

ПРАКТИЧНІ АСПЕКТИ АПОМІКСИСУ У СЕЛЕКЦІЇ ТЮТЮНУ НА ЗАКРІПЛЕННЯ ГЕТЕРОЗИСУ

Савіна О. І., Глюдзик-Шемота М. Ю., Шейдик К. А.

ВСТУП

Теоретичне і практичне вирішення оптимізації селекції на основі системного підходу відносяться до базової технології гетерозисної селекції, тобто створення і вивчення селекційної цінності вихідного матеріалу, отримання гібридів та їх постійного відновлення. Для розробки теорії селекції гібридного тютюну найбільш актуальними є методологічні проблеми, пов'язані з вивченням цілісності макросистем. Серед питань методологічного характеру є можливість закріплення ефекту гетерозису через апоміксис¹.

У багатьох рослин спостерігається розмноження (утворення насінини) без запліднення – апоміксис. Розмноження в апоміксітах відбувається вегетативним способом або справжнім насінням, яке утворюється без запліднення². При утворенні насіння без запліднення всі клітини зародкового мішка диплоїдні. Це досягається порушенням мейозу, внаслідок якого хромосоми не розщеплюються³. Але бувають випадки нормального проходження мейозу, з'являється гаплоїдний зародковий мішок. Він швидко дегенерує і заміщується одним або декількома новоутвореними зародковими мішками, які виникають внаслідок мітозу із соматичних диплоїдних клітин насінного зачатка⁴. Диплоїдна яйцеклітина не редукованого жіночого гаметофіта може дати початок зародку. Це явище називається партеногенезом. Розвиток зародка з інших диплоїдних

¹ Е. И. Савина, М. Ю. Глюдзык, К. А. Шейдик Анализ проявления эффекта апомиксиса у А1. Актуальные вопросы современной науки. Сборник научных трудов. Выпуск 37. Новосибирск, 2014. С. 6–15. ISBN 978-5-00068-170-1.

² Тоцький, В. М. Генетика [Текст]. Одесса : Агропринт, 2002. 712 с.

³ Asker, S. E. Apomixis in Plants [Text] / S. E. Asker, L. Jerling. Boca Raton : CRC Press, 1992. 298 p.

⁴ Наумова, Т. Н. Апоспория. Диплоспория. Ультраструктурные аспекты апомиксиса. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции [Текст]. Том 3 / под ред. Т. Б. Батыгиной. Санкт-Петербург : Мир и семья, 2000. С. 146–192.

клітин жіночого гаметофіта (синергід, антипод) називається апогамією, а розвиток зародка з інших диплоїдних клітин насінного зачатка (інтегументів, нуцеллуса, тобто спорофіта) – апоспорією. При дослідженні видів родів *Potentilla*, *Cotoneaster*, *Crataegus* і *Alchemilla* Мандрик В. Ю. встановлено гаметофітний апоміксис. Походження нередукованих зародкових мішків диплоспоричне і апоспоричне. Зародки розвиваються із яйцеклітин. Визначення апоміксису – диплоспорія – партеногенез, апоспорія – партеногенез. В нуцелусах, на перших етапах розвитку, розвиваються еуспоричні зародкові мішки, в яких, внаслідок статевого процесу, після запліднення, здатні утворюватись зародки. На пізніших стадіях розвитку мітотично, із спорогенних або соматичних клітин, утворюються апоміктичні зародкові мішки і розвиток зародка здійснюється без запліднення яйцеклітини – партеногенетично⁵.

За даними досліджень іноземних вчених встановлено, що у видів роду *Potentilla* гаметофітний апоміксис пов'язаний із псевдогамією⁶. Зародкові мішки розвиваються мітотично із клітин спорогенного комплексу⁷. В основі репродукції виду лежить нередукований партеногенез при наявності псевдогамії. Розвиток ендосперму здійснюється шляхом потрійного злиття (злиття спермія з ядром центральної клітини). Ендосперм, без злиття спермія і полярних ядер, не розвивається⁸.

Насінна репродукція видів залежить від ступеня фертильності пилкових зерен. Таку псевдогамну форму апоміксису можна розглядати як перехідну від статевого відтворення до апоміксису, коли і зародок і ендосперм розвиваються без впливу пилкової трубки і спермій.

У деяких рослинних форм родини *Rubus*, *Potentilla* і *Poa*, зміщене статеве розмноження з апоміксом. Вони відтворюють високу життєздатність, з'єднуючи вигодо апоміксиса і статевого

⁵ Мандрик В. Ю. Гаметофітний апоміксис у деяких видів *Rosacea* їх флори Українських Карпат. Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія, вип. 27, 2009. С. 117–122.

⁶ Мандрик В. Ю. Апоміксис у *Potentilla argentea* L. (*Rosaceae*). Наук. вісник УжДУ. Серія Біологія, № 6. 1999. С. 41–45.

⁷ Мандрик В. Ю. Результати ембріологічних досліджень видів родини *Rosaceae*. Наук. вісник УжДУ. Серія Біологія, № 7. 2000. С. 129–131.

⁸ Czupic R. Controversy Around Apomixis. *Acta biol. Crac. ser. bot.* 2000. 42 № 2. P. 55–59.

розмноження. Але і тут апоміксис накладає на вид власні пристосування до життя рослин в умовах росту.

Генетичний аналіз показав, що присутність апомікса складається шляхом відбору потрібних генів. Спільність ряду мутацій веде до появи повного апомікса, існують і проміжні стадії. Таким чином, апоміксис, як і інші еволюційні пристосування, розвивається у популяціях на основі мутацій, рекомбінацій і відбору⁹.

У результаті ретроспективи досліджень з різними культурами щодо виявлення апоміксису досягнуто значні успіхи, але з жодною культурою вчені не просунулись до практичного використання цього унікального явища. Лише у селекційній практиці з поліпшення вихідного матеріалу і закріплення гетерозису через апоміксис досягнуто бажаних результатів та удосконалено методику з переведення кращих гібридних форм на апоміктичне розмноження через індукування *N. alata*, збір насіння для подальшого вивчення A_1 через кастрацію квіток та вирощування насіння під ізолятором, добору рослини A_1 за материнським типом, що потребує розміщення поряд рослини F_1 та формування запасу насіння для повторного пересіву¹⁰.

Актуальним також є вивчення генетичної плазми батьківських форм різного географічного походження і створення на їх основі кращих форм адаптивно-орієнтованих до агрокліматичних умов України біологічних систем, які відповідають вимогам сільсько-господарського виробництва та переробної промисловості. Дослідження з цих питань відносяться до найбільш актуальних серед теоретичних основ селекції та в практичному застосуванні новітніх підходів щодо закріплення гетерозису, так як доповнюють знання в галузі популяційної генетики та гетерозису і дозволяють підвищити ефективність створення нових макросистем з широкими адаптивними можливостями цієї культури.

На основі всебічного вивчення генетичних ресурсів тютюну, удосконалення методів селекції на підвищення ефекту гетерозису та способів його закріплення створити вихідний матеріал та нові сорти з високим потенціалом продуктивності для створення гібридів

⁹ Гарт О. Ю., Куракса Н. П., Кондратенко С. І. Біометричні та біохімічні показники плодів селекційно-цінних зразків перцю солодкого за умов статевого та змішаного апоміктично-статевого розмноження. Овочівництво і баштанництво. 2014. Вип. 60. С. 44–51.

¹⁰ Савіна О. І. Глюдзик М. Ю. Особливості розщеплення апоміктів тютюну A_1 . Агробіологія. Збірник наукових праць. Біла Церква, № 2(113). 2014. С. 126–130.

з високою гетерозисною здатністю та подальшого його закріплення через апоміксис.

Вихідним матеріалом для досліджень були колекційні зразки, виведені селекціонерами станції та інтродуковані з країн Європи, зареєстровані в Національному генетичному фонді України.

Проведено гібридизацію за діалельною схемою та отримано насіння F_1 від 36 гібридних комбінацій. Кращі гібриди з високим ефектом гетерозису переведені на апоміктичну основу з метою закріплення гетерозису. Висіяно одержані апомікти та виділено 7 з кращими показниками за комплексом ознак і перевірено на наявність апоміктичної властивості для висіву у подальшому і для одержання гібридів-апоміктів з високими показниками продуктивності.

Основний методичний посібник у селекційній роботі є «Методика селекционной работы по табаку и махорке» (Краснодар, 1974 р.). Класифікація селекційного матеріалу проведена згідно методики О. М. Псаревої (1964 р.). Оцінка за морфологічними та біологічними ознаками проводилась згідно класифікатора Л. В. Семенова (1982 р.) та удосконаленої нами і апробованої в західній частині України. Переведення на апоміктичну основу з метою закріплення гетерозису застосовували методику розроблену Савіною О. І. Коефіцієнт повторюваності ознак визначали за методикою Савченко В. К. (1980).

1. Методологічне удосконалення використання апоміксису у селекції тютюну на гетерозис

Застосування апоміксису у селекції тютюну сприяє скороченню селекційного процесу, закріпленню гетерозису, виявлення нових і рідкісних мікроознак у тютюну, а також для безпосереднього використання мутантів з комплексом цінних ознак у вигляді господарсько-цінного вихідного матеріалу. При створенні нових сортів без суттєвого доопрацювання цього матеріалу скорочує селекційний процес на 3–4 роки та дає можливість закріпити ознаку високої стійкості проти хвороб. Серед цінних доробок можна вказати на польовий метод ідентифікації явища апоміксису, який заслуговує на подальше удосконалення та практичне застосування. Антморфологічний метод аномалій квіток у нашій роботі не має подальшого застосування у зв'язку з тим, що у більшості апоміктів не виявлено аномалії квіток, хоча явище апоміксису підтверджено при кастрації квіток та подальшому зав'язуванню насіння без запліднення. Тому цей метод нами був відкинутий як метод

додаткової ідентифікації. У таблиці 1 наведена удосконалена нами схема селекційного процесу з використанням сортів-індикаторів та провокаційного фону¹¹.

Таблиця 1

**Удосконалена схема прискорення селекційного процесу
та закріплення гетерозису гібридів тютюну**

№	Етапи селекційного процесу
1	2
1	Колекційний розсадник – вивчення за комплексом ознак зразків, які пересіваються кожні 5 років для підтримання життєздатності. У робочій колекції оцінка на стійкість всіх рослин та 10 шт. за господарсько-цінними ознаками, виділення цінних зразків та сортів-джерел чи донорів у ознакову колекцію за даними 3 років оцінки. Добір батьківських форм для схрещування за комплексом ознак, обов'язково материнська форма має характеризуватись високими господарсько-цінними ознаками та високою стійкістю до хвороб.
2	Проведення схрещування у 2 повтореннях за різними схемами з метою висіву насіння у трьох часових повтореннях (мінімум 3 роки оцінок на закріплення ознак за методикою переведення на апоміктичну основу) та пошук комбінацій з високим ефектом гетерозису.
3	Добір кращих комбінацій для переведення на апоміктичну основу для закріплення гетерозису. Схрещування кращих комбінацій з <i>N. alata</i> 3–5 рослин з метою одержання насіння для подальшого добору апоміктичних форм. Паралельний збір насіння рослин F ₁ для порівняльного посіву при вивченні A ₁ – A ₂ .
4	Вивчення гібридних популяцій A ₁ (150-200 рослин) у порівнянні з F ₁ (10–15 рослин) на ділянках. Індивідуальний добір за фенотипом материнських рослин через каstrування квіток, відведення під ізолятор з метою створення умов для безстатевого розмноження насіння.
5	Переведення стерильних форм на фертильну основу за допомогою апоміксису шляхом одноразового індукування <i>N. alata</i> .
6	Виділення рослин з аномальним розвитком для подальшого селекційного процесу з використанням апоміктичного розмноження.
7	Висів насіння одержаного через каstrування пиляків для аналізу A ₂ у порівнянні з F ₁ (10–15 рослин). Оцінка і добір за стійкістю проти хвороб, фенотипом, показниками якості кращих номерів. Облік 25 рослин на ділянці. Аналіз повторюваності та варіювання ознак у порівнянні з F ₁ .

¹¹ Глюдзик М. Ю., Матієга О. О., Савіна О. І. Методологічне удосконалення застосування апоміксису у селекції тютюну. Науковий журнал «Генетичні ресурси рослин». Харків, 2014.

1	2
8	Попереднє сортовипробування три повторення. Оцінка й добір за стійкістю проти збудників хвороб, за фенотипом, повним технологічним аналізом якості сировини, облік 25 рослин на ділянці. Добір 40–60 кращих ліній для розмноження. Контроль за здатністю до апоміктичного способу розмноження.
9	Конкурсне сортовипробування упродовж 2–3 років з вивченням схеми висадки, строків та способів ламання листа, чотири повторення, з розміщенням сортів – індикаторів та стандарту через кожні 10 ділянок. Добір за стійкістю проти хвороб та комплексом господарсько-цінних ознак. Контроль за здатністю до апоміктичного способу розмноження польовим методом.

У результаті детальних досліджень вдосконалено методику прискорення селекційного процесу тютюну на основі закріплення явища гетерозису за допомогою апоміксису (табл. 2).

Таблиця 2

**Елементи удосконалення методики закріплення гетерозису
у гібридів тютюну**

Удосконалені елементи методики	Розроблена методика
Схрещування кращих комбінацій з <i>N. alata</i> 3–5 рослин з метою одержання насіння для подальшого добору апоміктичних форм. Паралельний збір насіння рослин F_1 для порівняльного посіву при вивченні $A_1 - A_2$. Доведено важливість порівняння апомікта з материнською формою та добір лише за властивими материнській формі ознаками з метою спрощення проведення добору на апоміктичність	Порівняльний посів F_1 при вивченні $A_1 - A_2$. З метою ідентифікації апоміктичних рослин не запроваджений.
Відпадає потреба каstrування квіток для ідентифікації апоміктичних рослин у перші роки випробування, надалі при пересіві потребується лише каstrація квіток для встановлення апоміктичного типу розмноження	Індивідуальний добір за фенотипом материнських рослин через каstrування квіток, відведення під ізолятор з метою створення умов для безстатевого розмноження насіння.
Переведення стерильних форм на фертильну основу за допомогою апоміксису шляхом одноразового індукування <i>N. alata</i> .	Автором такий спосіб не розглядався
Аномалія квіток не може бути маркерною ознакою, бо упродовж всіх досліджень з гібридами аномалія квіток не була типовою	Відпрацьовувалась гіпотеза аномалії квіток як маркерної ознаки властивої для апоміктів.

На основі власних спостережень та доробок О. І. Савіної відпрацьовано схему застосування явища апоміксису з метою прискорення селекційного процесу та закріплення явища гетерозису. Поряд з апоміктичною селекцією ведеться класичний метод гібридизації, що складає в кращому випадку 13–14 років, але на практиці сягає 20–25 років. Застосовуючи апоміктичний метод селекції можливо значно прискорити цей процес і за 9–10 років одержати сорт з високими показниками продуктивності, стійкістю до хвороб та обмеженим розщепленням. Крім того, при переведенні на апоміктичну основу широко використовуються химери з високими показниками продуктивності, часто з різними новими мікроознаками, які можна втратити, якщо не закріпити ці властивості апоміктично.

Таким чином метод апоміксису є цінним надбанням науки і практики, що дає можливість вирішити ряд практичних питань, які виникають у процесі селекції тютюну. В першу чергу це скорочення селекційного процесу на 4–6 років, закріплення ефекту гетерозису та переведення стерильних форм на фертильну основу при потребі.

2. Мінливість будови квіток у тютюну при апоміксісі

Однією із найбільш актуальних проблем сучасної генетики і селекції тютюну є вивчення генетичної структури окремих ознак і функцій, які відповідають за потенціал продуктивності і забезпечення високої адаптивності організму. Структура квітки надзвичайно важлива у генетичному аспекті при селекції апоміктичного напрямку. Адже аномалія квітки у апоміктів першого покоління може використовуватись для подальшої селекційної роботи на стерильній основі, вдосконалення і здешевлення ведення насінництва та підвищення дієвого рівня селекційних можливостей.

Гетеростилія присутня у найбільш нових передових таксонів. Щоб багатоалельна система еволюціонувала до діалельної, за думкою Л. Кру¹² необхідною умовою є проходження спорофітної детермінації пилку. Більшість гетероморфних видів має двохядерний пилкок. Тільки за великих виключень Б.Вюллеймайер¹³ вважав, що багатоалельна система несумісності могла дати діалельну систему

¹² Crowe L. K. The evolution of outbreeding in plants. The angiosperms. Heredity. 1964. Vol. 19. P. 345–457.

¹³ Vuilleumier B. S. The origin and evolutionary development of heterostyly in the Angiosperms. Ibid. 1967. Vol. 21. 2. P. 210–220.

п шляхом втрати алелей. Ще Дарвін ввів термін “pin” для квіток з довгим стовпчиком маточки і короткими тичинками, і термін “thrum” для квіток з коротким стовпчиком маточки і довгими тичинками, та довів, що кращі результати можна одержати при перезапиленні рослин з різними формами квіток. Такий тип запилення Дарвін назвав легітимним. При запиленні однакових типів квіток насіння зав’язується гірше, вважає автор, і називається ілегітимним. Крім ди- аморфізму за довжиною стовпчика та тичинок, автор відмітив розмір пилкових зерен¹⁴.

У працях Бетсона і Грегорі¹⁵ відмічено наслідування гетеростилії одним геном з двома алелями, один з яких домінантний. Довгостовпчаті типи рослин мають два рецесивні алелі, їх генотип позначається SS, а короткостовпчаті – Ss. Пізніше А.Ернст¹⁶ довів, що локус s складний і містить декілька лінійно розміщених і тісно зчеплених генів, які контролюють розвиток диморфних ознак квітки. Нами вивчено локус s у тютюну апоміктичного розвитку. Одержані результати свідчать про наявність 4 тісно зчеплених генів у тютюну з гомостильним розвитком квітки: довгий стовпчик (G), велика маточка (S), великі пилкові зерна (P), довгі тичинки (A), що формулюється: SS = GSPA.

Філогенетичні відношення виду тютюну складаються на основі генетико-еволюційних перебудов і їх системи розмноження, життєвої форми і циклу, що необхідно врахувати при вирішенні експериментальних задач, пов’язаних із перебудовою системи розмноження у апоміктичних рослин. Гетеростилія – існування в одному виді двох або більше типів квіток, які розпізнаються за рівнем розміщення пильників і маточки у середині квітки. Такий гетероморфізм пов’язаний із самонесумісністю або мутаціями, які спричинює апоміктичне розмноження. Такі припущення необхідно обґрунтувати у подальших дослідженнях і більш глибоко їх вивчити.

Ернст встановив склад гетеростилії трьох абсолютно зчеплених генів:

– G (Gynaecium) – довжина тичинок – GG; короткий – Gg, довгий – gg;

¹⁴ Дарвин Ч. Различные формы цветков у растений одного и того же вида. Соч. N. 9. М. 1948. N. 7. С. 31–251.

¹⁵ Bateson W. Gregory R. P. On the inheritance of Heterostyly in Primula. Proc. Roy. Soc. London. 1905. Vol. 76. P. 581–586.

¹⁶ Ernst A. Heterostylie-Forschung Versuch zur genetischen Anase einen Organisations – and Anpassung – Merkmals. Abstr. Vererd. 1936. 71. S. 156–230.

– A (*Antherenstellung*) – довжина тичинкових ниток: AA і Aa – довгі, короткі – aa;

– P (*Pollen*) – визначає розмір пилку : PP і Pp. – велика, pp. – дрібна.

Короткостовпчата форма несе в собі три доміантні гени у гомозиготному або гетерозиготному стані і утворює два типи гамет G AP, g ap. Довгостовпчаті форми гомозиготні по всіх трьох рецесивних факторах з утворенням гамет g ap.

Аберантні форми містять доміантні і рецесивні гени, тому домінують над довгостовпчатими і рецесивні по відношенню до короткостовпчатих. А.Ернст виявив сім із восьми субгенів, які містяться в одному гені: G AP, G ap, G aP, g ap, g Ap, g ap, G Ap. Такі форми появляються за рахунок мутацій окремих субгенів, або за рахунок кросинговера в середині супергена.

Д.Льюїс¹⁷ взяв за основу кроссоверну гіпотезу, яка заключається у можливості розміщення субгенів G AP у супергені. Він також замітив, що до вище вказаних субгенів повинен входити ген S, який контролює розмір клітин приймочки, субген I₁ та I₂ за несумісність приймочки і пилку. Доміантний алель супергена гетеростилії має будову G S I₁ I₂ PA та рецесивний gs i₁ i₂ра. Сюди можливо додати ще характерні зміни у тютюну при переході на апоміксис (розсіченість віночка, диморфізм пиляку, один з яких може проростати або приростати до стінок квіток, наддовгі приймочки, які сягають більше за пиляки у 1,5 рази). Поява стерильних квіток може бути визвана вищепленням скритих рецесивних генів та порушенням хромосомного балансу, що свідчить про високий рівень апоміктизації та деяких перепон до одержання бажаних форм для подальшого селекційного процесу. Гетеростилію у рослин, яким притаманна ця ознака (гречка) визначає складна генетична система, яка включає один головний суперген і ряд генів-модифікаторів. Суперген виконує обов'язки диморфізму, модифікатори служать стабілізатором гетеростилії, забезпечує нормальний прояв супергена. Зміни алельного складу в середині супергена і серед генів-модифікаторів може призвести до розрушення гетеростилії і появи гомо стильних форм. Гомо стильні форми, тип квітки яких виділяється перебудовою в супергені наслідуються однотипно: всі вони домінують над довгостовпчатими формами і рецесивні по відношенню до короткостовпчатих. Гомостильні форми, тип квітки

¹⁷ Lewis D. Comparative incompatibility in Angiosperme and Fungi. Adv. Genet.1954. Vol. 6. P. 235–285.

яких визначають модифікатори, при схрещуванні з гетеростильними рослинами в першому поколінні дають тільки гетеростильне потомство.

У амфіміктичних рослин тютюну гетеростилії квіток не відмічено. Таке явище спостерігається лише у рослин – апоміктів. Кореляція між способом розмноження і явищем редукції квітки є основою для створення антморфологічного методу виявлення апоміктичних форм різних культур. Цей метод застосовується для швидкого визначення апоміктичних форм першого року вивчення. Надалі ця ознака аномалії квітки може втрачатись і не буде цінною при доборі без закріплення через апоміксис.

Багатьма авторами описана послідовність редукції частини квітки при апоміксисі: андроцей (починаючи із пилоквих зерен), віночок (до апеталізації або поліпеталізації), зміна функції пильників. У гінецеї відмічено підвищену варіабельність стовбчика і рильця та збільшення зав'язі. При детальному вивченні квіток у апоміктичних рослин виявлено високу частоту аномалії квіток як у розрізі суцвіття так і рослин. В умовах природного польового вирощування нами досліджено 8 номерів апоміктичних форм першого року випробування, де відмічено значну аномалію квіток. Термін «аномалія» (уродливість, тератоморфа), а не гетеростилія, як нормальне явище у гречки є найбільш придатним для даного випадку. Саме така будова квітки є не нормальною для тютюну. Тому аномалія квітки у тютюну розглядається як варіант будови квітки, що виходить за межі адаптивної норми.

Поява стерильних квіток може бути викликана вищепленням скритих рецесивних генів та порушенням хромосомного балансу, що свідчить про високий рівень апоміктизації та деяких перепон до одержання бажаних форм для подальшого селекційного процесу. Одержані дані підтверджують думку С. С. Хохлова про глибокі зв'язки системи розмноження і структури квітки у апоміктів першого року випробування¹⁸. У форм факультативно апоміктичного розмноження редукція частини квітки проявляється у вигляді високої маточки, що розміщена високо над віночком, великої зав'язі, проростання однієї і рідше двох тичинок рожевим листочком, або приростання їх до віночка, повній відсутності тичинок, деякій

¹⁸ Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиктичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов : Изд-во Саратов. Ун-та, 1978. 224 с.

частковій стерильності пилкових зерен або коротких тичинкових ниток. Загальний вигляд найбільш поширених аномалій наведений на рисунку 1.

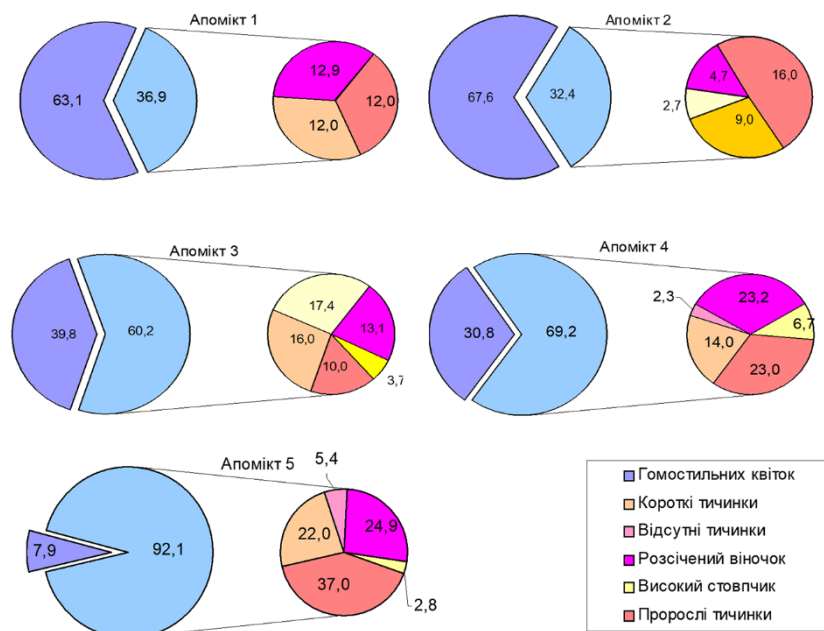


Рис. 1. Апоміктичні аномалії квіток

Аномальні квітки із пророслою тичинкою характеризуються високою фертильністю пиляків, їх життєздатністю та хорошою виповненістю. Коробочки апоміктичних форм на 30–40 % більш виповнені за звичайних фертильних форм високопродуктивним насінням, що є бажаним у послідоючих доборах для закріплення цієї ознаки у сорту-апомікта. Інші апоміктичні аномалії спричиняють зниження зав'язування насіння за відсутністю статевого розмноження, що призводить лише до безстатевого розмноження (рис. 2).

Для вивчення характеру зав'язування коробочок при редукції квіток у рослин-апоміктів нами проводились дослідження примусового зав'язування коробочок під ізолятором та вільне запилення (рис. 2). Встановлено зниження запліднення квіток навіть у гомостильних квіток при ізоляції суцвіття (19,1 %), що пов'язано із

обмеженням доступу повітря, підвищеній температурі та вільного розгалуження суцвіття.

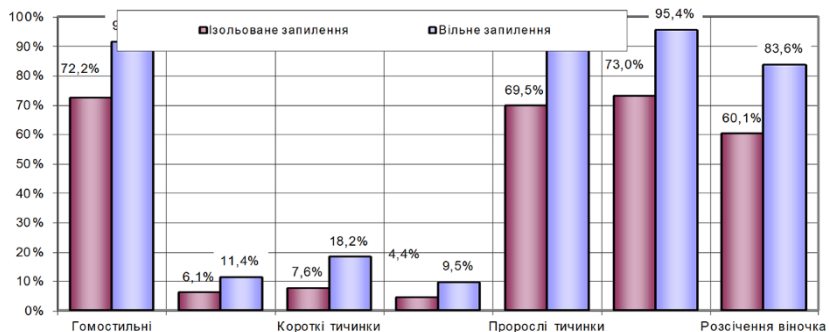


Рис. 2. Зав'язування коробочок при аномаліях квіток

У аномальних квіток із високим стовпчиком при вільному запиленні зав'язалось лише 11,4 % коробочок, а при ізоляції менше на 49 %. Суцвіття із короткими тичинками характеризувалось більш високим показником зав'язування коробочок (18,2 %) при вільному запиленні, та на половину менше при ізоляції. Відсутність тичинок також не спричинила повної безплідності рослини. При обліку коробочок на таких суцвіттях виявлено до 9,5 % зав'язуваності при вільному запиленні та 4,4 % при ізоляції. Інші аномалії квіток (проросла тичинка, коротка одна тичинка та розсіченість віночка) значно не вплинуло на характер запліднення квіток і складали в межах нормального запилення.

Кількісна мінливість квіток та пилкових зерен наведена в таблиці 3. Матеріали свідчать про низький коефіцієнт варіації розміру квіток в межах досліджуваних зразків, за виключення апомікту № 3, в якого коефіцієнт варіації складав 12 % із коефіцієнтом вирівняності 88 %.

При обстеженні фертильності пилкових зерен під мікроскопом виявлено значну мінливість показників стерильності пилкових зерен серед вивчених зразків. Так, стандарт характеризувався також досить високим рівнем стерильності пилкових зерен. Така ознака не є звичайною, а пояснюється високою температурою повітря при досяганні пилкових зерен. У апоміктів № 4 і 5 відповідно стерильних пилкових зерен виявилось 52 і 85 %, що свідчить про аномалію

пилкових зерен та збільшення мінливості структур, які обслуговують безстатеве запліднення.

Таблиця 3

Характеристика квіток у апоміктів першого року вивчення

№ рослин-апоміктів	Довжина квітки, см (x+s _x)	Коефіцієнт варіації V, %	Коефіцієнт вирівняності B, %	К-ть стерильних пилкових зерен, % *	К-ть фертильних пилкових зерен, % *
1 (стандарт)	6,3 ± 0,015	0,25	99,75	42	58
2 (N. alata)	8,5 ± 0,02	0,3	99,7	37	63
3 (A1)	5,4 ± 0,3	12	88	34	66
4 (A1)	5,3 ± 0,01	0,2	99,8	52	48
5 (A1)	5,9 ± 0,1	8,3	91,7	85	15

Примітка. * – облік фертильності пилкових зерен під мікроскопом в полі зору біокуляр-мікрометра на 9–10 поділі.

Діапазон розміру тичинок найбільш широкий і складає від 2,0 до 9,8 см. Довжина стовпчика маточки також варіює від 3,5 до 9,8 см, що складає від 23 до 74 % . У розрізі зразків мінливість довжини стовпчика не висока і складає від 6,4 до 12,2 %, що свідчить про високий коефіцієнт вирівняності в межах ділянки (табл. 4).

Загальний обсяг вивченого матеріалу складає 250 суцвіть та 1250 квіток. В кожному суцвітті відмічено аномалію квіток за декілька ознаками.

Таблиця 4

Мінливість кількісних ознак квіток у апоміктів

Діапазон довжини, см			Частота, f			Коефіцієнт варіації V, %		
квітки	стовпчика маточки	тичинки	1	2	3	1	2	3
–	–	2,0–3,4	–	–	21	–	–	53,8
4,5–4,9	3,5–4,0	3,5–4,0	7	21	9	31,9	40,5	20,5
5,0–5,5	4,1–4,5	4,1–4,5	58	33	17	28,8	34,8	25,8
5,6–6,0	4,6–5,0	4,6–5,0	22	19	25	25,8	31,2	45,6
6,1–6,5	5,1–5,5	5,1–5,5	13	14	11	23,8	34,6	28,3
6,6–9,6	5,6–9,8	5,6–9,8	9	7	22	74,0	71,4	66,6

Характерною особливістю для апоміктів є значна мінливість в межах зразка довжини тичинок. Так, у вивченого матеріалу коефіцієнт варіації складає від 6,6 до 36,1 % із мінливим коефіцієнтом вирівняності (рис. 3).

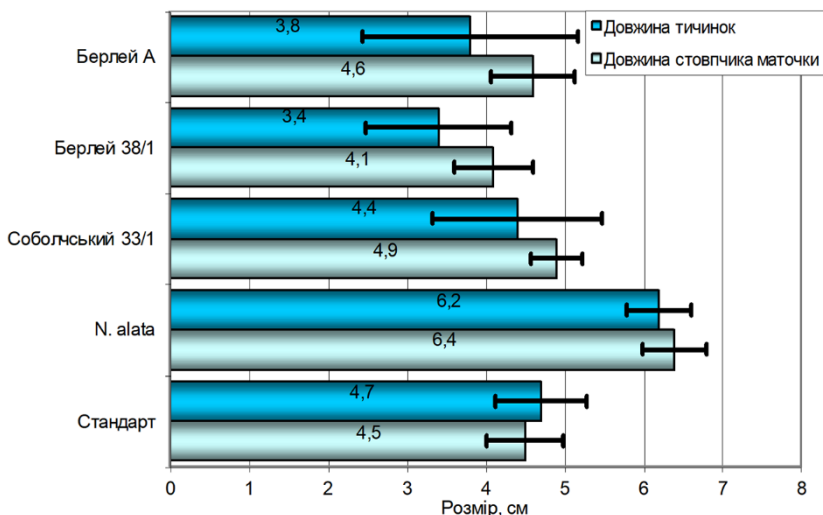


Рис. 3. Мінливість довжини тичинок та стовпчиків маточки

При багатомірному визначенні відмічена частота зустрічаємості аномалій квіток: квітки малих розмірів (4,4–4,9 см) – 3 %, стовпчики маточки нижні за звичайні (3,5–4,5 см) – 26 %, вищі за довжину квітки – 5 %, тичинки нижчі за стовпчик маточки – 9 %, суцвіття із стерильними квітками – 12 %, стерильними пилковими зернами – 18 %. У апоміктичних рослин зустрічається коротша одна тичинка, або проросла листочком чи приросла до стінок віночка із частотою 18%. Частим є сильна повздовжня розсіченість віночка, що призводить до швидкого висихання маточки та стерильності пилових зерен під дією температури та вітру.

У результаті проведених досліджень виявлено значну аномалію квіток у тютюну апоміктичного розвитку. Одержані нами дані підтверджують думку багатьох вчених про глибокий взаємозв'язок системи розмноження і структури квітки. У факультативно розмноженого тютюну при регулярному апоміксісі відмічено ряд аномалій квітки, які знижують адаптивну роль запилення у процесі розмноження виду. В результаті аномалій тичинок і маточки, що заважає запиленню, збільшується мінливість структур, які обслуговують безстатеве розмноження і породжують нові типи мутацій при направлених доборах, що цінно для селекційної практики.

Для тютюну апоміктичного типу розмноження аномалія квіток не є обов'язковою особливістю. Ряд форм не виявили аномалію квіток, хоча їх апоміктична природа підтверджена цитологічно. Для апоміктичних форм в цілому характерний широкий набір аномальних відхилень у будові квітки і не змінний в залежності від географічно віддалених пунктів випробування.

Порядок збільшення мінливості частини квітки розміщується у такій послідовності: квітки малих розмірів, стовпчик маточки вищий у 1,3 рази від віночка, тичинки нижчі за стовпчик маточки, відсутність тичинок, проросла тичинка листочком або приросла до віночка, стерильні пилкові зерна, нижчий стовпчик маточки за звичайний, повздожна розсіченість віночка. Відмічено зменшення функції пилку у процесі розмноження за рахунок найбільш виявлених аномалій стерильності пилових зерен та різнобію у висоті тичинок і маточки. На основі результатів досліджень нами розроблений класифікатор оцінки характерних морфологічних ознак будови суцвіття та квіток із урахуванням аномалій при апоміксії.

3. Аналіз прояву ефекту апоміксії у А1

Апоміксіс став дієвим методом вирішення ряду питань у селекційному процесі тютюну. Так, після проведення діалельного схрещування нами проведено детальний аналіз комбінацій, оцінка за кількісними ознаками та виділення тих, які характеризувались високим ефектом гетерозису. З 36 комбінацій виділено 7 та закріплено ефект гетерозису через індукування апоміксісу шляхом схрещування формою тютюну *Nicotiana alata*. Матеріали оцінки першого покоління гібрида та апомікта наведено на табл. 5.

Аналізуючи одержані матеріали за висотою рослин встановлено високі показники висоти рослин (оптимальна висота рослин 165 см) та закріплення даних у апоміктів. Високим коефіцієнтом вирівняності характеризувались гібриди F₁ Берлей 7 / Берлей 9/10 (99,03), Берлей 7 / Пологі шарго (98,63) та Берлей 9/10 / Спектр (98,43), де і коефіцієнт варіації ознаки був досить низьким.

Апомікти першого року випробування (візуально рослини з ідентичними ознаками материнських форм, бо серед них виділялись химери біля 3–4 відсотків, низькопродуктивні та хворі рослини, або рослини з новими мікроознаками) характеризувались високим коефіцієнтом вирівняності та низьким коефіцієнтом варіації ознаки.

Наглядні матеріали закріплення ознаки висоти рослин у дослідних комбінацій наведено на рис. 4. З даних видно, що

Таблиця 5

Закріплення ефекту гетерозису у апоміктів першого покоління А1 за висотою рослин

Гібриди	Гібрид першого покоління F1				Апомікт першого покоління А1					
	Висота, см ($\bar{x} \pm s_x$)			Коеф. варіації V, %	Коеф. вирівнян. В, %	Висота, см ($\bar{x} \pm s_x$)			Коеф. варіації V, %	Коеф. вирівн. В, %
Берлей 9/10 / Берлей 7	187,1	±	2,6	4,37	95,63	181	±	0,5	0,81	99,1
Берлей 7 / Берлей 9/10	178,9	±	0,5	0,97	99,03	179	±	0,5	0,80	99,2
Пологі шарго / Спектр	172,9	±	1,6	2,95	97,05	179	±	0,5	0,88	99,1
Жовтолистний 36 / Берлей 9/10	174,9	±	1,7	3,14	96,86	179	±	0,9	1,56	98,4
Берлей 7 / Пологі шарго	176,4	±	0,8	1,37	98,63	175	±	0,6	1,08	98,9
Спектр / Берлей 9/10	170,6	±	1,2	2,14	97,86	170	±	1,0	1,94	98,0
Берлей 9/10 / Спектр	183,3	±	0,9	1,57	98,43	182	±	1,0	1,80	98,2

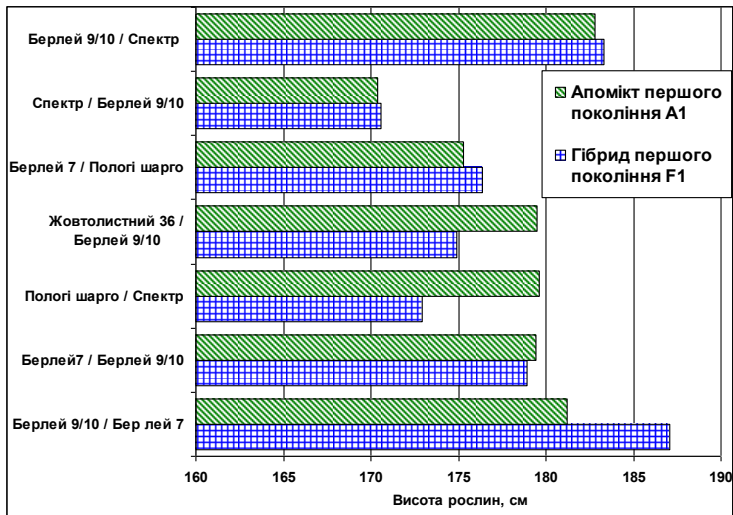


Рис. 4. Закріплення ефекту гетерозису у апоміктів А1 за висотою рослин

більшість гібридів не мають розбіжності за висотою, лише гібрид Берлей 9/10 / Берлей 7 значно відрізнявся за висотою 181,2 см у апомікта проти 187,1 см у гібрида першого року випробування. Жовтолистний 36 / Берлей 9/10 та Пологі шарго / Спектр покращили показники у апоміктичному поколінні. Такі розбіжності можна пояснити екологічною пластичністю форм, адже погодні умови значно впливають на розкриття висоти рослин.

При вивченні матеріалу за коефіцієнтом вирівняності також відмічено високу вирівняність за висотою рослин у Берлей 9/10 / Берлей 7 апомікта та досить низьку у гібрида F1 (99,2 проти 95,6), Жовтолистний 36 / Берлей 9/10 (98,4 проти 96,9). Матеріали наведено на рис. 5. Слід відмітити високі властивості вирівняності за висотою рослин у Берлей 7 / Пологі шарго, Спектр / Берлей 9/10 та Берлей 9/10 / Спектр.

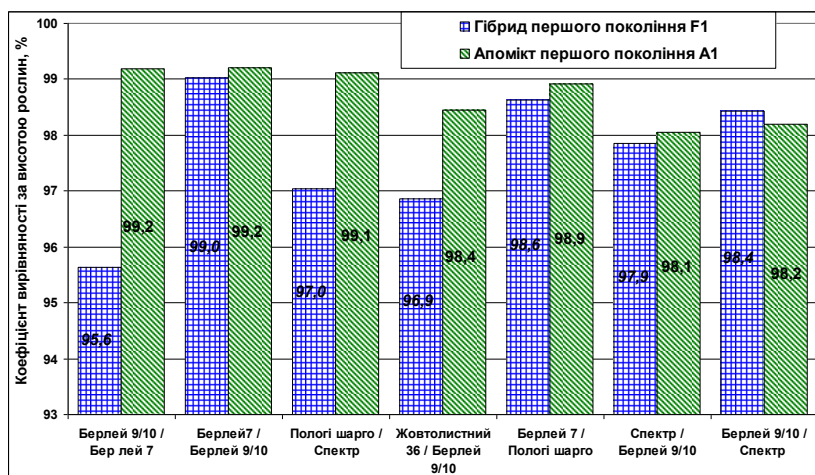


Рис. 5. Коефіцієнт вирівняності за висотою рослин експериментального матеріалу апоміктів A1

Таким чином встановлено, що на рівень прояву ознак впливає генотипова особливість та умови вирощування. При детальному аналізі рівня закріплення гетерозису встановлено високі показники вирівняності, що методично обґрунтовано і даний спосіб закріплення

гетерозису можливо рекомендувати для практичного використання у гетерозисній селекції.

4. Аналіз розщеплення апоміктів А₁

Створення апоміктів при міжвидовій гібридизації – явище унікальне, тим більше, що багатонасінність тютюну в одній коробочці дозволяє використовувати навіть дуже малу можливість маніпулювати ними у практичній селекції. У даному випадку вірогідність складає біля 1:500 по відношенню до загальної кількості бруньок, адже у одній коробочці біля 2–4 тис. насінин. Фоке був першим, хто розкрив формування материнського типу рослин при гібридизації без запилення, а лише стимулюючи яйцеклітину до розвитку, він і назвав це явище псевдогамією. У послідовних дослідженнях ним було встановлено, що в результаті псевдогамії в першому гібридному поколінні замість проміжного типу рослин відмічалась поява організмів, які не відрізняються за морфологічними ознаками від рослин материнської форми. Найбільш цінною особливістю псевдогамних рослин – значна перевага диплоїдних рослин материнського типу¹⁹.

Апоміксис – благополучний фактор у руках селекціонера для еволюції рослин, які володіють даною характеристикою. У процесі добору апоміксис сприяє виділенню і закріпленню кращих рослин, відкривається шлях комбінативної мінливості на основі часткового амфіміксису з послідовним закріпленням гетерозиготних форм апоміксису. Аномальний процес проявлений у видозміні забарвлення, опушеності листка, жилкування гігантських розмірів рослини та їх карликовості є звичайним явищем у апоміктів. У тютюну апоміктичного способу розмноження відмічена дегенерація квіток, яка виражається у різній формі гетеростилії та стерильності. Разом з тим, суцвіття значно більші за амфіміктичні з коротшим періодом цвітіння.

Явище апоміксису унікальне ще і тим, що у першому поколінні саме спостерігається розщеплення. Тому нами приділено значну увагу саме апоміктам А₁. Кращі гібридні комбінації F₁ шляхом схрещування 4-5 рослин *N.alata* переведено на апоміктичну основу і насіння було висіяно для подальшого аналізу А₁ у порівнянні з материнськими формами F₁. На рис. 6 наведено розщеплення

¹⁹ Петров Д. Ф. Потомство без отцов (апомиксис и его значение для селекции). Наука. Сибирское отделение. 1976. 124 с.

апомікта А₁ Берлей 9/10 / Берлей 7/ *N.alata*. Аналізуючи одержані матеріали, слід відмітити, що у експериментального гібрида-апомікта одержано 24,7% рослин схожих за морфологічними ознаками та за рівнем їх прояву на материнську форму, 10 рослин якої було висаджено поряд. Таким чином інші рослини з різним проявом аномалій перевищення або зниження продуктивності є амфіміктами. Серед цих рослин відмічено 3,2 % мутанти з високою продуктивністю особливо за висотою рослин, яка перевищувала материнські та аномальність кольору (темно-зелений або світло-жовтий не притаманний материнській формі, сильна сітчастість листка, густе розміщення жилкування). Серед амфіміктів виявлено 15,3 % хворих, потворних рослин, які зразу видалялись з ділянки. На долю менш продуктивних низькорослих рослин припадало 56,8 % рослин. Таким чином рослини апоміктичного способу розмноження виділяли для кастрації квіток і відведення під ізолятор для одержання насіння для випробовування покоління А₂, де буде спостерігатись константність кількісних ознак.

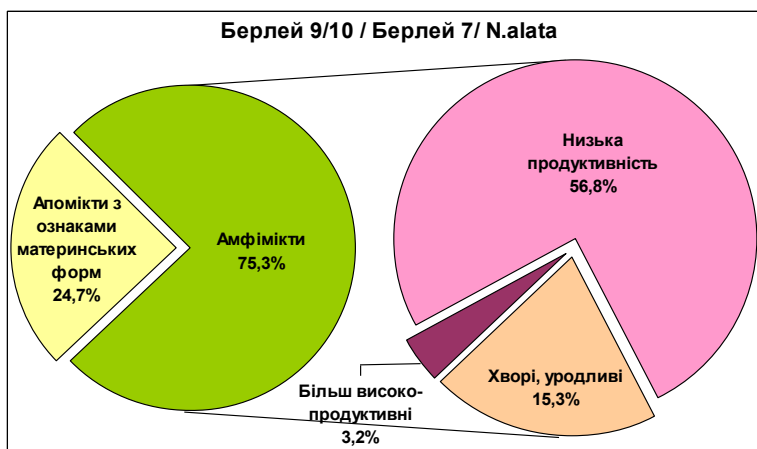


Рис. 6. Розщеплення апомікта А₁ Берлей 9/10 / Берлей 7/ *N. alata*

У результаті детального аналізу специфічного розщеплення форм у А₁ слід відмітити, що кожна гібридна комбінація має свою особливість розщеплення і відсутня якась закономірність прояву, як це відмічається у другому гібридному поколінні. Таким чином виділено кращі гібридні комбінації Берлей 9/10 / Спектр / *N. alata*,

Спектр / Берлей 9/10/ *N. alata* та Жовтолистний 36 / Берлей 9/10/ *N. alata*, які характеризувались високим відсотком апоміктів та аномальних мутаційних проявів морфологічних ознак, що послужило розширення вихідного матеріалу для селекції тютюну через закріплення цих відхилень апоміксом.

5. Аналіз апоміктів A₂ та тривалість константності ознак

Дуже важливо простежити ймовірність закріплення ефекту гетерозису у апоміктів A₂ та виділити форми із константними ознаками для виробничого впровадження. Аналізували кращі гібриди-апомікти, які забезпечують високу продуктивність і стійкість до хвороб. Наведено матеріали порівняльної характеристики прояву кількісних ознак апоміктів A₁ та A₂, результати яких фіксувались упродовж трьох років і доля впливу погодних умов року присутня, у деяких форм значна та закріплення висоти рослин на рис. 7.

Аналізуючи одержані матеріали встановлено, що ознака висоти рослин не сильно міняється при пересіві насіння рослин, відведених під ізолятор у гібридів-апоміктів Берлей 9/10 / Берлей 7 (181,2 проти 180 см), Спектр / Берлей 9/10 (170,4 проти 171 см), інші форми мали дещо більшу розбіжність із-за зміни погодних умов та агротехнології.

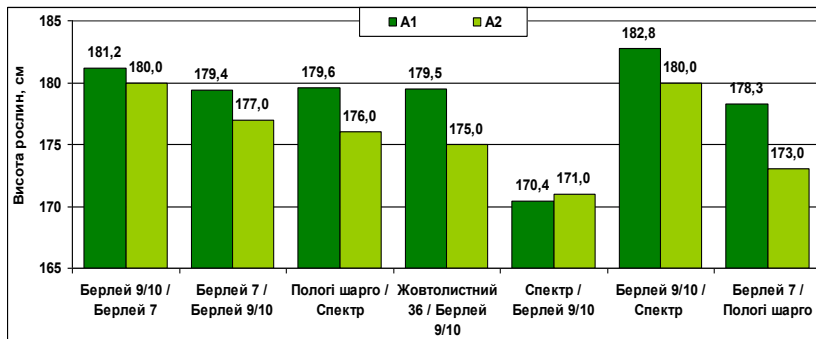


Рис. 7. Закріплення висоти рослин у апоміктів A₁ та A₂

На основі тривалих досліджень встановлено, що метод кастрації квіток та відведення під ізолятор дає з високою точністю констатувати, що досліджувана форма володіє апоміктичним

методом розмноження і лише після такої перевірки висівається чи відкладається насіння на зберігання.

6. Застосування апоміксису в процесі селекції

Виробництво тютюну споконвічно було одним із головних напрямків розвитку сільського господарства та розв'язанням соціальних проблем села. За останні роки урожайність, валові збори та економічна ефективність залишається дуже не стабільною, що позначається на подальшому розвитку всієї галузі, а останнім часом загрозою зникнення існування цього напрямку сільсько-господарського виробництва. Потенціал культури досить високий і при розумному використанні всіх важелів управління ефективністю цією галуззю може приносити доходи до 2,5–3 тис. гривень з гектара.

За останні роки стрімко змінюється ставлення до цієї дуже трудомісткої культури, що пов'язано в першу чергу із зміною форм власності та можливостей затрат на виробництво. З поширенням виробництва тютюну у приватному секторі (75 %) зріс попит на насіння сортів із низькою матеріалоемністю при виробництві одиниці продукції та скоростиглістю з метою скорочення вегетаційного періоду для швидкого і результативного одержання прибутку. Важливість створення гетерозисних гібридів пов'язано із вирішенням ряду проблем не тільки виробників, але і авторів сортів і гібридів: гібриди в першу чергу дають ідеальну можливість контролювати розмноження і реалізацію насіння, виконувати основний принцип маркетингу, коли покупець максимально залежить від продавця насіння; наявність широкого діапазону вихідних форм дає можливість у короткі строки реагувати на мінливу кон'юнктуру ринку; можливість поєднувати в одному гібриді такі ознаки, які у сорті поєднати не можливо.

Створення гетерозисних гібридів триває дещо менше часу, ніж сорти і включає такі етапи: проведення маркетингових досліджень ринку і формування його під можливості власного генбанку; створення моделей гібридів і добір батьківських форм; гібридизація і вивчення комбінаційної здатності; конкурсне випробування гібридів; розмноження вихідних форм і гібридів.

Щоб одержати високий гетерозисний ефект за продуктивністю, батьківські форми повинні взаємодоповнювати одна одну за її елементами. За даними спостережень гетерозис у більшості гібридних форм тютюну спостерігається за висотою, розміром листка та їх кількістю. Ця ознака дуже мінлива як за роками так і за

якісним і кількісним складом вихідних форм. Ознака висоти досить мінлива по роках випробування (17–45 %). Менш мінливими є кількість технічних листків та ширина листків.

Прояв гетерозису у значній мірі залежить від вибраної схеми схрещування та залучених компонентів. Проведений аналіз наведений на рис. 8.

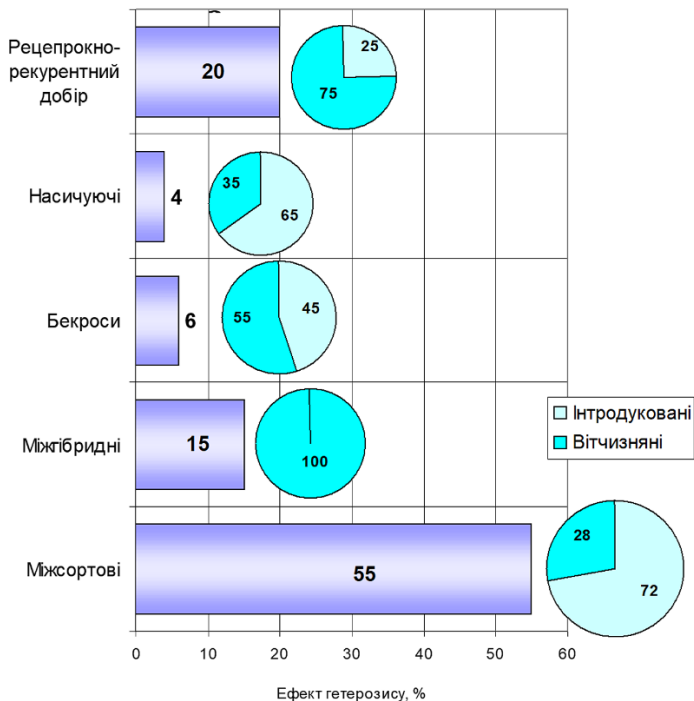


Рис. 8. Вплив схеми схрещування та компонентів на прояв ефекту гетерозису

Високоєфективними схемами схрещування є парні міжсортіві схрещування, з якими отримано 55 % селекційного матеріалу із показниками гетерозису. Про важливість реципрокного методу селекції для одержання ефекту гетерозису також не слід нехтувати. Для виведення гетерозиготних форм тютюну новим напрямком селекційного процесу є використання регулярного апоміксису, яким можливо закріпити цінні властивості та очікувати появу нових мутацій при індукції апоміксису. Даним методом можливо закріпити

властиві ознаки гібриду, але і одержати нові апоміктичні сорти, які досі у природі не існували при селекційному процесі традиційним методом.

ВИСНОВКИ

Застосування апоміксису у селекції тютюну сприяє скороченню селекційного процесу, закріпленню гетерозису, виявленню нових і рідкісних мікроознак у тютюну, а також для безпосереднього використання химер з комплексом цінних ознак у вигляді господарсько-цінного вихідного матеріалу. При створенні нових сортів без суттєвого доопрацювання цього матеріалу прискорюється селекційний процес на 4-6 роки та дає можливість закріпити ознаку високої стійкості проти хвороб, закріплення ефекту гетерозису та переведення стерильних форм на фертильну основу при потребі. У результаті детального аналізу специфічного розщеплення форм у A_1 слід відмітити, що кожна гібридна комбінація має свою специфіку розщеплення і відсутня якась закономірність прояву, як це відмічається у другому гібридному поколінні. Таким чином виділено кращі гібридні комбінації Берлей 9/10 / Спектр / *N. alata*, Спектр / Берлей 9/10/ *N. alata* та Жовтолистний 36 / Берлей 9/10/ *N. alata*, які характеризувались високим відсотком апоміктів та аномальних химерних проявів морфологічних ознак, що послужило розширенню вихідного матеріалу для селекції тютюну через закріплення цих відхилень апоміксисом.

АНОТАЦІЯ

На основі всебічного вивчення генетичних ресурсів тютюну, удосконалення методів селекції на підвищення ефекту гетерозису та способів його закріплення створити вихідний матеріал та нові сорти з високим потенціалом продуктивності для створення гібридів з високою гетерозисною здатністю та подальшого його закріплення через апоміксис.

Вихідним матеріалом для досліджень були колекційні зразки, виведені селекціонерами станції та інтродуковані з країн Європи, зареєстровані в Національному генетичному фонді України. Проведено гібридизацію за діалельною схемою та отримано насіння F_1 від 36 гібридних комбінацій. Кращі гібриди з високим ефектом гетерозису переведені на апоміктичну основу з метою закріплення гетерозису. Висіяно одержані апомікти та виділено 7 з кращими показниками за комплексом ознак і перевірено на наявність

апоміктичної властивості для висіву у подальшому для одержання гібридів-апоміктів з високими показниками продуктивності.

У результаті детального аналізу специфічного розщеплення форм у А1 слід відмітити, що кожна гібридна комбінація має свою специфіку розщеплення і відсутня якась закономірність прояву, як це відмічається у другому гібридному поколінні. Встановлено критерії добору можливих апоміктів за здатністю формувати рослини у А1 з материнськими ознаками біля 25% рослин та відбір насіння для подальшого висіву лише після кастрації квіток та відведення під ізолятор. У другому поколінні А2 спостерігається високий рівень константності, що дозволяє відбір рослин без кастрування, але підбір під ізолятором. Основною маркерною ознакою для ідентифікації генотипів з елементами апоміксису є морфологічні особливості за материнським типом, що потребує висаджування поряд гібридне насіння першого покоління.

Література

1. Е. И. Савина, М. Ю. Глюдзык, К. А. Шейдик Анализ проявления эффекта апомиксиса у А₁. Актуальные вопросы современной науки. Сборник научных трудов. Выпуск 37. Новосибирск, 2014. С. 6–15. ISBN 978-5-00068-170-1.

2. Тоцький, В. М. Генетика [Текст]. Одеса : Агропринт, 2002. 712 с.

3. Asker, S. E. Apomixis in Plants [Text] / S. E. Asker, L. Jerling. Boca Raton: CRC Press, 1992. 298 p.

4. Наумова, Т. Н. Апоспория. Диплоспория. Ультраструктурные аспекты апомиксиса. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции [Текст]. Том 3 / под ред. Т. Б. Батыгиной. Санкт-Петербург : Мир и семья, 2000. С. 146–192.

5. Мандрик В. Ю. Гаметофітний апоміксис у деяких видів Rosacea іх флори Українських Карпат. Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія, вип. 27, 2009. С. 117–122.

6. Мандрик В.Ю. Апоміксис у *Potentilla argentea* L. (Rosaceae). Наук. вісник УжДУ. Серія Біологія, № 6. 1999. С. 41–45.

7. Мандрик В. Ю. Результати ембріологічних досліджень видів родини Rosaceae. Наук. вісник УжДУ. Серія Біологія, № 7. 2000. С. 129–131.

8. Czupic R. Controversy Around Apomixis. Acta biol. Crac. ser. bot. 2000. 42. № 2. P. 55–59.

9. Гарт О. Ю., Куракса Н. П., Кондратенко С. І. Біометричні та біохімічні показники плодів селекційно-цінних зразків перцю солодкого за умов статевого та змішаного апоміктично-статевого розмноження. Овочівництво і баштанництво. 2014. Вип. 60. С. 44–51.

10. Савіна О. І. Глюдзик М. Ю. Особливості розщеплення апоміктів тютюну *A₁*. Агробіологія. Збірник наукових праць. Біла Церква, № 2(113). 2014. С. 126–130.

11. Глюдзик М. Ю., Матієга О. О., Савіна О. І. Методологічне удосконалення застосування апоміксису у селекції тютюну. Науковий журнал «Генетичні ресурси рослин». Харків, 2014.

12. Crowe L. K. The evolution of outbreeding in plants. *The angiosperms*. *Heredity*. 1964. Vol. 19. P. 345–457.

13. Vuilleumier B. S. The origin and evolutionary development of heterostyly in the Angiosperms. *Ibid*. 1967. Vol. 21. 2. P. 210–220.

14. Дарвін Ч. Различные формы цветков у растений одного и того же вида. *Соч.* Т. 9. М. 1948. Т. 7. С. 31–251.

15. Bateson W. Gregory R. P. On the inheritance of Heterostyly in *Primula*. *Proc. Roy. Soc. London*. 1905. Vol. 76. P. 581–586.

16. Ernst A. Heterostylie-Forschung Versuch zur genetischen Anase einen Organisations and Anpassung – Merkmals. *Abstr. Vererd.* 1936. 71. S. 156–230.

17. Lewis D. Comparative incompatibility in Angiosperme and Fungi. *Adv. Genet.* 1954. Vol. 6. P. 235–285.

18. Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиктичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов : Изд-во Саратов. Ун-та, 1978. 224 с.

19. Петров Д. Ф. Потомство без отцов (апомиксис и его значение для селекции). Наука. Сибирское отделение. 1976. 124 с.

Information about the authors:

Savina Olena Ivanivna,

Doctor of Agricultural science,

Professor at the Department of Horticulture and Viticulture
State University "Uzhhorod National University"

18, Universytetska str., Uzhhorod, 88000, Ukraine

Hliudzyk-Shemota Marharyta Yuriivna,

Candidate of Agricultural science,
Associate Professor at the Department of Genetics,
Plant Physiology and Microbiology,
State University "Uzhhorod National University"
18, Universytetska str., Uzhhorod, 88000, Ukraine

Sheidyk Karolina Arturivna,

Candidate of Agricultural science,
Associate professor at the Department of Horticulture and Viticulture,
State University "Uzhhorod National University"
18, Universytetska str., Uzhhorod, 88000, Ukraine