

**ВЛИЯНИЕ ПОЛИПЛОИДИЗАЦИИ НА ФЕРТИЛЬНОСТЬ
ЖЕНСКОГО ГАМЕТОФИТА КЛЮКВЫ КРУПНОПЛОДНОЙ
(*OXYCOCCUS MACROCARPUS* PURSH)**

*Морозов О.В., **Черник В.В., Морозова Т.А.

*УО «Белорусский государственный технологический университет»
(г. Минск, Беларусь)

**УО «Белорусский государственный университет»
(г. Минск, Беларусь)

Введение. Клюква крупноплодная, естественно произрастающая в северо-восточных штатах США и юго-восточных провинциях Канады, является одним из наиболее распространенных культивируемых видов Брусничных. Из ряда присущих ей хозяйственно значимых признаков выделяются крупноплодность (диаметр ягоды достигает 25 мм) и высокая урожайность (до 15 и более т/га). Реестр сортов клюквы крупноплодной превышает 200 наименований, причем все сорта созданы в результате отбора и гибридизации внутри вида.

Согласно известным нам литературным сведениям, опыты по реализации потенциала комбинационной способности данного вида методом отдаленной гибридизации на диплоидном ($2n=24$) уровне, в частности, при межродовом реципрокном скрещивании с брусничкой обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.), оказались неудачными [1]. Наш собственный эксперимент по скрещиванию этих видов также не привел к положительному результату – созданные растения были стерильны [2]. Как известно, преодоление барьера стерильности возможно при осуществлении скрещиваний на тетраплоидном уровне [3].

Полиплоидия играет важную роль в эволюции растительного мира и имеет в целом положительное значение, о чем свидетельствует тот, например, факт, что более половины культурных видов являются полиплоидами. По свидетельству В.Е. Бормотова и Т.И. Лопатиной, «это в основном «старые» сорта, прошедшие длительный путь искусственного отбора» [4, с. 7]. В то же время, как отмечают Е.П. Раджабли и В.Д. Рудь, «индуцированные полиплоиды почти никогда не бывают пригодными к непосредственному использованию в связи с нарушениями в мейозе» [3, с. 9]. Именно такой отрицательный результат и был получен в свое время А. Rousi в эксперименте по полиплоидизации черники обыкновенной (*V. myrtillus* L.) – дикорастущего ягодного вида Брусничных, широко распространенного в северном полушарии, в том числе и в лесах Беларуси. У созданного при помощи колхицинового метода автотетраплоида данного вида в мейозе преобладали мультиваленты, в связи с чем он оказался стерилен и не имел, как пишет автор, практического значения [5]. Подобный факт имел место и в нашей селекционной практике. Растения, выращенные из колхиплоидизированных семян аборигенной брусники (г. Ганцевичи), были стерильны [6]. По мнению А.Б. Горбунова, разрабатывавшего методические вопросы полиплоидизации двух дип-

лоидных видов клюквы - крупноплодной и мелкоплодной (*O. microcarpus* Turcz. ex Rupr.) [7], «полиплоиды всех важнейших сортов клюквы крупноплодной сами по себе не представляли ценности для выщипывания, но весьма важны для скрещиваний с тетраплоидными видами» [8, с. 354]. Эту же мысль высказывал и известный селекционер Брусничных из США G.V.Darrow [9].

В селекции методом гибридизации широко известно «... об относительной-преимущественной роли материнского растения при передаче своих признаков и свойств потомству в реципрокных скрещиваниях» [8, с. 68]. Это положение было выдвинуто еще И.В. Мичуриным и подтверждено впоследствии многочисленными фактами.

Одним из проявлений генетических нарушений функционирования репродуктивной системы ягодных растений с искусственно удвоенным набором хромосом является снижение фертильности женского гаметофита. Следствием этого может быть малоприводность, либо вообще неприводность индуцированных тетраплоидов для использования в межвидовых скрещиваниях в качестве материнского компонента.

Таким образом, наряду с генетической совместимостью с отцовскими видами, жизнеспособностью и фертильностью пыльцы последних, эффективность межвидовой гибридизации тетраплоидной *O. macrocarpus*, как материнского растения, зависит от фертильности ее женского гаметофита, что и определило цель настоящей работы.

Объект и методы исследования. Исследования проводили на кафедре лесоводства БГТУ, кафедре ботаники БГУ и в лаборатории интродукции плодово-ягодных растений ЦБС НАН Беларуси (г. Ганцевичи). В середине 90-х годов от коллег из Финляндии А. Lehmushovi, Н. Hokkanen, Н. Hiirsalmi было получено несколько черенков двух сортов клюквы крупноплодной «*Searles*» и «*McFarlin*», трансформированных авторами в тетраплоидные ($2n=48$) формы путем колхиплоидизации прорастающих семян [10]. Черенки «*McFarlin*», к сожалению, не укоренились, а вот «*Searles*» вегетативно размножить удалось. Растения очень хорошо развивались в открытом грунте – верховом, слабо разложившемся пушицево-сфагновом торфе. К настоящему времени они образовали сплошной «ковер» ягодника и достигли генеративной стадии. Это дало возможность приступить к изучению селекционной перспективности тетраплоидной клюквы крупноплодной, как объекта межвидовой гибридизации, в частности, к выявлению влияния полиплоидизации на фертильность женского гаметофита. Ее диплоидный сортовой аналог, использовавшийся в качестве контроля, уже более 20 лет возделывается на Ганцевичской научно-экспериментальной базе ЦБС НАН Беларуси как промышленная культура на площади 1 га.

Работа велась с семенами, сформировавшимися в результате свободного опыления. Зрелые семена варьируются по окраске от светло-бежевых до темно-коричневых. Исследовали следующие показатели, характеризующие потенциальную фертильность женского гаметофита: число нормально развитых и недоразвитых семян (неразвившихся семяпочек), общее их число в одной ягоде, эмбриональность семяпочек. Последний показатель, выраженный в

процентах, определяли как отношение недоразвитых семян к общему числу семян в созревших плодах [11].

Весовая и морфометрическая характеристика семян базировалась на следующих показателях: масса одного семени, его длина и ширина. Ширина семени устанавливалась при промере в средней, наиболее широкой части. Представление об особенностях формы семени полиплоидной клюквы крупноплодной было получено на основании анализа коэффициента, представляющего собой отношение его длины к ширине. Все эти показатели вспомогательные. Они не характеризуют непосредственно фертильность женского гаметофита, а показывают влияние полиплоидизации, как наследственного фактора, на параметры семян *O. macrocarpus*.

Внутреннее строение семян изучали методом взрезывания. При выполнении данной части исследования использовали бинокулярный микроскоп «МБС - 10». Путём измерения в средней части семени устанавливали длину и ширину эндосперма и зародыша, а также отношение длины к ширине указанных структур, толщину семенной кожуры.

Реальную фертильность женского гаметофита отражает всхожесть семян, однако, необходимо это подчеркнуть, лишь опосредованно. Ведь всхожесть семян зависит и от других факторов, непосредственно не связанных с женским гаметофитом. Например, отрицательный исход опытов по их проращиванию может быть обусловлен естественным морфофизиологическим механизмом торможения прорастания [12]. Отметим в этой связи, что уже на протяжении ряда лет мы используем простую и вместе с тем достаточно эффективную методику проращивания семян Брусничных и их отдаленных гибридов, которая эмпирически модифицирована нами (без этапа длительной холодной стратификации) и основывается на традиционном способе [13]. Наиболее же часто причиной частичного или полного отсутствия всходов является наследственно обусловленное нарушение строения эмбриональных структур семян [14]. Связано это не только с особенностями процессов мегаспорогенеза и непосредственно мегагаметогенеза, в результате которого в центральной части семяпочки формируется женский гаметофит – зародышевый мешок (где и происходит двойное оплодотворение) с яйцевым аппаратом, но также и микроспорогенеза, микрогаметогенеза и, кроме того, опыления, оплодотворения, эмбриогенеза.

Всхожесть семян определялась в лабораторных условиях как процентное отношение числа проросших семян («п») к числу проращиваемых («р») по формуле [15]:

$$n : p \times 100. \quad (1)$$

Семена, выделенные из свежесобранных ягод и прошедшие затем 9-дневную влажную тепловую стратификацию, высевали в верховой слабо разложившийся пушицево-сфагновый торф. Глубина их заделки в субстрат 1–2 мм. Поверхность его мульчировали слоем мелко нарезанного сфагнового мха также толщиной 1–2 мм, постоянно поддерживавшегося в слегка увлажнен-

ном состоянии. Проращивание проводилось при комнатной температуре (+18–23°C) в течение 4 месяцев.

Величина всхожести семенного материала получена по результатам опыта, схема которого следующая: высев 10 семян в десятикратной повторности в каждом из двух вариантов (диплоидная и тетраплоидная клюква). Основные статистические параметры весовых и морфометрических показателей семян устанавливались на основании 30, а их внутренних структур (эндосперма, зародыша и семенной кожуры) из-за трудоемкости препарирования - 15 измерений.

Оценка достоверности разницы между величиной показателей диплоидной и тетраплоидной клюквы крупноплодной определялась с помощью t-критерия Стьюдента [16].

Результаты и их обсуждение. Как видно из таблицы 1, полиплоидия отрицательно влияет на семенную плодovitость клюквы крупноплодной. Проявляется это в статистически достоверном уменьшении числа нормально развитых семян в одной ягоде. У тетраплоидной формы, по сравнению с диплоидной, оно уменьшилось в 2 раза и составило 5,7 шт.

Таблица 1 - Семенная плодovitость диплоидной и тетраплоидной клюквы крупноплодной «Searles» (t-критерий Стьюдента теоретич. = 2,58; P= 0,01)

Плоидность	Число нормально развитых семян в ягоде, шт.			Число недоразвитых семян в ягоде, шт.			Число семян в ягоде, шт.			Эмбриональность семян, %		
	$\bar{x} \pm s$	V, %	t факт	$\bar{x} \pm s$	V, %	t факт	$\bar{x} \pm s$	V, %	t факт	$\bar{x} \pm s$	V, %	t факт
2n=2 4	11,3± ±0,96	46,5	5,3	6,2± ±0,95	41,3	3,1	17,5± ±1,14	35,5	5,9	37,5± ±2,4	35,7	0,5
2n=4 8	5,7± ±0,47	45,4		4,0± ±0,54	73,9		9,8± ±0,65	36,3		39,6± ±3,3	46,1	

По нашим данным, еще у одного представителя Брусничных – природного автотетраплоида брусники обыкновенной магаданского происхождения в результате удвоения хромосомного набора происходит существенное (в 3,5 раза) снижение числа нормально развитых семян в одной ягоде [17]. Таким образом, и у клюквы крупноплодной, и у брусники обыкновенной удвоение хромосомного набора влечет за собой снижение семенной плодovitости, однако у последнего вида эта биологическая особенность более выражена. Факты уменьшенной семенной плодovitости, вплоть до полного бесплодия «... приводятся, за редким исключением, во всех работах об автополиплоидах» [18, с. 43]. Все это дает основание считать малосемянность универсальной чертой фенотипа и полиплоидных видовых форм Брусничных. Из вышесказанного следует также, что показатель числа нормально развитых семян в одной ягоде, даже несмотря на его достаточно высокий коэффициент варь-

рования (см. табл. 1), можно использовать в качестве одного из предварительных косвенных диагностических тестов в экспериментах по индуцированию полиплоидов клюквы крупноплодной.

Под влиянием полиплоидизации уменьшилось не только число морфологически хорошо выполненных семян в одной ягоде, но и недоразвитых – в 1,6 раза, с 6,2 до 4 шт., а также общее число семян – в 1,8 раза, с 17,5 до 9,8 шт.

В связи с практически тождественным изменением всех вышеупомянутых показателей, у тетраплоидной клюквы крупноплодной не произошло статистически достоверного изменения показателя эмбриональности семян. Как и у диплоидной формы он имеет довольно низкую величину, не превышающую 40 % (см. табл. 1). По сведениям О.В. Лузяниной, у представителей Брусничных голубики топяной (*V. uliginosum* L.) и брусники обыкновенной эмбриональность семян достигает соответственно 92 и 88 % [11]. Подчеркнем, что относительно невысокая величина данного показателя у тетраплоидной клюквы крупноплодной наблюдается на фоне значительного (в 2,0 раза), как отмечалось выше, снижения числа нормально развитых семян в одной ягоде.

Таким образом, наиболее важный для селекции методом отдаленной гибридизации результат данной части исследования состоит в том, что потенциальная фертильность женского гаметофита автотетраплоидной клюквы крупноплодной, рассматриваемая в аспекте семенной плодovitости, существенно снижена по сравнению с диплоидной формой. Это проявляется в явно ослабленной способности к образованию как числа нормально развитых семян, так и в целом семян. Следует, однако, отметить, что для данного экспериментального полиплоида свойственна малосемянность, но не полное семенное бесплодие. Абсолютно во всех пренарированных ягодах установлено наличие определенного количества (от 3 до 13) морфологически нормально развитых, хорошо выполненных семян. О том, что это действительно так, свидетельствуют данные таблицы 2. Например, средняя масса одного семени тетраплоидной клюквы крупноплодной в 1,6 раза превышает аналогичный показатель диплоидной формы. Приведенное различие является статистически достоверным, причем, если сравнивать величину *t*-критериев теоретического и фактического, достоверным с очень большим запасом. Следовательно, показатель массы одного семени можно считать еще одним объективным и достаточно легким в определении критерием косвенной диагностики полиплоидизации клюквы крупноплодной.

Как известно, масса семени является функцией его морфометрических параметров, в частности, длины и ширины. Из таблицы 2 следует, что в результате полиплоидизации два этих показателя возрастают у клюквы крупноплодной на одинаковую и весьма существенную величину: в 1,4 раза. Статистическая достоверность разницы средних арифметических и длины, и ширины семени диплоидной и тетраплоидной форм клюквы крупноплодной также более чем убедительна.

Таблица 2 – Весовые и морфометрические показатели семян диплоидной и тетраплоидной клюквы крупноплодной «Searles» (t-критерий Стьюдента теоретический = 2,58; P= 0,01)

Плоидность	Масса семени, мг			Длина семени, мг			Ширина семени, мм			Отношение длины семени к ширине		
	$\bar{x} \pm s_x$	V, %	t факт	$\bar{x} \pm s_x$	V, %	t факт	$\bar{x} \pm s_x$	V, %	t факт	$\bar{x} \pm s_x$	V, %	t факт
2n=24	0,82± ±0,04	23,8	10,2	2,1± ±0,04	10,8	14,0	1,1± ±0,02	10,7	11,3	1,88± ±0,03	8,4	2,6
2n=48	1,31± ±0,03	12,7		2,9± ±0,04	7,6		1,5± ±0,03	10,3		2,04± ±0,04	11,8	

Показатель отношения длины семени к его ширине не характеризует, разумеется, женский гаметофит в плане его фертильности, но он ценен в прикладном аспекте, поскольку отражает влияние полиплоидизации на один из качественных признаков семени – его форму. Как оказалось, у тетраплоидной клюквы крупноплодной, по сравнению с диплоидной, коэффициент формы семени увеличен незначительно, однако это превышение статистически достоверно (см. табл. 2). Таким образом, в результате удвоения набора хромосом происходит некоторое изменение формы семени клюквы крупноплодной – его длина несколько возрастает относительно ширины.

В определённой степени сходные положительные изменения, обусловленные полиплоидизацией, выявлены и в отношении эндосперма. Заметим, однако, что свойственны они пусть и весьма значительной – 69,2 %, но только лишь части семенного материала. Семена тетраплоидной клюквы с хорошо развитым внутренним строением характеризуются заметно увеличенными размерами эндосперма (табл. 3). Например, превышение по длине составляет 12,4 % (статистически достоверно), а по ширине – 6,1 % (весьма близко к статистически достоверному значению). Соотношение длины и ширины эндосперма у тетраплоида также возрастает, однако не является статистически достоверным, что связано, как следует из анализа двух предыдущих показателей, с менее значительным увеличением ширины.

Определенный уровень потенциальной фертильности женского гаметофита (см. табл. 1) и хорошее развитие семян (см. табл. 2), в том и числе и эндосперма (см. табл. 3) еще ни в коей мере нельзя рассматривать как доказательство успеха эксперимента по созданию тетраплоидной клюквы крупноплодной, пригодной для использования в селекции методом отдаленной гибридизации в качестве материнского вида. Как уже отмечалось, семена индуцированного тетраплоида, несмотря на увеличенные массу и размеры, могут, например, иметь дефектные зародыши, а потому быть мало- или вообще невосхожими. С учетом установленного факта ослабленной семенной плодовитости, это свидетельствовало бы о выраженной неспособности женского

гаметофита тетраплоидной клюквы крупноплодной к нормальному функционированию и, таким образом, о низком уровне его фертильности а, значит, и о бесперспективности использования данной формы в межвидовой гибридизации в качестве опыляемого растения.

Таблица 3 – Морфометрические показатели эндосперма семян диплоидной и тетраплоидной клюквы крупноплодной «Searles», (t-критерий Стьюдента теоретический = 2,78; P= 0,01)

Плоидность	Длина эндосперма, мкм			Ширина эндосперма, мкм			Отношение длины эндосперма к ширине		
	$\bar{x} \pm s_x$	V, %	t факт.	$\bar{x} \pm s_x$	V, %	t факт.	$\bar{x} \pm s_x$	V, %	t факт.
2n=24	1623,2± ±41,7	9,6	4,7	949,3± ±14,4	5,7	2,6	1,71± ±0,04	8,7	2,2
2n=48 (69,2% выборки)	1851,8± ±28,3	5,7		1010,7± ±18,8	6,9		1,84± ±0,03	6,4	

В результате препарирования семян клюквы крупноплодной методом взрезывания установлено, что их зародыш как у диплоидной, так и у тетраплоидной форм обычно прямой или иногда слегка изогнутый. Со всех сторон он окружен эндоспермом, особенно хорошо развитым, как уже отмечалось, примерно, у 2/3 семян тетраплоидного растения (рис. 1).

Аналогичный характер изменения величины свойственен и зародышу. У 69,2 % семян тетраплоидной формы клюквы крупноплодной он крупнее по сравнению с диплоидной. Обусловлено это, главным образом, увеличением длины (на 12,3 %). Рост ширины также зафиксирован (на 10 %), однако статистической достоверности этого изменения не установлено (табл. 4).

Величина отношения длины зародыша к ширине у тетраплоида несколько больше, нежели у диплоида, но, как и в случае с эндоспермом, это отличие статистически недостоверно.

На фоне преобладающей положительной тенденции в изменении морфометрических параметров внутренних структур семян клюквы крупноплодной с удвоенным хромосомным набором выявлены и некоторые негативные факты. У 11,5 % семян зародыши значительно мельче, нежели у диплоидных форм. Иногда их длина едва превышает половину длины эндосперма. 13,5 % семян вообще не имеет зародыша (развит только эндосперм). У 5,8 % семян не развиваются ни зародыш, ни эндосперм. Семя оказывается заполненным паренхимными клетками с утолщенными, слегка буроватыми стенками.

полиплоидизации варибельности строения внутренних структур данного ягодного вида.

Необходимо также отметить факт формирования значительно более толстой семенной кожуры. В центральной части семени (с противоположной стороны от фуникулюса) толщина семенной кожуры у тетраплоида в среднем на 18,2 % меньше (статистически достоверно), нежели у диплоидного аналога (табл. 5). Заслуживает внимания то обстоятельство, что

Таблица 5 – Морфометрические показатели семенной кожуры диплоидной и тетраплоидной клюквы крупноплодной «Searles», (t-критерий Стьюдента теоретический = 2,58; P= 0,01)

Плоидность	Толщина семенной кожуры, мкм		
	$\bar{x} \pm s$	V, %	t факт.
2n=24	217,9±11,0	18,9	3,6
2n=48	266,5±8,4	14,1	

из рассмотренных изменений внутренних структур семени, обусловленных полиплоидизацией, данное является одним из наиболее значительных. Причем характерно оно не для какой-то части семян (пусть и достаточно значительной, как в случае с эндоспермом и зародышем), а практически для всех семян. Логичным будет предположение о том, что более мощные семенные покровы в определённой степени чисто механически препятствуют появлению всходов.

Анализ влияния полиплоидизации на количественные показатели семенной плодovitости и весовые и морфометрические показатели семени позволил установить зависимость между этими двумя группами признаков, отражающую важную, на наш взгляд, особенность фертильности женского гаметофита тетраплоидной клюквы крупноплодной, кардинально отличающую ее от диплоидного аналога. Состоит она в следующем. В результате удвоения хромосомного набора существенно снижается семенная плодovitость, но вместе с тем так же значительно возрастают масса и размеры семян. У диплоидной же клюквы крупноплодной семенная плодovitость относительно велика, а весовые и морфометрические показатели семян более низкие (см. табл. 1, 2).

Увеличение веса и размера семян с положительной стороны характеризует такой важный косвенный показатель их качества, как полнозернистость. Общеизвестно, что в более тяжелых и крупных семенах содержание запасов питательных веществ возрастает и это, как правило, положительно влияет на посевные свойства. Таким образом, еще один промежуточный вывод нашей работы состоит в том, что под влиянием полиплоидизации у клюквы крупноплодной возрастают вес и морфометрические показатели семян, т.е. улучшается их выполненность. Он совпадает с результатами приведенного выше

анализа внутренних структур семени и может однозначно трактоваться как достоверное свидетельство более развитого эндосперма.

Совершенно очевидным является и то, что лишь на завершающей стадии генеративного процесса, которая заключается в переходе к следующему поколению, можно получить представление об истинной фертильности женского гаметофита искусственно созданного тетраплоида клюквы крупноплодной. И только в том случае, если этот переход реально возможен, т.е. семена от свободного опыления всхожи и из них формируются жизнеспособные особи, имеет смысл использование данного растения, как материнского вида, в межвидовых скрещиваниях.

Его наследственность, заметим, может быть в определенной степени улучшена при размножении семенами и отборе затем наиболее перспективных форм. Это очень важно для эффективного развития данного гибридизационного эксперимента, поскольку, в силу объективных причин (см. раздел объект и методы исследования) основывается он на ограниченном количестве генетического материала.

Все вышесказанное определяет особую значимость выявления параметров всхожести семян тетраплоидной *O. macrocarpus* (табл. 6).

Таблица 6 – Всхожесть семян диплоидной и тетраплоидной клюквы крупноплодной «*Searles*»

Плоидность	Всхожесть, %	
	$\bar{x} \pm s$	V, %
2n=24	34,0±5,4	51,5
2n=48	3,0±1,5	161,0

При сравнительном анализе исследуемого показателя у форм клюквы крупноплодной разной плоидности не потребовалось применения аппарата статистической достоверности разницы средних арифметических. Результат завершающей стадии опыта – проращивания семян отражает очевидное превосходство по величине их всхожести диплоида (34 %) над тетраплоидом (3 %).

С учётом приведенных выше результатов исследования, касающихся внутренних структур семени, вполне обоснованным является заключение о том, что не только и даже не столько имеющее место нарушение строения зародыша и эндосперма у полиплоидной клюквы крупноплодной является причиной столь низкой всхожести. Если бы она определялась только лишь указанным фактором, имело бы место снижение, примерно, в три раза. На самом же деле, как показано выше, снижение всхожести несравненно более значительное. Следовательно, высказанное нами в настоящей статье предположение о его обусловленности только лишь нарушением внутренних структур семени необходимо признать не соответствующим действительности, тем более, что у почти 70 % семян отмечено увеличение морфометрических параметров эндосперма и зародыша. Установление действительных причин,

определяющих низкую всхожесть семян полиплоидной клюквы крупноплодной, выходит за рамки настоящей статьи. В качестве рабочей гипотезы можно, однако, предположить, что имеет место частичная геномная стерильность растений [19], вызванная полиплоидизацией, сочетающаяся с также частичной дефектностью внутренних структур (см. табл. 3,4), и усугубляемая механическим препятствием появлению всходов утолщенной семенной кожуры (см. табл. 5). Ведущим же в своей отрицательной значимости в перечисленной выше триаде является, очевидно, фактор геномной стерильности.

Необходимо также отметить следующий чрезвычайно интересный, на наш взгляд, факт, имеющий важное селекционное значение. Несмотря на крайне низкую всхожесть семян клюквы крупноплодной с удвоенным набором хромосом, те немногие, сформировавшиеся из них растения, возраст которых в настоящее время составляет три года, визуально характеризуются весьма хорошими показателями роста и развития, в частности, заметно увеличенными параметрами листовой пластинки, утолщенными побегами. В последующем из их числа, возможно, удастся отобрать особи, имеющие и более высокую фертильность женского гаметофита, нежели исходный тетраплоидный экземпляр.

Заключение. Удвоение хромосомного набора оказывает крайне негативное влияние на фертильность женского гаметофита клюквы крупноплодной. Свидетельством тому является снижение, по сравнению с диплоидным видовым аналогом, семенной плодовитости искусственного тетраплоида в 2 и всхожести семян в 11 раз.

Снижение всхожести происходит несмотря на хорошую выполненность семян. Последнее подтверждается значительным увеличением их весовых (в 1,6 раза) и морфометрических (в 1,4 раза) показателей.

Преобладающее большинство семян полиплоидной клюквы крупноплодной (69,2 %) характеризуется также и более значительными размерами эндосперма и зародыша, по сравнению с диплоидом. Ухудшение их строения, вплоть до полного отсутствия эндосперма и зародыша, отмечено, примерно, у трети семян.

Под влиянием полиплоидизации происходит существенное увеличение толщины семенных покровов, наблюдаемое практически у всех исследованных семян. В совокупности с, предположительно, частичной геномной стерильностью и редукцией эндосперма и зародыша у трети семян это, возможно, и является комплексной причиной, определяющей чрезвычайно низкую всхожесть семян клюквы крупноплодной с удвоенным набором хромосом.

Полученный результат позволяет более обоснованно подойти к планированию параметров предполагаемого эксперимента по отдаленной гибридизации тетраплоидной *O. macrocarpus*. Низкая величина семенной плодовитости и всхожести семян показывает, что при использовании ее в качестве материнского вида шансы на успех есть, однако они крайне незначительны. Для их реализации требуется многократное (более чем в двадцать раз) увеличение объема скрещиваний, нежели это было бы необходимо в аналогичном по подбору партнеров опыте с диплоидным аналогом.

При интерпретации результатов отдалённой гибридизации в данном направлении следует учитывать не только степень генетической совместимости экспериментальных растений, но и в первую очередь резкое снижение фертильности женского гаметофита клюквы крупноплодной с удвоенным набором хромосом. Более чем очевидным является то, что признак низкой всхожести, присущий семенам материнского компонента, будет характерен и для гибридных семян.

Авторы благодарны исследователям из Финляндии А. Lehmushovi, Н. Hokkanen, Н. Hiirsalmi за любезно предоставленный растительный материал тетраплоидной *Oxycoccus macrocarpus* Pursh.

ЛИТЕРАТУРА

1. Christ, E. Crossbreedings between cranberries (*Vaccinium macrocarpon* Ait.) and cowberries (*Vaccinium vitis-idaea* L.) / E. Christ // Acta Horticulturae. – 1977. – Vol. 61. – P. 285–294.

2. Марозаў, А.У. Біёлага-марфалагічная характарыстыка гібрыдаў F1 *Vaccinium vitis-idaea* L. x *Oxycoccus macrocarpus* Pursh / А.У. Марозаў // Весці АН Беларусі. Сер. біял. навук. – 1993. – № 2. – С. 18–24.

3. Раджабли, Е.П. Получение и использование полиплоидных форм растений / Е.П. Раджабли, В.Д. Рудь. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1972. – 132 с.

4. Бормотов, В.Е. Полиплоидия и полиморфизм растений по величине клеток / В.Е. Бормотов, Т.И. Лопатина. – Мн., 1986. – 165 с.

5. Rousi, A. Cytological observations on some species and hybrids of *Vaccinium* / A. Rousi // Züchter. – 1966. – Vol. 36, № 8. – P. 352–359.

6. Морозов, О.В. Научные основы культуры и селекции брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) в условиях Беларуси: Дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 / О.В. Морозов // ГНУ «Центральный ботанический сад НАН Беларуси» – Минск, 2005. – 331 с.

7. Горбунов, А.Б. Способы обработки и влияние колхицина на рост клюквы / А.Б. Горбунов // Брусничные в СССР: Сб. науч. тр. – Новосибирск, 1990. – С. 287–292.

8. Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур / Под общей редакцией Г.А. Лобанова. – Мичуринск, 1980. – 529 с.

9. Darrow, G.V. *Vaccinium*. Blueberry and Cranberry Breeding / G.V. Darrow // Handbuch der Pflanzenzüchtung. – 1960. – Vol. 6. – P. 509–513.

10. Lehmushovi, A. Cranberry breeding in Finland / A. Lehmushovi, Н. Hokkanen, Н. Hiirsalmi // Acta Horticulturae: *Vaccinium* culture V. – 1993. – № 346. – P. 322–326.

11. Лузянина, О.В. Репродуктивная биология брусничных (*Vacciniaceae*), перспективных для интродукции и селекции в Сибири: Автореф. ... дис. канд. биол. наук: 03.00.05 / О.В. Лузянина // Центр. сибир. бот. сад СО РАН. – Новосибирск, 2002. – 17 с.

12. Николаева, М.Г. Справочник по проращиванию покоящихся семян / М.Г. Николаева, М.В. Разумова, В.Н. Гладкова – Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1985. – 348 с.
13. Морозов, О.В. Методические вопросы отдаленной гибридизации брусники обыкновенной *Vaccinium vitis-idaea* L. / О.В. Морозов // Современные направления деятельности ботанических садов и держателей ботанических коллекций по сохранению биоразнообразия растительного мира. Материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рожд. акад. Н.В. Смольского. – Мн., 2005 – С. 246–249.
14. Николаева, М.Г. Биология семян / М.Г. Николаева, И.В. Лянгузова, Л.М. Поздова – Санкт-Петербург, 1999. – 233 с.
15. Сероглазова, Л.М. Методические указания к лабораторным занятиям по разделу «лесное семенное дело» курса «лесные культуры» / Л.М. Сероглазова – Мн., 1983. – 22 с.
16. Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта / Б.А. Доспехов. – М.: Наука, 1979. – 378 с.
17. Морозов, О.В. Интродукция тетраплоидной брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) в условиях юга Беларуси / О.В. Морозов // Весці АН Беларусі. Сер. біял. навук. – 1996. – № 4. – С. 18–23.
18. Бормотов, В.Е. Экспериментальная полиплоидия и гетерозис у сахарной свеклы / В.Е. Бормотов, Н.В. Турбин. – Мн.: Наука и техника, 1972. – 232 с.
19. Гиляров, М.С. Биологический энциклопедический словарь / Главный редактор М.С. Гиляров. – М.: Советская энциклопедия, 1986. – 609. с.



УДК 631.465:630.175.75:630.907.2

ТЕХНОГЕННАЯ НАГРУЗКА И ОЦЕНКА РЕКРЕАЦИОННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ЛЕСОПАРКОВЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ г. МОГИЛЕВА

Новикова Н. В., Ефремов А. Л.

*Могилевский государственный университет им. А. А. Кулешиова
(г. Могилев, Беларусь),
БГТУ (г. Минск, Беларусь)*

ВВЕДЕНИЕ

Усиливающиеся тенденции сокращения биологического разнообразия и возможностей устойчивого использования природных экосистем вынуждают искать пути предотвращения их обеднения и разумного использования. Стратегические цели, задачи, основные приоритеты и принципы по вопросам перехода к устойчивому развитию, обеспечивающему сбалансированное решение социально-экономических и экологических проблем на ос-