

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ
ЗАКАРПАТСЬКА ДЕРЖАВНА СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКА ДОСЛІДНА
СТАНЦІЯ

**МЕТОДИКА ВЕДЕННЯ СЕЛЕКЦІЙНОЇ РОБОТИ ТЮТЮНУ
ІЗ ЗАСТОСУВАННЯМ АПОМІКСИСУ**

УДК:633.71.575.

Розробники: Савіна О.І. – д.с-г.н., проф., Матієга О.О, к.с-г.н.,
Шейдик К.А., к.с-г.н., Глюдзик М.Ю., к. с-г.н.

Рецензент: кандидат сільськогосподарських наук
Кормош С.М.

В рекомендаціях викладені результати власних досліджень явища апоміксису у тютюну та узагальнені дослідження ряду вчених, які спостерігаються при регульованому факультативному апоміктичному розмноженні. 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 адаптаційними можливостями цієї культури. Без підключення апоміксису, як способу закріплення гетерозису та скорочення селекційного процесу усі поставлені питання вирішити якісно і швидко нереально.

Методика рекомендована науковцям для використання в селекції тютюну, а також може використовуватися у навчальному процесі у вищих учбових закладах.

Відповідальний за випуск: вчений секретар
Закарпатської ДСГДС НААН України Семененко І.С.

Схвалено і рекомендовано до видання Вченою радою
Закарпатської державної сільськогосподарської дослідної станції НААНУ,
протокол №10 від 22.10.2020 року.

ЗМІСТ

ВСТУП.....	4
1. Шляхи закріплення ефекту гетерозису у гібридів тютюну	4
2. Техніка виконання селекційного процесу тютюну із застосуванням апоміксису.....	12
3. Методологічне удосконалення застосування апоміксису у селекції тютюну.....	14
4. Аналіз прояву ефекту апоміксису у A_1	17
5. Характеристика перспективного матеріалу апоміктичного типу розмноження та формування колекції гібридів-апоміктів.....	19
6. Економічна ефективність при застосуванні гетерозисних форм апоміктичного типу розмноження.....	24
ВИСНОВКИ.....	27
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	28

ВСТУП

Вирішення проблеми прискорення селекційного процесу тютюну полягає в пошуку нових підходів у селекції, спрямованого на збільшення урожайності та якості продукції, а останнім часом турбує питання закріплення гетерозису. Сучасний і майбутній прогрес гетерозисної селекції залежить від розвитку класичних її методів на новому методичному рівні. Велике значення при цьому мають знання генетичної організації продукційного макропроцесу, генетичного захисту рослин, а також біогенезу запасних речовин, які визначають якість продукції. Для гібридного тютюну це знаходить відображення в необхідності теоретичного обґрунтування стратегії підвищення потенційної урожайності до 2,5 т/га при високій збалансованості продукційного процесу вегетативної і генеративної маси. У зв'язку з цим важливими є дослідження, спрямовані на вивчення природи і механізмів явища гетерозису і удосконалення методики практичного застосування явища апоміксису для закріплення гетерозису.

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.

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 сільськогосподарського 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 адаптаційними можливостями цієї культури. Без підключення апоміксису, як способу закріплення гетерозису та скорочення селекційного процесу усі поставлені питання вирішити якісно і швидко нереально.

1. Шляхи закріплення ефекту гетерозису у гібридів тютюну

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 послідуєчим

закріпленням гетерозиготних форм апоміксису. Мутаційний процес є звичайним явищем у апоміктів, а створені мутанти закріплюють кращі ознаки легше ніж при амфіміксисі. У тютюну відмічена дегенерація квіток, які виражаються у різній формі гетеростилії та стерильності. Разом з тим, суцвіття значно більші за амфіміктичні з коротшим періодом цвітіння. На основі проведених досліджень необхідно підтвердити або опротестувати розроблену генетичну теорію та висунути основні концептуальні ідеї практичного використання апоміксису при селекції на закріплення гетерозису.

При аналізі власних досліджень явища апоміксису у тютюну та узагальненні досліджень ряду вчених виявлено важливі факти і закономірності, які спостерігаються при регульованому факультативному апоміктичному розмноженні: апоміксисом у тютюну можна вважати такий спосіб насінневого розмноження, при якому зародок розвивається із клітини гаметофіта навіть при порушеннях спорогенезу та статевого розмноження. Зародковий мішок у тютюну розвивається за Polygonum – типом, якому характерний розвиток нижньої тетради макроспор, наявність п'яти ділень при утворенні восьмиядерного зародкового мішка. При одноразовому індукуванні *N. tabacum* пилком *N. alata* створюється здатність до формування регулярного факультативного апоміктичного розмноження у тютюну. При проведенні цитоембріологічного аналізу встановлено наявність соматичного диплоїдного партеногенезу, зародок якого є диплоїдний і виникає із нередукованої клітини та дає початок регулярному факультативному апоміксису, рослини якого розмножуються як статевим так і безстатевим способом. Для вивчення жіночого гаметофіту та класифікації елементів апоміксису у тютюну розроблений спрощений метод диференційованого забарвлення, що полягає у забарвленні препарату спеціальним розчином люголя. При проведенні кастрації квіток та відведення їх під ізолятор виявлено зав'язування коробочок пустих та з насінням, що свідчить про можливість безстатевого розмноження. При застосуванні у селекційному процесі апоміксису прискорюється виведення високопродуктивних сортів тютюну на 5 – 8 років та забезпечується ведення насінництва у мінливих умовах ризикованих зон насінництва, відкривається можливість закріплення гетерозису як за виходом зеленої маси так і насіння.

Серед способів швидкого і надійного виявлення апоміксису є гібридологічний, який ґрунтується на можливості апоміктичних форм не розщеплюватись (25% рослин у A_1); маркерний спосіб буроквітковості за умови буроквітковості материнської форми, антморфологічний – за аномалією квіток у різній формі. Здатність до регулярного факультативного апоміксису наслідуються за простим моногібридним типом, а фенотипове виявлення апоміктичного розмноження носить складний характер і залежить від ряду

полімерних генів та дії факторів зовнішнього середовища. Найбільш корисною аномалією квіток у тютюну є проростання однієї або двох тичинок, всі інші мають великі розміри із збільшенням пилкових зерен до 30%, що дає можливість утворювати велику кількість життєздатного насіння за мінливих умов розмноження.

Загальним спостереженням апоміксису у тютюну відмічено хорошу адаптивність тютюну у зонах не притаманних даній культурі та просування ареалу апоміктичних форм на інші регіони, до яких не пристосований тютюн; висока життєздатність і конкурентоздатність та відсутність ознак виродження; висока насіннева продуктивність – для розвитку насіння не обов'язкове запліднення та відсутність залежності закладання насіння від умов запилення та погодних аномалій; випадання при переході на апоміксис акту запліднення яйцеклітини та центрального зародкового мішка; відсутність мейозу та зміни ядерних фаз гаплоїдна - диплоїдна – неможливість рекомбінації генів; відносна константність форм на ранній стадії розвитку та поява мутантів; мутаційна мінливість з втратою здатності хромосом до кон'югації в мейозі, можливо передбачити уніплоїди, які мають цитологію ядра з відсутністю гомологічних хромосом; редукція окремих частин квітки при апоміксисі – андроцея, віночка, маточки, стовпчика, що свідчить про високу ступінь апоміктизації; закріплення гетерозису, що бажане у практичній селекції; використання мутації білого кольору для одержання специфічної сировини особливих хімічних і технологічних показників.

З метою широкого застосування явища редукції квітки, як ант морфологічного методу визначення присутності апоміксису у тютюну розроблений класифікатор характеристики суцвіття та квіток із врахуванням аномалій, які відбуваються при апоміксисі. Використання апоміксису у селекції тютюну відкриває великі перспективи для збереження гетерозиготної системи генів. Апомікти можуть брати участь у схрещуваннях в якості батьківської форми і передавати гібридам домінуючий комплекс, який обумовлює апоміксис. В таких умовах не потрібно шукати кращі лінії через велику кількість гомозиготних ліній. Необхідні гібриди виявляються в першому поколінні від схрещування апоміктичних форм із гібридом. Апоміктичне розмноження та пов'язане з ним закріплення гетерозису може відіграти вирішальне значення для вдосконалення та прискорення селекційного процесу при виведенні високопродуктивних сортів тютюну. Регулярний факультативний апоміксис у тютюну може бути використаний для закріплення позитивних властивостей гетерозисним гібридам та здешевлення ведення насінництва. Апоміксис у тютюну може використовуватись для виведення

нових сортів, цінні властивості яких будуть закріплені подальшим переведенням вищепенців на апоміктичну основу.

Для закріплення гетерозису, прискорення селекційного процесу не перестає бути актуальним апоміксис. При можливості переведення гібридів на апоміктичну основу насінництво стає простим і не трудомістким. Дана проблема уже тривалий час вирішується у цукрових буряків, кукурудзи, та ряду інших культур, але практичного значення немає у зв'язку із відсутністю здатності до регулярного апоміксису.

За даними Петрова Д.Ф. у кукурудзи знайдено лише елементи апоміксису – здатність до автономного розвитку незаплідненої яйцеклітини і відсутність редукції хромосом при макроспорогенезі. У таких культур як сорго, цитрусові, малина, манго створені апоміктичні клони, які успішно використовуються у виробництві. Тому при розробці способів закріплення гетерозису за допомогою регулярного апоміксису першочерговою задачею є одержання елементів, придатних для його синтезу. Ряд зарубіжних вчених доводять відносну константність апоміктичного потомства в найближчих поколіннях. Ця особливість обумовлюється відсутністю мейозу й процесу запліднення. Але константність апоміктичного потомства не абсолютна, вважають дослідники. Рядом вчених відмічено випадки мутантних форм .

Значною закономірністю, яка спостерігається у апоміктів, на думку Хохлова С.С. та інших вчених, є випадання при переході на апоміксис акту запліднення яйцеклітини і лише потім – акту запліднення центрального ядра зародкового мішка. Досі немає логічного пояснення в еволюційному відношенні злиття сперми з яйцеклітиною, що дає початок зародку, при апоміксисі випадає в першу чергу. Важливою особливістю при апоміксисі є відсутність мейозу і зміни ядерних фаз (гаплоїдна – диплоїдна). Вивчення мейозу при переході на апоміксис проходить різними шляхами, але кінцевий генетичний ефект у цих випадках – випадання мейозу суміщається з відсутністю запліднення яйцеклітини – відсутність рекомбінації генів.

Випадки гаплоїдного й диплоїдного апоміксису в тютюну було виявлено при міжвидовій гібридизації шляхом дії на пиляк хімічних агентів, радіації, низьких і високих температур . Масово отримано гаплоїди й диплоїди апоміктів у форм тютюну запилені опроміненим пиляком.

Апоміксис, за даними ряду вчених, результат дегенерації статевого розмноження. Це завершення історичного процесу редукції гаметофіта, що приводить до дегенерації і втрати рослинами статевого розмноження і переходу на апоміксис в результаті історично складеної щільності рослинного покриву. Перемогти ці труднощі можливо лише посиленням вегетативного або безстатевого розмноження. Апоміксис забезпечує стабільний і високий

коефіцієнт розмноження. За даними вчених, це перехідні форми, які сповіщають про зародження принципово нового типу рослин – безстатевонасінних. Апоміксис, констатують вчені, це прямі наслідки віддаленої гібридизації та поліплоїдії, здебільшого поєднання рідкісних форм.

За даними Кашина А.С., апоміксис у квіткових рослин – сукупність способів насінневого розмноження, яке реалізується в межах жіночих генеративних органів при формуванні зародка нового організму через стадію одноклітинних ініціалів без участі механізму злиття.

Основною перевагою тютюну в теоретичних і практичних експериментах є значна кількість насіння у коробочці: запилюючи одну квітку тютюну, одержуємо 2500 – 3000 пилкових трубок. Ці сприятливі обставини заставляють вчених шукати шляхи прискорення селекційного процесу, підвищення продуктивності сортів і гібридів. Одним із радикальних шляхів збільшення дійової сили методів селекції та прискорення одержання нових сортів є апоміксис. Довготривалі пошуки методу одержання апоміктів у тютюну увінчались успіхом тільки в середині вісімдесятих років. Апоміксис у тютюну відкрив Ю.Ф. Саричев шляхом міжвидової гібридизації. Індукція досягається шляхом запилення гібридів першого покоління пилком виду *N.alata* з частотою 1:500 від загального числа насінин. Але ним не доказаний механізм стимуляції апоміксису.

У польових умовах разом з селекціонерами Української дослідної станції тютюництва протягом 1997 – 2003 років проведено схрещування 120 гібридних номерів, вивчено 22 лінії A_1 та 8 ліній A_2 на константність і закріплення гетерозисного ефекту. Як показали результати аналізу життєздатності номерів, з більш високою вірогідністю (1:5) зав'язування насіння та послідуною життєздатністю характеризувались гібриди - апомікти, сорти чи популяції при переведенні на апоміктичну основу дають низьку схожість насіння (1:15).

За морфологічними ознаками рослини A_1 представляють собою типові гібридні рослини, яким притаманні ознаки батьківських форм. Кожний гібрид-апомікт A_1 розщеплюється за менделєвською закономірністю покоління амфімікта F_2 .

При спостереженні за розщепленням кількісних ознак величини листка та висоти рослин видно, що за вивчаючими показниками рослини A_1 та F_2 були однотиповими не лише за ознаками кольору листка, а й за висотою рослин, періодом цвітіння та формою суцвіття. Можливість для добору рослин за фенотипом по комплексу господарських ознак рівнозначна.

Для виявлення характеру успадкування здатності дослідних рослин до регулярного апоміксису і ступеня фенотипового прояву, проведено дослід, з

яких встановлено, що здатність до регулярного факультативного апоміктичного розмноження успадковується за простим моногібридним типом. Для цього проводили генетичний аналіз амфіміктів від схрещування їх з тестером, який контролює ознаку White leaf у F_2 , де спостерігалось розщеплення за фенотипом 3:1, що характеризує цю ознаку як домінантну, мономірну.

Дослідженнями О.І.Савіної встановлено генетичний аналіз факультативних апоміктів, одержаних від різних сортів і гібридів і *N. alata*. з цим же тестером та виявлено, що у A_1 усі рослини повинні мати світле листя згідно закону Менделя, але замість очікуваних однакових у A_1 спостерігали розщеплення за фенотипом 3:1, тобто три частини рослин мали світлий колір листків, що підтверджує їх статеву природу і одна частина мала зелений колір листка, тобто при одноразовому запиленні з *N. alata*. у сортів і селекційних номерів був індукований апоміксис у 25 % рослин, що підтверджено результатом цитоембріологічного аналізу та редукції квіток різного напрямку. Хоча не у кожній комбінації відмічено аномалію квіток, а значить таке явище не є закономірним у даному випадку.

Особливістю апоміктів є константність за фенотипом рослин, починаючи із A_2 з позитивною трансгресією кількісних ознак, що спостерігається і у F_2 . Зацвітають всі рослини одночасно з коротким періодом цвітіння (8 – 12 проти 25 – 28 днів).

За даними досліджень О.І.Савіної механізм утворення апоміктів-диплоїдів при схрещуванні *N. tabacum* з *N. alata* ґрунтується на псевдогамії. Спермії *N. alata* безпосередньо приймають участь у індукції апоміксису. При цитоембріологічному аналізі встановлено наявність соматичного диплоїдного партеногенезу, зародок якого є диплоїдним і виникає із нередукованої клітини, дає початок рослині- апомікту, яка не відрізняється від материнської. В даному випадку має місце регулярний факультативний апоміксис, так як необхідно лише один раз індукувати запиленням *N. alata* і послідує покоління будуть апоміктами, які розмножуються як статевим так безстатевим способом.

При вивченні ембріогенезу у амфіміктів підтверджено статеву природу розвитку у них зародків. Вони знаходяться на різних стадіях розвитку. У апоміктів навпаки, всі зародки на одній стадії розвитку – стадія “кулі”. У пилкових трубках тютюну завжди присутнє вегетативне ядро, яке знаходиться на деякій відстані від кінця пилкової трубки. За літературними даними та практичними спостереженнями, на приймочці маточки нараховується 1200 – 2000 пилкових трубок, які досягають через 16 – 18 годин стовпчика і просуваються по його тканинах. Потім пилкові трубки через мікропіле проникають у зародковий мішок. Пилкова трубка вливає свій вміст у зародковий мішок. Поряд із нормальними пилковими трубками є багато

аномальних, що значно відрізняються за формою і структурою. Ядра їх витягнуті і гомогенні. Так, як жіночий гаметофіт складається із 1200 – 2000 зародкових мішків, то одночасне їх запилення неможливе. Однак у апоміктів зародки знаходяться у стадії “кулі” в мікропілярній частині зародкового мішка, що класифікується як диплоїдний партеногенез. За будовою зародковий мішок у тютюну кваліфікується як Polygonum-тип, що вважається найбільш примітивним і широко розповсюдженим у багатьох рослин .

Висувається припущення Д.Ф.Петрова, що регулярний апоміксис знаходиться під контролем двох не зчеплених пар генів *A*, *H*, які контролюють два елементи апоміксису – випадання редукції хромосом при макроспорогенезі і здатність незапліднених яйцеклітин до апоміктичного розвитку. Виникнення регулярного апоміксису проковується присутністю 2 – 3 мутаціями спадкових факторів, які контролюють основні особливості статевого розмноження.

За розробленою “генетичною теорією” апоміксиса Поуером у генотипі регулярних апоміктів, особливо псевдогамного типу, в гомозиготному стані три рецесивні гени. Утворення не редукованих яйцеклітин залежить від рецесивної мутації гена *A*, який контролює наявність редукованого ділення в ген *a*, що обумовлює випадання редукованого ділення. Утворення яйцеклітин не сприяє подальшому розвитку, як наслідок мутації гена *B*, який контролює здатність яйцеклітин до запліднення в рецесивний ген *b*, що обумовлює нездатність яйцеклітини до запліднення. Існує ще третій доміантний ген *C*, який контролює здатність яйцеклітини ділитись та подальшому розвитку лише після запліднення, здатний до мутацій з рецесивним геном *c*, який контролює здатність яйцеклітин ділитись і утворювати апоміктичні зародки без запліднення. Отже, генетична формула апоміксису у тютюну $aavBcC$:

aa – контроль нередукції числа хромосом у мейозі;

v – здатність яйцеклітини до розвитку без запліднення;

B – здатність запліднюватись при сприятливих умовах;

c – здатність яйцеклітини розвиватись без запліднення;

C – можливість запліднюватись при сприятливих умовах.

Той факт, що тютюн не дає бажаних результатів без статевого запліднення, свідчить про факультативний тип апоміктичного розвитку з присутністю доміантного гена *C*.

Нормальне розмноження статевим шляхом переслідує редукція числа хромосом при виникненні гаметофіта; не здатність яйцеклітини розмножуватись без запліднення; здатність яйцеклітини запліднюватись і давати початок гібридним зародкам.

Густафсон передбачив можливість відсутності фактору стерильності яйцеклітини, так як стерильність може бути логічним завершенням

партеногенезу. Схема набуває двохфакторного характеру, кожний із них контролює важливу сторону апоміктичного циклу. Більшість учених рахують, що явище псевдогамії обумовлено наявністю яйцеклітин з не редукованим числом хромосом. При цьому запилення стимулює партеногенетичний розвиток, сприяючи генетично обумовленому апоміксису. У випадку із тютюном, необхідно лише раз провести запилення для одержання регулярного апоміксису.

На думку Бродського та D' Amato гаплоїдній яйцеклітині легше подвоїти число хромосом, а потім перейти до цитокінезу і формування зародка, ніж безпосередньо формувати гаплоїдний зародок.

Нашими дослідженнями встановлено значне розщеплення рослин – апоміктів першого року вивчення за аномалією квіток та поодинокі рослини із повною відсутністю тичинок та наддовгою маточкою, яка не може статеві запліднюватись, кольором листка та квіток, формою суцвіття .

Слід відмітити, що у апоміктів першого року випробування не відмічено розщеплення за батьківською формою, а лише за материнською, серед яких 25% були ідентичні морфологічній оцінці гібридів першого покоління, що підлягало апоміктизації. При ранжуванні результатів вимірів рослин апоміктів першого року вивчення встановлено, що за основними ознаками (висота, довжина, ширина та кількість технічних листків) частота коливалась від 2 до 16, що визначається у вимірі розподіл материнських форм до 25%, 73% із зменшенням показників, або дещо збільшеними та виявленням мутацій апоміктичного походження до 2% із сильно завищеними ознаками продуктивності, що можливо використати у подальшій апоміктизації.

У результаті переведення селекційного процесу на апоміктичну основу не тільки прискорюється селекційний процес, а й апоміксис закріплює необхідний рівень гетерозису. Крім того, окремі апомікти характеризуються особливим світло-зеленим кольором листка, що сприяє високій товарній якості та особливому смаку. Для одержання сортів - апоміктів є всі умови, необхідно тільки виробити надійний спосіб визначення апоміксису в польових умовах для значного селекційного матеріалу. Важливим у даній селекційній схемі створити гібриди з високим рівнем гетерозису для подальшого його закріплення.

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.

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.

Апоміктичне розмноження та пов'язане із ним закріплення гетерозису може відчутно вдосконалити методи селекції на підвищення продуктивності і якості тютюну. Тютюн є ідеальною культурою для такого розмноження у зв'язку із перехресним запиленням та присутністю факультативного регулярного апоміксису. У даному випадку регулярний апоміксис використовується для виведення нових сортів, які вищепились при індукції ефективної гібридної комбінації, та закріплення гетерозису у 25 % рослин апоміктів першого року випробування.

2. Техніка виконання селекційного процесу тютюну із застосуванням апоміксису

Упродовж тривалих років досліджень було проведено гібридизацію за діалельною схемою та отримано насіння F_1 від 36 гібридних комбінацій шляхом виділення 4-5 рослин під ізолятор. Кращі гібриди з високим ефектом гетерозису переведені на апоміктичну основу з метою закріплення гетерозису шляхом одноразового схрещування *N. Alata* 3-4 рослин виділеного гібрида. При такому схрещуванні рослини переводяться на безстатевий спосіб розмноження та аномальне розщеплення у першому поколінні A_1 . Висіяні апомікти дали можливість виділити рослин з кращими показниками за комплексом ознак і перевірено на наявність апоміктичної властивості для висіву у подальшому для одержання гібридів-апоміктів з високими показниками продуктивності.

Техніка гібридизації. Схрещування проводиться вранці, поки не розкрились нові квітки. Каструється 8–11 квіток, інші обриваються. Запилення проводиться підготовленим пилом із негайною ізоляцією під пергаментний ізолятор. Зібраний пилок життєздатний упродовж місяця, якщо його зберігати у холодильнику. Через 7 – 8 днів ізолятори перевіряють, видаляють утворені паростки, а ізолятор прив'язують до стебла для подальшого збору коробочок.

Техніка переведення кращих гібридів на апоміктичну основу. Виділяються кращі гібриди з високим ефектом гетерозису і закріплюється *N.alata*. Для вивчення першого покоління поряд з апоміктом A_1 висаджується F_1 і оцінюється рівень апоміктичності методом порівняння подібності прояву морфологічних ознак з материнською формою, відводиться під ізолятор рослини з материнськими ознаками після кастрації квіток за день до

розкривання. У A_1 спостерігається розщеплення біля 25 % апоміктів та 75 % аномального розвитку із статевим розмноженням. Збирається насіння і висівається на наступний рік для оцінки A_2 . У цьому поколінні і надалі спостерігається константність ознак. З метою збереження властивостей апоміксису періодично необхідно одержувати насіння рослин після кастрації квіток для перевірки можливості безстатевого розмноження.

Добір. У селекції тютюну застосовується метод педигрі, в основі якого лежить індивідуальний добір, який застосовується у всіх розсадниках селекційного процесу. Ефективність сімейного добору базується на визначенні середнього значення фенотипових ознак, які більш близькі до генотипного середнього значення. При веденні насінництва використовуються метод родинного та індивідуального добору.

Проводиться добір за кількісними і якісними ознаками, які визначаються візуально з використанням принципів кореляції морфологічних ознак з якістю. Для більш ефективного ведення селекційного процесу належну увагу приділено визначенню кореляційних зв'язків між морфологічними ознаками, які несуть відповідальність за продуктивність і якість. Саме виявлення морфологічних кореляцій сприяло відпрацюванню добору форм з підвищеним адаптивним потенціалом.

Для підтримання рівня розвитку патогенів шкочинних хвороб застосовувались провокаційні фони (розміщення тютюну 3 роки підряд на одному полі, висадка картоплі, квасолі, томатів як рослин індикаторів хвороб).

Основний методичний посібник у селекційній роботі є “Методика селекционной работы по табаку и махорке” (Краснодар, 1974р.). Класифікація селекційного матеріалу проведена згідно методики О.М. Псарєвої (1964р.). 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. та вдосконалену у співавторстві. Коефіцієнт повторюваності ознак визначали за методикою Савченко В.К. (1980). Селекційний матеріал оцінювався на стійкість проти хвороб за методикою М.Ф. Терновського (1974 р.). Ураження білою строкатістю враховувалось згідно методики М.Ю. Молдавана (1979 р.). Оцінка матеріалу за стійкістю проти стовбуру тютюну проводилась за методикою, розробленою та апробованою у співавторстві, проти вірусу бронзовості томатів (ВБТ) за (І.М. Пащенко, 2003р.), ВКПТ за Ю.І. Власовим та Е.І. Лариної.

Сорти і гібриди висаджували в 4 рядки довжиною 5 м. Густота висадки 70x30 см. У період повного цвітіння вимірювали висоту рослин до суцвіття,

довжину і ширину листка середнього ярусу, загальну кількість технічно придатних листків та інші біометричні і морфологічні виміри та спостереження згідно методики проведення кваліфікаційної експертизи сортів тютюну.

З метою вивчення успадкування основних кількісних ознак вивчено родинні форми першого року вивчення із відмінними ознаками за висотою, кількістю листків та розміром листка, розвитком хвороб, особливо стовбур тютюну та вірус бронзовості томатів. Рослини в поле висаджували по чотири рядки гібридів та один батьківських форм.

Листки 2, 3 і 4 ломок збирали в стані технічної стиглості відповідно: I – зелені, але закінчили ріст пластинки, II – недозрілі, але без видимих ознак технічної стиглості, III – технічно стиглі листки, IV – перестиглі (підгоряння верхівки листка). У гібридних розсадниках, здебільшого, бракували матеріал при отриманні низькопродуктивної гібридної комбінації, вплив модифікаційної мінливості та ураження хворобами.

Вибрані методи селекційного процесу, розроблені схеми дослідів, дозволять вирішити питання виведення нових сортів тютюну з підвищенням адаптивності до мінливих умов вирощування як з боку кліматичних умов, що погіршилися не тільки у західній частині України, так і техногенних, які мають місце у технологічному процесі вирощування та післязбиральної обробки.

3. Методологічне удосконалення застосування апоміксису у селекції тютюну

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. Теоретичною пошуковою роботою для можливості використання апоміксису у селекції тютюну довгий час займався Ю.Ф.Саричев, який упродовж багатьох років встановив можливість апоміктичного індукування для створення регулярного апоміктичного розмноження. У подальшому розгорнула велику пошукову роботу щодо підтвердження практичного застосування апоміксису та методичний супровід ідентифікації О.І.Савіна. Вченим встановлено польовий та лабораторний методи ідентифікації наявності апоміксису у гібридів. 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. На табл. 1 наведена удосконалена нами схема селекційного процесу з використанням сортів-індикаторів та провокаційного фону.

Таблиця 1 - Удосконалена схема прискорення селекційного процесу та закріплення гетерозису гібридів тютюну

№ етапу	Етапи селекційного процесу
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 кастрування 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 кастрування 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 .
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 листя, 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.

На основі детальних досліджень нами 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 автором	Розроблена методика Савіною О.І.
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 кастрування квіток для ідентифікації апоміктичних рослин у перші роки випробування, надалі при пересіві потребується лише кастрація квіток для встановлення апоміктичного типу розмноження	Індивідуальний добір за фенотипом материнських рослин через кастрування квіток, відведення під ізолятор з метою створення умов для безстатевого розмноження насіння.
Переведення стерильних форм на	Автором такий спосіб не

фертильну основу за допомогою апоміксису шляхом одноразового індукування <i>N. alata</i> .	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.

4. Аналіз прояву ефекту апоміксису у A_1

Апоміксис 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 апоміксису шляхом схрещування формою тютюну *Nicotiana alata*.

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 F_1 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.

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. В послідуючих 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 типу.

Явище апоміксису унікальне ще і тим, що у першому поколінні саме спостерігається розщеплення. Тому нами приділено значну увагу саме апоміктам A_1 . Кращі гібридні комбінації F_1 шляхом схрещування 4-5 рослин *N.alata* переведено на апоміктичну основу і насіння було висіяно для подальшого аналізу A_1 у порівнянні з материнськими формами F_1 . На рис. 1 наведено розщеплення апомікта A_1 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 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 випробування покоління A_2 , де буде спостерігатись константність кількісних ознак.

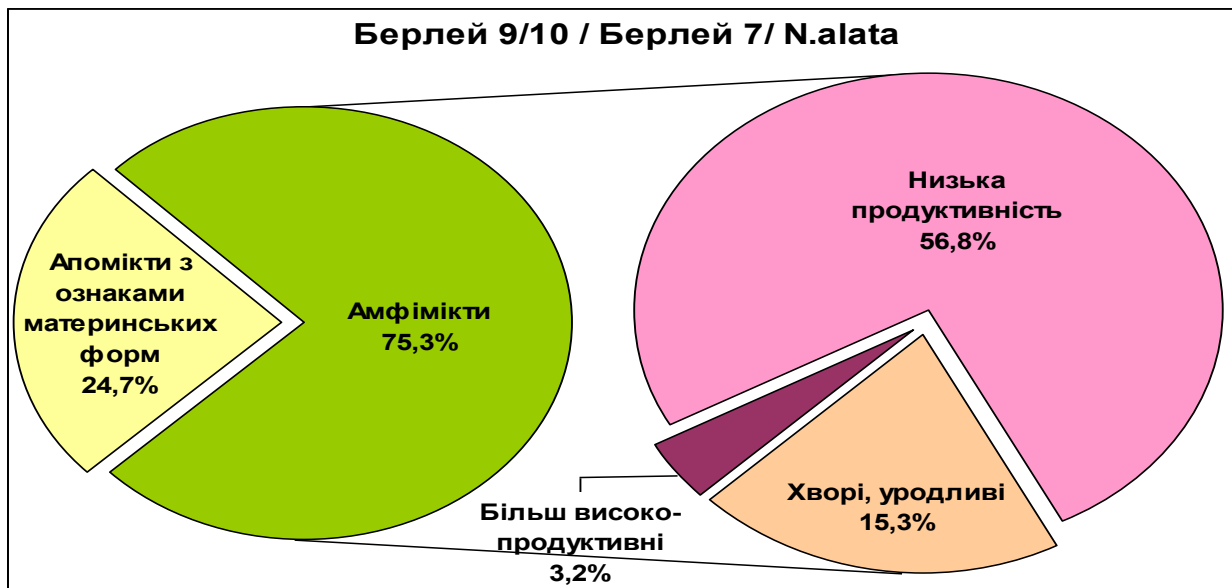


Рис.1 – Розщеплення апомікта А₁ Берлей 9/10 / Берлей 7/ *N. alata*.

У результаті детального аналізу специфічного розщеплення форм у А₁ слід відмітити, що кожна гібридна комбінація має свою 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 мутаційних проявів морфологічних ознак, що послужило розширення вихідного матеріалу для селекції тютюну через закріплення цих відхилень апоміксисом.

5. Характеристика перспективного матеріалу апоміктичного типу розмноження та формування колекції гібридів-апоміктів

У результаті дослідження за ростом і розвитком гібридів-апоміктів встановлено кращі для впровадження у виробництво та деякі з цінними ознаками підготовлено до Реєстру Національного генетичного банку України. Серед кращих слід вказати на гібрид-апомікт Жовтолистний 36 / Берлей 9/10 другого року випробовування. Цей гібрид можна віднести до сортотипу Соболчський з зеленим забарвленням листка, при досяганні стає спучений з жовтуватими плямами. Рослини висотою до 180 см з 26 технічно придатними для збирання листками довжиною 53 см та шириною до 30 см. За два роки випробовування даний матеріал стійкий проти хвороб та попелиці і можна його рекомендувати для реєстрації сортів для впровадження у виробництво. Загальна характеристика наведена на рис. 7.

Гібрид-апомікт Берлей 9/10 / Берлей 7 також характеризується високими продуктивними ознаками, відноситься до сортотипу Соболчський з зеленим

забарвленням листка, який довго не підгорає і може витримувати перестоювання листків на стеблі. За різних аномальних погодних умов забезпечує висоту рослин 180 см, що забагато для промислового використання, тому матеріал пропонується для внесення до ознакової колекції апоміктів.



Рис. 7 - Загальний вигляд гібрида - апомікта Жовтолистний 36/Берлей 9/10 А₂.

Недоліком даного зразка є досить сильне пасинкування та дуже розкидисте суцвіття. Основні кількісні ознаки цього гібрида стабільні упродовж багатьох років. Загальний вигляд гібрида апомікта Берлей 9/10 / Берлей 7 наведено на рис. 8. Загальний вигляд гібрида - апомікта Берлей 7 /Берлей 9/10 наведено на рис. 9. Зразок представляє цінність як колекційний матеріал з подальшим залученням у селекційний процес. Відноситься до сорто типу Берлей, але за рахунок материнської форми Берлей 7 досить зелений листок у стані досягання, нижній ярус в умовах 2014 року уразився пероноспорозом. Характеризується високими продуктивними ознаками за роки випробування (висота рослин 178 см, технічно придатних для збирання листків 19 шт, розмір листка середнього ярусу 52 см довжиною та 29 см шириною).



Рис. 8 - Загальний вигляд гібрида - апомікта Берлей 9/10 / Берлей 7 A_2 .



Рис. 9 - Загальний вигляд гібрида - апомікта Берлей 7 /Берлей 9/10 A_2

Загальний вигляд гібрида - апомікта Берлей 9/10 / Спектр наведено на рис. 10. даний матеріал відноситься до сортотипу Берлей з досить великою листовою поверхнею, рідким розкидистим суцвіттям розміщеним без верхніх листків, що економічно не вигідно для виробничих умов вирощування. Тому цей матеріал пропонується до колекції апоміктів з метою подальшого залучення у селекційний процес. Цінним є висока стійкість до хвороб та попелиці, притаманний світло-зелений колір листка у свіжому вигляді, що є цінним для колекційного матеріалу. При біометричних вимірах встановлено досить стабільні кількісні ознаки (висота 181 см із суцвіттям, 25 технічно придатних листків, розміром 54 см довжиною та 29 см шириною). Цінним для цього матеріалу є досить тонка середня жилка, що не притаманно для сортотипу Берлей та дуже ніжний ароматний листок після висушування, що може бути використаний для сигарного виробництва.

Загальний вигляд гібрида - апомікта Пологі шарго / Спектр наведено на рис. 11. Зразок відноситься до сортотипу Берлей з світло-зеленим забарвленням листка у свіжому вигляді, досить рідко розміщеним листком та висотою вище норми. Згідно вимірів біометричних встановлено наступні параметри: висота рослин 180 см до початку суцвіття, кількість листків 25 шт, розмір листка 51 см довжиною і 28 см шириною. Деякі рослини різняться висотою, але загальна морфологічна характеристика досить константна. Зразок рекомендується внести до колекції сортів-апоміктів.

Загальний вигляд гібрида - апомікта Спектр / Берлей 9/10 наведено на рис.12. З матеріалів видно, що за всіма параметрами цей зразок дуже оригінальний, високопродуктивний, відноситься до сортотипу Соболчський із зеленим забарвленням листка у свіжому вигляді, сильним вспученням при досяганні. Рослини могутні висотою розміщення продуктивних листків 170 см, 25 шт технічно придатних листків розміром 55 см довжиною та 30 см шириною. Зразок високо стійкий проти хвороб та апробований у виробництві.



Рис. 11 - Загальний вигляд гібрида - апомікта Берлей 9/10 / Спектр А₂.



Рис. 12 - Загальний вигляд гібрида - апомікта Пологі шарго / Спектр А₂.

Показник варіювання ознак у цих гібридів найменший за вказаними вище ознаками. В загальному встановлено досить високі показники коефіцієнта повторюваності та низькі показники коефіцієнта варіювання за всіма виділеними гібридами, що можна констатувати про високий рівень контролю за властивістю розмноження апоміктичним шляхом і відпрацювання селекційної схеми на високому методичному рівні .

У результаті детального аналізу виділених гібридів-апоміктів встановлено коефіцієнт повторюваності та варіювання господарсько-цінних ознак за роки випробування. Спектр / Берлей 9/10 та Жовтолистний 36 / Берлей 9/10 володіють високим коефіцієнтом повторюваності за висотою рослин, довжиною і шириною листка та дещо менше за кількістю листків.

6. Економічна ефективність при застосуванні гетерозисних форм апоміктичного типу розмноження

Важливе значення для широкого впровадження апоміктичних сортів тютюну відіграє економічне обґрунтування доцільності їх вирощування. При аналізі економічної доцільності необхідно звернути увагу на скорочений процес одержання такого сорту чи гібрида, на закріплення гетерозису без посіву батьківських форм методом їх схрещування, одержання більш якісного кондиційного насіння при веденні насінництва як звичайних сортів, а не гетерозисних. Результати досліджень свідчать про вищу економічну ефективність застосування саме гібридів-апоміктів. Таким чином встановлено прибавку урожаю вегетативної маси у гібридів-апоміктів 1,5 рази, зменшення використання трудових ресурсів (витрати людино/годин на вирощування насіння тютюну звичайних сортів складає 4376 люд./годин проти 2972 при застосуванні гібридів-апоміктів). Собівартість насіння 1 ц гібридів-апоміктів знизилась на 55,5% та одержано рентабельність 112 % проти 78 % з використанням звичайних сортів.

Важливе місце при аналізі ефективності застосування гібридів-апоміктів займає вивчення структури витрат. Порівняння структури витрат у різних варіантах селекційного процесу дозволяє виявити резерви їх зменшення за окремими напрямками як у часі, трудових ресурсах та коштах на виконання додаткових робіт, пов'язаних із забезпеченням сортів для виробництва (табл. 3).

Таблиця 3 - Порівняння витрат при застосуванні сортів-апоміктів

Вид робіт	Селекційний процес тютюну		Переваги нового методу селекції
	введення сорту тютюну	гібрида-апомікта	
Селекційний процес, роки	18-24	4-6	Скорочення селекційного процесу, закріплення гетерозису, підвищення кондиційності насіння
Селекційний процес, розсадники	Гібридні розсадники F_1 - F_n для досягнення константності форми	Виділення апомікта у A_1 контроль за дотриманням апоміктичності через кастрацію квіток і досягнення константності у A_2	Економиться тривалість досягнення константності, закріплення гетерозису практично не можливо іншим шляхом
Закріплення гетерозису	Закріплення гетерозису не можливо іншим шляхом лише використання F_1	Виділення кращих гетерозисних гібридів F_1 та індукування формою <i>Nicotiana alata</i>	Оптимізується використання гібрида у виробництві через застосування гібридів-апоміктів з економією на насінницькому процесі F_1
Встановлення константності	Константність у сортів досягається упродовж 4-7 років через лінійне вивчення, бракування та виділення кращих	Константність досягається у A_2 на третій рік селекційного процесу	Економиться на коштах щодо залучення працівників у селекції, час на одержанні результату 4-7 років та пришвидшене впровадження у виробництво
Забезпечення врожаю насіння	Ізоляція, прочистка суцвіття, сортові прочистки та дозарювання пізніх сортів	Висів насінням після кастрації квіток та відведення під ізолятор для строгого безстатевого запліднення, скорочений період цвітіння та пришвидшене дозрівання насіння	Одержання насіння можливе за короткий період у пізніх сортів, економія на сортових прочистках, дозарюванні суцвіть пізніх сортів

Одержані матеріали засвідчують, що створення гібридів-апоміктів можливо за значно короткий час з меншими затратами трудових ресурсів та коштів, при менших затратах матеріальних і трудових ресурсів на вирощування насіння у обсягах впровадження у виробництво за рахунок більш повної реалізації біологічних можливостей тютюну дозволяє одержувати такий же урожай сухого листя та насіння високої якості навіть пізньостиглих сортів, як і при високо витратних при застосуванні гетерозисних гібридів або звичайних сортів, виведених класичною схемою селекції.

ВИСНОВКИ

1. 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.

2. На рівень прояву ознак впливає особливість прояву ознак комбінації 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.

3. 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.

4. Одержати гібриди-апомікти можливо за значно короткий час з меншими затратами трудових ресурсів та коштів на вирощування насіння у обсягах впровадження у виробництво за рахунок більш повної реалізації біологічних можливостей тютюну та дозволяє одержувати такий же урожай сухого листя і насіння високої якості навіть пізньостиглих сортів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Роик Н.В., Белгородская-Чередничек С.П., Ярмолюк Г.И, Бедренко А.И. Апомиксис у инцухт-линий сахарной свеклы и его цитозембриологические особенности. // «Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований». – Саратов. – 1994. – С.130-131.
2. Белгородская-Чередничек С.П., Экспериментальный апомиксис у сахарной свеклы // Пути повышения эффективности свеклосахарного производства России в условиях рыночной экономики. – Рамонь.- 1996. Ч.1.-С.2-3.
3. Петров Д.Ф. Генетически регулируемый апомиксис. Новосибирск, РИО СО АН СССР, 1964. – 188с.
4. Петров Д.Ф. Апомиксис и некоторые возможности использования его для закрепления гетерозиса. // Апомиктическое размножение и гетерозис.- Новосибирск.-1974.-С.2-10.
5. Сарычев Б.Ф. Новый способ получения индуцированного диплоидного апомиксиса у *N. Tabacum L.* // Генетика. – 1986. - №7. – С.1138-1142.
6. Hanna W.W., Bachaw E.C. Apomixis: its identification and use in plant breeding // Crop.Sci. – 1987. – 27, N 6. – p.1136-1139.
7. Richards A The origin of taraxacum agamo-species // Bot. J.Linn. Soc. – 1973. - 66. – p.189-211.
8. Хохлов С.С. перспективы эволюции высших растений. Опыт исследования // Ученые записки Саратовского гос. педин-та.-1949.- Вып.11.-С.1-197.
9. Петров Д.Ф. генетические основы апомиксиса и селекции растений. – Новосибирск. – 1984. – С.177.
10. Петров Д.Ф. Экспериментальное получение апомиксиса и некоторые возможности его использования в селекции. – Новосибирск. - 1976. – С.247.
11. Железнова Н.Б. Апомиктическое размножение гетерозиса. – Новосибирск. – 1974. – С.102-116.
12. Петров Д.Ф. Значение апомиксиса для закрепления гетерозиса. // Докл. АН СССР. – 1957. – т.12 - № 5.- С.954-956.
13. Кашин А.С., Куприянов П.Г. Апомиксис в эволюции цветковых растений. Изд. Саратовского университета. – 1993. – 188с.
14. Рубцова Е.М. К вопросу о реальности и эволюции вида у апомиктов // Проблемы новейшей истории эволюционного учения. – Л.: Наука, 1981. – С.177-188.

- 15.Кашин А.С. Об изменчивости в связи с характером заложения генеративных структур растительного организма //Источники информации в филогенетической систематике растений. – М.:Наука,1986. – С.31-32.
- 16.Luruin P.F. Uptake and integration of exogenous DNA in plants //Plant protoplasts and genet. Eng.2. – Berlin ets., 1989. – p.54-74.
- 17.Куприянов П.Г., Кашин А.С. Циклические преобразования в системах семенного размножения цветковых и их связь с процессами видообразования // Общебиологические аспекты филогении растений. – М.: Наука,1991. – С.68-70.
- 18.Mogie M., Ford H. Sexual and asexual naraxacum species //Bot. J. Linn. Soc – 1988. – 35, N 2. - p.155-168.
- 19.Глюдзик М.Ю. Розширення можливостей використання апоміксису в селекції та насінництві тютюну / М.Ю. Глюдзик, О.І. Савіна // Збірник наукових праць «Новітні технології вирощування сільськогосподарських культур» – Київ, 2012. – Вип.14. – С. 411-415.
- 20.Савіна О. І. Ефект гетерозису та ступінь фенотипового домінування у гібридів F₁ тютюну / О. І. Савіна, М.Ю. Глюдзик // Матеріали XV Міжнародного науково-практичного форуму «Теоретичні основи і практичні аспекти використання ресурсощадних технологій для підвищення ефективності агропромислового виробництва і розвитку сільських територій». – Львів, 2014 . – С. 32-40.
- 21.Глюдзик М.Ю. Особливості селекції тютюну на підвищення ефекту гетерозису/ М.Ю. Глюдзик // Агробіологія. Збірник наукових праць. – Біла Церква, № 1(109). –2014. – С. 104-107.
- 22.Савіна О.І. Особливості розщеплення апоміктів тютюну A₁ / О.І. Савіна, М.Ю. Глюдзик // Агробіологія. Збірник наукових праць. – Біла Церква, № 2 (113). –2014. – С. 126-130.
- 23.Савина Е.И. Анализ проявления эффекта апомиксиса у A₁ / Е.И. Савина, М.Ю. Глюдзык, К.А. Шейдик Актуальные вопросы современной науки. – Сборник научных трудов.- Выпуск 37.- Новосибирск, 2014.- С.6-15.- ISBN 978-5-00068-170-1.
- 24.Савина Л. И. Прогноз создания высокогетерозисных комбинаций при селекции табака и махорки [Текст] / Л. И. Савина, К. А. Шейдик, М. Ю. Глюдзык // Научные исследования: от теории к практике : материалы междунар. науч.–практ. конф. (Чебоксары, 13 нояб. 2014 г.) / редкол.: О. Н. Широков [и др.]. – Чебоксары: ЦНС «Интерактив плюс», 2014. – 356 с. – ISBN 978-5-906626-47-9.

- 25.Матієга О.О. Застосування апоміксису в селекції тютюну для закріплення гетерозису / О.О Матієга., М.Ю Глюдзик., О.І. Савіна // Міжвідомчий тематичний науковий збірник «Проблеми агропромислового комплексу Карпат». - № 21. – Велика Бакта, 2012. – С.126-131.
- 26.Матієга О.О. Екологічна мінливість компонентів схрещування тютюну на підвищення ефекту гетерозису / О.О Матієга., М.Ю Глюдзик., О.І. Савіна // Міжвідомчий тематичний науковий збірник «Проблеми агропромислового комплексу Карпат». - № 23. – Велика Бакта, 2014. – С..

МЕТОДИКА ВЕДЕННЯ СЕЛЕКЦІЙНОЇ РОБОТИ ТЮТЮНУ ІЗ ЗАСТОСУВАННЯМ АПОМІКСИСУ

Методичні рекомендації

Савіна О.І. – д.с-г.н., проф., Матієга О.О, к.с-г.н.,
Шейдик К.А., к.с-г.н., Глюдзик М.Ю., к. с-г.н.

Підписано до друку 28 жовтня 2020 р.
Формат 60x84/16 Друк різнографічний.
Умовн. друк. арк. 1.2. Наклад 30 прим.

Розтиражовано з готових оригінал-макетів
ПП Роман О.І. М. Ужгород, вул. Ш. Петефі, 34/1 Тел.: 61-23-51