

В. П. ЗОСИМОВИЧ

МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ У СВЕКЛЫ (*BETA* L.)

I. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ СИНТЕЗ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВИДА
BETA TRIGYNA W. et K. ($2n=54$)

(Представлено академиком А. А. Сапегиным 15 VII 1938)

Род *Beta* L. имеет две области видообразования, приуроченные к горным районам.

Основная область видообразования *Beta* L. находится в Передней Азии. В этих районах, вероятно из филогенетически наиболее старой секции *Vulgaris* Tr., выделилась секция *Corollinae* Tr., представленная видами: *B. macrorhiza* Stev., *B. lomatogona* F. et M., *B. trigyna* W. et K., *B. intermedia* Bunge и *B. nana* V. et H. Вторая область видообразования *Beta* L. приурочена к Канарским островам, где повидимому также из секции *Vulgaris* выделилась секция *Patellares* Tr. с видами *B. patellaris* Moq., *B. procumbens* Chr. Sm. и *B. Webbiana* Moq. Большинство видов рода *Beta* L. характеризуется одним и тем же числом хромосом, равным восемнадцати ($2n=18$).

Вид же *B. trigyna* W. et K. для Крыма, Балканского полуострова и Венгрии оказался представленным гексаплоидными ($2n=54$) популяциями [Bleier⁽⁴⁾, Сиротина⁽²⁾,⁽³⁾, Seitz⁽⁵⁾].

Собранные нашей экспедицией в Закавказьи (1931 г.) формы дикой свеклы, считавшиеся систематиками видом *B. trigyna*, оказались тетраплоидными ($2n=36$). Таким образом вид *B. trigyna* оказался представленным одновременным наличием тетраплоидных и гексаплоидных популяций, занимающих различные географические ареалы [Зосимович⁽¹⁾, Сиротина⁽²⁾,⁽³⁾].

Параллельно гибридизации вида *B. vulgaris* с озимыми многолетними видами секции *Corollinae* нами были предприняты циклические межвидовые скрещивания в пределах этой секции.

Цитологический анализ межвидовых гибридов, произведенный Н. Э. Зайковской, должен был помочь нам и в разрешении вопроса о происхождении вида *B. trigyna*.

В результате скрещиваний по интересующему нас в данном случае вопросу был получен ряд межвидовых гибридов.

1) Триплоидные ($2n=27$) межвидовые гибриды от скрещиваний ♀ *B. lomatogona* ($n=9$) × ♂ *B. trigyna* f. tetraploid. ($n=18$).

2) Тетраплоидные ($2n=36$) гибриды ♀ *B. lomatogona* ($n=9$) × ♂ *B. trigyna* f. hexaploid. ($n=27$).

3) Амфидиплоид ($2n=54$) от скрещиваний ♀ *B. lomatogona* ($2n=18$) × ♂ *B. trigyna* f. tetraploid. ($2n=36$).

Триплоидные ($2n=27$) гибриды lt_{36} стерильны и обнаружили в F_1 дефективность пыльников и пыльцы.

Большинство цветков при возвратных скрещиваниях F_1 родительскими видами остается стерильным. При свободном опылении родительскими видами между отдельными растениями lt_{36} наблюдаются различия по стерильности и фертильности. Тип цветка у триплоидных гибридов lt_{36} близок к таковому у *B. lomatogona* с приподнятыми слабо и раскрывающимися гамелистиками. У тетраплоидного родительского вида гамелистики лепестковидные без прозелени по килю, при цветении и позже широко раскрыты. Односемянность плодов *B. lomatogona* рецессивна к контрастирующему признаку многоцветковости клубочка у *B. trigyna* f. tetraploid. Гибриды lt_{36} характеризуются наряду с двух-, трехцветковыми клубочками наличием односемянных плодов. Стебли гибридов lt_{36} ближе к округлым стеблям *B. lomatogona*, чем к восьмигранным *B. trigyna* f. tetraploid.

По облиственности стеблей гибриды lt_{36} ближе к мощно развитым растениям *B. trigyna* f. tetraploid, чем к бедному стеблевыми листьями виду *B. lomatogona*.

Тетраплоидные ($2n=36$) гибриды lt_{54} плодовиты и характеризуются нормальной пыльцой.

Эти гибриды в F_1 имеют промежуточный характер между *B. lomatogona* и гексаплоидным видом *B. trigyna*.

Фертильность этих гибридов указывает, что в гаплоидном наборе хромосом *B. trigyna* W. et K. ($n=27$) имеется геном, 9 хромосом которого легко конъюгируют с гомологичными им хромосомами вида *B. lomatogona*. Надо отметить, что тетраплоидные гибриды *trigyna* × *vulgaris* стерильны [F. Schneider (8)]. По типу цветка эти гибриды близки к *B. lomatogona* и к *B. trigyna* ($2n=54$). Стебли lt_{54} почти округлые, мелкогранные, как у *B. lomatogona* и *B. trigyna* ($2n=54$). Облиственность гибридов lt_{54} меньше, чем у гибридов lt_{36} .

Кроме этих гибридов нами также получен и амфидиплоид, ♀ *B. lomatogona* ($2n=18$) × ♂ *B. trigyna* f. tetraploidea ($2n=36$).

Амфидиплоид имеет 54 хромосомы. Этот гибрид, полученный в 1935 г., зацвел только в 1937 г. По всем признакам фенотипа наш амфидиплоид не отличим от растений гексаплоидного вида *B. trigyna* W. et K.

Пыльники и пыльца у амфидиплоида нормальны. Кроме того амфидиплоид $l_{18}t_{36}$ так же аутофертилен, как и вид *B. trigyna* W. et K.

Виды *B. lomatogona*, *B. macrorhiza* и тетраплоидные формы Закавказья, считавшиеся видом *B. trigyna*, аутостерильны при цветении в условиях довольно высокой температуры, характерной для конца мая и начала июня месяца.

Анализ признаков межвидовых гибридов этой серии скрещиваний, их сравнение между собой и с родительскими видами вскрывают нам пути эволюции в части происхождения одного из видов—*B. trigyna* W. et K.

Можно считать установленным, что вид *B. trigyna* W. et K. является естественным амфидиплоидом и произошел от гибридизации двух ранее существовавших видов *B. lomatogona* ($2n=18$) и *B. trigyna* f. tetraploidea ($2n=36$).

В результате межвидовой гибридизации нам пришлось выделить тетраплоидные формы вида *B. trigyna* в новый вид *Beta corolliflora* Zoss. ($2n=36$), имеющий свой ареал и все права на самостоятельное обозначение в качестве вида.

Приводим данные, характеризующие высоту стеблей и их число в кусте у родительских видов и межвидовых гибридов, высаженных совместно на одном и том же участке.

Родительские виды и межвидовые гибриды	Число хромосом	Ср. высота стеблей куста в см	Среднее колич. стеблей в кусте	Геномная структура
<i>P. Beta corolliflora</i> Zoss. (syn. <i>B. trigyna</i> f. tetraploidea — Закавказье)	36	112.2	12.0	cccc
<i>P. Beta trigyna</i> W. et K.	54	92.7	10.7	llcccc
<i>P. Beta lomatogona</i> F. et M.	18*	85.6	5.1	ll
$F_1 \text{ } \varnothing \text{ } B. \text{ lomatogona } (n=9) \times \text{ } \sigma \text{ } B. \text{ corolliflora } (n=18)$	27	97.4	12.2	lcc
$F_1 \text{ } \varnothing \text{ } B. \text{ lomatogona } (n=9) \times \text{ } \sigma \text{ } B. \text{ trigyna } (n=27)$	36	88.4	7.6	llcc
$F_1 \text{ } \text{Амфидиплоид } \varnothing \text{ } B. \text{ lomatogona } (2n=18) \times \text{ } \sigma \text{ } B. \text{ corolliflora } (2n=36)$	54	97.0	8.0	llcccc

Наиболее мощным развитием стеблей и листьев характеризуется тетраплоидный вид *B. corolliflora* ($2n=36$).

Вид *B. lomatogona* ($2n=18$) обладает округлыми мелкогранными, тонкими и низкими малооблиственными стеблями. Вид *B. trigyna* занимает промежуточное место между этими видами по высоте и облиственности стеблей. По округлости стеблей *B. trigyna* стоит также ближе к *B. lomatogona*, чем к *B. corolliflora*. По числу стеблей *B. corolliflora* имеет наибольшее их количество, *B. lomatogona* — наименьшее. Вид *B. trigyna* по количеству стеблей промежуточен, но ближе к *B. corolliflora*.

Триплоидные гибриды *lc* по высоте стеблей занимают промежуточное место между родительскими видами. По количеству стеблей гибриды *lc* близки к тетраплоидному родительскому виду. Тетраплоидные гибриды ll_{54} промежуточны по высоте стеблей и их количеству между *B. lomatogona* и *B. trigyna*. Эти гибриды имеют очевидно фактически геномную структуру *llcc*. Надо подчеркнуть их плодовитость по сравнению с тетраплоидными ($2n=36$) гибридами *B. trigyna* ($n=27$) \times *B. vulgaris* ($n=9$), которые стерильны. Высота стеблей амфидиплоида l_{18}^{36} и у триплоидных гибридов *lc* весьма близка. Пропорциональное удвоение числа хромосом обоих родительских видов повидимому не сказалось положительным образом на увеличении продуктивности амфидиплоида. То же относится и к числу стеблей триплоидных гибридов и амфидиплоида, которое приближается к подобному у *B. corolliflora* и *B. trigyna*.

Доминантность округло мелкогранных стеблей *B. lomatogona* у триплоидных, тетраплоидных гибридов и у амфидиплоида объясняет их мелкогранность у естественного вида *B. trigyna*.

Результаты межвидовой гибридизации объясняют причины меньшей высоты стеблей у гексаплоидного вида *B. trigyna* по сравнению с тетраплоидным *B. corolliflora*.

* Сиротина (2), (3) установила впервые, что *B. lomatogona* имеет $2n=18$. Berg (4) считал этот вид тетраплоидным ($2n=36$), а Scheibe (7) пишет, что у *B. lomatogona* есть 2—3-цветковые клубочки и одиночные плоды.

Настоящий же вид *B. lomatogona* характеризуется исключительно односемянными плодами.

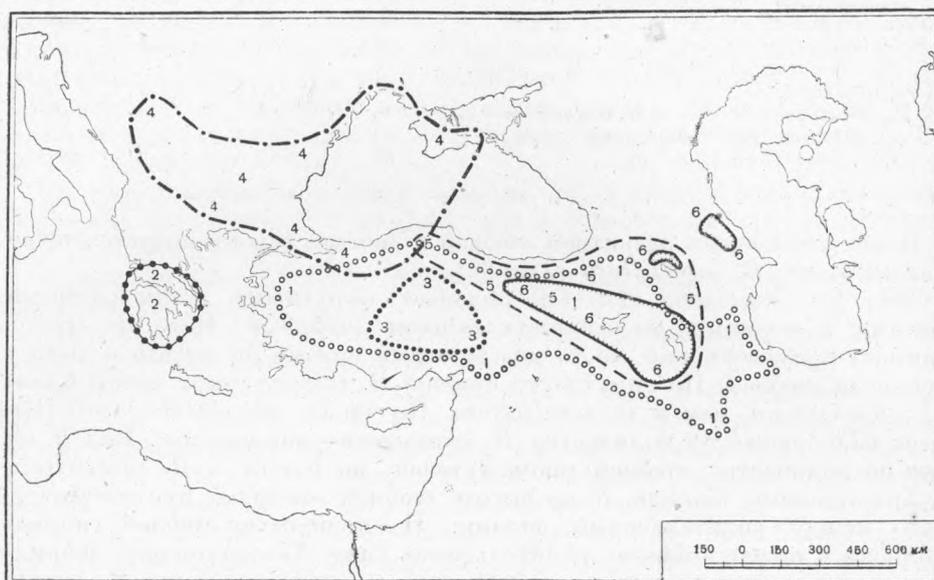
Возможно, что Berg получил от Scheibe не чистые формы *B. lomatogona*, а естественные тетраплоидные плодовитые гибриды ll_{54} , весьма близкие по фенотипу к *B. lomatogona* и обладающие по нашим данным 2-, 3-цветковыми клубочками и односемянными плодами. Не исключена и возможность полиплоидии у *B. lomatogona*.

Доминирование морфологических элементов цветка *B. lomatogona* у гибридов *lc* и *lt*₅₄, близость типа цветка и генеративных органов его у амфидиплоида и *B. trigyna* также подтверждают происхождение этого вида.

Амфидиплоид и *B. trigyna* характеризуются кроме 2- и 3-цветковых клубочков наличием одиночных цветков и плодов, подобно триплоидным и тетраплоидным гибридам этой серии.

Сиротина (1936 г.), исследуя цитологически род *Beta* L. и секцию видов *Corollinae*, установила замечательную закономерность.

Географические ареалы диких видов *Beta* L. секции *Corollinae* Tr.



Секция *Corollinae* Tr.

- 1 — *Beta lomatogona* F. et M. ($2n = 18$). Турецкая Анатолия, Закавказье, СССР, Иран.
- 2 — *Beta nana* Boiss. et Heldr. (---). Греция.
- 3 — *Beta intermedia* Bunge. (—). Центр. Анатолия.
- 4 — *Beta trigyna* W. et K. ($2n = 54$). Сев.-зап. Анатолия, Крым, Балканский п-ов.
- 5 — *Beta corolliflora* Zoss. ($2n = 36$). Закавказье, СССР, Иран, Вост. и центр. северн. Анатолия.
- 6 — *Beta macrorhiza* Stev. ($2n = 18$). Вост. турецкая Анатолия, Иран, Закавказье, СССР.

Оказалось, что виды, принадлежащие к *Corollinae*, характеризуются весьма близкими длинами и соотношениями длин плеч гомологичных хромосом.

Сиротиной удалось показать, что хромосомы основного генома тетраплоидного вида *B. corolliflora* (syn. *B. trigyna* f. tetraploid.) группируются в четверки по их морфологии. Соответственно у гексаплоидного вида *B. trigyna* морфологически близкие хромосомы группируются в шестерки. Сиротиной (1936 г.) не удалось отличить у *B. trigyna* W. et K. в каждой шестерке близких по морфологии хромосом две принадлежащих *B. lomatogona* и четыре *B. corolliflora*. Поэтому она выдвинула гипотезу об аутотетраплоидном происхождении нашего вида *B. corolliflora* (syn. *B. trigyna*

f. tetraploidea) и аутогексаплоидном происхождении вида *Beta trigyna* W. et K. Такого же мнения о происхождении вида *Beta trigyna* ($2n=54$) и Bleier (4).

Только Seitz (5) в результате исследований редукционного деления гибрида *B. trigyna* × *B. vulgaris* считает, что вид *B. trigyna* вряд ли является аутогексаплоидом.

Результаты межвидовой гибридизации ясно доказывают аллополиплоидное происхождение вида *B. trigyna*, являющегося естественным амфидиплоидом.

Весьма интересны географические ареалы видов секции *Corollinae*, приведенные нами в схематической карте.

Вид *B. lomatogona* растет в засушливых условиях нагорных степей Закавказья СССР, западного Ирана и всей турецкой Анатолии на высоте 500—1 500 м над уровнем моря.

Популяции открытого сейчас тетраплоидного вида *B. corolliflora* растут в западном Закавказье СССР, в западном Иране и северо-восточной Анатолии, но в значительно более высоких и влажных районах, чем *B. lomatogona* (1 500—2 400 м над уровнем моря).

Во многих местах эти виды хорошо дифференцированы экологически. По Понтийскому хребту в Малой Азии узкий язык ареала *B. corolliflora* доходит до границ вилайэта Кастамону. Трансгрессия ареалов *B. lomatogona* и *B. corolliflora*, как видно из схемы, весьма значительна. Поэтому в ряде мест и особенно в западной части ареалов этих видов могла происходить их естественная межвидовая гибридизация.

A. Scheibe (7) принял тетраплоидные формы *B. corolliflora* (*B. trig.* f. *prealta* Koch.) в качестве «настоящего» вида *B. trigyna*. Гексаплоидные же популяции вида *B. trigyna* (f. *genuina* Koch.), растущие в северо-западной Анатолии (вилайеты Зонгудулак, Болу, Косаэли, Брусса) Scheibe считал «нетипичными».

Ареал гексаплоидного вида *B. trigyna* лежит снаружи от ареалов обоих родительских видов *B. lomatogona* и *B. corolliflora*. Значительная засухоустойчивость *B. lomatogona* сравнительно с *B. corolliflora* позволила возникшему из них амфидиплоидному виду *B. trigyna* занять ряд новых областей с иными условиями существования в северо-западной Анатолии, Крыму и на Балканском полуострове вплоть до Венгрии.

Ряд родов старых культурных и диких растений, происходящих из Передней Азии, характеризуется полиплоидными рядами. Большинство из родительских видов, давших начало более молодым видам с увеличенным полиплоидным числом хромосом, существует и сейчас. Поэтому цитогенетическое исследование межвидовых гибридов у ряда растений, с учетом экогеографии старых и более молодых видов, должно вскрыть их происхождение и подвести нас к более глубокому познанию дивергенции и путей эволюции.

Лаборатория генетики.
Всесоюзный научно-исследовательский
институт сахарной промышленности.
Киев.

Поступило
16 VII 1938.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. Зосимович, Н. З. сахарной промышленности, № 4—6, 1—29 (1934).
² М. Сиротина, Н. З. сахарной промышленности, № 4—6, 58—64 (1934). ³ М. Сиротина, Н. З. сахарной промышленности, № 2, 56—78 (1936). ⁴ H. Bleier, Zuckerrübenbau, 5, 73—82 (1936). ⁵ F. Seitz, ZS. d. Wirtschaftsgr. Zuckerind., 5, 357—370 (1936). ⁶ H. Berg, Züchter, 7, 16—19 (1935). ⁷ A. Scheibe, Angew. Bot., 4, 305—349 (1934). ⁸ F. Schneider, C. R. Def., VII, Ass., J. J. R. V., 118—123 (1937).