

АПОМИКСИС КАК МЕТОД ПОЛУЧЕНИЯ ОДНОСЕМЯННЫХ ГИБРИДОВ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Л.В.Перфильева

Апомиксис рассматривается как альтернативный метод использования гетерозиса сахарной свеклы, который позволит длительно сохранить хозяйственно-ценные гетерозиготы в условиях семенного размножения сахарной свеклы. Получены апомиктические линии с хозяйственно-ценными признаками. Показаны результаты цитозэмбриологического анализа растений апомиктических линий

Амфимиксис, или обычный половой процесс, присущ более чем 80% покрытосеменных растений, а его результатом является потомство, сочетающее в себе признаки исходных родительских компонентов. При этом типе размножения спорофитное ($2n$) поколение формирует специализированные репродуктивные структуры - цветки, в которых осуществляются генетическая рекомбинация и редукция, слияние мужских и женских гамет, образование зародыша и триплоидного эндосперма.

При апомиксисе, который осуществляется на базе тех же морфологических структур, репродуктивный процесс коренным образом меняется: в отсутствие рекомбинации, возникает генетически стабильное клональное потомство, целиком и полностью воспроизводящее фенотип материнской формы. Апомиксис, как правило, сочетается с амфимиксисом в семяпочке одного и того же растения в такой степени, что уровень его экспрессии может варьировать от облигатного до факультативного. Этот тип воспроизводства обнаружен у более чем 370 родов цветковых растений, принадлежащих 96 семействам. [1]

До недавнего времени большинство исследователей считали, что апомиксис для возделываемой сахарной свеклы не характерен. Однако, согласно закону гомологических рядов Н.И.Вавилова, гомологические мутации генов с высокой степенью вероятности могут возникать в группах, подвергшихся в процессе эволюции дивергенции и утративших возможность обмена генетической информацией, за счет рекомбинаций.

Эти закономерности имеют непосредственное отношение и к сахарной свекле, поскольку род *Beta* (*Chenopodiaceae*), возникнув сотни лет тому назад, разделился затем на три естественные секции: - *Corollinae* (горная свекла), *Vulgaris* (свекла обыкновенная) и *Patellaris* (свекла Канарская), виды которых отличаются стабильностью популяций, единообразием признаков и свойств. Из всех перечисленных особого внимания заслуживает секция *Corollinae*, виды которой - *Beta lomatogona*, *B. trigyna*, *B. corolliflora* и *B. intermedia* - являются не просто дикими сородичами современной свеклы, но и носителями генов апомиксиса. [5]

Характерными признаками апомиктов являются: широкое географическое распространение, огромный внутривидовой полиморфизм, высокие жизнеспособность и конкурентоспособность, высокая семенная продуктивность в длительном ряду поколений, часто не зависящая от опыления и оплодотворения [4].

Таким образом, культурная сахарная свекла, имея единое происхождение с другими видами свеклы, в том числе и апомиктическими, безусловно содержит в своем генотипе гены, контролирующие апомиксис. Они не обнаруживаются на популяционном уровне, однако использование в экспериментах такого мощного фактора, как инбридинг, способного расчленять любую гетерозиготную популяцию на множество генотипов (линий), открывает широкие возможности для создания у сахарной свеклы апомиктически размножаемых форм. Задача исследователей должна заключаться лишь в поиске среди них особей с элементами апомиксиса.

Самые ранние сведения об апомиксисе у сахарной свеклы опубликованы в 1928 г. Обнаруженные автором в закрытых бутонах зародыши имели партеногенетическое и нуцеллярное происхождение, но их дальнейшая судьба прослежена не была. [4]

Последующие упоминания об этом типе размножения появились гораздо позже, в 60-70 гг. прошлого столетия, и касались в основном диких сородичей свеклы - видов секции *Cogollinae*, ставших впоследствии классическими объектами исследований по цитозембриологии и генетике апомиксиса [5].

Голландские исследователи скрещиванием *B. vulgaris* ($2n=36$) с апомиктической *B. intermedia* ($2n=36$). Возникающие в F₁ гекса-, пента- и октаплоидные растения при последующем размножении дали разнохромосомные формы, в том числе триплоиды, являющиеся, по мнению авторов, ярким доказательством способности дикарей к апомиктическому размножению. Гибридизацией диких апомиктических видов с культурными формами занимались и другие исследователи [3]. Таким образом, экспериментальные данные о наличии элементов апомиксиса у культурной свеклы немногочисленны.

Популяции, создаваемые на основе апомиктического размножения, надежно сохраняют во многих поколениях материнскую наследственность и высокую, независимую от опыления, семенную продуктивность. Апомиксис, таким образом, выступает в качестве «метода клонирования растений через семена» и способен играть важную роль в селекции в качестве ее эффективного инструмента. Апомиксис выявлен более чем у 1110 видов покрытосеменных растений, в основном представителей дикой флоры, и редко встречается у возделываемых культур. Однако с помощью методов инбридинга, экспериментального мутагенеза и отдаленной гибридизации у ряда культурных видов растений удалось создать формы с апомиктическим размножением.

В основе апомиктической репродукции лежат три главных механизма: апоспория, диплоспория и адвентивная эмбриония, проявляющие свое действие в семяпочках растений и приводящие в конечном итоге к формированию генетически точных копий материнского растения. Таким образом, апомиксис - это новое перспективное направление исследований, способное потенциально революционизировать сельскохозяйственное производство, существенно повысив его эффективность. С его помощью можно получать стабильно высокие урожаи возделываемых культур при длительном сохранении ценных качеств сортов. В силу специфических особенностей цитогенетического и эмбриологического порядков апомиксис позволяет неограниченно длительное время поддерживать комбинации желательных признаков, копировать любые генотипы и создавать растения с фиксирован-

ным гетерозисом путем придания перспективным селекционным образцам способности к апомиктическому размножению. Апомиксис позволяет также формировать нерасщепляющееся потомство от гибридов с уникальными признаками родителей и воспроизводить гибридные формы без привлечения МС аналогов.

В селекционной практике метод апомиксиса уже прошел проверку у ряда культур и полностью оправдал себя. Так, апомиктические сорта сорго, представляющие собой устойчивые популяции, занимают в США до 50% площадей. Созданы и заняли свою нишу в селекции высокогетерозиготные сорта-апомикты проса и риса, продуктивность которых превышает стандартные сорта на 71-83%. Высоким уровнем репродукции характеризуются некоторые апомиктические формы кукурузы, кормовых злаков и других видов сельскохозяйственных культур [2]

Для сахарной свеклы наиболее актуальной является перспектива овладения механизмом полного закрепления гетерозиса, поскольку у этой культуры, в силу свойственного ей перекрестного опыления, фиксировать гетерозис невозможно, а новые сорта с учетом двухлетнего цикла развития создаются за 18-20 лет. Наличие у сахарной свеклы апомиктически размножающихся форм позволило бы не только закреплять эффект гетерозиса межлинейных гибридов, но и вдвое сокращать сроки выведения новых сортов.

Громоздкое и трудоемкое семеноводство сахарной свеклы в связи с исключением необходимости изоляции линий и компонентов скрещиваний благодаря апомиксису может стать простым и дешевым.

Проблема апомиксиса в целом и у сахарной свеклы в частности, к сожалению, исследована недостаточно, что связано с отсутствием у большинства исследователей форм, обладающих апомиксисом.

Объектами большинства исследований стали формы с генной и цитоплазматической мужской стерильностью.

Автономный апомиксис ЦМС-линий обнаружила Е.Н.Малецкая [2], зафиксировавшая на эмбриологических препаратах 4-х и 8-ядерные зародышевые мешки в нераскрытых бутонах.

Приведенный обзор опубликованных данных свидетельствует о слабой изученности апомиксиса у сахарной свеклы, особенно в последнее время. Однако исследования такого рода чрезвычайно актуальны не только для разработки вопросов частной генетики сахарной свеклы, но и для использования апомиксиса в решении сложных селекционных задач, связанных прежде всего с созданием высокопродуктивных апомиктически размножающихся линий и сортов-апомиктов, внедрение которых в производство может коренным образом изменить всю технологию селекции сахарной свеклы.

Объектом исследования апомиксиса послужила коллекция инцухт-линий диплоидной сахарной свеклы, созданная с помощью последовательного самоопыления производственных сортовых популяций Белоцерковская одnoseмянная (I_6, I_7, S_1), диплоиды полученные с потомства анауплоидов 37X37.

Выращивание растений первого года жизни осуществляли в питомнике размножения опытных участков педагогического и сельскохозяйственного университетов г. Умани Черкасской области.

Принудительное самоопыление растений осуществляли путем изоляции

...пером, натянутым на проволочный каркас. Целью лучшего вызревания семян во второй половине лета бязевые изоляторы меняли на марлевые.

Склонность растений к апомиксису выявляли двумя способами:

- кастрацией цветков без последующего опыления, но с обязательной изоляцией цветочных побегов пергаментными «вертушками» (беспыльцевой вариант); завязываемость подсчитывали по соотношению кастрированных цветков и сформированных при отсутствии пыльцы семян;

- методом доминантного маркирования, разработанным Ш.Чейзом [64] для диагностики гаплоидов: кастрированные цветки предполагаемых апомиктов (генотип rr) опыляли пыльцой маркирующей линии (краснолистная немецкая популяция *Rotblatt* или обычная - столовая свекла, обе - с генотипом RR). Наличие в потомстве F_1 зеленых растений свидетельствовало о присутствии в испытуемом материале элементов апомиксиса:

- без опыления;
- кастрация цветков + опыление пыльцой маркера;
- принудительное самоопыление (инцухт);
- свободное опыление.

На каждом растении отбирали по 10 побегов: 5 - для ручной кастрации и 5 - для получения самоопыленного потомства, остальные ветви куста оставляли свободноцветущими.

Кастрацию проводили вручную за 3-4 дня до цветения, когда пыльца находилась на одноядерной стадии и не могла участвовать в оплодотворении; контролируемую гибридизацию осуществляли через 3-5 дней после кастрации.

Идентификацию склонных к апомиксису растений с исходной материнской формой осуществляли путем сравнительного анализа спектров изоферментов эстеразы молодых листьев.

Плоидность апомиктических растений определяли путем анализа числа хромосом в клетках апикальной меристемы зачаточных листочков проростков, мацерированных в смеси концентрированной соляной кислоты и этилового спирта (1:1) и окрашенных 2% ацето-орсеином [4].

В качестве контрольных использовали растения сорта-популяции Белоцерковская односемянная.

Полученные результаты обрабатывали общепринятыми статистическими методами на персональной ЭВМ АВМ РС/АТ.

Эмбриогенез растений изучали на интактных семяпочках, фиксированных в растворе Карнуа (этанол + ледяная уксусная кислота, 3:1 и спирт-хлороформенной смеси (2:1), начиная с 1-2 суток до кастрации и в течение 10-20 дней после кастрации цветков. Постоянные препараты готовили по общепринятой методике с последующим их окрашиванием пиронином.

Сахарная свекла - двухлетнее перекрестноопыляющееся растение, у которого механизмом поддержания ксеногамии является генетически обусловленная несовместимость, т.е. неспособность растений с функциональными гаметамы завязывать семена от самоопыления.

Для сахарной свеклы характерно наличие в завязи цветка одной амфитропной битегмальной крассинуцеллярной семяпочки с мощно развитой выстилающей тканью - нуцеллусом. Археспорий этого растения может быть одно- и многоклеточным, как и формирующиеся из него зародышевые меш-

состоящий из яйцеклетки и двух синергид, в центре - два полярных ядра. В нижней, халазальной, части формируются три ромбовидные антиподы.

Грушевидной формы синергиды, называемые иначе вспомогательными клетками, относятся к долгоживущим образованиям, полярные ядра обычно сливаются в одно центральное до оплодотворения, антиподы способны сохранять первоначальную структуру достаточно долго - вплоть до появления глобулярного (шаровидного) зародыша. Представителям рода *Beta*, к которым относится сахарная свекла, свойственно особое развитие нуцеллуса, который по мере накопления в его клетках крахмальных зерен превращается в специфическую питательную ткань — перисперм, характерную для представителей порядка центросеменных.

Зародышевые мешки нормальной свеклы достигают окончательного развития за 1-2 дня до начала цветения и сохраняют первоначальную структуру 7-8 дней. При отсутствии оплодотворения первыми дегенерируют синергиды, становящиеся по мере углубления процесса прозрачными бесформенными образованиями. Чуть позднее лизируют антиподы, яйцеклетка способна быть функциональной до 10 дней и более.

Эмбриогенез у нормальной свеклы протекает по типу маревых. Возникающая в результате сингамии зигота развивается далее лишь при наличии в зародышевом мешке нескольких ядер эндосперма, как правило, нуклеарного. В процессе развития зиготический зародыш проходит обычные для свеклы стадии морфогенеза - булавовидную, шаровидную, сердцевидную. В зрелом семени (на 20-й день развития) зародыш дугообразно охватывает находящийся в центре семяпочки нуцеллус, от эндосперма остаются только два ряда клеток на периферии первичного корешка.

Эмбриональное развитие апомиктов происходит как в пределах археспориальной ткани с образованием диплоспорических зародышевых мешков, так и в спорофитной ткани, дающей затем апоспорические зародышевые мешки и адвентивные проэмбрионы, главным образом нуцеллярные. Наличие эндосперма в зародышевых мешках является одним из необходимых условий для развития апомиктических зародышей на самых ранних этапах их становления, позднее функция их питания переходит к перисперму.

У основной массы растений линии в закрытых бутонах за сутки до кастрации цветков апомиксис проявлялся в виде самостоятельно делящихся яйцеклеток, дающих затем партеногенетические зародыши. Через 2-4 суток после кастрации большая их часть достигала стадии 10-20 клеток.

Что касается антипод, то эти клетки помимо способности к партеногенезу могут обладать секреторной функцией, служить источником запасных питательных веществ, участвовать в передаче метаболитов из нуцеллуса в центральную клетку - продукт слияния полярных ядер. Исследования ультраструктуры антипод у некоторых растений подтвердили их тенденцию к превращению в зародыши. Показано, что на апикальных концах этих клеток отсутствует полисахаридная оболочка, поэтому контакт со вторичным ядром зародышевого мешка здесь осуществляется исключительно плазмалеммами. У растений-амфимиктов это обеспечивает свободное продвижение мужских спермиев к женским клеткам, у апомиктически размножающихся растений антиподальные клетки приобретают способность к развитию зародышей без оплодотворения. [3].

ды, как правило, дегенерируют, но могут делиться митотически, с образованием бесформенных клеточных комплексов без признаков последующей дифференциации. Вместе с тем замечено развитие антиподальных зародышей далее глобулярной стадии.

У изученных нами линий свеклы три крупных антипода всегда располагались в халазальном конце зародышевого мешка. Большая часть антиподальных клеток проявляла тенденцию к дальнейшему эмбриональному росту. Делясь митотически, они продуцировали как неорганизованную эмбриональную массу, так и зародыши. Те и другие также служили источниками полиэмбрионии и часто соседствовали с располагающимися здесь же нуцеллярными (адвентивными) зародышами. Следует, однако, заметить, что и у сахарной свеклы антиподальные проэмбрионы никогда не достигали полной зрелости и в процессе развития рано или поздно гибли.

Главной причиной их дегенерации, безусловно, явилось отсутствие эндосперма, осуществляющего функцию питания зародышей на всех этапах развития, но особенно значимого на самых ранних. У растений изученной линии во всех без исключения зародышевых мешках отсутствовали деление вторичного (центрального) ядра и последующий эндоспермогенез. И хотя мы наблюдали сравнительно легкое развитие партеногенетических (из яйцеклетки) зародышей, они тем не менее тоже погибали из-за отсутствия необходимого питания. Более частое обнаружение ранних стадий развития зародышей из антипод, безусловно, свидетельствует о весьма ограниченных возможностях последующего полноценного развития этих клеток. Есть мнение что если бы апогаметийные зародыши существовали несколько дольше, они вполне могли бы достигнуть нормальной зрелости, поскольку у сахарной свеклы на более поздних этапах развития семяпочки возникает перисперм - иная питательная ткань, являющаяся продуктом жизнедеятельности нуцеллуса, но имеющая равный статус с эндоспермом [3].

У инцухт-линии И-6, полностью стерильной по пыльце, при самоопылении не отмечено завязывания плодов. При свободном опылении в пределах семьи и наличии на рыльцах пестика в основном небольшого количества стерильной пыльцы у отдельных биотипов происходило образование до 49 % семяпочек с нормально развитыми зародышами, а в среднем это составило 30,8 %, что свидетельствует об их апомиктичном происхождении скорее псевдогамного типа. Подтверждением этому служит почти полное отсутствие образования пыльцевых трубок в тканях пестика.

По современным представлениям апомиксис имеет прогрессивное значение в эволюции покрытосеменных растений. Характерные признаки его: отсутствие редукционного деления, способность яйцеклетки и других клеток зародышевого мешка давать зародыши без оплодотворения, развитие эндосперма без оплодотворения, образование женского гаметофита или зародышей из соматических клеток зародышевого мешка и другие контролируются сочетанием ряда генов.

Использование в селекции сахарной свеклы могут получить три ступени апомиксиса: 1) спорадическое прохождение через апомиктичное размножение — гаплоидный апомиксис; 2) факультативный апомиксис; 3) полная замена полового размножения на апомиктичное — облигатный апомиксис. Последний пока не обнаружен у сахарной свеклы. При факультативном апо-

миксисе сочетаются половое и апомиктичное размножение, в результате возможны перекомбинации. При облигатном апомиксисе гетерозиготные генотипы сохраняются ценой потери эволюционной пластичности. Скорее всего найдет применение в селекции сахарной свеклы первая и вторая его разновидности, но степень проявления факультативного апомиксиса еще недостаточна.

В изученном материале были выявлены отдельные элементы апомиксиса, а в некоторых случаях разные его формы, но зародыши в семяпочках возникли в результате разных способов размножения — полового и апомиктичного.

В процессе эмбриогенеза отклонения прежде всего выражаются в сильном развитии археспория и питательных тканей – нуцелуса и эндосперма, представляемых многоклеточной свежей тканью, что объясняется плохим оттоком питательных веществ вследствие замедленного развития эндосперма семени.

Наблюдалось сочетание разных форм апомиксиса: адвентивная эмбриония, апогаметия и партеногенез.

Не все обнаруженные апомиктичные зародыши достигают полного развития, часть из них погибает в процессе эмбриогенеза. В результате проведенной работы выделены формы растений, обладающие регулярным частичным факультативным апомиксисом, которые будут использованы в селекции для закрепления гетерозиса при создании высокоурожайных и сахаристых сортов и гибридов сахарной свеклы.

При изучении выделенных из семяпочек зародышевых мешков инцухт-линий (I_6 , I_7 , S_1) установлена нуцеллярная эмбриония и полиэмбриония. В одном зародышевом мешке присутствовали половой и апомиктичный зародыши. Апомиктичный зародыш располагался ниже полового или в халазальной части зародышевого мешка.

Апомиктичные зародыши формировались ниже нормального яйцевого аппарата или дегенирирующего. В зародышевом мешке или перед ним обнаруживались одна или несколько крупных клеток из которых в последствии образовывались апомиктические зародыши. Часто наблюдали образование зародышей в виде «шара» с подвесками или без них. В халазальной части зародышевого мешка отмечали образование безклеточной ткани с густой цитоплазмой и крупными ядрами. На более поздних стадиях развития верхней части зародышевого мешка наблюдали зародыши повернутые к микропиле или лежащие боком. Кроме адвентивной амбрионии были выделены растения, у которых возможен нередуцированный партеногенез. У инцухт-линий сахарной свеклы близкородственного размножения выявлены антиподиальная апогаметия, нуцеллярная эмбриония и связанная с ними полиэмбриония. Иногда в тканях эндосперма формируются зародышевые мешки с собственным эндоспермом.

Эндосперм у апомиктов неоднороден, отмечены различия по величине и форме ядер и числу ядрышек. Им свойственно также образование в халазальной части зародышевого мешка ценоцитов (безклеточной ткани с густой цитоплазмой, крупными ядрами и иногда многочисленными ядрышками, выполняющей гаусториальные функции). Ценоциты являются эмбриологическим признаком апомиксиса. Такой материал может быть источником апомиктичных диплоидов и полиплоидов.

В потомстве анеуплоидов половые и апомиктические зародыши находятся в микропеллярной зоне зародышевых мешков. Однако располагаются апомиктические зародыши значительно ниже амфимиктических зародышей или в средней части зародышевого мешка. Инициальные клетки образуются в тканях нуцеллуса. Такие случаи апомиксиса у анеуплоидов можно отнести к нуцеллярной эмбрионии. Половые зародыши вскоре дегенирируют, что вызвано генетическими причинами нарушений геномного состава. Апомиктические зародыши могут при этом развиваться нормально если растение образовавшие их обладает необходимой жизнеспособностью.

В потомстве анеуплоидов а также у дигаплоидов наблюдаются значительные отклонения в макроспорогенезе при развитии зародышевых мешков, число ядер которых бывает меньшим или большим обычного при частом нарушении полярности в их расположении. Иногда дальнейшие развития восьмиядерного ценоцита тормозиться задержкой процесса клеткообразования или окончательного формирования яйцевого аппарата и вторичного ядра центральной клетки, без чего оплодотворение у сахарной свеклы не происходит. Недоразвитость зародышевых мешков ведет к их отмиранию, но слияние полярных ядер может происходить иногда в первые дни цветения, обеспечивая, при некотором отставании дальнейшее развитие семязпочки.

Из других отклонений следует отметить нередкое отсутствие оболочек в клетках зародыша и эндосперма. При слабом проявлении этого отклонения зародыш сохраняет свою форму и все клетки остаются тесно соединенными поверхностными слоями цитоплазмы.

Недоразвитость зародышевых мешков отсутствовала у дигаплоидов, но неслияние полярных ядер обнаружено у дигаплоидов, хотя никогда не наблюдалось у диплоидной свеклы.

Изучение анеуплоидии обнаружило большое генетическое разнообразие исходного материала и широкий формообразовательный процесс, связанный с этим явлением. Среди анеуплоидов иногда появляются самые необычные растения, мало похожие на сахарную свеклу, свидетельствующие о большом генетическом разнообразии исходного материала. Спектр варьирования включает дефективные, с расширенными, репродуктивными функциями особи до мощных, высокопродуктивных растений.

Главным в анеуплоидии является не число хромосом, а внутренне преобразование организма в результате геномных нарушений при слиянии анеуплоидных гамет. При одинаковом количестве хромосом генетическое содержание их неидентичное, так как играет роль не только число хромосом, но и их индивидуальность, а также соотношение гомологичных хромосом. Такое изменение может произойти с любыми хромосомами набора и в любом сочетании, что определяет спектр варьирования этих форм.

При дальнейших скрещиваниях геномные нарушения анеуплоидов все увеличиваются, сопровождаясь изменениями генного баланса в зависимости от количества и соотношения составляющих их хромосом. Это наблюдается и в потомствах дигаплоидных растений, с одной стороны очень стабильных по числу хромосом при дальнейшем их размножении и, с другой - очень отличающихся от обычных диплоидов как по внешним признакам, так и по течению генеративных процессов, образованию и всхожести семян, продуктивности. При таком варьировании выделяются растения с хорошими показателями.

В изученных материалах в разной степени проявляются отдельные элементы апомиксиса.

При проведении комплексных, селекционно-генетических и цитозембриологических исследований по накоплению и выделению апомиктичных материалов из инцухт-линий были получены определенные результаты: выделены номера, обладающие регулярным факультативным апомиксисом, количество апомиктивных зародышей у которых колебалось от 8 до 45 %. Эти результаты свидетельствуют об эффективности применяемых методов по дифференциации и накоплению элементов апомиксиса у сахарной свеклы.

Апомиксис среди анеуплоидных растений вызван генетическими причинами, свидетельствующими о глубоком нарушении у них генеративного развития вследствие геномных и генных перестроек.

Самоопыление и близкородственное размножение способствуют возникновению апомиксиса у сахарной свеклы. Целенаправленный отбор в сочетании с цитозембриологическим контролем позволит усилить отдельные его элементы.

Список литературы

1. Поддубная-Арнольди В. А. Цитозембриология покрытосеменных растений: основы и перспективы. М., 1976. - 508 с.
2. Сейлова Л. Б. Апомиксис у сахарной свеклы и его использование в практической селекции: Автореф. дис, ...докт. биол. наук. Алматы, 1996. 46 с.
3. Солнцева М. П. Проблемы апогаметии // Ботан. журнал. 1999. Т.84.- №8.- С. 1-23.
4. Ширяева Э. И., Ярмолюк Г. И., Кулик А. Г., Черепкова В. В. Апомиксис у самоопыленных линий сахарной свеклы и его использование в селекции на гетерозис // Цитология и генетика.- 1989. Т.24.- №3. С. 39-44.
5. Jassem B. Apomixis in the genus Beta // Apomixis Newsletter. 1990. N19. P. 7-23.

Анотація

Апоміксис розглядається як альтернативний метод використання гетерозису цукрових буряків, який дозволяє довго зберігати цінні господарські гетерозиготи в умовах насінневого розмноження. Отримані апоміктичні лінії мають цінні господарські ознаки. Показані результати цитозембриологічного аналізу рослин апоміктичних ліній.

Annotation

Apomixis is considered to be an alternative method of using heterosis of sugar beets, which makes it possible to keep commercially valuable heterozygotes when sugar beets are propagated with seeds. Apomixis lines with agronomic characters were obtained. The valuable results of the cytoembriological analysis of plants of apomixis lines were shown.