

УДК 633.63:631.531:58.084.2

UDC 633.63:631.531:58.084.2

06.01.05 – Селекция и семеноводство
(сельскохозяйственные науки)06.01.05 - Breeding and seed production
(agricultural sciences)**ОЦЕНКА СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ
САХАРНОЙ СВЕКЛЫ (*Beta vulgaris* L.) ПРИ
ГИБРИДИЗАЦИИ И
ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКОЙ РЕПРОДУКЦИИ****EVALUATION OF SEED PRODUCTIVITY IN
SUGAR BEET (*Beta vulgaris* L.) DURING
HYBRIDIZATION AND PARTENOGENETIC
REPRODUCTION**

Юданова Софья Станиславна
к.б.н., научный сотрудник
SPIN-код: [2871-2148](#), AuthorID: [92650](#)
ORCID iD <https://orcid.org/0000-0001-7547-0099>
e-mail: judanowa.sophia@yandex.ru
ФГБНУ Центральный сибирский ботанический сад
СО РАН, г. Новосибирск, Россия

Yudanova Sophia Stanislavna
Cand.Biol.Sci., research fellow
RSCI SPIN-code: [2871-2148](#), AuthorID: [92650](#)
ORCID iD <https://orcid.org/0000-0001-7547-0099>
e-mail: judanowa.sophia@yandex.ru
Central Siberian Botanic Garden SB RAS,
Novosibirsk, Russia

Цель работы – описать репродуктивные признаки сахарной свеклы при разных способах размножения (партеногенез и гибридизация). Оценивали а) изменчивость по признаку раздельно-сростноцветковости (РЦ-СЦ); б) технологические качества плодов по признакам их жизнеспособности и ростковости. Исследовались два потомства, полученные при партеногенетической репродукции РЦ растений коммерческого мс-гибрида Сильветта: Сильветта–14А₁–17А₂ и Сильветта–14А₁–44А₂, а также простой гибрид (Сильветта–14А₁–44×СОАН-22). Растения подразделяли на 3 фенотипические группы в зависимости от доли одиночных и сростных цветков: РЦ (1), РЦ (2) и СЦ. Сравнение вариантов опыта показало, что 1) распределения фенотипических групп в сестринских потомствах при партеногенетической репродукции идентичны; 2) распределения фенотипических групп в потомствах одного растения, полученных при различных способах воспроизводства семян различаются; 3) при партеногенезе семенная продуктивность определяется типом цветков и соцветий, закладываемых на растении: наименьшая масса плодов отмечается у фенотипа РЦ (1), существенно выше – у фенотипа РЦ (2), а максимальная – у фенотипа СЦ; 4) при зиготической репродукции (гибридизация) не было отмечено различий в семенной продуктивности в зависимости от фенотипической группы; 5) при партеногенетической репродукции семенные партии сестринских потомств достоверно различались по доле жизнеспособных семян; б) ростковость у растений фенотипа РЦ (1) составила 1.0, у остальных групп – не превышала величину 1.05–1.06 на плод. Это означает, что в двоянных соплодиях формируется преимущественно одно семя и в полевых условиях ростковость приблизится к одному проростку на плод

The goal of the article is to describe the reproductive characters of sugar beet during different modes of reproduction (parthenogenesis and hybridization). The following parameters were determined: a) variability on unianthy-synanthy character (choriflowered-symflowered stalk, mono-, multigerms seeds); b) the technological qualities of the fruits in terms of their viability and germination. Two progenies obtained during parthenogenetic reproduction of monogerm plants in the commercial ms-hybrid Sylvetta (Sylvetta-14A₁-17A₂ and Sylvetta-14A₁-44A₂), as well as a simple hybrid (Sylvetta-14A₁-44×COAN-22) were studied. Plants were subdivided into 3 phenotypic groups depending on the proportion of unianthy flowers (monogerm) and synanthy flowers (multigerms): “Mono-1”, “Mono-2”, and “Multi”. Comparison of the experiment variants showed that 1) the distribution of phenotypic groups in sister progenies during parthenogenetic reproduction are identical; 2) the distribution of phenotypic groups in the progenies of single plant obtained by different reproduction methods are different; 3) seed productivity during parthenogenesis is determined by the type of flowers and inflorescences formed on the plant: the smallest mass of the set fruits is observed in the Mono-1 phenotype; significantly higher mass of the set fruits is in the Mono-2 phenotype; and the maximum mass of the set fruits is in the “Multi” phenotype; 4) there were no differences in seed productivity depending on the phenotypic group during zygotic reproduction (hybridization); 5) the seed lots of sister progenies significantly differed in the proportion of viable seeds during parthenogenetic reproduction; 6) germination level in the Mono(1) phenotype amount 1.0, in other groups it did not exceed 1.05–1.06 per fruit. This means that double fruits (multigerms) form mainly one seed and the emergence of seedlings will be amounted one seedling per fruit in the field conditions

Ключевые слова: САХАРНАЯ СВЁКЛА, СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ, РОСТКОВОСТЬ, РАЗДЕЛЬНО-СРОСТНОЦВЕТКОВОСТЬ (ОДНО-МНОГОРОСТКОВОСТЬ), АГАМОСПЕРМИЯ, ПАРТЕНОГЕНЕЗ

Keywords: SUGAR BEET, PLANT BREEDING, GERMINATION, UNIANTHY-SYNANTHY CHARACTER (MONO-, MULTIGERM), AGAMOSPERMY, PARTHENOGENESIS

DOI: <http://dx.doi.org/10.21515/1990-4665-168-019>

Введение. Принято считать, что сахарная свекла размножается путем перекрестного оплодотворения, когда начало семени дают женская и мужская клетки (двуродительский способ). Наряду с этим свекле присущ и однородительский (партеногенетический) способ, когда новое семя развивается из клетки зародышевого мешка или соматической клетки семечки. Впервые об этом сообщил Н. Фаворский в 1928 г. [1]. Частота встречаемости партеногенеза в свободно размножаемых популяциях не исследована, что связано как со скептицизмом к такой форме размножения у перекрестно опыляемых растений [2, 3], так и отсутствием адекватных методов наблюдения за массовыми процессами эмбрио- и семягенеза. Поэтому в реальных семенных партиях нельзя точно определить, как возникло то или иное семя. Использование цитоплазматической мужской стерильности позволяет получать партеногенетические семенные потомства, и подобное размножение можно обозначить как однородительское [1].

При двуродительском способе воспроизводства процесс развития семени начинается с образования зиготы. Основные этапы эмбрио- и семягенеза у свёклы при одно- и двуродительской репродукции одинаковы. Было показано, что у сахарной свеклы наряду со спорофитной агамоспермией встречается и гаметофитная, т.е. партеногенетическое развитие семян из клеток зародышевого мешка, которые являются продуктами мейоза, именно поэтому в таких потомствах и наблюдается расщепление – гаметная автосегрегация [4-6]. Подобная форма размножения не имеет ничего общего со спорофитной агамоспермией, так как с

генетической точки зрения семена, получаемые при гаметофитной, неотличимы от семян, получаемых при самооплодотворении.

Гены самонесовместимости предотвращают самооплодотворение у свеклы, но мутация самофертильности ведет к самосовместимости. Партеногенез (агамоспермия, апозиготия) у диплоидов базируется на явлении миксоплоидии. Вариация массы ДНК, числа хромосом, хроматид – распространенный механизм эпигеномной и эпигенетической изменчивости. Широко распространено это явление в подсемействе *Chenopodiaceae*, к которому относится свекла [7-9]. При попадании полиплоидной клетки в зародышевый путь формируется диплоидная яйцеклетка. Перекрестное оплодотворение, самооплодотворение и партеногенез (агамоспермия) в совокупности образуют единую систему воспроизводства у свеклы, и не всегда бывает очевидным, каким путем получены семена. Склонность растений к различным способам репродукции *может рассматриваться как один из вариантов внутрипопуляционного полиморфизма*. Партеногенез можно использовать в селекционных программах, что упрощает, а соответственно и удешевляет селекционный процесс [10-11].

Высокое качество семян – важный компонент для реализации потенциала урожайности. Всхожесть является одним из критических факторов в производстве свеклы. Технологические качества семенных партий начинают формироваться еще при закладке цветков, зачастую определяются внешними условиями во время цветения и созревания [12-13].

Растения свёклы с одиночными цветками обозначают как отдельноцветковые (РЦ), а с «соцветиями-клубочками» – как сростноцветковые (СЦ). Первые исследования отдельноцветковости показали, что это рецессивный признак, наследуемый по моногибридной схеме. В дальнейшем многочисленные опыты с различными РЦ донорами, не подтвердили эти выводы, показав нестабильную экспрессию признака: в потомстве РЦ растений появлялось много СЦ форм; даже самоопыление РЦ форм давало

доминантные СЦ фенотипы [14-16]. Нестабильность экспрессии, несоответствие правилам наследования привело к рассмотрению эпигенетической парадигмы наследования [14]. Природа изменчивости РЦ-СЦ признака амбивалентна: с одной стороны, детерминация генотипом, а с другой – онтогенетическими процессами (эпигенотипом), которые в значительной степени определяются условиями выращивания [17].

Цель работы: описать репродуктивные признаки сахарной свеклы при одно- и двуродительской формах воспроизводства: 1) оценить изменчивость по РЦ-СЦ признаку при партеногенезе и при гибридизации. 2) оценить технологические качества семян, получаемых в партеногенетических потомствах, по жизнеспособности и ростковости.

Материал. Материалом для исследования послужили два потомства, полученные при двукратной партеногенетической репродукции РЦ растений мс-гибрида Сильветта (поколение A_2): Сильветта–14 A_1 –17 A_2 и Сильветта–14 A_1 –44 A_2 , а также гибрид Сильветта–14 A_1 –44×СОАН-22 (рис. 1). В поколении A_1 – Сильветта–14 A_1 – были отобраны два сестринские РЦ растения под номерами 17 и 44. Часть цветков на растении № 44 была заизолирована и опылена пыльцой линии СОАН-22, РЦ-донор (рис. 1), а другая – репродуцировалась однородительским (партеногенетическим) способом. Это означает, что с растения Сильветта–14 A_1 –44 получены семена как однородительским, так и двуродительским способами. Оба родительских растения гибрида формировали только одиночные цветки.

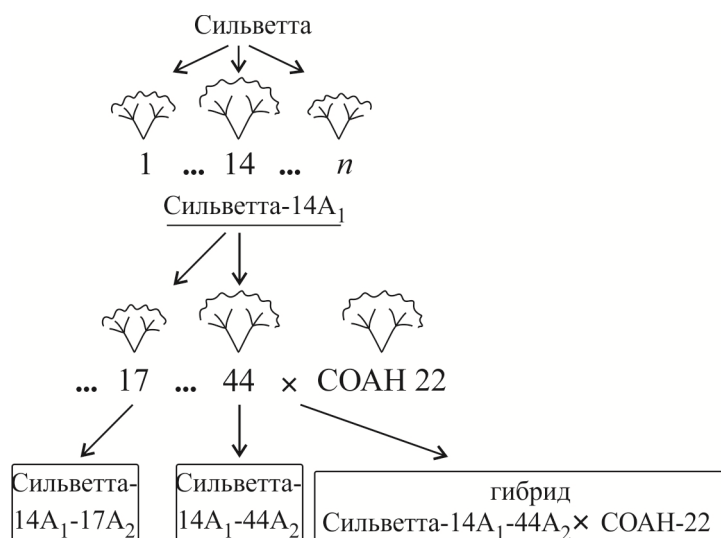


Рис. 1. Схема получения исходного материала для эксперимента.

Партеногенетическое воспроизводство семян. Получение семян в беспыльцевом режиме описано ранее [11] и включает: 1) выращивание пыльцестерильных растений (мс0 и мс1 по классификации Оуэна) на изолированном участке; 2) ежедневная идентификация растений по фенотипам стерильности в течение цветения; 3) удаление изредка возникающих полуфертильных форм (фенотип мс 2).

Классификация растений по РЦ и СЦ фенотипам. В рамках статистической модели описания экспрессии признака выделяют четыре фенотипические группы, относимые к РЦ фенотипу: 1-1 – цветки на всех побегах одиночные; 1₂-1 – небольшая доля сдвоенных цветков на центральном побеге, а на ветвях первого порядка все цветки одиночные; 1₂-1₂ – есть сдвоенные цветки на центральном побеге и ветвях первого порядка, 2₁-1₂ – на центральном побеге примерно половина цветков представлена сдвоенными соцветиями-клубочками, небольшая доля сдвоенных соцветий встречаются и на побегах первого порядка. Растения с бóльшей долей сдвоенных цветков относятся к СЦ фенотипу [16]. В настоящей статье растения РЦ фенотипов 1-1, 1₂-1 и 1₂-1₂ отнесены в группу РЦ (1), фенотипа 2₁-1₂ – в группу РЦ (2), СЦ – растения, где доминируют сдвоенные (и с бóльшим числом цветков) соцветия-клубочки.

Жизнеспособность семян. При партеногенезе не каждый сформировавшийся плод содержит семя. Для сравнения жизнеспособности плодов при разном способе размножения плоды с каждого растения убирали индивидуально. Отделяли мелкие неразвившиеся плоды, оставляя только плоды диаметром 3,5 мм и более. От каждого растения брали по 100 плодов, промывали их в проточной воде (2 сут.), проращивали при 26°C (10 сут.). По каждому растению подсчитывали число плодов, давших ростки (одиночных и сдвоенных проростков), и находили средние значения жизнеспособных (всхожих) плодов в среднем по выборке.

Статистическая обработка. Подсчитывали среднее значение, дисперсию и ошибку среднего значения [17]. Для оценки распределения фенотипов по РЦ-СЦ признаку в разных потомствах в качестве “нуль гипотезы” принимали предположение, что изменчивость в потомствах по описывается автосегрегацией эпигетерозигот $\overset{m}{m}$. Появление в партеногенетических потомствах, полученных от РЦ растений (генотип mm), форм с доминантным фенотипом (СЦ) вероятно связан с эпигенетическими изменениями активностей аллелей локуса Мм ($m \rightarrow \overset{m}{m}$) [18]. Для статистической оценки экспериментальных пропорций по РЦ (1), РЦ (2) и СЦ фенотипов в трех вариантах опыта использовали статистический критерий согласия G (G-statistics) эмпирических распределений [19]. Величина G находится по формуле (1):

$$G = 2 \left(\sum_i f_i \ln \frac{f_i}{f_i'} \right) = 2 \sum_i f_i (\ln f_i - \ln f_i') \quad (1)$$

где f_i и f_i' соответственно эмпирические частоты фенотипов РЦ (1), РЦ (2) и СЦ фенотипов в каждой паре конкретных выборок.

Результаты и обсуждение. Участок репродукции был представлен только мс-растениями. Обычно от распускания цветков до созревания проходит около 40 суток. Отмечено, что созревание плодов при партеногенезе

оказывается на 10-15 суток более продолжительным, чем при перекрёстном опылении. Вероятно, эта задержка начала эмбриогенеза, развития семени и плода связана со сроками активации клеток ЗМ и «запуском» партеногенетического развития зачатков в семяпочках. Способность реализации в ходе онтогенеза одно- либо двуродительского способов воспроизводства семян, а также способность формировать различные типы цветков и соцветий (одиночные цветки и соцветия-клубочки; с одной или несколькими семяпочками), можно рассматривать как *внутрипопуляционный репродуктивный полиморфизм у растений Beta vulgaris L.* Все исходные растения имели один РЦ фенотип 1-1, предполагаемый генотип которых должен быть обозначен как *mm*. Наблюдаемая изменчивость не может быть связана с генетическими различиями, и по-видимому связана с эпигенетической изменчивостью признака в ходе развития растений.

Во всех потомствах наблюдалась изменчивость по РЦ-СЦ признаку. В таблице 1 приведено распределение растений по фенотипическим группам: а) в двух сестринских потомствах: Сильветта–14А₁–17А₂ и Сильветта–14А₁–44А₂; б) у гибрида (Сильветта–14А₁–44×СОАН-22).

Таблица 1. Автосегрегация по РЦ-СЦ признаку в исследуемых потомствах.

п/п	Обозначения материалов	Число растений	группы растений:		
			РЦ (1)	РЦ (2)	СЦ
1	Сильветта–14А ₁ –17А ₂	67	26	5	36
2	Сильветта–14А ₁ –44А ₂	44	15	3	26
3	(Сильветта–14А ₁ –44×СОАН-22)	67	8	44	15

Оценим с помощью статистического критерия согласия G распределение растений по РЦ-СЦ признаку в двух сестринских потомствах (п/п 1 и 2, табл. 1). Критерий G у сравниваемой пары составил 0.31, а доверительный интервал вероятностей, характеризующий распределение фенотипических групп у сестринских потомств, находится в диапазоне $0.90 > P > 0.70$ ($df = 2$). Это свидетельствует об идентичности распределения трех фенотипических групп в этой паре потомств. Найдем

значение критерия согласия G у второй пары родственных потомств (п/п 2 и 3), полученных одно- и двуродительским способами: Сильветта–14 A_1 –44 A_2 и (Сильветта–14 A_1 –44×СОАН-22). Значение критерия G в распределении фенотипов во второй паре потомств (п/п 2 и 3 табл. 1) равно 23.48. Величина G указывает на то, что распределение фенотипов у этих потомств ($P < 0.01$) достоверно различается. Подчеркнем, что и отцовское и материнское растения у гибрида имели идентичный фенотип (1-1). Семена, собранные с одного растения получены двумя различными способами (гибридизация и партеногенез), и распределения фенотипов по РЦ-СЦ признаку оказались у них различными.

В таблице 2 приведены технологические свойства полученных семенных партий: по массе плодов, доле плодов с жизнеспособными семенами и ростковости. Как видно из таблиц 1 и 2 не все растения дали потомства: часть растений была удалена при ежедневной браковке по стерильности. У Сильветта–14 A_1 –17 A_2 плоды были получены у 59 растений из 67; у Сильветта–14 A_1 –44 A_2 – у 33 из 44 растений; у (Сильветта–14 A_1 –44×СОАН-22) – у 43 растений из 67.

Сравнение средних значений по массе плодов в трех фенотипических группах у потомства Сильветта–14 A_1 –17 A_2 показывает зависимость массы плодов от фенотипа растения по РЦ-СЦ признаку: наименьшая масса отмечается у фенотипа РЦ (1): 87.9 г ± 9,26; существенно выше у фенотипа РЦ (2): 191. г ± 30.8, а максимальная – у фенотипа СЦ: 205.6 г ± 17.0. Различия по массе плодов между первой группой и двумя другими достоверны с вероятностью $P > 0.99$ ($t_d = 3.2$). Сходная ситуация и у растений потомства Сильветта–14 A_1 –44 A_2 : РЦ (1) – 71.9 г ± 10.8, РЦ (2) – 156 г ± 13.9, СЦ – 156.0 г ± 8.89. Из наблюдений следует, что масса плодов с одного растения определяется типом цветков и соцветий.

Таблица 2. Репродуктивные характеристики плодов исследуемых потомствах

Показатели семенных партий	N	Фенотипы растений по РЦ-СЦ признаку		
		РЦ (1)	РЦ (2)	СЦ
Сильветта–14А ₁ –17А ₂				
Число растений	59	26	5	28
Средняя масса плодов (г.)		87.9 ± 9.26	191.7 ± 30.8	205.6 ± 17.0
Доля всхожих на 100 плодов		72.21 ± 5.79	87.0 ± 4.30	87.0 ± 3.19
Ростковость плодов		1.00	1.05	1.06
Сильветта–14А ₁ –44А ₂				
Число растений	33	15	3	15
Средняя масса плодов (г.)		71.9 ± 10.8	156 ± 13.9	156.0 ± 8.89
Доля всхожих на 100 плодов		38.32 ± 5.34	64.3 ± 3.44	70.22 ± 6.76
Ростковость плодов		1.00	1.05	1.06
(Сильветта–14 А ₁ –44×СОАН-22)				
Число растений	43	4	36	3
Средняя масса плодов (г.)		83.5 ± 26.23	95.9 ± 6.6	103.3 ± 13.4
Доля всхожих на 100 плодов		71.3 ± 10.49	66.1 ± 2.65	62.0 ± 4.51
Ростковость плодов		1.00	1.05	1.04

Если сравнить массу плодов сестринских потомств, репродуцированных разными способами, но собранных с одного растения – Сильветта–14А₁–44А и (Сильветта–14 А₁–44×СОАН-22), то у фенотипа РЦ (1) она оказалась примерно одинаковой в обоих потомствах: 71.9 г ± 10.8 и 83.26 г ± 26.23, $t = 0.41$, различие статистически недостоверно. Достоверно различие по массе плодов у сестринских растений РЦ (2) – 156.0 г ± 13.9 и 95.9 г ± 6.6 г, $t = 3.9$, $P > 0.99$. Также достоверно различие у СЦ растений – $t = 3.3$, $P > 0.99$. Если сравнить массу плодов трех фенотипических групп у гибрида (Сильветта–14А₁–44А₂×СОАН-22), то различия не существенны: критерий Стьюдента $t = 0.46$ для пары РЦ (1) и РЦ (2) фенотипов, для пары РЦ (1) и СЦ $t = 0.46$, и для пары РЦ (2) и СЦ $t = 0.49$. Другими словами, масса плодов у гибрида фактически не зависела от фенотипа растений по РЦ-СЦ признаку.

Другая характеристика семенных партий – доля плодов со всхожими семенами. Партеногенетические потомства различаются по способности формировать жизнеспособные семена. От каждого потомства случайным образом отбирали по 100 плодов и находили долю плодов с жизнеспособными семенами. В сестринских потомствах доля всхожих семян по всем трем фенотипам достоверно выше в потомстве Сильветта–14А₁–17А₂, чем

аналогичные показатели у тех же трех фенотипов сестринского потомства Сильветта–14А₁–44А₂. Различия между вариантами статистически достоверны по всем трем фенотипическим группам, $t = 4.3$ ($P < 0.001$).

Для технологической характеристики семенных партий свеклы важна не только соотношение одиночных плодов и соплодий-клубочков и их жизнеспособность, но и ростковость – число проростков на плод или соплодие. Оценка ростковости показывает, что если у растений фенотипа РЦ (1) ростковость, как и ожидалось, равна 1.0 (каждый плод дает не более одного ростка), то у остальных фенотипических групп ростковость чуть выше единицы, но в среднем не превышает величину 1.05 – 1.06 на плод. Это особенно удивительно для потомств третьей группы, отнесенных к растениям СЦ фенотипа, формирующих соплодия клубочки. Можно было ожидать, что у них ростковость могла бы достигать максимально величины 2 – два проростка на одно соплодие-клубочек. Но и у соплодий-клубочков два ростка встречаются в среднем у 5% соплодий. Это означает, что в сдвоенных соплодиях формируется преимущественно только одно семя. Если в лабораторных условиях при проращивании такие семенные партии дают в среднем 1,05 ростков на плод, то их можно рассматривать как одноростковые, т.к. в полевых условиях ростковость будет ниже и приблизится к одному проростку на плод.

Малая доля сдвоенных проростков свидетельствует, что эмбриогенез при партеногенезе ограничивается только одним цветком в соцветии, т.е. партеногенетические потомства свеклы являются почти одноростковыми, несмотря на наличие значительной доли сдвоенных клубочков-соплодий.

Выводы:

- 1) Распределения фенотипических групп в сестринских потомствах при партеногенетической репродукции идентичны;
- 2) Распределения фенотипических групп в потомствах одного растения, полученных при различных способах репродукции различаются;

- 3) При партеногенезе семенная продуктивность определяется типом цветков и соцветий, закладываемых на растении: наименьшая масса плодов отмечается у фенотипа РЦ (1), существенно выше – у фенотипа РЦ (2), а максимальная – у фенотипа СЦ;
- 4) При гибридизации различий в семенной продуктивности между фенотипическими группами не было отмечено;
- 5) При партеногенетической репродукции семенные партии сестринских потомств достоверно различались по доле жизнеспособных семян;
- 6) Ростковость у фенотипа РЦ (1) составила 1.0, у остальных групп – не превышала величину 1.05–1.06 на плод. Это означает, что в сдвоенных соплодиях формируется преимущественно одно семя и в полевых условиях ростковость приблизится к одному проростку на плод.

Работа выполнена при поддержке бюджетного проекта ЦСБС СО РАН «Анализ биоразнообразия, сохранение и восстановление редких и ресурсных видов растений с использованием экспериментальных методов» – АААА-А21-121011290025-2.

Цитируемая литература

1. Малецкий, С.И. (а) Семенное размножение сахарной свёклы / С.И. Малецкий // В кн.: Энциклопедия рода *Beta*. Биология, генетика и селекция свеклы. Новосибирск: «Сова», 2010. – 52-62.
2. Richards, A.J. Agamospermy / A.J. Richards // In: Plant breeding system. London: Chapman&Hall, 1997. – 396–450
3. Брюхин, В.Б. Молекулярно-генетическая регуляция апомиксиса В.Б. Брюхин // Генетика. – 2017, Т. 53 (9) С. 1001-1024. doi.org/10.7868/S0016675817090041
4. Малецкий, С.И. Самофертильность и агамоспермия у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) / С.И. Малецкий, Е.И. Малецкая // Генетика. – 1996, Т. 32(12). – С. 1643–1650.
5. Seilova, L.B. Apomixis in diploid *Beta vulgaris* L. / L.B. Seilova // Science and world, International scientific journal. – 2014, V. 1(5). – P. 68–70.
6. Szkutnik, T. Apomixis in the sugar beet reproduction system / T. Szkutnik // Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica. – 2010, 52(1). – P. 87–96.
7. Юданова, С.С. Миксоплоидия клеточных популяций сахарной свеклы и ее связь с репродуктивными признаками: Дис. ... канд. биол. наук. – С.-Пб., ВИР. – 2004: 126 с.

8. Lukaszewska, E. Most organs of sugar-beet (*Beta vulgaris* L.) plants at the vegetative and reproductive stages of development are polysomatic / E. Lukaszewska. E. Sliwinska // Sexual Plant Reproduction – 2007, 20 (2). – P. 99–107.
9. McGrath, J.M., Sugar Beet Breeding / J.M. McGrath, L. Panella // In: Plant Breeding Reviews, V. 42. John Wiley & Sons, Inc, 2019. – P. 167-218.
10. Dijk van, P.J., Plant Breeding: Surprisingly, Less Sex is Better / P.J. van Dijk, D. Rigola, S.E. Schauer // Curr. Biol. – 2016, V. 26(3). P. R122-R124. DOI: [10.1016/j.cub.2015.12.010](https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.12.010)
11. Малецкий, С.И. Новая технология воспроизводства семян у сахарной свёклы / С.И. Малецкий, Е.И. Малецкая, С.С. Юданова // Тр. Куб ГАУ – 2015, Т. 3(54). – P. 204-213.
12. Ignatz, M. The biochemistry underpinning industrial seed technology and mechanical processing of sugar beet / M. Ignatz, J.E. Hourston, V. Turečková, M. Strnad, J. Meinhard, U. Fischer, T. Steinbrecher, G. Leubner-Metzger // Planta. – 2019, V.250. – P.1717–1729. doi.org/10.17637/rh.8208566
13. Farzaneh, S. Effects of pollinator line characteristics on quantity and quality of monogerm hybrid seed production in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) / S. Farzaneh, B. Kamkar, F. Ghaderi-Far, M.A. Chegini // Inter. J. Plant Prod. – 2016, V.10(1). – P. 13-28.
14. Малецкий, С.И. (б) Эпигенетическое наследование признака одностростковости свеклы / С.И. Малецкий // В кн.: Энциклопедия рода *Beta*. Биология, генетика и селекция свеклы. Новосибирск: «Сова», 2010. – С. 278-289.
15. Роик, Н.В. Создание одностростковых форм сахарной свеклы на Ялтушковской селекционной станции (1950-1990 гг.) / Н.В. Роик // В кн.: Энциклопедия рода *Beta*. Биология, генетика и селекция свеклы. Новосибирск: «Сова», 2010. – 248-264.
16. Малецкий, С.И. Генетический контроль раздельно-сростноцветковости / С.И. Малецкий, Ю.Н. Шавруков // В кн.: Генетический контроль размножения сахарной свёклы. Новосибирск: Наука, 1991. – С.50-113.
17. Урбах, В.Ю. Биометрические методы / В.Ю. Урбах // М.: «Наука», 1964: 415 с.
18. Maletskii, S.I. Autosegregation of the Unianthy–Synanthy Characters in Apozygotic Progenies of Sugar Beet (*Beta vulgaris* L.) / S.I. Maletskii, S.S. Yudanov, E.I. Maletskaya // Science, Technology and Life. Proc. Intern. Scien. Conf. – 2015. P. 100-109.
19. Sokal, R.R. Biometry the principles and practice of statistics in biological research / R.R. Sokal, F.J. Rohlf // New York: W.H. Freeman and Company, – 1995. – 888 p.

References

1. Maleczkij, S.I. (a) Semennoe razmnozhenie saxarnoj svyokly` / S.I. Maleczkij // V kn.: E`nciklopediya roda Beta. Biologiya, genetika i selekciya svekly`. Novosibirsk: «Sova», 2010. – 52-62.
2. Richards, A.J. Agamospermy / A.J. Richards // In: Plant breeding system. London: Chapman&Hall, 1997. – 396–450
3. Bryuxin, V.B. Molekulyarno-geneticheskaya regulyaciya apomiksisa V.B. Bryuxin // Genetika. – 2017, T. 53 (9) S. 1001-1024. doi.org/10.7868/S0016675817090041
4. Maleczkij, S.I. Samofertil`nost` i agamospermiya u saxarnoj svekly` (*Beta vulgaris* L.) / S.I. Maleczkij, E.I. Maleczkaya // Genetika. – 1996, T. 32(12). – С. 1643–1650.
5. Seilova, L.B. Apomixis in diploid *Beta vulgaris* L. / L.B. Seilova // Science and world, International scientific journal. – 2014, V. 1(5). – P. 68–70.
6. Szkutnik, T. Apomixis in the sugar beet reproduction system / T. Szkutnik // Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica. – 2010, 52(1). – P. 87–96.

7. Yudanova, S.S. Miksoploidiya kletochny`x populyacij saxarnoj svekly` i ee svyaz` s reproductivny`mi priznakami: Dis. ... kand. biol. nauk. – S.-Pb., VIR. – 2004: 126 s.
8. Lukaszewska, E. Most organs of sugar-beet (*Beta vulgaris* L.) plants at the vegetative and reproductive stages of development are polysomatic / E. Lukaszewska. E. Sliwinska // *Sexual Plant Reproduction* – 2007, 20 (2). – P. 99–107.
9. McGrath, J.M., Sugar Beet Breeding / J.M. McGrath, L. Panella // In: *Plant Breeding Reviews*, V. 42. John Wiley & Sons, Inc, 2019. – P. 167-218.
10. Dijk van, P.J., Plant Breeding: Surprisingly, Less Sex is Better / P.J. van Dijk, D. Rigola, S.E. Schauer // *Curr. Biol.* – 2016, V. 26(3). P. R122-R124. DOI: 10.1016/j.cub.2015.12.010
11. Maleczkij, S.I. Novaya texnologiya vosproizvodstva semyan u saxarnoj svyokly` / S.I. Maleczkij, E.I. Maleczkaya, S.S. Yudanova // *Tr. Kub GAU* – 2015, T. 3(54). – P. 204-213.
12. Ignatz, M. The biochemistry underpinning industrial seed technology and mechanical processing of sugar beet / M. Ignatz, J.E. Hourston, V. Turečková, M. Strnad, J. Meinhard, U. Fischer, T. Steinbrecher, G. Leubner-Metzger // *Planta.* – 2019, V.250. – P.1717–1729. doi.org/10.17637/rh.8208566
13. Farzaneh, S. Effects of pollinator line characteristics on quantity and quality of monogerm hybrid seed production in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) / S. Farzaneh, B. Kamkar, F. Ghaderi-Far, M.A. Chegini // *Inter. J. Plant Prod.* – 2016, V.10(1). – P. 13-28.
14. Maleczkij, S.I. (b) E`pigeneticheskoe nasledovanie priznaka odnorostkovosti svekly` / S.I. Maleczkij // V kn.: E`nciklopediya roda Beta. *Biologiya, genetika i selekciya svekly`*. Novosibirsk: «Sova», 2010. – S. 278-289.
15. Roik, N.V. Sozдание odnorostkovy`x form saxarnoj svekly` na Yaltushkovskoj selekcionnoj stancii (1950-1990 gg.) / N.V. Roik // V kn.: E`nciklopediya roda Beta. *Biologiya, genetika i selekciya svekly`*. Novosibirsk: «Sova», 2010. – 248-264.
16. Maleczkij, S.I. Geneticheskij kontrol` razdel`no-srostonocvetkovosti / S.I. Maleczkij, Yu.N. Shavrukov // V kn.: *Geneticheskij kontrol` razmnozheniya saxarnoj svyokly`*. Novosibirsk: Nauka, 1991. – S.50-113.
17. Urbax, V.Yu. Biometricheskie metody` / V.Yu. Urbax // M.: «Nauka», 1964: 415 s.
18. Maletskii, S.I. Autosegregation of the Unianthy–Synanthy Characters in Apozygotic Progenies of Sugar Beet (*Beta vulgaris* L.) / S.I. Maletskii, S.S. Yudanova, E.I. Maletskaya // *Science, Technology and Life. Proc. Intern. Scien. Conf.* – 2015. P. 100-109.
19. Sokal, R.R. *Biometry the principles and practice of statistics in biological research* / R.R. Sokal, F.J. Rohlf // New York: W.H. Freeman and Company, – 1995. – 888 p.