

БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

УДК 631.523:634.721

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АЛЛОПОЛИПЛОИДИИ В СЕЛЕКЦИИ СМОРОДИНЫ ЧЕРНОЙ И КРЫЖОВНИКА

И.Э. БУЧЕНКОВ¹, А.Г. ЧЕРНЕЦКАЯ²

¹Белорусский государственный университет информатики и радиоэлектроники,
г. Минск, Республика Беларусь, butchenkow@mail.ru

²Полесский государственный университет,
г. Пинск, Республика Беларусь, chrysanthemum@list.ru

Введение. Развитие работ по отдаленной гибридизации имеет большое значение в разрешении ряда биологических проблем, позволяет путем прямых экспериментов решать вопросы видообразования, филогении, интродукции и наследственных взаимосвязей. Эффективность метода отдаленных скрещиваний в развитии теоретической биологии и практическом преобразовании природы является в настоящее время вполне доказанной работами и достижениями как отечественных, так и зарубежных ученых [18].

Работа по гибридизации черной смородины и крыжовника ведется уже более 130 лет. Первые смородинно-крыжовниковые гибриды получил W. Culverwell в Англии в 1883 г. Все растения были без шипов и без запаха смородины, пыльца abortивная, плоды не развивались. В последующем одно из растений образовало партенокарпические плоды размером с черную смородину. Вкус их был промежуточного типа по отношению к родительским формам. В дальнейшем этот гибрид был назван смородиной Кульверуэлла (*Ribes culverwelli*).

В 1895 г. Wilson повторил скрещивания смородины черной с крыжовником и получил гибридные сеянцы, похожие на гибрид Кульверуэлла: мелкие 3-цветковые кисти, пыльники хорошо развиты, но пыльца стерильна, плоды не развивались.

В 80-90-е годы XIX в. подобные гибриды были получены в Германии и Канаде. Спустя несколько лет интерес к ним пропал, так как практическое использование их было очень ограниченным.

В 20-30-х годах XIX в. гибриды черной смородины с крыжовником получили в Германии P. Lorenz и A. Viksne, а в Швеции F. Nilsson. О получении смородинно-крыжовниковых гибридов в США сообщал Л. Бербанк. Гибриды были стерильными [4].

В это же время гибрид от скрещивания крыжовника сорта Дусквинг со смородиной Сеянец Крандаля был получен в России И.В. Мичуриным [12]. Растение оказалось малоплодовитым с партенокарпическими плодами.

В дальнейшем работу в этом направлении проводили А.Я. Кузьмин, И.А. Толмачев, Н.П. Чувашина в Центральной генетической лаборатории им. И.В. Мичурина; С.Х. Дука и И.М. Ковтун в Украинском институте садоводства; В.Н. Костина и И.А. Миколайчук на Млеевской опытной станции; К.Д. Сергеева в НИИ им. И.В. Мичурина и др. [7, 9, 10, 12, 14]. Однако полученные ими межродовые смородинно-крыжовниковые гибриды, имеющие признаки промежуточного характера, оказались стерильными или завязывали небольшое количество плодов, семена в которых почти всегда отсутствовали.

Причины стерильности отдаленных гибридов изучались многими селекционерами [2, 3, 15]. Согласно их данным, мейоз у отдаленных гибридов и соответствующих исходных форм проходит различно. Мейотическое деление клеток исходных форм в высокой степени нормально. Нарушения, отмеченные в отдельных мейоцитах, не значительны. В процессе мейоза у гибридных форм наблюдается отсутствие конъюгации между несколькими парами хромосом, что обусловлено генетическими отличиями и частичной гомологией между хромосомами различных видов.

Среди методов преодоления бесплодия отдаленных гибридов как правило используют аллополиплоидию. В 1955 г. обработкой почек стерильных амфигаплоидов 0,5-1% растворами колхицина в Швеции получены продуктивные амфидиплоиды *R. nigrum* x *R. grossularia*, *R. sativum* x *R. nigrum*. Позднее, обработкой семян от скрещиваний *R. nigrum* x *R. nivea*, *R. grossularia* x *R. divanatum* 2% раствором колхицина, было получено потомство, которое включало константные тетраплоиды.

В 70-х годах прошлого столетия, обработкой распускающихся верхушечных почек стерильных амфигаплоидов *R. nigrum* x *Gr. reclinata* и *Gr. reclinata* x *R. nigrum* 1% раствором колхицина, получены плодовые амфидиплоиды, с ярко выраженной высокой иммунностью [19, 20].

В России первые амфидиплоидные формы в роде *Ribes* L. были получены А.Я. Кузьминым (1936) при скрещивании смородины красной Кызырган с сортом смородины черной Восьмая Девисона. Позднее плодовые аллотетраплоиды *R. altissimum* x *R. rubrum* и *R. altissimum* x *R. nigrum* получил И.М. Жиронкин (1965) при обработке прорастающих семян соответствующих амфигаплоидов 0,5% раствором колхицина. В период с 1968 по 1993 гг. в ЦГЛ им. И.В. Мичурина методом колхицинирования переведены на полиплоидный уровень амфигаплоиды *R. americanum* x *R. odoratum*, *R. nigrum* x *R. americanum*, *R. nigrum* x *Gr. reclinata*, *R. nigrum* x *R. rubrum*, *R. nigrum* x *R. aureum*, *Gr. reclinata* x *R. nigrum* [1, 16].

В Беларуси первые плодовые амфидиплоиды получены Г.А. Бавтуто в 1976 г. [2].

Одним из первых смородинно-крыжовниковых гибридов, нашедших хозяйственное применение, была йошта. Она выгодно сочетает в себе ценные признаки родительских форм: бесшипность побегов, сильнорослость, гроздевидное плодоношение, крупноплодность. Гибрид устойчив к ряду болезней и вредителям, что делает его особенно ценным при производстве экологически чистой продукции [17].

Взрослые кусты йошты мощные, раскидистые. В пятилетнем возрасте высота их 2-2,5 м, диаметр до 3 м. Листья большие кожистые, глянцевые, без аромата черной смородины. Цветки крупные, средний диаметр плодов в 1,5-2 раза превышает лучшие сорта смородины черной. Вес ягод до 3,5 г, вкус – кисло-сладкий.

В Беларуси первые бесплодные и частично плодовые гибриды между смородиной черной и крыжовником были получены в 40-х годах А.Г. Волузневым [6], а с 1965 г. наряду с основными селекционными методами при получении сортимента смородины черной, смородины красной, крыжовника А.Г. Бавтуто начала разработку метода отдаленной гибридизации в семействе *Grossulariaceae Dumort.* в конкретных эколого-климатических условиях [2].

В настоящее время роль отдаленной гибридизации в работе с культурой *Ribes* особенно возросла в связи с необходимостью включения в селекционный процесс новых видов, как доноров и источников специфических признаков. В связи с этим в селекции стали использовать сорта различного генетического происхождения и дикорастущие виды, что позволило повысить устойчивость полученных гибридов к заболеваниям, вредителям, зимостойкость. Отдаленная гибридизация позволила получить формы, которые отличаются ранним цветением, пряморослостью, длинными кистями, повышенным содержанием витамина С и Р-активных веществ, с высокой самоплодностью, неосыпаемостью ягод, высокой урожайностью, устойчивостью к вредителям и болезням. В последние годы большое внимание уделяется методу отдаленной гибридизации при создании сортов, пригодных к механизированному уходу и уборке урожая [11].

Эффективность дальнейшего использования метода отдаленных скрещиваний смородины и крыжовника связана с синтезом видов по типу уже существующих, но с иным геномным составом и дальнейшим совершенствованием методов переноса чужеродных генов, рекомбиогенеза и генетического конструирования геномов, для получения нового поколения форм с высокой экологической адаптацией к регионам возделывания [8].

Цель исследований: на основе белорусского сортимента смородины черной и крыжовника получить отечественные межродовые гибриды различного геномного состава; провести оценку их морфологических, анатомических, биологических и хозяйственных признаков; выделить перспективные формы для дальнейшего использования в селекции.

Методика и объекты исследования. Исследования проводили с 1992 по 1998 гг. в отделе селекции ягодных культур БелНИИ плодоводства, с 1999 по 2010 гг. – на агробиологической станции БГПУ им. М. Танка. Межродовые реципрокные скрещивания смородины черной с крыжовником были направлены на получение бесшипных и слабошиповатых с высоким содержанием витаминов форм крыжовника и устойчивых к почковому клещу, крупноплодных форм смородины черной.

Перевод стерильных амфигаплоидов на полиплоидный уровень проводили методом колхицинирования. При этом верхушечные почки стерильных амфигаплоидов в стадии набухания обрабатывали 1% раствором колхицина в воде методом наложения желатиновых капсул при экспозиции 36 часов. После обработки почки промывали водой, проводили стимуляцию 0,001% раствором гегероауксина.

Цитологический анализ и подсчет хромосом проводили на постоянных и временных препаратах, полученных по общепринятой методике цитологических исследований [13].

Изучение устойчивости полученных гибридов к заболеваниям проводили в условиях естественного заражения растений патогенами. Зимостойкость определяли по 5-балльной шкале полевым методом, сущность которого заключалась в ежегодных учетах степени подмерзания побегов.

Направление исследований определили подбор экспериментальных растений. Были отобраны сорта и гибридные формы белорусской селекции, обладающие комплексом или отдельными ценными признаками.

Результаты и их обсуждение. Всего в 67 комбинациях скрещиваний опылено 10374 цветка, высеяно 1579 гибридных семян, из которых выращено 146 растений. Исследования показали, что межродовые скрещивания удаются редко (завязываются единичные плоды), а в некоторых комбинациях вообще безрезультатны. Наиболее высокие показатели образования завязи в вариантах скрещивания *R. nigrum* x *Gr. reclinata* (от 16,2 до 18,3%), ниже – при опылении крыжовника пыльцой смородины черной (0,3-9,8%).

Разнообразие вовлекаемых в скрещивания сортов в многолетних экспериментах способствовали получению фонда межродовых гибридов F_1 *R. nigrum* x *Gr. reclinata* и *Gr. reclinata* x *R. nigrum* с промежуточным характером проявления большинства признаков. Среди полученных гибридных растений по комплексу хозяйственно ценных признаков (устойчивость к мучнистой росе, длинные цветковые кисти, высокая зимостойкость) выделены 16 перспективных форм: *R. nigrum* x *Gr. reclinata* (Церера x Машека, Память Вавилова x Машека, Церера x (10 Д-52 x Яровой), Катюша x (10 Д-52 x Яровой), Купалинка x Белорусский красный, Купалинка x (10 Д-52 x Яровой) – 11 растений; *Gr. reclinata* x *R. nigrum* (Машека x Минай Шмырев, (10 Д-52 x Яровой) x Купалинка, (10 Д-52 x Яровой) x Память Вавилова, (10 Д-52 x Яровой) x Церера, Белорусский красный x Кантата 50) – 5 растений [5].

Сравнивая отобранные реципрокные гибриды, можно отметить наличие у них общих признаков, характерных только гибридам такого типа. Сюда необходимо отнести строение куста, соцветия, форму листьев и цветков.

Гибрид *R. nigrum* x *Gr. reclinata* – от смородины черной унаследовал наличие цветка при основании кисти, белые кончики по краям зубчиков листа, отсутствие шипов; от крыжовника – отсутствие ароматических железок, узкий гипантий, крупную ребристую завязь, отсутствие шипов. К новообразованиям следует отнести своеобразную приподнятую форму куста, горизонтальное положение цветочных кистей. Растения стерильны.

Гибрид *Gr. reclinata* x *R. nigrum* – от смородины черной унаследовал редкое опушение оси цветочной кисти, матовую поверхность листовых пластинок, гладкую завязь. От крыжовника – цилиндрическую форму гипантия, опушение на столбике пестика. Среди новообразований следует отметить резко направленные вверх, а затем поникающие цветочные кисти. Растения стерильны.

Несмотря на наличие у отобранных форм ценных признаков, устойчивая стерильность не позволяет использовать их непосредственно в практических целях.

В качестве метода преодоления стерильности отдаленных гибридов мы использовали аллополиплоидию. По всем комбинациям скрещиваний за годы исследований обработано колхицином 224 почки. Первоначальный отбор тетраплоидных форм проводили по морфологическим признакам листьев и побегов, т.к. после колхицинирования стерильных амфигаплоидов многие побеги развивают укороченные междоузлия с листьями полиплоидного типа – крупные, темно-зеленые, кожистые, с неровной поверхностью. Такие побеги отчеренковывали и укореняли в условиях искусственного тумана. На следующий год отбор амфидиплоидов проводили по результатам цитологического анализа – подсчета числа хромосом в ядрах соматических клеток. В результате были отобраны амфидиплоидные формы, объединяющие в своем геноме два полных набора хромосом от каждой из родительских форм.

Колхицинирование стерильных смородинно-крыжовниковых гибридов позволило получить 27 амфидиплоидов, среди которых:

– *R. nigrum* x *Gr. reclinata* (Церера x (10 Д-52 x Яровой), Катюша x (10 Д-52 x Яровой), Купалинка x (10 Д-52 x Яровой), Память Вавилова x Машека, Купалинка x Белорусский красный, Церера x Машека) – 9 растений;

– *Gr. reclinata* x *R. nigrum* (Машека x Минай Шмырев, (10 Д-52 x Яровой) x Купалинка, (10 Д-52 x Яровой) x Память Вавилова, (10 Д-52 x Яровой) x Церера, Белорусский красный x Кантата 50) – 7 растений.

Проведенный анализ морфо-анатомических и биологических особенностей амфидиплоидов позволил выделить признаки, которые отличают их от соответствующих амфигаплоидов.

Амфидиплоид *R. nigrum* x *Gr. reclinata* – кусты гетерозисные, без шипов. Растения образуют поздно созревающие ягоды массой до 1,4 г, промежуточного типа с ароматной мякотью и матовой кожицей почти черного цвета. Ягоды в кистях по 6 – 8. Количество семян на один плод до 6 – 10 шт. Завязываемость плодов при свободном опылении до 53,42%. Содержание нормально сформированных пыльцевых зерен 68,51 – 71,74%.

Амфидиплоид *Gr. reclinata* x *R. nigrum* – кусты гетерозисные с редкими шипами в узлах побегов. Большинство цветков образуют крупные до 2,4 г ягоды. Ягоды овальные, слегка сплюснутые на полюсах, расположены по 3 – 6 на общей длинной оси. Содержание семян в ягодах 11 – 16 шт. Кожица плодов толстая, мякоть – ароматная. Ягоды созревают в середине августа. Завязываемость плодов при свободном опылении от 39,83 до 47,58%. Содержание нормально сформированных пыльцевых зерен до 70,22%.

Амфидиплоиды отличаются от амфигаплоидов по характеру роста и окраске побегов, плотностью прилегания почечных чешуи, формой почек, размерами листьев, соцветий, цветков, количеством плодов в цветочных кистях.

В дальнейшем был проведен анализ проявления всего комплекса признаков у отдаленных гибридов с различным геномным составом.

Гибридизация смородины черной с крыжовником на диплоидном и тетраплоидном уровнях, реципрокные скрещивания тетраплоидных форм с исходными диплоидами, беккроссы полученных тетраплоидных гибридов *Ribes nigrum* x *Gr. reclinata* с исходными тетраплоидными формами позволили нам получить растения с различными сочетанием числа геномов исходных форм: $2n = 16$ – Ag – амфигаплоид (BG и GB); $2n = 24$ – Td – амфитриплоид (BGG и BBG), $2n = 32$ – Ad – амфидиплоид (BGGG, BBBG, BBGG).

Амфигаплоидные формы, сочетающие равное число хромосом смородины и крыжовника (BG), отличаются промежуточным характером наследования признаков исходных родителей и целым рядом новообразований, из которых селекционно важным является подавлением признака околюченности побегов. Как доминантные признаки у Ag проявляются такие особенности смородины, как морщинистость верхней стороны листа, опущение цветочной кисти, бурый оттенок побегов, которые при удвоении числа хромосом крыжовника полностью подавляются.

Увеличение числа хромосом крыжовника с 8 до 16 сказывается также на характере проявления и других признаков в F_1 . Так, Td (BGG) отличаются промежуточным типом наследования признака околюченности: мелкие шипы формируются только на молодых побегах, располагаются редко и быстро исчезают.

Усиление признаков крыжовника с увеличением числа его геномов сказывается на строении цветочной кисти. Так у Ag цветочная кисть равна $6,1 \pm 0,2$ см (у смородины $7,1 \pm 0,3$ см, у крыжовника $1,4 \pm 0,7$ см) и несет в среднем 4 ± 2 цветков (у смородины число цветков в кисти не превышает 8 ± 3 , у крыжовника – 2 ± 1). Распростертое положение кисти у Ag относится к новообразованиям, в сравнении с изогнутой вниз кистью смородины и крыжовника. Td характеризуются короткой ($1,2 \pm 0,7$ см) изогнутой вниз кистью, несущей 2 ± 1 цветка. Цветки у Td крупнее цветков Ag (длина цветка $8,5 \pm 0,5$ мм против $7,5 \pm 1,5$; диаметр цветка – $9,5 \pm 0,5$ мм против $8,5 \pm 0,5$), что придает им сходство с цветком крыжовника.

Отмечены различия у Ag и Td по наследованию особенностей строения частей цветка. У Ag форма чашелистиков чаще узколанцетная (признак смородины), с широким спектром варьирования. У Td чашелистики и лепестки по форме близки к крыжовнику. Как доминантные наследуются у Ag и Td некоторые признаки крыжовника – усеченная верхушка чашелистиков и лепестков, отогнутое положение чашелистиков.

Особо у гибридов F_1 проявляется признак окраски чашелистиков. При наличии одного генома крыжовника у Ag признак зеленых чашелистиков полностью подавляется, доминируют Ribes-окрашенные чашелистики, так как, вероятно, зеленая окраска определяется рецессивными генами. При удвоении числа хромосом крыжовника у Td этот признак подавляется не полностью, и чашелистики имеют смешанную красно-желто-зеленую окраску.

Удвоение генома крыжовника у Td также вызывает доминирование целого ряда признаков, свойственных крыжовнику: форма куста, окраска и характер поверхности побегов, положение почек на побеге, форма основания листа и густое опущение его нижней поверхности, отсутствие белых кончиков на зубчиках края листа и эфирных железок, ребристая завязь, раздвоенность и опущенность столбика.

Таким образом, удвоение числа геномов крыжовника у гибридов F_1 *R. nigrum* x *Gr. reclinata* усиливает проявление его признаков. Это проявляется в изменении размеров вегетативных и генеративных органов гибрида: почек, цветка, чашелистиков и лепестков, столбика, завязи, цветочной кисти, числа цветков в кисти, т.е. количественных признаков, имеющих, вероятно, полигенный тип наследования. В то же время изменяется наследование ряда альтернативных качественных признаков – форма и окраска почек, листовых пластинок, лепестков и чашелистиков, сроки прохождения фаз. К доминирующим признакам, проявляющимся независимо от числа геномов исходных форм, следует отнести раскидистый характер куста, высокую зимостойкость, иммунитет к сферотеке и антракнозу.

Целый ряд новообразований, возникших у *Ag*, не исчезает у *Td* с удвоением числа хромосом крыжовника. К ним следует отнести гетерозисный тип куста, варьирование листьев по форме и окраске, форму и длину гипантия, длину и ширину чашелистиков. Следовательно, у *Td*, также как у *Ag*, проявляется соматический (мощные кусты, крупные побеги, листья, почки) и репродуктивный (крупные цветки) гетерозис. Нетребовательность гибридов к условиям выращивания и уходу, устойчивость к мучнистой росе и зимостойкость можно объяснить приспособительным гетерозисом.

Вместе с тем удвоение генома крыжовника ведет к исчезновению некоторых свойственных *Ag* признаков. К ним относятся такие особенности, как формирование двух почек вместо одной в пазухе листа, соцветия типа кистезонтика, многолопастные листья. Можно предположить, что проявление этих признаков связано с явлением фасциации. Исчезновение фасциаций у *Td* является доказательством того, что они не наследуются от исходных форм, а являются результатом взаимодействия равных в численном отношении хромосом родителей.

Добавление генома крыжовника у аллотетраплоидов *BGGG* усиливает проявление его признаков еще в большей степени. Это сказывается на окраске и характере побегов, окраске почек и их положении на побеге, форме и окраске листьев, лепестков и чашелистиков, форме завязи, столбика, плодов, окраске плодов и типе кожицы, неспособности гибридов к размножению одревесневшими черенками.

Увеличение числа хромосом черной смородины с 8 до 16 приводит к усилению ее признаков у гибридов с геномным составом *BVG*. Это проявляется в окраске побегов и характере их поверхности. У *Td BVG* побеги бордовые, шелушащиеся. Усиление признаков черной смородины также проявляется в преобладании правильных 5-лопастных листьев, темно-зеленой окраски, отсутствии шипов на побегах, морщинистом характере верхней стороны листа, отсутствии опушения на нижней стороне листа, наличии белых редких кончиков на зубчиках края листа (у *Td BVG* они отсутствуют), преобладании 5-7-цветковой кисти (у *Td BVG* преобладают одиночные цветки, реже 2-цветковая кисть), опушение цветочной кисти (у *Td BVG* кисть голая), положении чашелистиков. При наличии двух геномов черной смородины устойчиво доминируют такие признаки *Ribes*, как форма и окраска ягод, матовая кожица плодов и такой нежелательный признак, как невыровненность плодов в кисти. Независимо от числа геномов устойчиво доминирует признак *Ribes* – расположение тычинок на одном уровне с лепестками и признаки *Grossularia* – раскидистый характер куста, отсутствие эфирных железок, ребристая завязь.

У амфидиплоидов при равном соотношении числа хромосом исходных видов, гомозиготное состояние геномов *Ribes* и *Grossularia* обуславливает доминирование многих ценных признаков смородины и крыжовника. В то же время такие признаки исходных форм, как околюченность побегов, специфический запах смородины, несмотря на гомозиготное состояние генов, обуславливающих их проявление, остаются рецессивными.

Сравнивая особенности проявления признаков у *Ad*, *Td* и *Ag* можно отметить, что ряд новообразований развивается только при равном соотношении числа геномов исходных форм (1:1 у *Ag* и 2:2 у *Ad*): многолопастная форма листьев, наличие двух почек в пазухе листа, 5-7-цветковая кисть. Для проявления этих признаков важна не доза геномов смородины и крыжовника, а одинаковое их соотношение 1:1 или 2:2.

Вместе с тем имеется ряд признаков, проявление которых имеет место лишь при соотношении определенного числа хромосом исходных форм. Эти признаки проявляются лишь при соотношении 2:2 и исчезают при соотношении 1:1. Здесь, прежде всего, следует иметь в виду плодовитость *Ad* и стерильность *Ag*. В некоторых случаях наблюдается усиление признаков смородины при добавлении геномов крыжовника. Например, положение пыльников в цветке. Это можно объяснить тем, что изменение числа геномов не ведет к простому суммированию эффекта действия дозы

каждого гена, а вызывает взаимодействие аллелей одних и тех же и разных генов при увеличении геномов, которое может дать неожиданный эффект.

Сравнивая характер проявления признаков при удвоении хромосом каждого родителя и анализируя амфигаплоиды (BG, $2n = 16$) и амфидиплоиды (BBGG, $2n = 4x = 32$) *R. nigrum* x *Gr. reclinata*, очевидно, что при удвоении геномов каждого родителя характер доминирования признаков в ряде случаев изменяется. Так, у Ad в сравнении с Ag наблюдается усиление некоторых признаков смородины. Изменяется характер поверхности побегов. Они гладкие, буро-коричневые, а у Ag серо-бордовые, шелушащиеся. Почка Ad имеет округлую форму с тупой верхушкой, что сближает их с почками смородины, а у Ag почки конические, заостренные, с плотными чешуями. С черной смородиной Ad, в отличие от Ag, сближает отсутствие опушения на нижней стороне листа, характер формы основания листа, края листа с редкими белыми кончиками. У Ad усиливается проявление признаков смородины в окраске и форме ягод. Следовательно, при наличии лишь одного генома смородины, указанные признаки подавляются, так как, видимо, гены *Ribes*, контролирующие их, относятся к рецессивным. При удвоении числа хромосом *Ribes* явление доминирования этих признаков выражено сильнее, несмотря на двойное число геномов *Grossularia*. В то же время у амфидиплоидов доминируют некоторые признаки *Grossularia*, которые у амфигаплоида были рецессивными. К ним относятся: плотное расположение почечных чешуй, крупная завязь, сплюснутая с полюсов форма плодов, почти выровненные размеры плодов, темно-бордовая окраска ягод. Следовательно, для доминирования ряда ценных признаков *Ribes* и *Grossularia* необходимо, чтобы гены этих видов были в гомозиготном состоянии.

Отдельные признаки не изменяют характера доминирования при удвоении геномов родительских форм. Как у амфигаплоида (1:1), так и у амфидиплоида (2:2) доминируют такие признаки *Ribes*, как неколюченные побеги, морщинистый характер верхней стороны листовых пластинок, преобладание 4-6-цветковой кисти, ее опушение, окраска чашелистиков, форма гипантия, расположение пыльников, легкая укореняемость черенков. К доминирующим у Ag и Ad признакам *Grossularia* следует отнести отсутствие ароматических железок, ребристую поверхность завязи, раздвоенность и опушение столбика. Остаются доминантными у гибридов с $2n=16$ и $2n=32$ такие хозяйственно-ценные признаки, как высокая зимостойкость, устойчивость к антракнозу, сферотеке, почковому клещу.

Фертильность Ad позволяет использовать их в скрещиваниях с крыжовником и смородиной для усиления желательных признаков. Не скрещиваясь с диплоидными формами *Ribes* и *Grossularia*, Ad скрещиваются с их тетраплоидными формами. Так при опылении автотетраплоидной формы *Gr. reclinata* (геномный состав GGGG) пыльцой Ad *Gr. reclinata* x *R. nigrum* (геномный состав GGGB) получены аллотетраплоиды с новым геномным составом GGGB, а при опылении автотетраплоида *R. nigrum* (геномный состав BBBB) пыльцой Ad *R. nigrum* x *Gr. reclinata* (геномный состав BBGG) удалось получить аллотетраплоиды с геномным составом GGGB.

Выводы.

1. Полученные реципрокные амфигаплоиды *R. nigrum* x *Gr. reclinata* с геномным составом BG и GB ($2n = 16$) отличаются от исходных родительских форм и гибридов с иным геномным составом характером роста и окраской побегов, плотностью прилегания почечных чешуй, формой почек, размерами листьев, соцветий, цветков в цветочных кистях. Устойчивая стерильность не позволяет использовать их непосредственно в практических целях. Однако ряд новообразований, свойственных амфигаплоидам, позволяет рассматривать их как ценный исходный селекционный материал для дальнейшей селекции.

2. Реципрокные аллотриплоидные формы *R. nigrum* x *Gr. reclinata* с геномным составом BGG и GBV ($2n = 24$) возможно использовать как промежуточное звено в получении аллотетраплоидов с геномным составом BGGG и GBVB, а также диплоидных фертильных рекомбинантов с хозяйственно-ценными признаками.

3. Для амфидиплоидов *R. nigrum* x *Gr. reclinata* с геномным составом BBGG и GGVB ($2n = 32$) характерна комплексная устойчивость к заболеваниям смородины и крыжовника, зимостойкость, высокий процент нормально сформированных пыльцевых зерен, крупноплодность и малосемянность.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андрейченко, Д.А. Смородинно-крыжовниковые гибриды / Д.А. Андрейченко // Бюлл. Сибирского ботанического сада. – Томск, 1952. – С. 27-32.
2. Бавтуто, Г.А. Обогащение генофонда и создание исходного материала плодово-ягодных культур на основе экспериментальной полиплоидии и мутагенеза: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 / Г.А. Бавтуто; Тартуский гос. ун-т. – Тарту, 1980. – 49 с.
3. Банникова, В.П. Цитоэмбриология межвидовой несовместимости у растений / В.П. Банникова. – Киев: Наукова думка, 1975. – 284 с.
4. Бербанк, Л. Двенадцать других замечательных ягодных растений, являющихся материалом для скрещиваний при создании новых форм / Л. Бербанк // Избранные сочинения. – М., 1955. – С. 416-429.
5. Бученков, И.Э. Создание исходного селекционного материала смородины и крыжовника на основе отдаленной гибридизации и автополиплоидии: автореф. дис. ... к. с.-х. н.: 06.01.05 / И.Э. Бученков; БелНИИ земледелия и кормов – Жодино, 1998. – 20 с.
6. Волузнев, А.Г. Биологические особенности и селекция чёрной и красной смородины, крыжовника и земляники в условиях Белоруссии / А.Г. Волузнев // Доклад на соискание учёной степени доктора биол. наук по совокупности опубликованных работ. – Минск, 1970. – 110 с.
7. Дука, С.Х. Новая форма ягодного растения / С.Х. Дука. – Яровизация. – 1940. – № 3. – С. 119-122.
8. Еремин, Г.В. Повышение эффективности использования отдаленной гибридизации в селекции плодовых и ягодных культур / Г.В. Еремин // Отдаленная гибридизация и полиплоидия в селекции плодовых и ягодных культур: тезисы докл. на секции садоводства РАСХН, Орел, 3-6 августа 1993 г. / ВНИИСПК; редкол.: Е.Н. Седов [и др.]. – Орел, 1993. – С. 3-5.
9. Ковтун, И.М. Об эффективности разных способов выведения бесшипного крыжовника / И.М. Ковтун // Науч. Тр. Украинского НИИ садоводства: Биология и селекция плодовых и ягодных культур. – 1962. – Вып. 39. – С. 23-34.
10. Кузьмин, А.Я. Отдаленная гибридизация в семействе крыжовниковых / А.Я. Кузьмин, Н.И. Чувашина // Отдаленная гибридизация растений и животных. – М., 1960. – С. 113-126.
11. Курсаков, Г.А. Отдаленная гибридизация и перспективы ее использования в селекции плодовых растений / Г.А. Курсаков // Отдаленная гибридизация и полиплоидия в селекции плодовых и ягодных культур: тезисы докл. на секции садоводства РАСХН, Орел, 3-6 августа 1993 г. / ВНИИСПК; редкол.: Е.Н. Седов [и др.]. – Орел, 1993. – С. 33.
12. Мичурин, И.В. Результаты действия морозов в зиму 1928-1929 гг. на плодовые растения в Козловском Госпитомнике / И.В. Мичурин // Сочинения. – М., 1948. – т. IV. – С. 187-192.
13. Рыбин, В.А. Цитологический метод в селекции плодовых / В.А. Рыбин. – М.: Колос, 1967. – 216 с.
14. Сергеева, К.Д. Селекция крыжовника // К.Д. Сергеева // Селекция ягодных культур. – М., 1956. – С. 88-120.
15. Суриков, И.М. Генетика внутривидовой несовместимости мужского гаметофита и пестика у цветковых растений / И.М. Суриков. – Успехи современной генетики. – М.: Наука, 1972. – 119 с.
16. Толмачев, И.А. Пути получения плодовых гибридов между *Ribes* и *Grossularia* / И.А. Толмачев // Труды ЦГЛ им. И.В. Мичурина. – 1953. – Т. V. – С. 157-181.
17. Фогель, И.Ю. Биологические особенности, продуктивность и размножение йошты в условиях Закарпатья: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.01.07 / И.Ю. Фогель; БелНИИ плодородства. – Самохваловичи, 1993. – 26 с.
18. Цицин, Н.В. Проблемы отдаленной гибридизации / Н.В. Цицин // Проблемы отдаленной гибридизации: сб. науч. Ст. / АН СССР, Главный ботанический сад; под ред. Н.В. Цицина. – М.: Наука, 1979. – С. 5-20.
19. Bauer, R. Yosta, eine neue Beerehobstart aus der Kreuzung Schwarze Yohan-nisbure x Stachelbeere / R. Bauer // Erwerbs. Obstbau, 1978. – Vol.20, № 6. – P. 116-119.
20. Knight, R.L. Soft fruit breeding / R.L. Knight, E. Keep // Annual report East Malling Research Station. – Kent, 1964. – P. 158-160.

USE ALLOPOLYPLOIDY SELECTION OF BLACK CURRANTS AND GOOSEBERRIES

I.E. BUCHENKOV, A.G. CHERNECKAYA

Summary

The problems of the use of allopolyploids in the breeding of black currants and gooseberries. Obtained hybrids *R. nigrum* x *Gr. reclinata* with different genomic composition. Found that reciprocal amphigaploidy differ from the original parent forms. Stable sterility does not allow themselves to practical purposes. Reciprocal allotriploidny forms is possible to use as an intermediate in obtaining allotetraploid, as well as fertile diploid recombinants with valuable features. For amphidiploids typical complex disease resistance currants and gooseberries, a high percentage of normally formed pollen grains, large fruits.

© Бученков И.Э., Чернецкая А.Г.

Поступила в редакцию 12 марта 2013г.