

Л.П. ПЕРФІЛЬЄВА, А.Є. МАНЬКО, А.О. ЯЦЕНКО
Філіал інституту цукрових буряків УААН

ОЦІНКА ТЕТРАПЛОЇДНИХ ТА АНЕУПЛОЇДНИХ ФОРМ ЦУКРОВИХ БУРЯКІВ З МЕТОЮ ОТРИМАННЯ АПОМІКТИЧНИХ РОСЛИН

Стаття присвячена вивченню закономірностей і ступеня розповсюдження апоміктичного способу розмноження у тетраплоїдних і анеуплоїдних форм цукрових буряків.

Вступ. Апоміксис - засіб насіннєвого розмноження без запліднення, при якому зародок розвивається з клітин гаметофіту при різноманітних порушеннях мікро- та макроспорогенезу й статевого процесу.

Апоміксис забезпечує відносну константність потомств, стабільність підтримки і розмноження сортів та закріплення у гібридів ефекту гетерозису. Використання апоміксису дозволить покращити якість, здешевити виробництво насіння цукрових буряків та спростити селекційний процес [7].

У більшості дикоростучих рослин (111 видів), що володіють здатністю до апоміктичного розмноження, є різко виражений, стійко закріплений гетерозис, який є основною причиною процвітання таких апоміктичних видів, як *Niergacium* (ястребинка), *Alchemilla* (манжетка), *Datura stramonium* (дурман), *Roa* (мятлик), *Tamahasum* (кульбаба) та ін. [6].

Апоміксис досить рідко зустрічається у сільськогосподарських рослин. Але за допомогою методів інбридингу, експериментального мутагенезу та віддаленої гібридизації у ряду культурних видів рослин вдалося створити форми з апоміктичним розмноженням.

Перші відомості про розмноження апоміктичним шляхом диких видів роду *Beta* належить К. Вагоска[1]. Голландські вчені проводили схрещування цукрових буряків з диким апоміктичним видом *Beta intermedia*. Польські дослідники знайшли апоміктичні зародки у диких буряків *Beta lomata*, *Beta intermedia*, *Beta trigina* [4, 10].

Апоміксис у цукрових буряків вперше був виявлений Н.В. Фаворським у 1928 р. А. Захарієв знайшов апоміксис серед триплоїдних та пентаплоїдних рослин цукрових буряків у 1971, 1976 рр. [4]. Л.Б. Сеїлова описала цитоембріологію апоміксису інцухт-ліній диплоїдних цукрових буряків [3].

В Інституті цукрових буряків апоміксис був виявлений у буряків з генною чоловічою стерильністю [5], в анеуплоїдних форм, у самозаплених ліній I₄ - I₆ [8], а також у самофертильних рослин цукрових буряків [9].

Для цукрових буряків найбільш актуальною є перспектива оволодіння механізмом повного закріплення гетерозису, оскільки в цій культурі, в наслідок властивого їй перехресного запилення, фіксувати гетерозис

неможливо, а нові сорти з урахуванням дворічного циклу розвитку створюються за 18-20 років. Наявність у цукрових буряків апоміктично розмножених форм дозволило б не тільки закріплювати ефект гетерозису міжлінійних гібридів, але й вдвічі скоротити строки виведення нових сортів. Складне та трудомістке насінництво цукрових буряків у зв'язку з виключенням необхідності ізоляції ліній і компонентів схрещування за допомогою апоміксису може стати простим і дешевим.

Проблема апоміксису в цілому і у цукрових буряків досліджена недостатньо, що пов'язано як з відсутністю у більшості досліджуваних форм, що володіють апоміксисом, так і з слабкою вивченістю багатьох наукових аспектів проблеми - цитоембріологічних, фізико-біохімічних і особливо генетичних.

Матеріали і методика досліджень. Об'єктом дослідження були взяті форми тетраплоїдних цукрових буряків сорту Білоцерківський однонасінний (БЦО 4п), матеріали, отримані від схрещування 37*37, анеуплоїди, отримані від самозапилення у Філіалі Інституту цукрових буряків (м. Умань) у 2000-2004 рр.

Всі матеріали, відібрані за цукристістю, були поділені на групи:

I група - цукристість 20-22 % та маса коренеплодів від 400 до 900 г.,

II група - цукристість 18-19,9 % та маса коренеплодів 450-1050 г.

На насінниках диплоїдних буряків, виділених серед поколінь анеуплоїдів та тетраплоїдів, були поставлені великі б'язеві ізолятори, на анеуплоїди, тетраплоїди - ізолятори-вертушки для самозапилення.

Крім того, було проведено схрещування тетраплоїдів (Ia, б * Ia, б) в ізоляторах-вертушках.

Морфологічна характеристика тетраплоїдних та анеуплоїдних буряків проводилася за характеристиками:

за інтенсивністю росту листків, серед яких виділялись сильно-, середньо- та слабооблистяні;

за кольором листків - темно-, світло-зелені, зелені;

за величиною листків (крупнолистяні, середньолістяні та мілколистяні рослини);

за габітусом насінника (I, II, III), а також за кількістю насінин в суплідді.

Вивчення продуктивності матеріалів проводили в чотирикратній повторності.

Контролем служив гібрид цукрових буряків Український ЧС 70.

Точність досліду за масою коренів - 2,1%, за цукристістю - 1, 8%.

Для вивчення ембріонального розвитку проведена фіксація матеріалу за Навашиним та Карнуа.

Життєздатність пилку вивчали за методикою Г. Козубова.

Найбільш вирівняний за розміром пилко поліплоїдних рослин відносили до типу 1а, менш рівний - до типу 1б; пилкові зерна, що варіювали за розміром, - до типу 2а, а пилко, що мав значну кількість мілких пилкових зерен, - до типу 2б.

Результати досліджень та їх обговорення. В результаті досліджень усі висаджені рослини були проаналізовані за кількістю хромосом (табл. 1). Аналіз кількості хромосом показав, що в поколінні тетраплоїдних буряків, що відбиралися за пилком (типи 1а, б), найменша кількість анеуплоїдів - 5,5%, у той час, як на доборах з невіривняним пилком (тип 2б) - 11,6%. У попередні роки кількість анеуплоїдів у доборах типу 2б була значно вища.

Таким чином, методом добору за кількістю пилку можливо значно знизити кількість анеуплоїдів у тетраплоїдному матеріалі.

Таблиця 1

Результати хромосомного аналізу поколінь поліплоїдних буряків

| Походження | Кількість коренеплодів, шт. | Диплоїдів, % | Тетраплоїдів, % | Триплоїдів, % | Анеуплоїдів, % |
|---------------|-----------------------------|--------------|-----------------|---------------|----------------|
| БЦО 4п, 1а, б | 900 | 0,4 | 92,4 | 1,7 | 5,5 |
| БЦО 4п, 2б | 588 | 2,2 | 84,0 | 2,2 | 11,6 |
| Гібриди 37х37 | 195 | 10,2 | 24,3 | - | 63,0 |
| I група | 220 | 2,7 | 77,7 | 8,4 | 11 |
| II група | 105 | 5,7 | 74,4 | 8,5 | 11 |

Результати хромосомного аналізу на гібридах, отриманих від схрещування анеуплоїдів (37х37) показали, що кількість тетраплоїдів в цьому матеріалі найближча (24,3%), а анеуплоїдів - найвища (65,0%), диплоїдів було 10,2%. Серед анеуплоїдів близько половини рослин було з 37 хромосомами, інші рослини - з різною кількістю хромосом.

Були проаналізовані також матеріали, відібрані за цукристістю з анеуплоїдних потомств: основна частина високоцукристих коренеплодів була з 36 хромосомами. Визначені в цих групах триплоїди (8,4 та 8,5%) утворилися від злиття анеуплоїдних гамет (наприклад, 14+13, 10+17 і т.д.) і за суттю також являються анеуплоїдними і скоріше всього не містять трьох гаплоїдних наборів хромосом, властивих первинним триплоїдам.

Для визначення стану репродуктивної системи у насінників, особливостей проходження процесів запліднення, ембріогенезу та зав'язування насіння усі насінники були проаналізовані за якістю пилку. Досліди показали, що в поколінні насінників рослин з вирівняним пилком типів 1а і б було майже 75 %, 24 % рослин з пилком типу 2а і біля 1,6 % - з пилком типу 2б (табл. 2).

У поколінні рослин з пилком типу 2б було всього 14% рослин з вирівняним пилком типу 1б, 48,2% з пилком 2а та 37,8% з пилком типу 2б.

Багаторічне вивчення тетраплоїдних буряків показало стійке успадкування за типами пилку.

Таблиця 2

Якість пилку тетраплоїдних форм цукрових буряків

| Походження, типи пилку | Вирівняність пилку, % за типами | | | |
|------------------------|---------------------------------|--------|--------|--------|
| | тип 1а | тип 1б | тип 2а | тип 2б |
| БЦО 4п 1а,б | 13,7 | 60,7 | 24,0 | 1,6 |
| БЦО 4п 2б | - | 14,0 | 48,2 | 37,8 |
| БЦО 4п I група | - | 59,1 | 32,4 | 8,5 |
| БЦО 4п II група | 3,0 | 15,0 | 79,0 | 3,0 |

Якість пилку у всіх випадках виявляється пов'язаною з генетичними якостями рослин. Так, покращений тетраплоїдний матеріал, що характеризується наявністю 92,4% тетраплоїдних форм, має 74,4% насінників з пилком першого типу (1а та 1б). Таким чином, добір за вирівняністю пилку покращує генетичні особливості та генеративний розвиток рослин, звільняє їх від негативних мутацій, що виникають при коліцидуванні та поглиблених подальшими немінучими при цьому геномними порушеннями.

Результати вивчення розвитку насінників представлені в табл. 3.

Таблиця 3

Фенологічні спостереження розвитку насінників тетраплоїдних форм цукрових буряків, %

| Походження | Розетка листків | Початок утворення насінника | Утворення насінника | Початок утворення бутонів | Утворення бутонів | Початок квітування | Квітування |
|-------------|-----------------|-----------------------------|---------------------|---------------------------|-------------------|--------------------|------------|
| | | | 12 травня | | | | |
| БЦО 4п 1а,б | 54,0 | 43,3 | 2,7 | - | - | - | - |
| БЦО 4п 2а,б | 65,7 | 32,5 | 1,8 | - | - | - | - |
| | | | 27 травня | | | | |
| БЦО 4п 1а,б | 1,0 | 10,3 | 7,1 | 46,7 | 34,7 | - | - |
| БЦО 4п 1а,б | 2,3 | 14,0 | 21,5 | 29,1 | 33,0 | - | - |
| | | | 12 червня | | | | |
| БЦО 4п 1а,б | - | - | - | - | 3,6 | 8,8 | 87,6 |
| БЦО 4п 1а,б | - | - | - | 1,8 | 6,6 | 20,5 | 71,1 |

В усіх випадках розвиток насінників з більш вирівняним пилком протікає значно краще, що закономірно проявляється в усіх строках проведення спостережень. Тетраплоїди та анеуплоїди з порушеним процесом мікроспорогенезу виявились більш пізньостиглими, стадії розвитку в них більш тривалі. Ці дані свідчать, що проведення доборів за

вирівняністю пилку покращує генеративний розвиток і селекційні якості насінників. 1

Результати вивчення біологічних та морфологічних особливостей тетраплоїдних та анеуплоїдних форм цукрових буряків наведені в табл. 4. Серед насінників з вирівняним пилком (типи 1а, б) переважали рослини з великою та середньою кількістю зелених та темно-зелених листків. Приблизно такими ж даними характеризувалися тетраплоїди, що мали пилки типу 2а (потомки рослин типу 1а). 1

Насінники типів 2а та 2б значно відрізнялись за морфологічними особливостями від насінників типу 1. Так, за кількістю листкоутворення серед насінників 2а типу переважали середньо- та слабооблистяні біотики з середніми за розміром та мілкими зеленими та світло-зеленими листками, а серед насінників типу 1 переважали добре облистяні біотики з великими та середніми за розміром темно-зеленими листками (табл. 4).

Серед анеуплоїдних потомств зустрічались триплоїди та невелика кількість диплоїдів, що характеризувалися значними відхиленнями морфологічної будови і в формуванні пилку. Це свідчить про геніми порушення у таких рослин.

Таблиця

Структура тетраплоїдних форм цукрових буряків за морфологічними ознаками, %

| Походження | Ступінь облистяності | | | Колір листків | | | Розміри листків | | | Тип насінника= (за габітусом) | | | Кількість насінин у суплідді | | |
|----------------------|----------------------|----------|------|---------------|---------|----------------|-----------------|---------|-------|-------------------------------|------|------|------------------------------|------|------|
| | багато- | середньо | мало | темно-зелений | зелений | світло-зелений | великі | середні | мілкі | I | II | III | 1 | 1,2 | 1,3 |
| БЦО 4п, 1а, б | 65,0 | 31,0 | 4,0 | 32,0 | 42,0 | 26,0 | 31,4 | 54,6 | 14,0 | 1,0 | 29,0 | 70,0 | 26,0 | 62,0 | 12,0 |
| БЦО 4п, 2а (з 1а, б) | 60,7 | 32,1 | 7,2 | 41,2 | 38,2 | 20,6 | 35,2 | 48,5 | 16,3 | 36,3 | 12,5 | 51,5 | 19,0 | 76,1 | 4,9 |
| БЦО 4п, 2а (з 2б) | 7,1 | 52,8 | 40,1 | 12,0 | 64,4 | 23,6 | 15,2 | 42,4 | 42,4 | 8,8 | 30,4 | 60,8 | - | - | - |
| БЦО 4п, 2б (з 2б) | 6,4 | 56,4 | 37,2 | 8,0 | 64,7 | 27,3 | 26,3 | 49,2 | 24,5 | 19,5 | 22,5 | 58,0 | - | - | - |

Анеуплоїдні рослини (2п = 35, 2п = 37, 2п = 38) характеризують! найменшою кількістю життєздатного пилку, що складає в середньому 41,1 при збільшенні числа нежиттєздатних пилкових зерен до 40,7% маложиттєздатного пилку до 18,2%. Але серед анеуплоїдних рослі зустрічаються насінники з високою життєздатністю пилку, їх значно мені ніж насінників з низькою життєздатністю пилку. У окремих рослин в досл кількість життєздатного пилку варіює від 2,4 до 93,8%.

Щодо вивчення пилку, то найбільш високу життєздатність його спостерігали у насінників типів 1а та б (найбільш вирівняний пилкок), який утворився у результаті правильного протікання процесу мейозу (табл. 5).

Кількість життєздатного пилку (інтенсивно фарбується у червоний колір) у рослин типів 1а, б досягає 82,0% і коливається у окремих рослин від 58,2 до 98,8%. Нежиттєздатного пилку було 14,0% . Насінники з пилком типів 2а та б, у яких значно порушений процес мейозу, відрізняються від насінників 1 типу своєю невіривняністю та наявністю значної кількості мілких та карликових пилкових зерен, характеризуються низькою життєздатністю пилку (68,7%), а кількість нежиттєздатних пилкових зерен збільшується до 22,9%.

Таблиця 5

Життєздатність пилку поліплоїдних форм цукрових буряків

| Походження | Кількість вивчених рослин, шт. | Кількість проаналіз. пилкових зерен, шт. | з них, % | | | Варіювання життєздатності від —до, % |
|------------|--------------------------------|--|--------------|-------------------|----------------|--------------------------------------|
| | | | життєздатних | мало життєздатних | нежиттєздатних | |
| БЦО 4п1а,б | 39 | 14598 | 82,0 | 14,0 | 4,0 | 58,2-98,8 |
| БЦО 4п2а,б | 22 | 11349 | 68,7 | 9,6 | 21,7 | 38,2-96,0 |
| Анеуплоїди | 32 | 19314 | 41,1 | 18,2 | 40,7 | 2,4-93,8 |

З наведених даних видно, що тетраплоїдні рослини цукрових буряків різняться між собою за співвідношенням життєздатних, маложиттєздатних, та нежиттєздатних пилкових зерен. Життєздатним виявляється великий або середній за величиною пилкок, добре виповнений цитоплазмою. Найбільші пилкові зерна маложиттєздатні, є анеуплоїдними гаметами з великою кількістю хромосом. Мілкі та карликові пилкові зерна також нежиттєздатні.

Порівняльне вивчення насінників тетраплоїдних буряків різноманітних типів, а також анеуплоїдів за врожайністю насіння показало, що насінники типу 1а і 1б більш урожайні порівняно з насінниками типу 2а і б, а також анеуплоїдів (табл. 6). Середня маса насіння з одного насінника типу 1а типу пилку - 95,0 г типу 1б - 64,6 г, типів 2а та б відповідно 42,3 і 46,2 г. Середня маса насіння з одного насінника у анеуплоїдів, які були виділені з анеуплоїдних потомств, коливалася від 5 до 31,1 г, у анеуплоїдів, які були знайдені серед тетраплоїдів з пилком типу 2б маса насінника з куща складала від 25 до 50 г. У тетраплоїдів з анеуплоїдних поколінь маса насіння складала 67,8 г, що значно перевищує масу насіння у анеуплоїдів, а також тетраплоїдів з пилком типів 2а і 2б.

Продуктивність тетраплоїдів, відібраних за якостями пилку, при запиленні їх всередині ліній та при вузькородинному розмноженні знижується. Лінії, відібрані за пилком та іншими цитологічними ознаками, необхідно використовувати як запилювачі при гібридизації.

Таблиця

Врожайність насіння поліплоїдних форм цукрових буряків

| Походження | Кількість рослин, шт. | Маса насіння з одного насінника, г | Варіювання за масою насіння з насінника від — до, г |
|-----------------------|-----------------------|------------------------------------|---|
| БЦО 4п, 1а | 84 | 95,0 | 20-210 |
| БЦО 4п, 1б | 468 | 64, 6 | 20-165 |
| БЦО 4п, 2а | 228 | 42, 3 | 3-135 |
| БЦО 4п, 2б | 162 | 46, 2 | 5-120 |
| 2п = 37 (з 2б) | 18 | 50, 8 | 10-75 |
| 2п = 35 (з 2б) | 3 | 25, 0 | - |
| 2п=35 (з анеуплоїдів) | 39 | 31, 1 | 5-35 |
| 2п=34 (з анеуплоїдів) | 3 | 5, 0 | - |
| 2п=37 (з анеуплоїдів) | 126 | 24, 6 | 5-80 |
| 2п=38 (з анеуплоїдів) | 18 | 10, 0 | 5-15 |
| 2п=36 (з анеуплоїдів) | 162 | 67, 8 | 30-225 |
| 2п=28 (з анеуплоїдів) | 3 | 15, 0 | - |

Найбільш низькою продуктивністю характеризуються анеуплоїди 35-ма та 37-ма хромосомами, а тетраплоїди з потомства анеуплоїдів дг найбільш високий збір цукру з гектару. Але усі номери, за вивчалися всіма показниками продуктивності, мали їх нижчі порівняно з гібрид Український ЧС 70 (табл. 7).

Таблиця

Продуктивність поліплоїдних форм цукрових буряків

| Походження | Врожайність коренеплодів, ц/га | Цукристість, % | Збір цукру, ц/га | Збір цукр % до ST |
|------------------------------|--------------------------------|----------------|------------------|-------------------|
| БЦО 4п, 1а, б мілколистий | 332,0 | 20,0 | 66,4 | 85,0 |
| БЦО 4п, 1а, б середньолистий | 305,3 | 19,9 | 60,7 | 77,6 |
| БЦО 4п, 1а, б крупнолистий | 305,3 | 20,0 | 61,2 | 78,3 |
| БЦО 4п, 1а, б 37 з 2б | 308,2 | 19,4 | 59,8 | 76,5 |
| St. Укр.ЧС-70 | 369,0 | 21,2 | 78,2 | 100 |
| БЦО 4п, 2п =35 | 299,3 | 20,2 | 60,4 | 77,2 |
| БЦО 4п, 2а з 2б | 347,5 | 20,1 | 69,8 | 89,2 |
| БЦО 4п, 2а з 2а | 330,4 | 20,0 | 66,0 | 84,4 |
| БЦО 4п, 2б з 2б | 346,7 | 20,2 | 70,0 | 89,5 |
| 2п = 37 (з 37) | 308,9 | 20,1 | 62,0 | 79,2 |
| БЦО 4п, 2п = 36 (з 37) | 359,0 | 20,0 | 71,6 | 91,6 |

У процесі мікроспорогенезу та гаметогенезу у анеуплоїдів та тетраплоїдів з пилком типу 2a і 2b спостерігаються значні відхилення, що впливають на вирівняність та життєздатність гамет. Потрібно відмітити, що у багатьох анеуплоїдних гаметах формуються спермії (також анеуплоїдні), здатні до запліднення.

В ембріогенезі анеуплоїдів зустрічаються різноманітні порушення, у тому числі й ті, що ведуть до дегенерації насіння. Проте більшість анеуплоїдів формують деяку частку нормального насіння.

Вивчення процесів макроспорогенезу та ембріогенезу у поліплоїдних форм показало деякі відхилення протягом цих процесів у тетраплоїдних і, особливо, анеуплоїдних буряків. У анеуплоїдів і тетраплоїдів часто зустрічаються недорозвинуті зародкові мішки; які характеризуються більшою або меншою кількістю ядер порівняно зі звичайним або відсутістю полярності у їх розташуванні. Іноді ядра зародкового мішка не перетворюються в клітини, а іноді утворені клітини не проходять нормальної диференціації, характерної для них, або диференціація не доходить до кінця. В нормальних за зовнішнім виглядом зародкових мішках не відбувається злиття полярних ядер, яке спостерігається звичайно у зрілих бутонах. У анеуплоїдів зустрічаються також порушення в утворенні яйцевого апарата і антипод.

ж Часто спостерігається відставання у розвитку зародків, ненормальний розвиток ендосперму. У анеуплоїдів $2n = 35$ та $2n = 37$ (більш близьких за кількістю хромосом до тетраплоїдів), ембріогенез протікає більш нормально, менше зустрічається відстаючих і недорозвинутих насінневих зачатків. При вивченні розвитку насіння було встановлено, що насіння анеуплоїдів розвивається за тими ж етапами, які було виявлено у диплоїдних та триплоїдних буряків, але із значною затримкою. До кінця розвитку (на 26 день) близько половини анеуплоїдних зародків досягали халазального кінця зародкового мішка, але повністю дозрівають всього 25-30% зародків. Решта зародків залишаються недозрілими, у їх клітин недостатньо відкладено поживних речовин. Значна частина насінневих зачатків відстає у своєму розвитку, а більшість з них дегенерує. Плоди, що фізіологічно недозрілі і ті, що мають аномальні зародки, ззовні не відрізняються від нормальних. Тільки перегляд суплідь, які не проросли, виявляють у них великі, зім'яті оболонки замість нормальних плодів. Частина морфологічно розвиненого насіння анеуплоїдів залишається фізіологічно незрілим, так як в них недостатньо накопичується запасних речовин.

При вивченні ембріогенезу анеуплоїдних та тетраплоїдних форм білоцерківських однонасінних цукрових буряків з 28, 30, 35 та 38 хромосомами також був виявлений апоміксис. Кількість апоміктичних зародків коливався від 3,0 (28 хромосом) до 14,5 % (38 хромосом). В цих матеріалах статеві та апоміктичні зародки знаходилися в мікропілярній частині зародкових мішків. Проте розташовували апоміктичні зародки іноді значно нижче амфіміктичних зародків або ж в середній частині зародкового мішка.

На деяких препаратах спостерігали утворення великих ініціальних клітин в тканині нуцелуса. Вивчені випадки апоміксису у анеуплоїдів скоріше всього можна віднести до нуцелярної ембріонії.

Статеві зародки з часом дегенерують, що викликано генетичними причинами. Це свідчить про глибоке порушення генеративного розвитку внаслідок геномних та генних перебудов.

Висновки. Здатність до успадкування апоміктичного способу розмноження навіть при гібридизації з іншими сортами цукрових буряків потрібно використовувати в селекційній практиці.

Таким чином, серед поліплоїдіє з анеуплоїдних потомств з'являються рослини з добрими якістьями, які в поєднанні з апоміксисом можуть бути вихідним матеріалом для селекційної роботи.

При вивченні апоміксису у цукрових буряків виникає багата незрозумілого у виникненні цього способу розмноження, автономного або індукованого його успадкування, характеру запилення та ін.

Необхідні фундаментальні систематичні дослідження проблеми апоміксису та генетичних закономірностей його успадкування. Необхідні ідентифікація генів, які контролюють окремі елементи апоміксису і типі взаємодії між ними. Залишаються актуальними виявленні цитоембріологічних і фізико-біохімічних основ формування компоненти апоміксису. В прикладному аспекті найбільш перспективною являється розробка критеріїв ідентифікації конкретних елементів апоміксису і методії добору апоміктичних генотипів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Barocka K.N. Die Section Corollinae der Gattung Beta (Tournef) L. // 2 Pflanzenzuch. 1966. Bd 56. N. 4. S. 379-388
2. Filutowicz A., Dalke L. Mieszance buraka cukrowego (Beta vulgaris L.); Beta lomatogona F. et M. // Hod. Rosl. Akl. i Nas. 1972. Bd 16, h. 2. S 856-892.
3. Seilova L.V., Imanculova S.K. Apomixis in higher plants: // Вестник АП им. Абал. 2003, № 2 С. 5-7
4. Zachariev A. Der Stand der Apomixis problems bei der Zuckerrübe um Möglichkeiten für die Anwendung der Apomixis in der Züchtung // Tag Ber., Acad. Landwirtsch. Wiss DDR, Berlin, 1976. Bd 147. S. 77-9
5. Зайковская Н.Э., Перетятко Н.А., Ширяева Э.И., Ярмолюк В. Особенности апомиксиса у растений сахарной свеклы с ЦМС // Докл ВАСХНИЛ.-1979.-10.-С. 19-22
6. Кашин А.С., Куприянов П.Г. Апомиксис в эволюции цветковых растений: онто-филогенетические аспекты проблемы. - Саратов 1993.-256 с.
7. Петров Д.Ф. Апомиксис в природе и опыте. Новосибирск: Наука 1988. -214 с.

8. Ширяева Э.И., Ярмолюк Г.И., Кулик А.Г., Червякова Г.Г. Апомиксис у самоопыленных линий сахарной свеклы и использование его в селекции на гетерозис // Цитология и генетика. -1989, Т. 24.-№ 3.-С. 39-44
9. Ярмолюк Г.И., Белгородская С.П., Балков И.Я. Апомиксис сахарной свеклы // Апомиксис растений: состояние, проблемы, перспективы исследований. Саратов.-1994.-С. 166-168
10. Jassem B. Origin and reproduction of higher polyploids within the Corollinae section of the genus Beta // Genet. Pol.. 1980. Vol.19.P. 17-27.

Аннотация

УДК 633.63:581.163

Оценка тетраплоидных и анеуплоидных форм сахарной свеклы с целью получения апомиктических растений.

Л.П. Перфильева, А.Е. Манько, А.А. Яценко.

Продолжается изучение апомиксиса у культурной свеклы с использованием в качестве объектов тетраплоидных растений с расстроенным мейозом, а также анеуплоидов с 28, 30, 35, и 38 хромосомами, у которых кроме известных апомиктических механизмов выявлена новая форма апомиксиса - эндоспермальная эмбриония, всегда соседствующая с полиембрионией.

Annotation

UDC 633.63:581.163

Evaluation of tetraploid and aneuploid forms of sugar beet with the aim of obtaining apomictic plants.

L. Perfilyeva, A. Manko, A. Yatsenko

The research of cultured beet apomixis with the use of disturbed meiosis of tetraploid plants as an object and also aneuploids with 28, 30, 35, and 38 chromosomes is continued; apart from the known apomictic mechanisms, a new form of apomixis, namely endospermal embryony, always neighbouring polyembryony, is discovered.