированных химическими мутагенами, необходимо отметить, что наблюдается определенный параллелизм изменчивости, а ряд признаков характеризуется близкой частотой проявления.

Наши исследования также показали, что химические мутагены индуцируют у смородины и крыжовника большое количество наследственных изменений, преобладающая часть которых не связана с хозяйственно-ценными признаками, часто вредна и приводит к летальному исходу. Под влиянием химических мутагенов изменяются практически все признаки и свойства: увеличение или уменьшение размера и формы ягоды; изменение вкуса плодов; уменьшение числа семян; более раннее или более позднее созревание ягод; повышение или снижение устойчивости к болезням; изменение способности к самоопылению; колебание показателей содержания витамина С, сухих веществ, общей кислотности; ослабление роста; изменение габитуса; варьирование размеров, формы, окраски и параметров листа; изменение сроков наступления фенофаз.

Изучение полученных и отобранных нами форм по основным хозяйственно-ценным признакам позволило выделить среди выявленных отклонений макро- и микромутации. Мутанты первой группы резко отличаются от родительских форм по структуре листьев, габитусу куста, характеру роста ветвей. У мутантов второй группы основные признаки сорта сохраняются, а небольшие отклонения затрагивают морфологию листа, побега, размер ягод (табл. 2).

Таблица 2

Некоторые виды индуцированных мутаций у смородины и крыжовника

Тип изменений	% мутаций данного типа*
Изменение размеров листьев	12
Изменение формы листьев	9
Изменение окраски листьев	26
Увеличение размеров плодов	5
Изменение сроков созревания	6
Укороченные междоузлия побегов	10
Сильнорослость	9
Штамбовый тип куста	6
Усиление иммунности	6
Повышение урожайности	2
Увеличение длины кисти	4
Увеличение размеров цветка	1

* Общее количество мутантных форм по всем изученным сортам и гибридным формам принято за 100 %

Наиболее ценными для селекционных целей у смородины и крыжовника являются: более мощное развитие, укороченные междоузлия, длинная кисть, штамбовый габитус куста, более крупные плоды, улучшение вкуса, повышение иммунности. Однако частота мутаций, у которых сочетаются только желательные для практической селекции признаки, очень мала. Некоторые полезные признаки соче-

таются с отрицательными. Наиболее часто положительные признаки сочетаются с редукцией фертильности, что фенотипически проявляется более мелкими ягодами, уменьшением их количества, сильным опадением завязей и плодов. В целом, отобрано только 10 форм, которые превосходят исходные сорта по комплексу положительных признаков.

Изучались также соматические мутации смородины и крыжовника. Использовали фенотипически четко проявляющиеся изменения, связанные с хлорофильной недостаточностью и морфологическим строением листьев (характер зазубренности, расчлененность, поверхность, форма и размер листа). Учеты проводили во время активного роста и в конце роста побегов. Частота мутаций пересчитывалась на один побег.

В наших опытах, при обработке верхушечных почек химическими мутагенами, наибольшее количество соматических мутаций было индуцировано НЭМ и ДЭС, меньше — ЭИ и ДМС. НЭМ и ДЭС способствовали появлению в большинстве случаев хлорофильных мутаций, а ЭИ и ДМС вызывали обычно сопутствующие друг другу хлорофильные и морфологические мутации.

Изучение соматических мутантов смородины и крыжовника проводилось с целью установления корреляционных связей мутантного признака, проявляющегося на ранних этапах развития (хлорофильная недостаточность, морфологическое строение листа), с хозяйственно-ценными показателями (штамбовый габитус куста, крупные плоды и т. д.), обычно выявляющимся на поздних этапах развития. В случае доминирования признака морфологического строения мутантного типа и наличия генетических связей его с каким-либо другим хозяйственно-полезным признаком, он мог бы быть маркерным. Представлялся бы возможным отбор генотипов на ранних этапах онтогенеза. Следствием такого изучения стали рекомендации по оценке пригодности полученных мутантов в качестве исходных форм в последующей селекционной работе.

Нами выявлено, что изменение формы, зазубренности и других параметров листовой пластинки очень часто сочетается со слаброслостью, иным габитусом и некоторыми другими признаками. В зависимости от степени изменения листьев все изученные мутанты морфологического типа были разделены на три группы:

I — мутанты с резко выраженной рассеченностью листьев или уменьшением их размера;

II — мутанты со значительным рассечением и деформацией листовой пластинки;

III — мутанты с очень слабой рассеченностью листовой пластинки.

Выделенные первоначально мутанты размножали вегетативно. Результаты учетов во втором и третьем вегетативном поколении показали связь степени изменения листовой пластинки с отклонениями других признаков.

Первой группе мутантов свойственна слаброслость граничащая с карликовостью, стерильность пыльцы, вплоть до полной потери плодovitости, отклонения в сроках наступления фаз развития. Преобладающему большинству мутантов характерна хлорофильная недостаточность. Причем зоны измененной по окраске ткани сосредоточены вдоль крупных жилок. Среди мутантов, сохранивших частично плодovitость, отмечены потеря самоплодности, уменьшенное число цветков, ягод и их размеров, резко снижена жизнеспособность семян.

Вторая группа мутантов характеризуется слаборослостью, пониженной стерильностью пыльцы и хлорофильной недостаточностью в виде более светло-зеленой окраски листьев. Растениям этой группы свойственна пониженная плодовитость за счет уменьшения числа соцветий, цветков в соцветии, размера ягод, пониженная жизнеспособность семян.

Третья группа мутантов не отличается от исходных форм по силе роста, окраске листьев, но часто выделяется повышенной стерильностью, уменьшенным числом цветков в соцветии, размером ягод.

Таким образом, среди морфологических мутантов выявлена четкая, прямая связь степени изменения листовой пластинки с целым комплексом других признаков, в первую очередь с плодовитостью.

Изучены также хлорофильные, соматические по своему происхождению мутанты, представленные формами со светло-зеленой и светло-желтой окраской листьев, наблюдаемой в течение всего периода вегетации. В отличие от морфологических мутантов, имеющих лишь отдельные участки листа с хлорофильной недостаточностью, указанные выше формы характеризуются изменением окраски всей пластинки.

Светло-желтая и светло-зеленая окраска листьев мутантов может сопровождаться ослабленным ростом, несколько уменьшенным размером листьев, отставанием в фенологическом развитии, стерильностью пыльцы и сниженной плодовитостью за счет меньшего числа ягод и их массы.

В целом, все выявленные хлорофильные мутанты можно разделить на три группы:

- 1) одноцветные — соломенно-желтые, светло-зеленые, светло-желто-зеленые, зеленовато-желтые, темно-голубовато-зеленые;
- 2) двухцветные — светло-зеленые верхние листья, а нижние зеленые; светло-зеленая верхняя часть листовой пластинки, а ее основание зеленое; бледно-желтая или светло-зеленая окраска отдельных листьев куста или участков листа; поверхность листа светло-зеленая, а жилки и часть тканей возле них желтые; поверхность листовой пластинки зеленая со штрихами и полосами светло-зеленой и желтой окраски;
- 3) со сменяющейся окраской — зеленая окраска листьев в течение сезона меняется на бледно-желтовато-зеленую.

Выявление корреляционных связей у хлорофильных мутантов по группам с другими хозяйственно-ценными признаками в течение трех вегетативных поколений показало:

первой группе мутантов характерна слаборослость или штамбовый габитус куста; второй — повышенное содержание витамина С; третьей — отставание фенологических фаз развития.

Таким образом, среди хлорофильных мутантов выявлена связь между характером хлорофильной недостаточности с целым комплексом других хозяйственно-полезных признаков.