

Апомиксис у сахарной свёклы (*Beta vulgaris* L.). Обзор отечественных и зарубежных исследований

М.А. БОГОМОЛОВ, д-р с/х. наук (e-mail: bogomolov47@bk.ru)

ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сахарной свёклы и сахара имени А.Л. Мазлумова»

Введение

Известно, что у растений существует два основных способа репродукции: половой, характеризующийся образованием потомства при слиянии мужских и женских гамет, а также бесполой, к которому относится вегетативное размножение, когда не происходит образования гамет. Наряду с этими способами размножения растения обладают ещё одним, третьим способом размножения: это апомиксис, происходящий без участия мужских гамет.

Как отмечает Т.Б. Батыгина [2], «семенное размножение представляет собой тип размножения, возникший в ходе эволюции, в результате которого произошло объединение двух противоположных репродуктивных процессов — бесполого и полового. Одним из важнейших признаков семян является их генетическая гетерогенность, обусловленная разным происхождением зародыша. Семена могут содержать половые зародыши, образующиеся благодаря половому процессу, связанному с мейозом и оплодотворением. Этот механизм является главным источником рекомбинации генов, обуславливающим наследственную изменчивость. Однако новое поколение растений может также развиваться из семян, в которых соматические зародыши образуются без оплодотворения. Соматические зародыши могут

возникать различными путями, такими как монозиготическая, кливажная, нуцеллярная и интегументальная эмбриоидогения. Кроме того, адвентивные зародыши образуются на базе апоспории и диплоспории (гаметофитного апомиксиса)».

Значение апомиксиса и мировой опыт его исследований

Селекционное значение экспериментального получения устойчивого апомиксиса трудно переоценить. Считается перспективным использование апомиксиса в селекции при закреплении гетерозиса и других уникальных свойств гибридов, получение из гаплоидов апомиктов, гомозиготных линий и их аналогов с ЦМС, размножение семенами сложных полиплоидов. Апомикты практически не нуждаются в опылении и поэтому формируют однородное матроформное потомство, обладающее высокими жизне- и конкурентоспособностью, повышенной семенной продуктивностью.

Апомиксис — тип размножения, исключающий слияние родительских гамет, а именно такой способ семенной репродукции, который происходит только с участием женских гамет. Данный способ размножения позволяет получать абсолютные генетические копии материнского растения, иначе говоря — это созданная самой природой технология клонирования.

Апомиксис охватывает более 1 000 видов покрытосеменных и широко распространён в растительном мире в основном у представителей дикой флоры и редко встречается у культурных растений.

В последние годы существенно возрос интерес к проблеме апомиксиса в рамках мирового сообщества учёных, что связано с работами Вейн Хана, работающего с жемчужным просом в США и Ива Савидана, очень быстро повторившего путь гибридизации кукурузы с трипсакумом (совместный проект Международного института пшеницы и кукурузы в Мексике). Приоритет в разработке технологии получения апомиктической кукурузы принадлежит российским учёным из Новосибирска. Кроме того, генетикой апомиксиса успешно занимаются на модельных объектах в Австралии и Европейском союзе [3].

Изучение апомиксиса у сахарной свёклы

До последнего времени апомиксису у сахарной свёклы уделялось недостаточное внимание, особенно на диплоидном уровне. Одной из причин такого отношения явилось то, что у сахарной свёклы способность к апомиктическому способу размножения в естественных условиях выражена слабо.

Впервые образование апомиктических зародышей у сахарной свёклы наблюдал Н.В. Фаворский [5].

Начало гибридизации дикой апомиктической свёклы с *B. vulgaris* было положено работами ряда учёных [1, 7]. Однако в этих трудах ещё не ставилась цель получения апомиктического гибридного потомства.

Первые сведения о размножении апомиктическим путём диких видов рода *Beta* принадлежат К. Барока [16]. Им были проведены самоопыление полиплоидных форм секции *Corollinae* и кастрация их без опыления для проверки степени распространения апомиксиса в исследуемом материале. Приводимые им данные показывают, что почти все полиплоидные растения формируют семена без оплодотворения, точно сохраняют плоидность материнских форм: потомство от диплоидов было диплоидным, от тетраплоидов — тетраплоидным и т. д. На основании этого автор сделал вывод об утере в той или иной степени полиплоидами способности размножаться половым путём и о замене её апомиктическим способом размножения. Однако вид апомиксиса автором не установлен.

Попытки получения апомиктических гибридов принадлежат голландским учёным [18], которые проводили скрещивания тетраплоидной сахарной свёклы с диким апомиктическим видом *B. intermedia Bunge* ($2n = 36$). Однако доказательства на тот или иной способ апомиксиса, а также его описания они не приводят.

Наиболее полная работа по получению апомиксиса у диких видов и изучению процессов микро- и макроспорогенеза у гибридов с сахарной свёклой связаны с именами польских учёных [19]. Ими установлены наличие полного или частичного апомиктического размножения у следующих диких видов свёклы: *B. corolliflora Zoss.*, *B. lomalogona L.*, *B. trigyna W. et K.*

При гибридизации культурной свёклы с дикими апомиктическими полиплоидами были получены

апомикты, обладающие апоспорицей, т. е. развитие зародышевого мешка происходило из соматических клеток нуцеллуса и интегументов. Для *B. trigyna W. et K.* более характерен диплоспорический способ размножения, т. е. развитие зародышевого мешка происходит из клеток археспория [8]. Для *B. lomalogona L.* наиболее общей чертой является образование апоспорических зародышевых мешков, отмечается также развитие адвентивных зародышей из ткани нуцеллуса и интегументов. При этом апомиксис у *B. lomalogona* ($2n = 18$) носит автономный характер, так как уже в бутонах можно обнаружить проэмбрионы и лишённые эмбрионов зародышевые мешки с развивающимся эндоспермом.

Заимствованию элементов апомиксиса у дикой свёклы *B. lomalogona L.* ($2n = 36$) посвящена работа Т.С. Араповой [1]. Она установила, что в отличие от правильного микроспорогенеза, выявленного у диплоидного вида, у тетраплоидного вида микроспорогенез идёт более неравномерно. Наблюдавшиеся аномалии на стадии тетрад, разнородность пыльцы на одноядерной стадии развития говорят об апомиктическом способе размножения вида *B. lomalogona L.* Множественность археспория способствует тому, что в семяпочке может находиться несколько инициальных клеток, преобразующихся в половые и неполовые зародышевые мешки. В одной и той же семяпочке наблюдались апомиктические, образовавшиеся за счёт нарушений макроспорогенеза, и половые зародышевые мешки на разных стадиях развития.

Элементы апомиксиса были установлены у анеуплоидов из потомства тетраплоидов, обладающих специфической эмбриональной мутацией, выделенной из сорта Ялтушковская односемянная [4]. При изучении эмбрионального развития этих форм установ-

лено, что наряду с формированием половых зародышей отмечена нуцеллярная и интегументальная эмбриония, а также партеногенез, апогаметия, апоспория.

При изучении эмбриогенеза анеуплоидных форм Белоцерковской односемянной сахарной свёклы, полученных от тетраплоидов с расстроенным процессом мейоза, образующих анеуплоидные гаметы, был обнаружен апомиксис у анеуплоидов с различным числом. Наиболее часто это явление обнаруживалось у анеуплоидов $2n = 37$, $2n = 38$. Зафиксирована дегенерация половых зародышей при мощном развитии апомиктических на 12-й день развития. Клетки полового зародыша булавовидной формы бедны цитоплазмой, сжаты и тесно окружены тканью эндосперма, тогда как апомиктический зародыш сердцевидной формы с крупным подвеском хорошо развит и имеет вполне нормальный вид. Клетки полового зародыша разобщены, что указывает на их ненормальное строение и неизбежную дегенерацию, в то время как апомиктический, имеющий сердцевидную форму, хорошо развивается.

У анеуплоидов $2n = 28$, $2n = 30$, $2n = 35$ случаи апомиксиса встречались реже. Зародышевые мешки явно отстают в развитии. Апомиктические зародыши едва начинают принимать форму «сердца», тогда как к этому сроку (16 дней) семядоли должны достигать хотя бы середины зародышевого мешка.

Переход от полового размножения к апомиктическому происходит при некоторой задержке в развитии, что, возможно, объясняется новообразованием анеуплоидной сахарной свёклы. Апомиксис среди анеуплоидных растений, безусловно, вызван генетическими причинами, свидетельствующими о глубоком нарушении у них генеративного развития вследствие имеющихся геномных и генных перестроек.

Апомиктическое развитие зародышей было обнаружено у сахарной свёклы с генной и цитоплазматической мужской стерильностью, у анеуплоидных форм и самоопылённых линий [4] и др.

Авторами было установлено, что апомиксис у сахарной свёклы чаще возникал во вновь созданных нестабильных формах и в потомстве от близкородственного размножения, где наблюдались нарушения генеративного развития, приводящие к рекомбинации генов и появлению элементов апомиксиса. Линии с элементами апомиксиса характеризовались нарушениями процесса мейоза, высокой стерильностью пыльцы и завязыванием семян под изоляторами при полной стерильности пыльцы.

Наблюдалось сочетание разных форм апомиксиса: нуцеллярная и адвентивная эмбриония, полиэмбриония, апогаметия и партеногенез. В эмбриогенезе обнаружена специфическая эмбриональная мутация «отгиб микропилярного конца семязачатка», что приводит к её расщеплению и образованию псевдоблизнецов. Установлена связь образования близнецовых семязачатков и полиэмбрионии с апомиксисом. Авторы делают заключение о том, что использование в селекции сахарной свёклы могут получить три ступени апомиксиса: спорадическое прохождение через апомиктическое размножение — гаплоидный апомиксис; факультативный апомиксис; полная замена полового размножения на апомиктическое — облигатный апомиксис. Последний пока не обнаружен у сахарной свёклы. Есть мнение, что облигатного апомиксиса не существует в природе. При изучении апомиксиса в разных материалах сахарной свёклы ещё много неясного в возникновении этого способа размножения, автономного или индуцированного, наследственной его передачи, характера опыления (и многое другое) отмечают авторы.

Влияние инбридинга на репродуктивное развитие сахарной свёклы исследовала Т.П. Жужалова [5]. При сравнительном изучении мегаспорогенеза на формирование зародышевого мешка у самоопылённых линий она выявила способность нуцеллуса закладывать и формировать несколько спорогенных клеток, преобразующихся последовательно в мегаспороциты, а затем в зародышевые мешки. При этом помимо формирования основного зародыша обнаружено образование эмбриоидов и синергид из клеток нуцеллуса, а зародышевых мешков — из клеток эндосперма, что является характерным признаком апомиксиса. Это дало возможность предположить, что самофертильные линии сахарной свёклы наряду с амфимиксисом обладают элементами апомиктического размножения, а длительный инбридинг усиливает этот процесс.

В теоретическом плане агамоспермию или бесполое семенное размножение (апомиктический) способ семенной репродукции изучали новосибирские учёные [1, 6, 7 и др.]. Они установили, что агамоспермия у сахарной свёклы встречается довольно часто и поэтому может рассматриваться как новый тип самофертильности (саморепродукции) и как новый способ инбридинга.

Кроме того, Е.Н. Малецкая [6] делает вывод о том, что «возможно резкое повышение завязываемости семян в условиях высокогорья объясняется не только псевдосовместимостью, но и индукцией пыльцевыми зёрнами с пониженной оплодотворяющей способностью эмбриогенеза клеток зародышевого мешка». Исследования показали, что полустерильная пыльца играет роль индуктора при образовании апомиктических семян, фертильная же пыльца на собственном растении вызывает реакцию несовместимости. При этом наблюдаются различия в способах формирования семян как в пределах одной линии, так

и в пределах одного растения, что подтверждает гипотезу динамического равновесия между апомиксисом и амфимиксисом.

Значительное внимание апомиксису уделила в своих исследованиях Л.Б. Сеилова [8]. Однако она пришла к выводу об апомиктическом формировании метроморфного потомства на основании скрещиваний многосемянных образцов с маркированным тестером и отборе в потомстве зеленоокрашенных растений. Известно, что данный метод был применён О. Босемарком в 1971 г. [17] и другими исследователями при получении гаплоидов у сахарной свёклы с целью создания гомозиготных линий.

Влияние гамма-облучения пыльцы на возникновение апомиксиса

Влияние гамма-облучённой пыльцы на оплодотворяющую способность и формообразовательные процессы у сахарной свёклы впервые исследовали учёные ВНИИСС. Полученные ими результаты показали, что с увеличением дозы облучения снижается активность роста пыльцевых трубок, уменьшается число проникающих в семязачаток и снижается завязываемость семян [9]. Авторы наблюдали образование зародышей и семян при опылении пыльцой, облучённой в дозах 300 и 1000 Гр. При проращивании семян были выявлены проростки с высокой гомозиготностью по маркерным генам *Me-1*, *Adh-1*, *Mdh-1*, *Gdh-1* и явно выраженными морфологическими признаками материнской формы [9, 11].

Дальнейшие исследования, проведённые с использованием гамма-облучённой пыльцы диких форм свёклы — *Beta corolliflora* Z. ($2n = 36$) и *Beta trigyna* W. et K. ($2n = 54$) позволили получить в потомстве раздельноплодные самостерильные, самофертильные, склонные к апомиктическому

способу семенной репродукции линии сахарной свёклы [18].

Таким образом, анализ полученных данных свидетельствует о том, что апомиксис у сахарной свёклы чаще проявляется там, где возникают различного рода нарушения в генеративном развитии организма, приводящие к рекомбинации генов. Он может проявляться там, где происходят различного рода нарушения в нормальном половом процессе или в случае его временной утраты (наличие элементов апомиксиса у стерильных форм растений). К сожалению, проблема апомиксиса у сахарной свёклы пока далека от настоящего понимания, что связано с недостаточной изученностью многих научных аспектов проблемы: цитозембриологических, физиолого-биохимических и особенно генетических.

Направления развития устойчивого апомиксиса

Для получения направленного, устойчивого апомиксиса существуют несколько направлений [12]:

- поиск доноров у диких форм;
- получение гаплоидов в культуре *in vitro* из неоплодотворённых семян;
- соматический эмбриогенез;
- индукция апомиксиса путём создания эмбриомутантов в культуре семян методом вычленения зародышевых мешков;
- гаплоидный апомиксис (нередуцированный партеногенез).

Среди разных подходов к получению апомиктичных форм заслуживает внимания индуцированный диплоидный апомиксис с использованием облучённой высокими дозами гамма-радиации пыльцы диких форм. Данный метод был апробирован на винограде [13], табаке [14] и др.

Методика и обсуждение

В своих исследованиях мы постарались, насколько это возможно, решить проблему апомиксиса у сахарной свёклы и подойти вплот-

ную к созданию гетерозисных гибридов с участием апомиктичных гамма-линий, заимствуя элементы апомиксиса у диких форм свёклы секции *Corollinae*: *Beta corolliflora* Z. и *Beta trigyna* W. et K.

Диплоидный апомиксис у сахарной свёклы индуцировали по схеме, приведённой в разработанном нами способе [11], — путём опыления мужскостерильных растений сахарной свёклы пылью диких форм свёклы: *B. corolliflora* ($2n = 36$) и *B. trigyna* ($2n = 56$), облучённой высокими дозами гамма-радиации. Пыльца блокирует нормальное оплодотворение и стимулирует яйцеклетку к апомиктическому размножению.

Морфо-генетический анализ семенного потомства (M_1) на стадии проростков позволил нам выделить растения, наследующие признаки материнской и отцовской форм.

Наличие в потомстве M_1 форм с рецессивным геном зелёной окраски гипокотыля (*г*) указывает на апомиктический способ его формирования, что подтверждается данными генетического анализа проростков методом электрофореза энзимов, контролирующих у растений синтез ферментов — алкогольдегидрогеназы, мальт-фермента и малатдегидрогеназы НАД-зависимой, которые были идентичными материнской форме.

В потомстве M_1 по ферменту Me-1 обнаружено 6 генотипов, наследующих материнскую форму, т. е. 6 апомиктов.

При исследовании развития пыльника и мужского гаметофита у апомиктичных форм отмечены признаки, характерные для растений с ЦМС, которые выражались в гипертрофии ядер и клеток тапетума, образовании тапетального периплазмодия и его патологической вакуолизации, выпячивании периплазмодия внутрь пыльцевого гнезда пыльника, дегенерации содержимого пыльника, отсутствии фиброзного слоя и т. д.

Изучение процесса мейоза при микроспорогенезе у апомиктичных форм показало, что основные стадии мейоза проходили без существенных нарушений по классической схеме, в результате чего формировались нормальные одноядерные микроспоры. Далее развитие микроспор в большинстве случаев останавливалось на одноядерной стадии, процесс гаметогенеза не происходил и микроспоры дегенерировали. Количество стерильных микроспор у исследуемых растений колебалось от 93,5 до 100 %. Прорастание микроспор на рыльцах пестиков у апомиктов с ЦМС в условиях изоляции не наблюдалось. Как свидетельствуют полученные данные, апомиктичные линии имеют цитоплазматическую мужскую стерильность, которая была унаследована от исходных материнских форм, что исключало возможность развития зародышей вследствие самооплодотворения.

Согласно нашим исследованиям и литературным данным [5, 9, 15], процесс мегаспорогенеза у сахарной свёклы начинается с заложения в апикальной части нуцеллуса многоклеточного археспория, одна из клеток которого преобразуется в мегаспороцит — материнскую клетку мегаспор. У исследованных нами апомиктичных гамма-линий сахарной свёклы начальные этапы мегаспорогенеза, связанные с заложением археспория и выделением мегаспороцита, происходили аналогично с амфимиктичными растениями. Но в процессе дальнейшего развития у апомиктичных гамма-линий были выявлены некоторые отклонения от нормы, выражающиеся в нарушении или отсутствии процесса мейоза. В результате образования тетрады мегаспор не происходило, и одноядерный зародышевый мешок формировался непосредственно из мегаспороцита. Об этом свидетельствовало отсутствие остатков дегенерирующих мегаспор у подобных

зародышевых мешков. Данные нарушения были обнаружены у 17 % зародышевых мешков изучаемых апомиктичных линий. По заключению группы учёных [4, 5], подобное явление наблюдается при таком типе апомиксиса, как диплоспория, в результате чего формируются зародышевые мешки, все ядра которых имеют нередуцированное число хромосом. Это позволило нам предположить, что зародышевый мешок изучаемых апомиктичных форм развивается из нередуцированного мегаспороцита, вследствие диплоспории. Диплоспорические зародышевые мешки морфологически сходны с гаплоидными зародышевыми мешками Polygonum-типа и являются биполярными, восьмиядерными, семиклеточными.

Изучение процессов эндоспермогенеза позволило нам установить следующее: апомиксис у исследуемых гамма-линий носит автономный характер, на что указывает формирование эндосперма без оплодотворения.

Наряду с нормально развивающимся эндоспермом у апомиктов отмечались аномалии в его формировании. Это выражалось в замедлении развития, преждевременной дегенерации. Характерной особенностью было образование ценоцитов, которые, согласно литературным данным [9], являются эмбриологическими признаками апомиксиса. В ряде случаев у изучаемых апомиктичных форм отмечалось развитие эндосперма без зародышей. Подобные нарушения связаны, вероятно, с тем, что при апомиксисе такие явления, как выпадение мейоза, автономность, неслияние полярных ядер существенно изменяют ploidy эндосперма. А это ведёт к значительным аномалиям или к полной остановке развития эндосперма, что часто влечёт за собой гибель зародыша.

У растений апомиктичных гамма-линий зародыши формируются

в результате диплоидного партеногенеза, т. е. из неоплодотворённых яйцеклеток. В единичных случаях отмечалось развитие зародышей из синергид и антипод. Среди дифференцированных зародышей были выявлены зародыши, не прошедшие дифференциации, обнаружены зародыши с многочисленными аномалиями, имеющими деформированные корешки, дегенерирующие, сросшиеся или искривлённые семядоли. В некоторых случаях отмечалось образование соматических зародышей из клеток интегументов семязачатков. Элементы апомиксиса проявлялись также в единичных случаях в виде синергидной и антиподальной апогамии, интегументальной эмбрионии, вызывающих явление полиэмбрионии, которое выражается в формировании нескольких зародышей в одном семени.

Апомиксис и амфимиксис надо рассматривать во взаимодействии, так как они находятся под общим генетическим контролем. Поэтому для каждого рода, каждого вида, каждой культуры необходимо подбирать индивидуальные критерии идентификации апомиктичных растений и определять типы апомиксиса.

Критерии идентификации апомиктичных растений сахарной свёклы

В частности, для сахарной свёклы критериями идентификации и отбора апомиктичных растений являются:

— морфологические признаки, устанавливаемые путём визуальной оценки стерильности, отдельноплодности, окраски вегетативных органов, которые должны соответствовать признакам, соответствующим материнскому растению;

— цитозембриологические признаки, выявляемые путём лабораторного определения стерильности пыльцевых зёрн, активности роста пыльцевых трубок, жизне-

способности пыльцы. Процесс включает в себя также обнаружение аномалий, наличие или отсутствие оплодотворения, анализ формирования и развития зародыша и др.;

— молекулярно-генетические признаки, которые предусматривают сравнение идентичности типов изоферментных спектров у исходных материалов и отобранного потомства. Например, если берётся маркированная по изоферменту Me-1 материнская форма, несущая FS-аллель, то и у потомства должна быть эта аллель, т. е. FS.

Кроме того, подсчитывается завязываемость и всхожесть семян, проводится рентгенодиагностика завязавшихся семян и отбор полиэмбрионов.

Целенаправленная индукция апомиксиса

Для выявления возможности использования цитозембриологических признаков с целью оценки способности завязывать семена без оплодотворения в условиях беспыльцевого режима было изучено свыше 500 растений с ЦМС, представленных потомством M_{γ_2} и завязавших ранее семена в потомстве M_{γ_1} от опыления мужскостерильных форм облучённой пылью дикой свёклы. Результаты цитозембриологического анализа показали, что 80 % растений имели цветки со стерильной пылью, у которых в пыльцевых зёрнах отсутствуют спермии и ясно выражена безъядерная пыльца, а у остальных пыльца — на одноядерной и реже — на двуядерной стадии развития.

Наибольшее количество семян было получено в беспыльцевом режиме у материалов M_{γ_2} с цитоплазматической мужской стерильностью: МС-310-3, МС-300-4, МС-356-1, 356-5, которые возникли вследствие автономного апомиксиса.

Изученные растения характеризовались высокой отдельно-

плодностью и были отобраны для дальнейшей селекционной работы с целью выявления возможности закрепления гетерозиса у гибридов сахарной свёклы.

Одним из цитозмбриологических критериев формирования апомиктичных зародышей выступает также отсутствие проникновения в зародышевый мешок пыльцевых трубок. Изучение активности роста последних показало, что пыльцевые трубки дикой свёклы *Beta corolliflora* при проведении индуцированных опылений прорастали в большинстве случаев только на рыльце, в единичных случаях в околоплоднике и не проникали в микропиле семязпочки, стимулируя тем самым псевдооплодотворение.

У растения с ЦМС (№ 92-43-17) пыльцевых зёрен на рыльце пестика не обнаружено вообще. Следует отметить, что при проведении межвидовой гибридизации наблюдались элементы несовместимости: утолщения, вздутия, изгибы, бугорки и переплетения пыльцевых трубок. Иногда пыльцевые трубки изменяли направление в противоположную сторону. Тем не менее в результате принудительных скрещиваний и изоляции растений с ЦМС получено нормальное жизнеспособное потомство, что свидетельствует об их апомиктичном происхождении.

У некоторых растений трубки всё же проникали в микропиле семязпочки. При этом спермии были нежизнеспособными, так как высокие дозы радиации убивали их. Способность мужскостерильных растений образовывать семена в условиях беспыльцевого режима можно, по-видимому, объяснить явлением диплоидного апомиксиса, вызванного индуцированным воздействием на систему размножения, сопровождаемым переносом отдельных генов из облучённой пыльцы дикой свёклы в растения сахарной. Поэтому использование гаметной

трансформации для переноса генетической информации из пыльцы с помощью пыльцевых трубок в последнее время считается перспективным наряду с включением экстрактов ДНК в изолированные клетки и протопласты растений, что в целом может способствовать генетическому преобразованию растений [5].

Отмечено, что пыльцевые зёрна — один из самых универсальных и надёжных путей передачи генетической информации у растений. В литературе имеется довольно много сообщений о возможности использования биологического механизма опыления в генетической инженерии растений. Основанием для этого, по нашему мнению и мнению других авторов, может служить интродукция чужеродных генов в процессе межвидовой гибридизации.

Генетические различия между апо- и амфимиктами определяли методом электрофореза энзимов, контролирующих у растений синтез таких ферментов, как малат-, алкоголь-, глутаматдегидрогеназы и малик-фермент. Результаты экспериментов свидетельствуют, что спектры изоферментов оказались одинаковыми у склонных к апомиксису растений и идентичными распределению их у исходных материнских форм. Таким образом, морфологические, цитозмбриологические, генетические параметры можно использовать как «маркерные» признаки для отбора апомиктичных растений, что подтверждается практическим получением апомиктичных гамма-линий.

Итак, исследования показали, что направленная индукция апомиксиса эффективна в случае опыления мужскостерильных растений сахарной свёклы гамма-облучённой пыльцой её диких сородичей, обладающих элементами апомиксиса, в целях получения на основе этого метода гомозиготных апомиктичных гамма-линий;

у растений апомиктичных гамма-линий сахарной свёклы наблюдается автономный факультативный апомиксис, проявляющийся в форме гаметофитного апомиксиса и адвентивной эмбрионии.

Гаметофитный апомиксис выражается в явлении диплоспории, связанной с нарушением или отсутствием процесса мейоза при мегаспорогенезе, что ведёт к формированию нередуцированного зародышевого мешка и развитию зародышей путём диплоидного партеногенеза. В единичных случаях отмечалась синергидная и антиподальная апогаметия.

Адвентивная эмбриония у исследуемых растений связана с образованием соматических зародышей из клеток интегументов семязачатков. Образование дополнительных соматических и гаметофитных зародышей путём адвентивной эмбрионии, апогаметии приводит к явлению полиэмбрионии, наблюдающейся у исследуемых линий и подтверждённых рентгенографическим методом анализа завязавшихся апомиктичных семян.

Вместе с тем для растений с факультативным апомиксисом характерно наличие нормального цикла полового размножения [15], что выражается в агамоспермном пути образования семян. Это позволяет использовать исследуемые нами формы в селекционном процессе не только как доноры апомиксиса, но и для получения высокопродуктивных гибридов-апомиктов.

Заключение

Из вышеизложенного можно сделать вывод, что практическое использование апомиктичных линий при создании гибридов сахарной свёклы может привести к коренному перелому в её селекции. Поскольку при этом можно будет закрепить и довести до производства удачное сочетание высокой урожайности и высокого содержания сахара, ликвидировать

сложную проблему поддержания компонентов, удовлетворить потребность промышленного производства в подборе отвечающих ему генотипов, а семеноводство сделать проще и дешевле.

Список литературы

1. Арапова, Т.С. О возможности апомиксиса у сахарной свёклы путём заимствования его элементов у диких видов / Т.С. Арапова // Генетика сахарной свёклы. — Новосибирск : Наука, 1984. — С. 171–177.
2. Батыгина, Т.Б. Генетическая гетерогенность семян: эмбриологические аспекты // Физиология растений. — 1999. — Т. 46. — № 3. — С. 438–454.
3. Соколов, В.А. Будет ли следующая «зелёная революция» / В.А. Соколов // Наука и жизнь. — № 3. — 2003. — С. 25–31.
4. Ярмолюк, Г.И. Апомиксис у сахарной свёклы / Г.И. Ярмолюк, С.П. Белгородская, И.Я. Балков // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований: Тр. Междунар. симпозиума. 21 – 24 июня 1994 г., Саратов. — Саратов, 1994. — С. 166–168.
5. Жужжалова, Т.П. Экзогенные факторы и индуцирование апомиксиса / Т.П. Жужжалова, Т.П. Федулова, М.А. Богомолов // Сахарная свёкла. — 2000. — № 12. — С. 17–18.
6. Малецкая, Е.Н. Апомиксис у сахарной свёклы / Е.Н. Малецкая // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований: Тр. Междунар. симпозиума. — Саратов, 1994. — С. 106–108.
7. Малецкий, С.И. Самофертильность и агамоспермия у сахарной свёклы (*Beta vulgaris* L.) / С.И. Малецкий, Е.И. Малецкая // Генетика. — 1996. — Т. 32. — № 2. — С. 1643–1650.
8. Сеилова, Л.Б. Апомиксис у сахарной свёклы и его использование в практической селекции: Автореф. дис. ... докт. биол. наук / Л.Б. Сеилова. — Алматы, 1996. — 45 с.

9. Богомолов, М.А. Генетическое маркирование сахарной свёклы на гетерозис / Н.С. Агафонов, М.А. Богомолов, А.А. Коновалов // Физиолого-генетические основы интенсификации селекционного процесса: Тезисы докл. Всесоюзной конференции. — Ч. II. — Саратов, 1984. — С. 56.

10. Богомолов, М.А. Рентгенодиагностика семян сахарной свёклы / М.А. Богомолов // Пути интенсификации свекловодства и производства сахара: Научн. труды ВНИИСС, 1986. — С. 28–34.

11. Богомолов, М.А. Способ получения гомозиготных линий сахарной свёклы / Н.С. Агафонов, М.А. Богомолов, Т.П. Жужжалова, А.В. Корниенко, Т.П. Федулова, И.Р. Попова // Авт. св-во № 1708210 ССР, МКИ АОИ 1/04; Заявл. 12.03.90 № 4818227/13; опубл. 30.01.91. Бюл. № 4. — 6 с.

12. Тырнов, В.С. Гаплоидия и апомиксис / В.С. Тырнов // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований: Тр. Междунар. симпозиума. — Саратов, 1994. — С. 141–142.

13. Сёмин, В.С. Применение ионизирующих излучений в селекции винограда / В.С. Сёмин,

Г.М. Караджи, Л.М. Якимов. — Кишинёв : Штиинца, 1970. — С. 77.

14. Сарычев, Ю.Ф. Новый способ получения ионизированного диплоидного апомиксиса у *Nicotiana tabacum* L. / Ю.Ф. Сарычев // Генетика. — 1986. — Т. XXII. — № 7. — С. 1138–1142.

15. Nogler, G.A. Gametophytic apomixes / G.A. Nogler // Embriology of Angiosperms / Ed. Johri B.M. Berlin: Springer-Verlag, 1984. — P. 476–518.

16. Barocka, K.H. Die Variabilität des Fruchtmerkmals Mehrblütigkeit von *Beta vulgaris* L. / K.H. Barocka // Züchter Pflanzenzucht. — 1966. — S. 377–389.

17. Bosemark, N.O. Haploids and homozygous diploids, triploids and tetraploids in sugar beet / N.O. Bosemark. — 1971. — № 69. — P. 193–204.

18. Cleij, G. Influencing of the cytoplasmic male sterility and fertility in beets / G. Cleij // Euphytica. — 1968. — № 16. — P. 23–28.

19. Jassem, B. Embriology and genetics of apomixes in the section Corollinae of the genus *Beta* / B. Jassem // Acta Biol. Cracovensia. Ser. Botanica, 1976. — V. 19. — P. 151–172.

Аннотация. Представлен обзор отечественной и зарубежной литературы по проблеме индуцированного апомиксиса у сахарной свёклы. Делается вывод о том, что впервые в Российской Федерации сделана попытка получения апомиксисных линий сахарной свёклы с применением облучённой пыльцы диких видов свёклы рода *Beta*: *B. corolliflora* L. $2n = 36$ и *B. trigyna* L. $2n = 54$. С их использованием получают гетерозисные гибриды сахарной свёклы.

Нет необходимости тратить много времени и средств для получения опылителей — закрепителей стерильности, так как надобность в последних отпадает.

Это значительно ускоряет производство гибридов.

Ключевые слова: апомиксис, индуцированный, линии, самостерильные, гибриды, сахарная свёкла, раздельноплодность, гаметы.

Summary. The review of domestic and foreign literature on the problem of induced apomixis in sugar beet is presented. It is concluded that for the first time in Russian Federation an attempt was made to obtain apomictic sugar beet lines using irradiated pollen of wild beet varieties of the genus *Beta*: *B. corolliflora* L. $2n = 36$ and *B. trigyna* L. $2n = 54$. Heterotic hybrids of sugar beet are being received using these lines.

There is no need to spend a lot of time and money to get pollinators-fixers of sterility, since there is no need for the latter. This allows to substantially accelerate production of hybrids.

Key words: apomixis, induced, lines, self-sterile, hybrids, sugar beet, fertile-partite, gametes.