

**Форми апоміксису що використовуються  
у селекції цукрового буряка  
Л. П. Перфільєва, П. В. Дячук**

*Уманський державний педагогічний університет імені Павла Тичини*

З метою успішного використання апоміксису для закріплення пере хресників таких як цукровий буряк, велике значення має правильний вибір відповідної форми апоміктичного розмноження. Розгляд різних форм апоміксису проводиться з точки зору придатності чи непридатності їх для селекції. Термінологія, яка використовується для позначення різних форм апоміксису, і класифікація різновидів цієї форми розмноження, складна і заплутана, бо дослідники підходили до вивчення цього явища з різних точок зору і використовували для позначення однакових різновидів апоміксису різні терміни.

Так за класифікацією Г. Вінклера весь органічний світ по характеру розмноження був поділений на 3 групи: 1 – амікти (amictic) – організми, у яких ще не виникла статевая диференціація і у зв'язку з цим відсутнє статеве розмноження; 2 – мікти або амфімікти (mictic) – організми, які розмножуються статевим шляхом; 3 – апомікти (apomictic) – організми, які в минулому розмножувались статевим шляхом, але з часом повністю або частково втратили здатність до статевого розмноження. Таким чином, по Вінклеру, апомікти – організми які повторно втратили здатність до статевого розмноження. П. Магешварі визначає апоміксис як заміну статевого відтворення (амфіміксиса) внестатевим процесом, при якому не проходить злиття ядер. А. Густавсон поділяє апоміксис на дві великі підгрупи: першу, при якій замість насіння утворюються повітряні цибулини і пагони, або просто вегетативне розмноження; другу, пов'язану з утворенням насіння без запліднення – агамоспермією. Оскільки в інтересах селекції вчених цікавить питання використання апоміксису у рослин, які розмножуються насінням, то у подальшому доцільно розглядати головним чином агамоспермію. Агамоспермію А. Густавсон поділяє на 3 форми: диплоспорію, апоспорію і адвентивну ембріонію. Перша форма апоміксиса – диплоспорія, яку нерідко називають генеративною апоспорією, характеризується тим, що зародковий мішок завжди утворюється з клітин археоспорія. Випадок, коли зародок в диплоспоричному зародковому мішку, який виник з клітин археоспорія, утворюється з яйцеклітини, А. Густавсон називає диплоспоричним партеногенезом. Утворення зародка у таких зародкових мішках із клітин (сінергід або антипод), він називає диплоспоричною апогамією. При диплоспоричному партеногенезі, і при диплоспоричній апогамії зародкові

мішки можуть бути гаплоїдними (редукованими) або диплоїдними (нередукованими). В першому випадку А. Густавсон використовує терміни гапло-партеногенез і гапло- апогамія, а у другому випадку – дипло-партеногенез і дипло-апогамія. Розвиток зародків і насіння при диплоспорії може мати місце тільки при умові запилення, хоча запліднення яйцеклітини і не відбувалося. А. Густавсон, наслідуючи термінологію, яка була запропонована В. Фокке, такий симулятивний апоміксис називає псевдогамією. Коли розвиток зародків і насіння не залежить від наявності, або відсутності запилення, А. Густавсон використовує назви – автономна диплоспорія або у більш загальній формі – автономний апоміксис. Друга форма апоміксиса – апоспорія, яку також називають соматичною апоспориєю, по А. Густавсону визначається тим, що зародкові мішки виникають не з клітин археспорія, а з клітин халазальної частини нуцелуса, епідерміса нуцелуса, або інтагументів. При апоспорії зародкові мішки і клітини, які утворюють зародки, завжди диплоїдні, але при апоспорії утворення насіння може не залежати або залежати від запилення (псевдогамія). Для третьої форми апоміксису – адвентивної ембріонії, характерним буде утворення зародків з клітин соматичних тканин, які проникають у зародковий мішок. При цьому яйцеклітини в одних випадках гинуть, в інших – запліднюються і дають початок гібридним зародкам, які розвиваються на рівні з адвентивними зародками. Адвентивні зародки, що виникають з пагонів соматичних тканин, завжди мають не редуковане (диплоїдне) число хромосом, але розвиток зародків в одних випадках проходить незалежно від запилення (автономна адвентивна ембріонія), в інших – адвентивні зародки формуються тільки при умові наявності запилення (псевдогамія).

283 Головна перевага класифікації А. Густавсона – простота і зрозумілість: диплоспорія і апоспорія виділяються у дві окремі форми апоміксису, що відповідає незалежному наслідуванню цих форм апоміксису при схрещуванні диплоспоричних і апоспоричних рослин. Але за класифікацією А. Густавсона, таким важливим особливостям апоміксису як регулярність (диплоїдність) і нерегулярність (гаплоїдність), маючи велике значення при використанні апоміксису в інтересах селекції, надається другорядне значення. Недостатньо уваги приділяється і різним процесам, які обумовлюють нередукованість материнських клітин зародкових мішків при диплоспорії, хоча ці процеси мають вирішальне значення у вирішенні питання про придатність чи непридатність тієї чи іншої форми диплоспорії для тривалого закріплення гібридного потенціалу в апоміктичних потомках гетерозисних лінійних гібридів. Щоб більш чітко визначити порівняльну цінність різних форм апоміксису для селекційного використання необхідно

внести деякі корективи в класифікацію А. Густавсона яка запозичена із систем П. Магешварі і Ф. Фагерлінда. П. Магешварі поділяє апоміксис, або агамоспермію, на нерегулярний (гаплоїдний) і регулярний (диплоїдний) апоміксис і вже потім використовує підрозділи, які пропонує А. Густавсон. Доцільно прийняти такий підрозділ агамоспермії, доповнюючи його підрозділом регулярного апоміксису що поділяється на автономний апоміксис і псевдогамію, які в свою чергу діляться на диплоспорію і адвентивну ембріонію. Ф. Фагерлінд при розгляді процесів, які обумовлюють виникнення нередукованих материнських клітин зародкового мішка при регулярному апоміксисі виділяє три такі процеси: утворення реституційних ядер, псевдогемеотипічний поділ і повну заміну мейозиса мітозом. Ф. Фагерлінд вважає, що утворення реституційних ядер приводить до диплоспорії, псевдогемеотипічне ділення обумовлює насіння-апоспорію, а заміна мейозиса – мітозом визначає генеративну апоспорію. Таке надмірне структурування основних форм агамоспермії навряд чи доцільне. Але розподіл диплоспорії на три різновиди у зв'язку з наявністю реституційних ядер, псевдогемеотипічного поділу або простого мітозу – раціонально, так як генетичні наслідки утворення реституційних ядер, з одного боку, і псевдогемеотипічного поділу і мітозу, з іншого – різко відрізняються. Генетичний контроль апоміксису у перехреснозапильних культур, в тому числі і цукрового буряка вивчається з середини минулого століття, коли з'явилися перші результати, які є свідомством його моногенного успадкування. Аналіз опублікованих даних свідчить про те, що у сьогоденні відсутня концепція, яка підсумовує генетику апоміксису у всіх його проявах. В той же час його стійке успадкування і простий генетичний контроль роблять можливим управління цим унікальним репродуктивним механізмом аж до його трансформації в інших культурних рослинах де апоміксис не спостерігається. Було виявлено, що апоспорія контролюється тільки одним домінантним геном, а формування апоспоричних зародкових мішків не залежить від мейозу і є результатом функціонування домінантного алеля А-, який знаходиться у гетерозиготному стані. Явище апоспорії безпосередньо пов'язане з факторами середовища, але не залежить від числа несучих цю алель геномів. При цьому виявлено, що гібридизація апоспорових апоміктів з амфіміктами уповільнює індукцію апоспорії, особливо, при зростанні кількості беккроссів.

Щодо генетичного контролю діплоспорії переконливих даних до цього часу ніхто не виявив. Є відомості про локалізацію генів діплоспорії в одній хромосомі у деяких рослин (наприклад *Taraxacum*). Висловлено думку, що діплоспорія і апоспорія, є різночасним впливом гена А. Його першочергова

дія індукує апоспорию, а наступні дії – призводять до діплоспории. При наявності проміжної ситуації обидва процеси присутні у насінневому зачатку одночасно. Більш сучасною є ідея про одиночну мутацію, що призводить до формування нащадків материнського типу. Невелика кількість даних про генетику партеногенезу – автономного розвитку зародка з яйцеклітини. Одні дослідники припускають його комплексний контроль, здійснюваний кількома генами, які прямо залежать від умов середовища. Інші вважають, що регуляція апомейоза і партеногенезу здійснюється функціонально різними генами, які мають тенденцію успадковуватися разом. Підтвердженням тому стали потомства зі стабільно високим апомейозом при відсутності партеногенезу і стабільно високим партеногенезом при відсутності апомейоза. Є відомості про існування специфічних генів партеногенезу, доказом чого є часто спостережуваний феномен нерекуррентного апоміксиса у формі гаплоїдії. Деякі автори вважають, що здатність яйцеклітин до партеногенезу в певній мірі залежить і від впливу органел цитоплазми. При псевдогамії, наприклад, активні речовини, які розміщені у пилковій трубці, можуть стимулювати процеси, що ведуть до диференціювання, росту і перетворенню яйцеклітини в зародок. Існують дані про цитоплазматичну основу апоміктичної репродукції. Виявлено певний зв'язок між типом цитоплазми і апоміксисом. Успадкування адвентивної ембріонії вважається простим, вона домінує при схрещуванні і можливо контролюється невеликою кількістю генів. Найбільш вдалим для селекції є апоміксис, контрольований домінантним геном (або генами). При схрещуванні такої апоміктичної рослини з амфіміктичною потомство буде складатися з апоміктів і амфіміктів у співвідношенні один до одного. За участю в регуляції апоміксису рецесивних генів напрямок відбору дещо змінюється, оскільки таке схрещування вимагає обов'язкового самозапилення потомства F<sub>1</sub>. При цьому типі схрещування тільки чверть рослин F<sub>1</sub> є чистими апоміктами, відбір яких слід продовжувати і далі в F<sub>2</sub>, тому що вони є джерелами нових апоміктичних генотипів. Найбільш ефективним вважається комбінація, при якій у якості материнської форми використовуються гетерозиготи по генам апоміксису, а в якості батьківської – аблігатні апомікти. У цьому випадку можна створювати і фіксувати унікальні генотипи, що практично неможливо або дуже важко здійснювати при мейотичній репродукції. У цукрового буряка на сьогодні виявлені усі апоміктичні механізми, але першою була описана нуцелярна ембріонія ще в 1928 р. У повному обсязі апоміксис був досліджений тільки у диких форм цієї культури – представників секції гірських видів, а також гібридів між ними і культурними видами буряків. Пріоритет у вивченні цитоембріології і

деяких аспектів генетики апоміксису буряка належить польським вченим, що виявили у диких сородичів диплоспорію і апоспорію, часто співіснуючих у межах однієї рослини. Згідно з їх даними, диплоспорія у диких видів виникає в археспоріальній тканині виключаючи мейоз. Зародки при цьому формуються партеногенетичні, а ендосперм автономно. Помічені також апогаметія і адвентивна (нуцелярна) ембріонія, остання виявляється на стадії багатоядерного ендосперму.

Що стосується дослідження з генетики апоміксису цієї культури – поодинокі: у диких її формах виявлено моногенний контроль апоспорії. На матеріалах інституту цукрових буряків міста Києва, елементи різного походження апоміксису були виявлені нами у тетраплоїдів, анеуплоїдів, та форм з цитоплазматичною та генною чоловічою стерильністю і навіть у фертильних диплоїдів, які мають специфічну ембріологічну мутацію.