

УДК 630.5

П. П. БАДАЛОВ *

О СЕЛЕКЦИОННОЙ ЦЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ ТИПОВ АПОМИКСИСА ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ ГОМОЗИГОТНЫХ ФОРМ ПОВЫШЕННОГО ГЕНЕТИЧЕСКОГО УРОВНЯ У ОРЕХОВ *JUGLANS L.*

Украинский научно-исследовательский институт лесного хозяйства и агролесомелиорации им. Г. Н. Высоцкого

Излагаются результаты исследований апомиксиса у орехов *Juglans L.*, проводившихся на Веселобоконьковской СДОС (Кировоградская обл.) с 1970 г. Получены апомикты орехов грецкого, черного, серого, большого, маньчжурского, айлантолистного и сердцевидного. Большая часть апомиктов возникает из яйцеклетки с последующим удвоением генома, что обуславливает развитие некоторых растений, отягощенных генетическим грузом, с различными уродствами, иногда несовместимыми с жизнью. Получены формы сильного роста. В результате скрещивания линий получены первые межлинейные гибриды грецкого ореха.
Ключевые слова: псевдогамия, индуцированный и автономный партеногенез, генетический груз, межлинейная гибридизация.

Первое сообщение о способности материнского растения образовывать всхожие семена без опыления опубликовал J. Smith [57], который обнаружил это явление у женского растения *Alchorea (Celebogine) ilicifolia*, росшего в ботаническом саду Кью (Англия). В последующем на возможность апомиктического размножения растений указывали А. Braun [45], Н. Karsten [49], О. Rosenberg [53] и другие.

Количество сведений о видах, склонных к апомиксису, быстро возрастает. По подсчетам Д. Ф. Петрова [25], к 1979 г. количество родов, у представителей которых обнаружен апомиксис, приближается к 400, а количество самих видов превышает 1000.

Чаще всего растения, фенотипически сходные с материнскими, возникают при отдаленных скрещиваниях. На полное отсутствие отцовских признаков в F₁ при межвидовых скрещиваниях обратили внимание давно. Еще Ч. Дарвин [16], как известно, очень скрупулезно подбиривший материал к своим работам, приводит выдержку из капитального труда немецкого ботаника С. F. Gartner [47], который в течение 18 лет кастрировал 8042 цветка у *Datura, Nicotiana, Delphinium* и др. и скрещивал их в закрытом помещении. Семена от 70 этих цветков дали чистое, негибридное потомство (табл. на стр. 550 [47]).

Особенно много публикаций по появлению матроморфного поколения при отдаленных скрещиваниях посвящено злаковым [14, 22, 23, 48] и крестоцветным [46, 51, 52, 58]. Появление растений материнского типа у межвидовых гибридов других семейств отмечают А. Е. Longley [50], С. А. Эглис [38], А. Е. Мильярде [24], И. С. Руденко [26] и др.

Точными опытами, продолжавшимися несколько лет, профессор Калифорнийского университета Е. В. Vablock [40 – 44] убедительно показал, что у потомства калифорнийского черного ореха *Juglans californica* Wats., полученного от опыления пестичных цветков, помещенных в пакеты из манильской бумаги, пылью различных видов дуба – *Quercus argifolia* Nee, *Q. lobata* Nee., *Q. engelmani* и *Q. dummosa*, отсутствуют признаки отцовского родителя. Одной из возможных причин появления матроморфного потомства он называет индуцированный партеногенез.

У других видов рода *Juglans L.* матроморфные растения от межвидовых скрещиваний были получены А. П. Ермоленко (Щепотьев [35]), Ф. Л. Щепотьевым [36], П. П. Бадаловым [9], И. Г. Команичем [20] и другими исследователями. Способность растения образовывать плоды под воздействием чужеродной, не прорастающей на рыльцах пестичных цветков пыльцы, а также при обработке их ростовыми или другими веществами (тальк, отмученный мел, земля и др.) была обнаружена одним из повторно открывших законы Г. Менделя австрийским исследователем Э. Чермаком-Зейзенегг [34]. Он считал, что медленное

* © П. П. Бадалов, 2008.

обезвоживание рылец и тем самым всего полового аппарата цветка является, по всей вероятности, основным условием партеногенетического развития семян. К настоящему времени данному вопросу посвящено огромное количество литературы. Для древесно-кустарниковой растительности такой способ получения выполненных семян описан рядом авторов. Так А. Н. Бекетовский [10], исследуя возможность партенокарпии у *Salix alba* L., *S. caprea* L., *Populus alba* и *Ulmus campestris* L. путем воздействия на женские цветки в качестве раздражающих агентов спорами плауна, мелом и пылью орешника обнаружил среди партенокарпических плодов тополя в среднем на одну сережку при всех комбинациях 3 – 4 полных семени. Несколькими годами позже Д. Н. и А. Н. Бекетовские [11] в одном из садов Краснодара поставили опыт по выявлению стимулятивного партеногенеза у двух форм *Acer negundo* L. – обычной и золотистой путем нанесения на рыльца толченого мела, пыли орешника и спор плауна булавовидного. Наилучшие результаты (85,4; 74,3 и 73,0 % полноценных семян соответственно) получены в опыте с типичной формой клена ясенелистного.

В опытах Н. К. Вехова [13] с бархатом амурским и птелеей, обработавшего их пестичные цветки смесью пыли чубушника и шиповника, получен высокий выход доброкачественных семян. Выросшие из них растения представляли собой типичные растения птелеи и бархата.

В многочисленных опытах в Никитском ботаническом саду Н. К. Арндт [1 – 4], опылившая пестичные цветки инжира пылью белой и черной шелковиц, бруссопеции, маклюры, пушистого дуба, систематически получала всхожие семена. Пыльца указанных видов на рыльцах пестичных цветков инжира не проросла. Нанесение на цветки смеси витаминов с амидом НУК, пенициллина, ростовых веществ также способствовало образованию всхожих семян.

А. М. Грюнер и С. С. Медвежова [15] в условиях Краснодарского края, стимулируя партеногенез собственной пылью 10 сортов 2 видов яблонь, убитой высокой температурой, обнаружили, что склонность к апомиксису проявили 4 сорта одного вида.

Хорошие результаты у орехов *Juglans* L. получены при использовании ватных тампонов в качестве средства, обезвоживающего рыльца и в то же время позволяющего сохранить листву, которая в изоляторах из пергаментной бумаги при длительном содержании желтеет и опадает, после чего осыпаются и завязи.

Данный метод изоляции пестичных цветков использовали М. Wood [59] в Калифорнии и Н. Schanderl [55, 56] в Гейзенгейме (Германия). Первый ставил опыты с грецким орехом, второй – с грецким и черным орехами, получив выход апомиктических плодов в благоприятные годы до 100 % у грецкого ореха и 16 % для ореха черного.

В наших опытах, проведенных с 1970 г. на Веселобоковеньковской СДОС (Кировоградская обл.) с применением ватных тампонов, изолируемых лентами из полиэтиленовой пленки, максимальный выход плодов ореха грецкого составлял 90 – 100 %, у орехов черного и серого 56,5 и 6,0 % соответственно, хотя у последнего вида стимуляция плодообразования в подпергаментных изоляторах путем обработки рылец пестиков цементом привела к повышению выхода апомиктических плодов до 13,8 %.

Ряд видов древесных растений при отсутствии опыления способны к автономному развитию полноценных семян. Так, О. В. Федорова-Саркисова [33] в Ленинградской области в течение 5 лет изучала способность ив к апомиксису. По ее данным, апогамия (в данном случае – автономный партеногенез) возможна у *Salix philicifolia* L., *S. purpurea* L., *S. viminalis* L., *S. daphnoides* Vill. x *S. gmelini* Pallas, а также у 7-ми полученных ею гибридных форм.

Академик В. Н. Сукачев [28] также в условиях Ленинградской области отметил, что 25.06.33 г. из женских цветков *Salix viminalis* L. сорта “Jarvin” безо всякого опыления образовалось много семян с отличной всхожестью. Со времени цветения других ив к этому времени прошло 1,5 – 2 месяца.

Н. К. Вехов [13] отмечает, что на Лесостепной станции (Липецкая обл.) от пестичных цветков бархата амурского, оставленных без опыления, завязалось 100 % семян, давших полноценные всходы.

П. Л. Богданов и В. И. Струков [12], изучавшие в Ленинграде, на Кольском полуострове и в окрестностях Саратова степень распространения партенокарпии, установили у бородавчатой, пушистой и карликовой берез способность развивать апомиктичные семена, причем у березы бородавчатой их выход составлял 0,18 – 0,50 %. Из полученных семян развились нормальные проростки.

Первым, кто отметил у одного из видов *Juglans L.* способность к автономному партеногенезу, был М. Беккок. При проводившихся им скрещиваниях калифорнийского ореха с видами дуба часть изолированных пестичных цветков была оставлена без опыления. Развившиеся в этом случае плоды дали всхожие семена.

На способность грецкого ореха к автономному партеногенезу у пространственно обособленных единичных деревьев имеются указания для Германии Н. Schneiders [54], для Памира и Памиро-Алая – М. Т. Сушко [29, 30]. Используя для изоляции пестичных цветков пакеты из пергаментной бумаги, получили зрелые апомиктичные плоды А. Ф. Зарубин [17] в Южной Киргизии, Ф. Л. Щепотьев и А. Г. Герасименко [37] – в Северной Буковине. Опыты М. К. Улюкиной [32], проведенные ею в Воронежской области с орехами грецким, черным и маньчжурским, показали, что выход апомиктичных плодов от неопыленных пестичных цветков, помещенных в пергаментные изоляторы, составил соответственно 50 – 100, 40 и 25 %%. В Грузии Л. Б. Махатадзе с соавторами [21] получили от изолированных пестичных цветков, помещенных в матерчатые мешочки, 71,4 % апомиктичных плодов.

На Веселобоконьковской СДОС работы по получению апомиктов были начаты с весны 1970 г. и к настоящему времени плодоносящие формы получены от грецкого, черного, серого, большого, маньчжурского, сердцевидного и айлантолистного орехов, а также от некоторых межвидовых гибридов F₂. Всего от 14570 тыс. пестичных цветков получено 1137 плодов.

У видов с небольшим количеством пестичных цветков на цветоносе (орехи грецкий и черный) изоляцию их проводили в основном ватными тампонами, оборачиваемыми полиэтиленовой пленкой, и только при использовании стимуляторов плодообразования ветви помещали в пакеты из пергаментной бумаги размером 30 x 20 см. У видов с большим количеством пестичных цветков на цветоносах (орехи серый и японский) последние помещали вместе с листьями в пакеты из пергаментной бумаги указанных размеров либо только соцветия изолировали от окружающей среды пакетами из кальки размером 5 x 10 см, скрепляемыми сверху и с одного бока скрепками. Это было необходимо, поскольку вначале созревают цветки, находящиеся на базальной части, и неизбежное попадание стимулятора плодообразования на цветки верхушечной части соцветия (большой пакет раскрывается только сверху) приводит их, как правило, к гибели.

Долгое время апомиксис считался теоретической дисциплиной, позволяющей классифицировать различную степень отклонений в половом размножении отдельных форм в пределах вида. Были даже предприняты попытки с его помощью (как и полиплоидии) расчленить виды на более мелкие систематические единицы.

С течением времени развивается и прикладная сторона – селекционеры стали успешно размножать семенами отдельные апомиктичные формы с ценными хозяйственными признаками. Но выщепление диплоидных матроморфных "гибридов" при межвидовых скрещиваниях, отличающихся по фенотипу от пестичного родителя, как это ни странно, исследователи игнорировали. Считалось, что это является результатом случайного заноса пыльцы своего вида во время скрещивания с другими видами. Продолжали считать, что диплоидное потомство возникает только из диплоидных тканей, окружающих зародышевый мешок, или из нередуцированного ядра яйцеклетки.

Но если исходить из этих позиций, то совершенно непонятно появление различных аномалий в развитии матроморфных (реже патроморфных) потомков от фенотипически нормальных родителей. Нежизнеспособность и различной тяжести уродства зачастую имеют место даже при стимулированном и автономном партеногенезе. У орехов *Juglans L.* это было отмечено П. П. Бадаловым [5, 6], В. Н. Самородовым с соавт. [27], И. Г. Команичем [20].

Амплитуда дефектов в развитии таких растений очень широка – от незначительных отклонений от нормы в виде курчавости листочков листьев, частичного хлороза или их недоразвитости до дефектов, несовместимых с жизнью, – в ряде случаев такие уродцы не появляются даже на поверхность почвы.

Количество селекционного брака зависит от наличия генетического груза от родительского растения и иногда достигало в наших опытах с видами *Juglans L.* 50 % (рис. 1, 2).



Рис. 1 – Нежизнеспособные апомикты грецкого ореха, полученные от плюсовых материнских форм, отягощенных генетическим грузом



Рис. 2 – Дефектный лист апомикта маньчжурского ореха (справа). Слева – лист его материнской формы.

Объяснить это явление возможно лишь тем, что при псевдогамии или близком к нему типу апомиксиса возникает полиплоидизация ядра яйцеклетки, показанная Г. В. Канделаки и Е. Г. Гваладзе [19], цитологически исследовавшими результаты скрещиваний в роде *Triticum*. Следует однако высказать предположение, что полиплоидизация хромосомного набора ядра происходит не только на начальных стадиях развития яйцеклетки, но и в процессе роста гаплоидного растения, на что указывают исследования "ложных" ржано-пшеничных гибридов А. Т. Трухановой [31], Б. Ф. Юдина с Л. А. Лукиной [39] у кукурузы и Ю. Н. Исакова с соавторами [18] у сосны обыкновенной. В этом случае возникают химеры различной степени пloidности.

Как говорилось выше, при наличии в геноме генетического груза в апомиктическом потомстве возникает большое количество уродливых форм, которые не отмечались у матери. Выбраковка таких растений дает возможность отселектировать генетически улучшенный посадматериал, на что нами были получены два патента [7, 8] по таким показателям, как зимостойкость, быстрота роста, высокое содержание ядра в орехе. Так, в условиях Степи высота однолетних сеянцев грецкого ореха от свободного опыления в неполивных условиях находится в пределах 15 – 25 см; апомикты нередко достигали 60 – 90 см высоты, а в одном случае высота однолетнего сеянца достигла 154 см (рис. 3). У дерева КС-10-32 среднее содержание ядра в орехах составляет 37,87 %, а у его апомиктических потомков эти показатели находились в пределах 38,40 – 60,51 %. У дерева КС-15-6 они составляли 39,04 и 42,0 – 51,82 % соответственно.



Рис. 3 – Гигантский апомикт грецкого ореха, достигший в первый год 154 см высоты. Рядом селекционный брак и отставшие в росте сеянцы, полученные одновременно от одной и той же матери.

Цитологические исследования позволили заключить, что большая часть апомиктов возникла не путем нуцеллярной эмбрионии, как это утверждал Н. Schanderl, а из яйцеклетки, что и обусловило их разнообразие. Каждая особь, не схожая по фенотипу с матерью, представляла собой линию (рис. 4).

Отселектировав апомикты с хозяйственно-ценными признаками, устойчивые к почвенно-климатическим условиям Северной Степи, мы приступили к межлинейным скрещиваниям. Но тут пришлось встретиться с трудно преодолимым препятствием. Дело в том, что, как показывает практика по получению межлинейных гибридов сельскохозяйственных растений, необходимо произвести около 1000 скрещиваний различных пар, чтобы получить гибриды с максимальным проявлением гетерозиса. Формы, вводимые в гибридизацию, должны характеризоваться не только отсутствием различных пороков, но и обладать высококачественными плодами, поскольку толстосоклость и мелкоплодность – признаки доминирующие. Такая задача для древесных орехоплодных пород трудновыполнима, хотя в дальнейшем однажды подобранная пара будет использоваться в течение десятков лет.

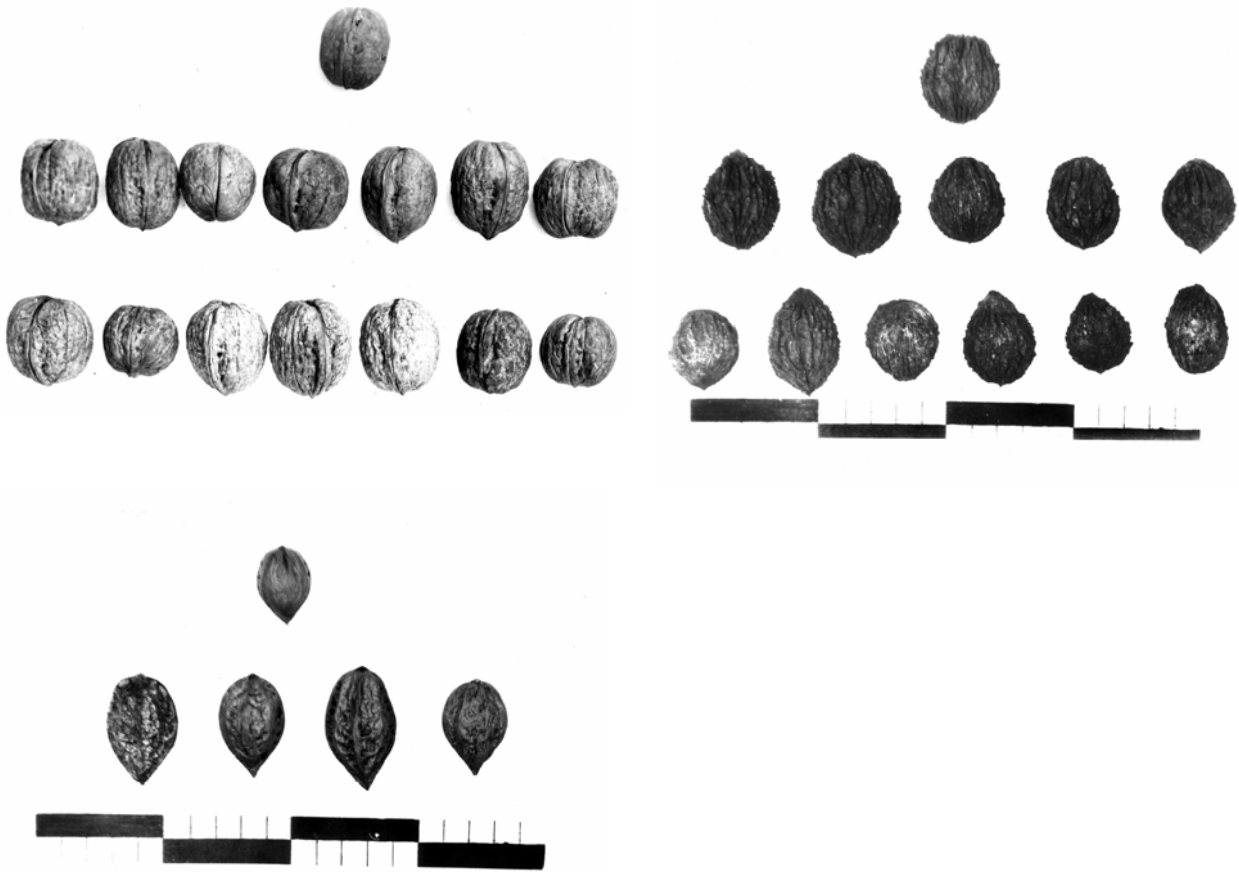


Рис. 4. Формовое разнообразие апомиктов орехов грецкого (сверху слева), черного (сверху справа) и айлантолистного (снизу). Вверху (по одному) орехи материнских форм. Внизу – их апомиктическое потомство.

Апомиктов, обладающих всеми необходимыми качествами, сравнительно немного, поэтому возник вопрос, какие особи можно использовать в качестве скрещиваемых форм, а от каких нужно отказаться. Поскольку большая их часть была получена от плюсовых форм грецкого ореха, то у их потомков, отмеченных рецессивными небольшими дефектами, как-то: легкой курчавостью листьев, небольшими изъянами в строении листочков листа – недоразвитостью кромки листочков, хлорозными пятнами на них – эти пороки вполне допустимы у одного из компонентов скрещиваемых пар. Вероятно, ненормальности в строении кроны (плакучесть, отсутствие верхушки или змеевидность боковых побегов) также возможны у одного из родителей. Допуская такие особи к гибридизации, мы исходим из собственного опыта. Так, плюсовое дерево грецкого ореха "Юбилейный", обладая нормально развитой кроной, помимо потомков с обычной кроной давало деревья с усыхающим лидирующим побегом и замещающей его боковой ветвью. У гибрида F_2 орех маньчжурский x орех серый крона апомиктов сформирована либо пирамидальной, либо ветви ее змеевидно изогнуты. У материнской формы крона широкоовальная. В опытах С. С. Пятницкого уродливое матроморфное поколение было получено от скрещивания плюсовых форм дуба черешчатого с дубом красным [9].

Межлинейная гибридизация хотя и требует от исполнителей больших затрат времени и сил, но она является перспективным направлением в селекции орехов. В одном из опытов на Веселобоконьковской СДОС был получен гетерозисный экземпляр грецкого ореха, достигший к исходу 3-го года 4,2 м высоты.

Выводы. На основании опытов, проводившихся с 1970 г., выяснилось, что орехи *Juglans L.* склонны к псевдогамии, индуцированному и автономному партеногенезу с последующим

восстановлением диплоидности ядра. При этом в потомстве плюсовых форм, отягощенных генетическим грузом, наряду с нормальными и иногда гигантскими растениями выщепляются особи с различными уродствами, иногда не совместимыми с жизнью. Отбраковка таких растений позволяет получить особи повышенного генетического уровня. Для межлинейных скрещиваний возможно привлечение в качестве одного из родителей форм с незначительными рецессивными признаками, наблюдавшимися у их матери.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Арендт Н. К.* Изменчивость апомиктических семян у некоторых видов фикуса // Апомиксис и селекция. – М.: Наука, 1970. – С. 55 – 66.
2. *Арендт Н. К.* Изменчивость признаков у апомиктических семян некоторых видов фикуса // Совещание по проблемам апомиксиса у растений (21 – 24 июня 1966) Тез. докл. – Изд. Саратовского гос. Ун-та, 1966. – С. 3 – 4.
3. *Арендт Н. К.* Использование апомиксиса в селекции инжира // Тр. Гос. Никитского бот. сада. – 1969. – Т. 40. – С. 95 – 120.
4. *Арендт Н. К.* Использование метода чужеродного опыления в селекции инжира // Отдаленная гибридизация растений и животных. – М.: Изд. АН СССР, 1960. – С. 106 – 112.
5. *Бадалов П. П.* Апомиксис в роде *Juglans* L. // Лесоводство и агролесомелиорация. – К.: Урожай, 1975. – Вып. 42. – С. 107 – 115.
6. *Бадалов П. П.* Биологические основы культуры орехов рода *Juglans* L. в степной части Украины (Отдаленная гибридизация, селекция, апомиксис) / Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – К., 1987. – 45 с.
7. *Бадалов П. П.* Спосіб одержання генетично поліпшеного посадкового матеріалу лісових порід методом апоміксису у горіхів *Juglans* // Патент (11) 20946 А (51) G. АОЖГ 23/00 за 1997.
8. *Бадалов П. П.* Спосіб одержання зимостійких швидкорослих рослин // Патент (19) UA (11) № 6406 (13) C1 (51) 5. – Л., 1995.
9. *Бадалов П. П., Бадалов К. П.* Использование некоторых типов апомиксиса для получения растений повышенного генетического уровня у видов *Juglans* L. и *Quercus* L. // Лісівництво і агролісомеліорація. – Х.: С.А.М., 2004. – Вип. 106. – С. 217 – 221.
10. *Бекетовский А. Н.* К вопросу о партенокарпии *Salix alba* L., *S. caprea* L., *Populus alba* L. и *Ulmus campestris* L. // Ботанический журнал. – 1932. – Т. 17, № 4. – С. 385 – 400.
11. *Бекетовский Д. Н., Бекетовский А. Н.* К биологической характеристике *Acer negundo* L. и *Acer negundo* L. *odessanum* Rothe // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1935. – Сер. X. – № 2. – С. 73 – 80.
12. *Богданов П. Л., Струков В. И.* Партенокарпия и апомиксис у берез // Апомиксис и селекция. – М.: Наука, 1970. – С. 242 – 246.
13. *Веков Н. К.* Методы интродукции и акклиматизации растений // Тр. Бот. Ин-та. – 1957. – Сер. 6, Вып. 5. – С. 93 – 106.
14. *Войтчишин Н. В.* Селекция и семеноводство озимой пшеницы // Сб. работ Северо-Осетинской государственной селекционной станции. – Дзаужикау: Госиздат Северо-Осетинской АССР, 1950. – С. 13 – 53.
15. *Грюнер А. М., Медвежова С. С.* Самоплодность и апомиксис у яблони // Садоводство. – 1977. – № 5. – С. 30 – 31.
16. *Дарвин Ч.* Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире // М.-Л.: Огиз-Сельхозгиз, 1939. – 339 с.
17. *Зарубин А. Ф.* О возможности партеногенеза у грецкого и черного орехов // Природа. – 1949. – № 10. – С. 64 – 65.
18. *Исаков Ю. Н., Буторина А. К., Мурая Л. С.* Обнаружение спонтанных гаплоидов у сосны обыкновенной и перспективы их использования в лесной генетике и селекции // Генетика. – 1981. – Т. XVII, № 4. – С. 701 – 707.
19. *Канделаки Г. В., Гваладзе Г. Е.* Пloidность зародышей в F₀ отдаленных скрещиваний пшеницы // Апомиксис и селекция. – М.: Наука, 1970. – С. 182 – 190.
20. *Команич И. Г.* Скрещиваемость грецкого ореха с видами *Juglans* // Отдаленная гибридизация косточковых и ореха. – Кишинев: Штиинца, 1973. – С. 36 – 43.
21. *Махатадзе Л. Б., Гегенидзе А. А., Капанадзе Е. Е., Биланишвили М. С.* Апомиктическое плодоношение ореха грецкого // Лесн. хоз-во. – 1992. – № 2 – 3. – С. 33 – 35.
22. *Мейстер Н. Г., Тюмяков Н. А.* Первое поколение ржано-пшеничных гибридов прямого и реципрокного скрещиваний // Жур. оп. агрономии Юго-Востока. – 1927. – Т. 4, вып. 1. – С. 88 – 97.
23. *Менькова К. А.* Результаты скрещивания гороха (*Pisum sativum*) с пелюшкой (*P. arvense*) и ржи (*Secale serale*) с костром (*Bromus secalinus*) // Тр. Института генетики. – 1954. – № 21. – С. 179 – 182.
24. *Мильярде А.* Гибридизация без скрещивания или ложная гибридизация // Яровизация. – 1940. – № 5. – С. 7 – 22.

25. Петров Д. Ф. Генетические основы апомиксиса // Новосибирск: Наука С.О., 1979. – 277 с.
26. Руденко И. С. О возможности апомиксиса при опылении яблони пыльцой японской айвы // Апомиксис и селекция. – М.: Наука, 1970. – С. 225 – 231.
27. Самородов В. Н., Кривенцов В. Н., Ядров А. А., Шолохова В. А., Казас А. Н. // А.с. 1323048, СССР, заявл. 22.02.85 № 3883082/30-1. Опубликовано в Б.Н., 1987, № 26, МКИ А 01 Н 1/04.
28. Сукачев В. Н. Из работ по селекции ивы // Селекция и интродукция быстрорастущих древесных пород: Сб. трудов. – Л.: Гослестехиздат, 1934. – С. 51 – 85.
29. Сушко М. Т. Грецкий орех на Памире // Материалы совещания по развитию ореховодства (г. Фрунзе, 23 – 28 сентября 1968 г.) – Фрунзе: Кыргызстан, 1970. – С. 212 – 216.
30. Сушко М. Т. Полиморфизм грецкого ореха на Памиро-Алае и Памире // Растит. ресурсы. – 1970. – Т. 6, Вып. 3. – С. 383 – 390.
31. Трухинова А. Т. Скрещивание ржи с пшеницей // Докл. ВАСХНИЛ. – 1952. – № 10. – С. 3 – 6.
32. Улюкина М. К. Апомиксис у видов *Juglans* L. в районе Воронежа // Актуальные проблемы генетики и селекции: Тез. областной научной конференции Воронежского отд. ВОГиС им. Н.И. Вавилова (г. Воронеж, 17 – 18 ноября 1976 г.) – Воронеж, 1976. – С. 38 – 39.
33. Федорова-Саркисова О. В. Об апогамии у ив // Тр. и исследования по лесн. хоз-ву и лесн. пром-сти. – Л.: изд. Ленинградского филиала Весоюзн. НИИ лесн. хоз-ва и лесной пром., 1931. – Вып. 10. – С. 57 – 64.
34. Чермак-Зейзенегг Э. Искусственное вызывание у растений образования семян без оплодотворения // Агробиология. – 1953. – № 5. – С. 111 – 120.
35. Щепотьев Ф. Л. Выведение зимостойких форм грецкого ореха методами селекции // Тр. Ин-та леса. – 1951. – Т. VIII. – С. 95 – 114.
36. Щепотьев Ф. Л. Отдаленная гибридизация видов *Juglans* L. на Украине // Отдаленная гибридизация растений и животных. – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – С. 140 – 154.
37. Щепотьев Ф. Л., Герасименко А. Г. Об апомиксисе у грецкого ореха // Апомиксис и селекция. – М.: Наука, 1970. – С. 232 – 238.
38. Эгис С. А. Опыты межвидовой гибридизации в роде *Nicotiana* // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. – 1927. – Т. 17., вып. 3. – С. 151 – 183.
39. Юдин Б. Ф., Лукина Л. А. Два поколения аутомиктического партеногенеза у кукурузы // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. наук. – 1974. – Вып. 2., № 10. – С. 64 – 68.
40. Bablock E. B. A new variety of *Juglans californica* Watson // Science (n.s.). – 1913. – V. 38, № 968. – P. 89 – 90.
41. Bablock E. B. A new walnut // J. Heredity. – 1915. – V. 1, № 1. – P. 40 – 45.
42. Bablock E. B. Studies in *Juglans*. I. Studies of a new form of *Juglans californica* Wats. // Univer. Calif. Pub. Agri. Sci. – 1913. – V. 2., № 1. – P. 1 – 46.
43. Bablock E. B. Studies in *Juglans*. II. Further observations on a new variety of *Juglans californica* Wats. and on certain supposed walnut-oak hybrids // Univer. Calif. Pub. Agri. Sci. – 1914. – V. 2, № 2. – P. 47 – 70.
44. Bablock E. B. Walnut-oak hybrid experiments // Amer. Breedere Mag. – 1910. – V. 1, № 3. – P. 200 – 202.
45. Braun A. Uber Parthenogenesys bei Pflanzen // Ficalische Abhandlungen der Konigl. Academic der Wissenschaften zu Berlin, 1857. – S. 311 – 376.
46. Eenink A. H. Matromorphy in *Brassica oleraceae* I. Terminology, parthenogenesis in Crucifere and formation usability of mathromorphyc plants // Euphitica, 1974. – V. 23, № 2. – P. 429 – 433.
47. Gartner C. F. Beitrage zur Kenntniss der Berfruchtung der vollkommeren Gewache, I Theil. – Stuttgart: E. Schweizerbarfeche Verlagshandlung, 1844. – 644 s.
48. Gains E. F., Stevenson F. J. Rag-wheat and wheat-rye hybrids // J. Hered. – 1922. – V. 8., № 2. – P. 81 – 90.
49. Karsten H. Das Geschlechtsleben der Pflanzen und die Parthenogenesis. – Berlin: Ver. R. Decker, 1890. – 52 s.
50. Longley A. E. Chromosomes and their significance in strawberry classification // J. Agr. Res. – 1926. – V. 32, № 6. – P. 559 – 568.
51. Noduchi J. Cytological studies on a case of pseudogamy in the genus *Brassica* // Proc. Imp. Acad. Japan, 1928. – V. 4, № 10. – P. 617 – 619.
52. Robbels C. Beobachtungen bei interspezifischen *Brassica*-Kreuzungen uber die Entstehung matromorfer F_1 Pflanzen. Allgemeine Botanic. – 1966. – B. 39, H. 6. – S. 205 – 221.
53. Rosenberg O. Cytological studies on the apogamy in *Hieracium* // Bot. Tidskr. Kobenhavn, 1907. – V. 28. – P. 143 – 170.
54. Schneiders H. Der neuzeitliche Walnussbau // Stuttgart – Ver. V. Eugen Ulmar, 1941. – 130 s.
55. Schanderl H. Untersuchungen uber die Blütenbiologie neuer Embryonenbildung von *Juglans regia* L. // Biol. ZBL. – 1964. – B. 83, № 1. – S. 71 – 113.
56. Schanderl H. Zur Samenbildung der Wal- und Schwarznuss // Der Erwerbs Obstbau. – 1965. – B. 7, H. 8. – S. 143 – 154.
57. Smith V. Notice of a plant which produced perfect seeds without any apparent action of pollen // The transactions of the Linnean Society of London. – 1841. – V. 18. – P. 509 – 512.

58. Szalai D., Belea A. A study on interspecific *Triticum* hybrids and intergenetic *Triticum* x *Agropiron* hybrids // Symposium on genetics and wheat breeding. – Martcavasari: Agric. Res. Inst. Acad. Sci., 1962. – P. 287 – 311.

59. Wood M. Pollination and blooming habits of the persian Walnut in California // US Dep. of Agr. Techn. Washington. – 1934. – Bul. 387. – P. 1 – 56.

Badalov P. P.

ABOUT SELECTION VALUE OF SOME APOMIXIS TYPES FOR OBTAINING OF HOMOZYGOUS FORMS OF *JUGLANS* L. WITH HIGH GENETIC LEVEL

Ukrainian Research Institute of Forestry and Forest Melioration named after G. M. Vysotsky

The paper is devoted to results on apomixes study of *Juglans* L. have carried out at Veselibokovenki Research Station (Kirovograd region) since 1970. Apomicts of *Juglans regia* L., *J. nigra* L., *J. cinerea* L., *J. pestris* Engelm f. *major* Torr., *J. mandshurica* Maxim, *J. ailantifolia* Carr., *J. ailanthifolia* Carr. spp *cordiformis* (Maxim Rehd) were obtained.

The majority of apomicts appears from ovule with further duplication of genome, which brings to development of some plants with genetic load, different abnormalities, sometimes lethality. Forms of severe growth are obtained. Crossing of lines brings to obtaining of first interline hybrids of *Juglans regia* L.

К е у w o r d s : pseudogamy, induced and autonomous parthenogenesis, genetic load, interlines hybridization.

Бадалов П. П.

ПРО СЕЛЕКЦІЙНІ ЦІННОСТІ ДЕЯКИХ ТИПІВ АПОМІКСИСУ ДЛЯ ОТРИМАННЯ ГОМОЗИГОТНИХ ФОРМ ПІДВИЩЕНОГО ГЕНЕТИЧНОГО РІВНЯ У ГОРІХІВ *JUGLANS* L.

Український науково-дослідний інститут лісового господарства та агролісомеліорації ім. Г. М. Висоцького

Викладено результати досліджень апоміксису у горіхів *Juglans* L., які проводили на Веселобоківській СДОС (Кіровоградська обл.) із 1970 р. Отримано апомікти горіхів волоського, чорного, сірого, великого, маньчжурського, айлантолистого та серцеподібного.

Більшість апоміктів виникають із яйцеклітини з подальшим подвоєнням геному, що обумовлює розвиток деяких рослин, які мають генетичний вантаж у особин із різноманітними дефектами, іноді несумісними з життям. Отримано форми сильного росту. У результаті схрещувань ліній одержано перші міжлінійні гібриди горіха волоського.

Ключові слова: псевдогамія, індукований та автономний партеногенез, генетичний вантаж, міжлінійна гібридизація.

Одержано редколегією 24.10.2007 р.