

ИНТРОДУКЦИЯ ТЕТРАПЛОИДНОЙ БРУСНИКИ (*VACCINIUM VITIS-IDAEA* L.) В УСЛОВИЯХ ЮГА БЕЛАРУСИ

Найденные во флоре Магаданской области растения тетраплоидной *V. vitis-idaea* L. [1] изучали с целью определения изменчивости под влиянием полиплоидии биолого-морфологических признаков, а также установления возможности интродукции.

Литературный поиск по тематике проводившихся исследований позволил выявить лишь одну работу о полиплоидии брусники обыкновенной [2]. Автор сообщает о находке во флоре Финляндии естественной популяции триплоидной *V. vitis-idaea* с 36 хромосомами. Согласно приведенным данным, наименьшая степень полиплоидии – триплоидия оказывает существенное влияние на морфологию. Возрастает размеры листьев, побеги утолщаются, растения становятся более мощными. Процесс вегетативного размножения у них весьма эффективен, мейоз нарушен. Исследователь указывает на отсутствие данных о существовании тетраплоидной *V. vitis-idaea*.

Говоря о проводившихся в Беларуси интродукционных исследованиях брусники обыкновенной, отметим работы [3–5]. Авторы испытывали сорта, созданные путем отбора природных форм из флоры Западной Европы (Голландия, Германия)[6]. Сведений о привлечении для интродукции в условиях Беларуси представителей северной расы брусники обыкновенной нами не встречено. По всей вероятности, подобные исследования еще не проводились, поскольку данный вид относительно недавно начал вводиться в культуру [4], причем не только у нас, но и в других странах[7, 8].

Общие положения теории интродукции свидетельствуют о том, что перенос растений из более холодного климата в теплый дает, как правило, и более надежные результаты, поскольку в наших условиях успех определяется прежде всего зимостойкостью интродуцента [9]. Положительно оценивается влияние фактора полиплоидии на интродукцию[10]. Полиплоиды имеют повышенную пластичность, им свойственна более широкая экологическая амплитуда, благодаря чему они успешно мигрируют в новые области [11, 12].

Отсутствие данных практического опыта интродукции перспективного объекта будущей селекции, тетраплоидной брусники обыкновенной северного происхождения, определило необходимость проведения настоящих исследований.

При их осуществлении использовали следующие методики. Изучение жизнеспособности пыльцы определяли на материале, хранившемся в течение 1,5 мес в герметически закупоренных пенициллиновых пузырьках в холодильнике при $t=+2,5-4,0$ °С. Проращивание осуществляли в висячей капле сахарозы во влажной парафиновой камере при $t=+25$ °С, учет – спустя сутки после высева. Фертильность пыльцы определяли с использованием ацетокарминового метода. 3 г кармина растворяли в 45 мл ледяной уксусной кислоты и 55 мл дистиллированной воды на водяной бане с обратным холодильником в течение 45 мин. После отстаивания раствор отфильтровывали. Пыльники с созревшей пыльцой помещали на предметное стекло, раздавливали, наносили каплю ацетокармина, убирали лишние ткани и покрывали препарат покровным стеклом. Фертильные пыльцевые зерна спустя 10–15 мин окрашивались в густой карминово-красный цвет. Стерильные такой окраски не приобретали. Для выполнения фенологической части работы использовали методические указания В. А. Батманова [13]. Изучение морфологических и цитоморфологических показателей велось на основе разработок, приведенных в исследованиях

[14, 15]. Статистическую обработку полученных данных осуществляли на ПП ЭВМ по стандартным программам.

Работа велась на Ганцевичской научно-экспериментальной базе ЦБС АН Беларуси, расположенной в юго-западной части Белорусского Полесья. Жизненно важные для растений элементы климата (сумма положительных температур выше +10 °С, продолжительность вегетационного периода, абсолютный минимум температуры) в местных условиях не выходят за пределы экстремальных значений, имеющих место на родине интродуцента. В то же время ряд факторов среды обитания, таких, как фотопериод, влажность воздуха и почвы, флуктуации температур в зимнее время, продолжительность зимнего периода, наконец, эдафические условия, существенно отличаются. В изменившихся условиях в связи с необходимостью поддержания гомеостаза неизбежна перестройка некоторых жизненных функций растений. Это определяет специфику проводимых исследований. Она состоит в том, что изучение влияния геномной мутации на растения происходит одновременно с их интродукцией. Таким образом, фенотипическое проявление изменений, вызванных удвоением хромосомного набора, в некоторой мере подвержено коррекции, определяемой степенью соответствия новых условий среды обитания генотипу растений.

В начале сентября 1992 г. растения были высажены в неотапливаемой оранжерее в смесь верхового торфа с песком (1:1), где и находились до весны следующего года. Зимовка прошла без потерь, все особи сохранились. В середине мая их пересадили в открытый грунт – верховой, довольно хорошо разложившийся сфагново-осоковый торф (рН 4,1). При проведении этой операции было установлено, что за время нахождения в оранжерее практически у всех особей образовалось от 2 до 5 утолщенных красновато-розовых корневищ различной длины (до 15 см). Из спящих почек на них в течение первого сезона роста в открытом грунте образовалось довольно значительное количество молодых парциальных кустов. В конце лета (конец августа) листья побегов текущего прироста материнских кустов, а также молодых парциальных особей начали приобретать характерную красновато-бурую окраску верхней стороны и малиновую с различными оттенками – нижней. На протяжении осени наблюдалось изменение окраски в сторону увеличения ее интенсивности. Данная смена аспектов зафиксирована в течение всего периода наблюдения.

Влияние полиплоидии на параметры листьев, количество и размер устьиц, генеративные органы *Vaccinium vitis-idaea* L.

Признак	Диплоиды		Тетраплоиды		Эт, % от 4 л	$T_{\text{факт}}^2$ ($T_{\text{теор}}=2,58$; $P=0,01$)
	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	Γ	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	Γ		
Длина, см	2,10±0,03	12,4	2,19±0,03	15,1	95,9	2,1
Ширина, см	1,11±0,02	15,2	1,36±0,02	17,0	81,6	10,2
Площадь, см ²	1,74±0,04	25,2	2,31±0,07	31,1	75,3	7,1
Индекс листа (<i>l</i>)	1,91±0,02	11,0	1,61±0,02	10,2	118,6	10,5
Коэффициент формы листа (<i>k</i>)	0,739±0,003	4,6	0,761±0,003	3,9	97,1	5,2
Толщина пластинки, мм	0,415±0,007	6,4	0,500±0,004	7,8	83,0	10,5
Диаметр поперечного сечения черешка, мм	0,670±0,009	3,4	0,900±0,016	18,3	74,4	12,5
Длина черешка, мм	2,70±0,06	22,1	2,20±0,06	27,4	122,7	5,9
Количество устьиц на 1 мм поверхности листа	354,2±6,0	16,9	213,8±4,4	20,4	165,7	18,9
Длина устьица, мкм	24,5±0,2	8,0	26,3±0,3	9,3	93,2	5,0
Ширина устьица, мкм	18,1±0,2	8,2	19,9±0,2	11,3	90,7	6,4
Площадь устьица, мкм	310,8±3,9	12,6	368,2±6,0	16,3	84,4	8,0
Длина семени, мм	1,3±0,01	10,2	1,64±0,02	12,4	79,2	15,2
Ширина семени, мм	0,65±0,02	26,1	0,76±0,01	11,8	85,5	4,9
Число семян в ягоде, шт.	16,3±0,57	55,0	4,62±0,23	83,8	352,8	19,0
Диаметр тетрады пыльцевых зерен, мкм	39,7±0,30	7,90	46,6±0,40	8,7	85,2	13,7

Как уже отмечалось [1], в естественных условиях тетраплоиды брусники в конце августа активно цвели. В интродукционном опыте в первый год их произрастания в открытом грунте данный факт не был установлен. Это, очевидно, связано со стрессом, вызванным пересадкой и изменившимися условиями среды.

Основной объем данных был получен в 1994–1995 гг. во время второго и третьего сезонов роста тетраплоидных растений в условиях интродукционного опыта.

Сравнительное изучение морфологических особенностей листового аппарата ди- и тетраплоидных растений показало следующее (таблица). Удвоение хромосомного набора не повлияло существенно на длину листьев. Ширина же заметно увеличилась. Вследствие этого возросла их площадь. Изменилась форма – листья стали более округлыми. В ряде случаев (особенно это характерно для молодых парциальных кустов) форма листовой пластинки соответствует почти правильной округлости.

Влияние полиплоидии на форму листа довольно хорошо иллюстрирует индекс $i=A/B$ и коэффициент формы $k=S/(AB)$, где S – площадь листовой пластинки, A – ее длина, B – ширина. Соотношение длины к ширине существенно меньше у тетраплоидов. Это свидетельствует о том, что форма листьев не тяготеет к продолговатой. Статистически достоверное увеличение значения коэффициента формы у полиплоидов отражает меньшую вариабельность ширины при промере ее в разных точках по длине листа от основания к вершине. Последний показатель имеет прикладное значение – вычисленные коэффициенты формы в последующем позволят упростить определение площади листьев. Листовые пластинки тетраплоидов по сравнению с обычными растениями существенно утолщены. Это явственно ощущается на ощупь – листья плотные, кожистые, при сгибании ломаются.

К числу качественных отличий листового аппарата тетраплоидов следует отнести усиление опушенности черешков и кромки основания листовой пластинки, большую ее зазубренность, часто встречающуюся изогнутость, а также специфический гляцевый блеск на солнце верхней стороны листьев. Следует отметить, что параметры морфологии листового аппарата, его качественная характеристика, как, впрочем, и другие показатели, анализ которых приведен ниже, характеризуются довольно сильной изменчивостью. Определяется это рядом факторов внутреннего состояния растений, неоднородностью условий среды обитания. И все же все исследованные признаки имеют специфические особенности, определяемые эффектом полиплоидии.

Исследование цитоморфологических признаков позволило установить, что некоторые из них, в частности устьичный аппарат, под воздействием полиплоидии претерпевают значительные изменения (таблица). Так, например, количество устьиц на единице поверхности листа у тетраплоидов по сравнению с диплоидами снижено на 36,3%. В то же время длина, ширина и в конечном итоге площадь устьица увеличены соответственно на 7,3, 9,9 и 18,6%. С учетом простоты определения, существенной достоверности различия количество устьиц на единице поверхности листа можно применять в качестве одного из косвенных диагностических признаков в тесте на полиплоидию брусники.

Полиплоидия оказывает значительное влияние на генеративные органы (таблица). Изменяются размер и форма семян. Увеличиваются их длина и ширина, они становятся более изогнутыми, приобретают серповидную форму. Семенная продуктивность тетраплоидов резко снижена. Среднее количество семян в одной ягоде у них $4,6 \pm 0,2$, что на 72% меньше, чем у диплоидов. Для брусники, размножаемой вегетативно и не выращиваемой ради семян, снижение семенной продуктивности не имеет существенного значения. Уменьшение плодивости тетраплоидных форм описано у многих видов. Данное явление – специфическая особенность полиплоидии. Причины его до сих пор окончательно не ясны.

Наиболее часто частичную стерильность геномных мутантов связывают с образованием нежизнеспособных и несбалансированных гамет в результате нарушений в мейозе. Всхожесть семян составляет всего 6,1%, причем из них образуется большое количество маложизненных форм, значительная часть которых гибнет на стадии проростков. Тем не менее из высеванных семян нам удалось получить семь растений, достигших на 15.04.95 г. возраста двух лет.

Данный материал представляет интерес как объект исследования гомозиготных линий тетраплоидной брусники. Известны факты восстановления плодovitости (а значит, и правильного прохождения мейоза) у гибридных автополиплоидов, полученных от скрещивания тетраплоидных форм. Предварительное же наблюдение позволяет пока лишь отметить, что сеянцы тетраплоидной брусники в течение первых двух лет характеризуются весьма замедленным ростом, имеют сильно искривленные побеги и очень интенсивную малиновую окраску нижней стороны листьев.

Крупные пыльцевые зерна собраны в тетрады. Диаметр неправильной окружности, образуемой тетрадами, у тетраплоидов больше на 15%. Успех отдаленной гибридизации во многом зависит от жизнеспособности и фертильности пыльцы. Жизнеспособность пыльцы составила 50,7+4,7%. В большинстве случаев у тетрад проросли одно или два пыльцевых зерна, что составило соответственно 42,2 и 34,2%. Три пыльцевых зерна проросло у 18,3% тетрад и четыре – всего у 5,0%. В среднем из проросшей тетрады образовалось 1,91+0,09 пыльцевой трубки. Не было отмечено аномальных трубок (извилистых, булавовидных). Весьма важным показателем является длина пыльцевых трубок – 382,3+36,6 мкм. Интервал колебаний 753,6–123,0 мк. Процент абсолютно фертильных тетрад составляет 85,6. Кроме того, у части тетрад (10,1%) фертильными оказались одно, два или три пыльцевых зерна. Довольно высокие показатели жизнеспособности и фертильности пыльцы позволяют использовать тетраплоидную бруснику при гибридизации в качестве отцовского компонента.

Удвоение числа хромосом не привело к существенному изменению морфологии цветков. Андроцей, как правило, состоит из 8 тычинок. Иногда их 7 или 9, еще реже 6 или 10. Отмечены единичные случаи срастания тычиночных нитей. Например, в цветке имеется 7 несросшихся тычиночных нитей и одна более широкая, несущая на себе два пыльника. Встречаются недоразвитые тычинки: есть тычиночная нить, а пыльник отсутствует. Венчик спайнолепестной, как правило четырехзубчатый, кувшичатовидный, белого или бледно-розового цвета. Встречаются, но довольно редко пятизубчатые цветки. В этом случае андроцей, как правило, состоит из 9 тычинок. Но такое же количество тычинок обнаружено и у цветков с четырехзубчатым венчиком. Пестик иногда редуцирован. Рыльце при этом находится на уровне верхней части пыльников или ниже. Следует отметить, что в условиях интродукционного опыта цветки имеют обычные размеры, хотя в естественных условиях (Магаданская область) визуально довольно хорошо была заметна их увеличенность. Соцветия плотны, насчитывают до 12–16 цветков, но, как правило, их 3–8. Цветоножки укорочены и утолщены.

Под влиянием полиплоидии не произошло заметных изменений габитуса растений. Тетраплоиды имеют примерно ту же высоту, что и брусника с обычным набором хромосом. Обращают на себя внимание утолщенность и некоторая изогнутость побегов, хорошая их облиственность.

Рассматривая результаты интродукции тетраплоидной брусники Магаданского происхождения, необходимо отметить следующее. Для климата юга Беларуси обычны значительные флуктуации температур в зимний период. Нередкими являются факты положительных температур. На родине интродукента температура зимнего периода весьма низка и стабильна. На наш взгляд, именно это несоответствие могло явиться наиболее серьезным барьером на пути успешной интродукции

исследуемого растения. Однако наши наблюдения в течение двух лет показали – повреждений тетраплоидной брусники при зимовке в условиях климата юга Беларуси не происходит. Установлено, что исследуемое растение очень чутко реагирует на повышение температуры в весенний период. Так, в сезоне 1995 г. активный рост побегов начался уже 22–24.04. К концу апреля прирост побегов достигал 1,5–2,3 см. Активный рост аборигенной диплоидной брусники начинается во второй декаде мая. Следует, однако, отметить, что столь раннее начало интенсивной вегетации не обусловлено эффектом полиплоидии. Так же рано началась данная фенофаза и у других форм из Магадана, но диплоидных. В результате очень сильного позднего весеннего заморозка (-10°C на уровне почвы) 3 мая был полностью поврежден появившийся к этому времени молодой прирост побегов и цветочные бутоны. Впоследствии растения восстановились, и уже в начале июня возобновился рост вегетативных побегов. Таким образом, жизнеспособность исследуемого интродуцента, культивируемого в юго-западной части Белорусского Полесья, определяется не его зимостойкостью, а низким температурным порогом активной вегетации. Отрицательное влияние поздних весенних заморозков не является летальным, но в значительной мере угнетает растения, замедляет их дальнейшее развитие. Брусника тетраплоидной расы обладает хорошо выраженной ремонтантностью. Цветки вторичного цветения появляются в начале июля на побегах прироста текущего года. Негативное влияние поздних весенних заморозков, таким образом, косвенно, через повреждение вегетативных почек сказывается и на вторичном цветении. Необходимо отметить, что на родине интродуцента вторичное цветение начинается во второй половине августа. Таким образом, в условиях интродукции начало фенофазы вторичного цветения сдвигается во времени более чем на месяц.

Интродукционный опыт позволяет сделать вывод о хорошей экологической пластичности брусники тетраплоидной расы. Это отмечено, в частности, по отношению к эдафическому фактору. Смена каменистых россыпей скальных обломков на торфяно-болотную почву Полесья никоим образом не сказалась отрицательно на развитии растений. Напротив, они довольно хорошо размножались вегетативно, посредством образования новых парциальных кустов из спящих почек на корневищах. Последние расположены в узком поверхностном слое почвы толщиной 10 см. На второй год после высадки 76 растений различного возраста сформировали в общей сложности около 250 парциальных кустов.

Резюмируя проведенные исследования, необходимо отметить следующее. Растения *Vaccinium vitis-idaea* L. с удвоенным набором хромосом имеют характерные биолого-морфологические и анатомические особенности, обусловленные влиянием полиплоидии. В их числе: измененные цвет и форма листьев, увеличенные площадь и толщина листовых пластинок, укороченные и утолщенные черешки и цветоножки, возросшая опушенность надземных вегетативных органов, увеличенные устьица, сниженное их количество на единице поверхности листа, уменьшенное число семян в ягоде и их низкая всхожесть, увеличенные размеры семян, ремонтантность. Пыльца изучавшихся растений в достаточной степени жизнеспособна и фертильна.

Тетраплоидная брусника, выявленная в естественной флоре Магаданской области, при интродукции на юге Беларуси показала достаточно хорошую приспособленность к термическому режиму зимнего периода. Установлена ее высокая адаптационная способность к эдафическим условиям. В целом можно констатировать соответствие новой среды обитания эколого-биологическим требованиям растения. На примере тетраплоидной расы еще раз подтверждена хорошая экологическая пластичность обладающей огромным географическим ареалом брусники обыкновенной.

Основным неблагоприятным фактором среды в новых условиях являются поздние весенние заморозки, нарушающие нормальную жизнедеятельность рано веге-

тирующей тетраплоидной брусники. Меньшая потребность в тепле для роста и развития детерминированы не полиплоидией, а северным происхождением растения.

Хорошо развитый листовый аппарат весьма привлекает сосущих и листогрызущих насекомых, переносчиков наиболее опасного для брусники заболевания – мелколистности листьев. Нельзя исключать возможности возникновения проблем в связи с воздействием данного биотического фактора.

Summary

The possibility of introducing tetraploid *Vaccinium vitis-idaea* L., detected in the Magadan region flora, in Belarus south conditions was studied. Variability of biological and morphological characters under the influence of polyploidy being examined.

Литература

1. Марозаў А. У. // Весці АН Беларусі. Сер. біял. навук. 1995. № 2. С. 5–11.
2. Ahokas H. // Ann. Bot. Fennici. 1978. Vol. 8. P. 254–256.
3. Паўлоўскі М. Б. // Весці АН Беларусі. Сер. біял. навук. 1994. № 4. С. 5–11.
4. Паўлоўскі М. Б. // Родная прырода. 1993. № 5. С. 33.
5. Бобровникова Т. И. // Брусничные в СССР. М., 1990. С. 310–314.
6. Zimmer A. // Erwerbsobstbau. 1984. N 26. S. 282–283.
7. Zimmer A. // Acta Horticulturae. Third International Symposium on Vaccinium Culture. 1984. № 165. P. 295–297.
8. Dierking W., Krüger E. // Erwerbsobstbau. 1984. N 26. S. 280–281.
9. Шкутко Н. В. Хвойные Белоруссии. Мн., 1991.
10. Дзмітрыева С. А. // Весці АН Беларусі. Сер. біял. навук. 1985. № 2. С. 11–14.
11. Бреславец Л. П. Полиплоидия в природе и опыте. М., 1963.
12. Баранов П. А. // Вестник АН СССР. 1958. № 9. С. 30–37.
13. Батманов В. А. // Докл. фенологического сектора ВГО. 1966. Вып. 2(18). С. 61–72.
14. Плеханов А. М., Заморская Ю. М. Классификатор рода *Oxycoccus* Hill. Клюква. С.-Петербург, 1993.
15. Бормотов В. Е., Турбин Н. В. Экспериментальная полиплоидия и гетерозис у сахарной свеклы. Мн., 1972.

Центральный ботанический сад
АН Беларуси

Поступила в редакцию
16.01.96

УДК 633.367:631.527

М. К. ТИМОШЕНКО, В. С. АНОХИНА, М. П. КУНИЦКАЯ

ПУТЕВОЙ АНАЛИЗ ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У ЛЮПИНА ЖЕЛТОГО

Урожай зерна люпина является интегральным признаком, величина которого определяется вкладом отдельных элементов структуры урожая и зависит от ряда абиотических факторов среды. Основным направлением селекционных программ является повышение продуктивности. Отбор высокопродуктивных генотипов по урожаю семян с растения малоэффективен из-за высокой модификационной изменчивости. Одним из путей ускорения эффективности отбора на продуктивность является определение парных коэффициентов корреляций между признаками и выявление признака, в наибольшей степени определяющего продуктивность растений. Коэффициенты корреляций отражают лишь итоговую связь между признаками, но не дают четкого представления о вкладе отдельных признаков в продуктивность.

В 1921 г. С. Райт разработал метод разложения корреляций на прямой эффект одного признака и косвенные эффекты других – метод путевого анализа. Девей и Лу показали возможность использования его в селекции растений [1]. С помощью