



Генетика, селекція, біотехнологія

УДК 633.63:631.52
© 2026

СТВОРЕННЯ ГОМОЗИГОТНИХ ГЕНЕТИЧНО МАРКОВАНИХ ЛІНІЙ БУРЯКІВ ЦУКРОВИХ ІЗ ВИКОРИСТАННЯМ ГАПЛОІНДУКТОРІВ

М.В. Роїк¹, Н.С. Ковальчук², О.А. Зінченко³, Н.С. Бех⁴

¹доктор сільськогосподарських наук, академік НААН

^{2,4}старші наукові співробітники

³кандидат сільськогосподарських наук

¹Національна академія аграрних наук України

вул. Михайла Омеляновича-Павленка, 9, м. Київ, 01010, Україна

¹⁻⁴Інститут біоенергетичних культур і цукрових буряків

Національної академії аграрних наук України

вул. Клінічна, 25, м. Київ, 03110, Україна

e-mail: ¹sugarbeet@ukr.net, ²natalakovalcuk461@gmail.com,

³olesya.yatseva@gmail.com, ⁴sugarbeet@ukr.net

ORCID: ¹0000-0001-7221-6247, ²0000-0002-7194-715X,

³0000-0002-1381-8659, ⁴0000-0002-6479-4140

Надійшла 02.04.2026. Рецензована 15.04.2026. Прийнята до друку 07.07.2026

Мета. Розробити генетичну модель і провести пошук ліній гаплоіндукторів серед міжвидових гібридів буряків цукрових та диких видів роду *Beta L.* (*Beta maritima* і *Beta patula*), а також апозиготичних потомств заміщених роздільноплідних пилкостерильних ліній. Виділити генотипи гаплоіндукторів для диференціації гаплоїдів *in vivo* за морфометричними показниками та переведення гаплоїдів на дигаплоїдний рівень *in vitro*. **Методи.** Дослідження проведено з використанням польових (отримання міжвидових гібридів F_1 між дикими видами *Beta maritima* та *Beta patula* і закріплювачами стерильності буряків цукрових; дослідження схожості й одноростковості у ґрунтових умовах селекційно-тепличного комплексу та добору гомозиготних ліній за маркерним забарвленням гіпокотилія; проведення гібридизації кандидатів у гаплоіндуктори домінантних гомозигот за щепленими генами однорічного циклу розвитку $B+$ і забарвленням гіпокотилія $R+$ із пилкостерильними лініями з цитоплазматичною чоловічою стерильністю (ЦЧС) різного генетичного походження), лабораторних (методи індукції гаплоїдів і дигаплоїдів з використанням недозрілих насіннєвих зачатків для їх добору *in vitro* та диференціації за маркерним забарвленням

гіпокотилля, морфометричний метод виділення гаплоїдів за довжиною корінця на 2–3-тю добу пророщування насіння, цитологічний метод з використанням ацетоорсеїнового забарвлення меристемних хромосом, цитофотометричний метод для дослідження плоїдності за кількістю ядерної ДНК з використанням аналізатора плоїдності компанії Partec, Німеччина, метод виділення дигаплоїдів у процесі клонального мікророзмноження з використанням аналізатора плоїдності), статистичних (визначення похибки репрезентативності m_p за схожістю насіння, енергією проростання, забарвленням гіпокотилля для контролювання точності досліду) методів у лабораторії цитогенетики Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків (ІБКіЦБ), лабораторії апоміксису й поліплоїдії Ялтушківської дослідно-селекційної станції (ЯДСС) упродовж 2017–2024 рр. **Результати.** За використання міжвидової гібридизації, біотехнологічних методів індукції гаплоїдів від гібридів першого покоління F_1 та апоміктичних потомств заміщених ліній виділено контрольні генотипи-гаплоіндуктори, домінантні гомозиготи за генами однолітнього циклу розвитку $B+$ і антоціанового (червоного) забарвлення гіпокотилля $R+$. Генотипи-гаплоіндуктори (F_1S *maritima* (Греція) рослина № 7 тип ЧС-II $R+B+R+B+Y+Y+M+M+ 2n$; BC_2S *maritima* (Греція) A_1 ; 17 рослина № 2 тип ЧС-II $R+B+R+B+Y+Y+M+M+$; BC_6S *patula* рослина № 5 тип ЧС-II $R+B+R+B+Y+Y+M+M+$; F_1S *maritima* (Франція) клони № Ем/1-7 тип ЧС-II $R+B+R+B+Y+Y+M+M+$) були виведені *in vitro* та вкорінені в умовах вегетаційних посудин ІБКіЦБ і селекційно-тепличного комплексу ЯДСС. Установлено, що частота матроклінної гаплоїдії в селекційного номера ЧС-0 20-12 *Beta vulgaris r-b-r-b-* ЯДСС за низької схожості (45%) гібридного насіння в разі схрещування з гаплоіндукторами мала ідентичне значення — 45 шт. гаплоїдних проростків, із них 42 шт. — із зеленим рецесивним забарвленням і 3 шт. проростків — із присутністю домінантної алелі $R+$. Результати аналізу здатності до матроклінної гаплоїдії в пилкостерильних лініях буряків цукрових були різними й залежали від генотипу донорських рослин. **Висновки.** Розроблено генетичну модель та отримано кандидатів у гаплоіндуктори, міжвидові гібриди, домінантні гомозиготи за генами однолітнього циклу розвитку й забарвленням гіпокотилля $R+$ на основі стерильних цитоплазм *Beta maritima* і *Beta patula*. Оцінено кандидатів у гаплоіндуктори за схрещування з роздільноплідними пилкостерильними лініями ЯДСС і заміщеними лініями з високим зав'язуванням апозиготичного насіння, ідентифікованими за зеленим забарвленням гіпокотилля. Вихід гомозиготних ліній із рецесивним зеленим забарвленням гіпокотилля залежав від генотипу донорських рослин. Установлено, що стабілізація від гаплоїдного та міксоплоїдного до диплоїдного рівня може відбуватись *in vitro* у процесі депонування і добору за плоїдністю без дії колхіцину, що значно спрощує процес створення гомозиготних ліній.

Ключові слова: буряки цукрові, гаплоіндукція, матроклінні гаплоїди, *Beta maritima*, *Beta patula*, *in vivo*.

DOI: <https://doi.org/10.31073/agrovisnyk202607-05>

Гаплоїдія — ефективний шлях отримання гомозиготних диплоїдних ліній у багатьох видів культурних рослин, зокрема і в буряків цукрових. Експериментальні дослідження з використанням насіння буряків цукрових показали, що моноплоїди в популяціях зустрічаються з низькою частотою. Через низьку частоту гаплоїдів у зразках насіння *in vivo* виникла необхідність у розробленні більш ефективних методів індукції гаплоїдів і дигаплоїдів для буряків цукрових [1]. Дотепер у багатьох селекційних закладах використовували біотехнологічний метод виділення гаплоїдів завдяки культивуванню недозрілих насінневих зачатків. Процент виходу гаплоїдних культуральних пагонів змінювався від 0 до 10% [2]. Відомий також спосіб виділення гаплоїдів *in vivo* зі зразків насіння буряків цукрових, отриманих апозиготичним способом у біотипів із цитоплазматичною чоловічою стерильністю (ЦЧС). Вихід гаплоїдів за морфометричними показниками не перевищував 6,25% [3]. З використанням ембріологічних методів дослідження встановлено, що апоміктичний зародок може розвинути як із соматичних клітин (адвентивна ембріонія), так і з генеративних клітин зародкового мішка (гаметофітний ембріогенез). Рослини утворюються з адвентивних зародків і можуть формувати генетично однорідне потомство завдяки розвитку із соматичних клітин нуцелусу та інтегументів. Нова генетична мінливість і висока гомозиготність є характерними для апозиготичних зародків, які розвинулись із гаплоїдних клітин зародкового мішка [4].

Доволі часто в насінні роздільноплідних пилкостерильних ліній буряків цукрових з апозиготією формуються зародки як із клітин нуцелусу, так і з клітин зародкового мішка з генетичною різноманітністю [5]. Установлено, що формування нередукованих гамет у донорів апоміктичних зародків і присутність

мейотичних мутацій залежно від генетичного походження материнської зародкової плазми може впливати на вихід дигаплоїдів [6]. Процес спонтанної поліплоїдизації *in vitro* й вихід дигаплоїдів у кукурудзи описано в науковій публікації [7].

Матроклінні гаплоїди успішно виділяють у кукурудзи, доведено, що лінійзапильвач може поводитися по типу гаплопродюсерів [8]. Інтенсивно досліджують та обговорюють їх біологічні особливості, індукції матроклінних гаплоїдів та апоміксису загалом [9]. Більшість досліджень нині охоплюють маркерні лінії — донори пилку, що несуть домінантні гени забарвлення, хоч інколи використовують і рецесивні маркери, наприклад гомозиготні за рецесивними генами лінії, опушеність лігули [10].

Також відомим є спосіб отримання гомозиготних ліній кукурудзи методом генетичного маркування та дії колхіцину для поліплоїдизації [11]. Зародковий маркер (ЗМК-1) у популяціях кукурудзи індукуює гаплоїди з частотою до 13%. Створення і добір гаплоїдних ліній проводять у гібридів за домінантними генами, забарвленням плюмули зародка та ендосперму з вибраковою регенерантів із рецесивним забарвленням у кукурудзи та домінантним геном *R+* антоціанового (червоного) забарвлення індуктора в буряків цукрових. Відбирають зернівки в кукурудзи з насінних рослин із гаплоїдним зародком і висівають на наступний рік у полі. У фазі 3–5 листків обробляють розчином колхіцину, після дозрівання насіння підраховують частоту дигаплоїдних рослин [11].

Мета досліджень — виділити маркерні лінії запильвачів для селекції буряків цукрових і розробити спосіб індукції, що дає змогу виявляти гомозиготні лінії за рецесивними маркерними ознаками *r-b-* у популяції цукрових буряків *in vivo*, стимулювати матрокліnnу гаплоїдію лише з клітин зародкового



Рис. 1. Генетична модель пошуку генотипів гаплоіндукторів і виділення міжвидових гібридів, домінантних гомозигот за зчепленими генами R+B+, забарвленням гіпокотила однорічного циклу розвитку

мішка в основному в роздільноплідних ліній із ЦЧС різної репродукції насіння.

Матеріали та методи досліджень.

Наукові дослідження виконано в Інституті біоенергетичних культур і цукрових буряків (ІБКЦБ) у лабораторії цитогенетики з використанням біотехнологічних методів індукції гаплоїдів і дигаплоїдів, а також переведенням культуральної розсади у ґрунт. Міжвидову гібридизацію проведено в умовах групових ізоляторів на Ялтушківській дослідно-селекційній станції (ЯДСС) упродовж 2017–2024 рр.

Вихідний матеріал для проведення експериментальних досліджень. Для пошуку гаплоіндукторів використано дикі види роду *Beta* L. (*Beta maritima*, *Beta patula*). В генетичній моделі досліджуваного схрещування методом гіногенезу виділено домінантні гомозиготи за зчепленими генами антоціанового (червоного) забарвлення R+ однолітнього циклу B+. Для буряків цукрових як вихідний матеріал для індукції гомозиготних ліній використано роздільноплідні

пилкостерильні лінії із зеленим забарвленням гіпокотила та різною репродукцією насіння. Генетичну модель проаналізованого схрещування для пошуку гаплоіндукторів зображено на рис. 1.

Проведено пошук кандидатів у гаплоіндуктори серед гібридів першого покоління F_1 , отриманих від схрещування дикого виду буряків *Beta maritima* із закріплювачами стерильності буряків цукрових *Beta vulgaris* Nxxxxbbmmrryy, рецесивними гомозиготами за генами 2-річного циклу розвитку, роздільноплідністю, забарвленням гіпокотила [12]. Насіння гібридів F_1 дикого виду буряків цукрових отримували в умовах вегетаційних посудин в ІБКЦБ відповідно до генетичної моделі досліджуваного схрещування. Використовували його як донорів недозрілих бруньок насіння для індукції гаплоїдів і подвоєних гаплоїдів *in vitro* [13]. Клональні лінії, отримані методом гіногенезу, вкорінювали *in vitro*. Диференціацію та добір гаплоїдів і подвоєних гаплоїдів *in vitro* проводили



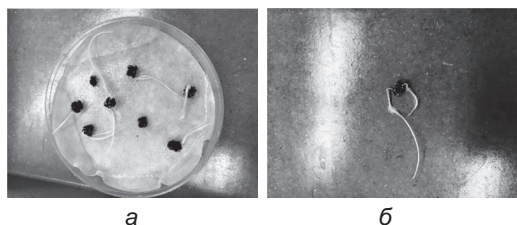


Рис. 3. Проростання насіння апоміктичних ліній: а) аналіз проростків апозиготичного насіння за довжиною корінця на 3-тю добу в селекційного номера ЧС-0 Beta vulgaris Sxxzz r-b- ЯДСС А₂ рослина № 2; б) мінливість гаплоїдних і диплоїдних проростків за морфологічними показниками на 3-тю добу проростання

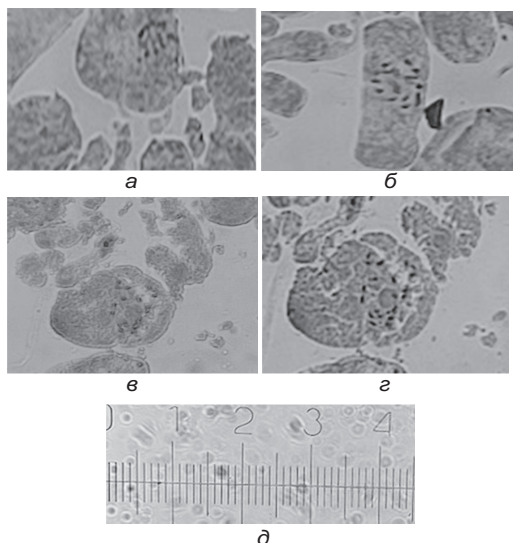


Рис. 4. Міксоплоїдія клітинних популяцій в апоміктичних проростків < 5 мм на 3-тю добу проростання, збільшення у 15×100 разів: а) клітина з гаплоїдним числом хромосом $n = 9$; б) клітина з кількістю хромосом $x = 13$; в) клітина з кількістю хромосом $x = 14$; г) клітина з кількістю хромосом $x = 18$; д) 1 ОМ = 2,5 мкм

збільшення у 15×100 разів із використанням об'єкт-мікрометра (ОМО) та окуляр-мікрометра (ОМ): $1 \text{ мкм} = 0,001 \text{ мм}$; $0,001 \text{ мм} \times 2,5 \text{ ОМ} = 2,5 \text{ мкм}$. Особливістю раніше дослідженої міксоплоїдії за апозиготії є порушення мітотичного поділу навіть у вигляді політенії [16]. Серед

проаналізованого матеріалу спостерігали меристемні клітини з кількістю хромосом, що змінюються: 9, 13, 14, 18. Дані цитологічного аналізу представлено на рис. 4.

Мінливість за кількістю хромосом у проростків на рівні менше 5 мм за морфометричними показниками інтерпретують через особливості мітотичного поділу та явище міксоплоїдії за апозиготії [16]. Подолати міксоплоїдію клітинних популяцій у виділених гаплоїдних проростків у процесі мікроклонального розмноження можна завдяки введенню їх у стерильну культуру, а також добору з використанням цитологічних і цитофотометричних методів за гістограмами ядерної ДНК на аналізаторі плоїдності компанії Partec, Німеччина (АП Partec GmbH), без застосування колхіцину та із залученням основних положень патенту [17].

Статистичний аналіз похибки репрезентативності. Для встановлення достовірності проведених досліджень і правильно підібраної вибірки проводили обрахунок величини похибки репрезентативності m_p у відсотках, що дає змогу контролювати точність дослідів за методикою статистичного аналізу [18]. Середню похибку репрезентативності m_p у відсотках визначали за формулою

$$m = \pm \sqrt{\frac{P(100 - P)}{n}},$$

де P — відсоток апозиготичного насіння, визначеного за схожістю, енергією проростання, антоціановим (червоним) забарвленням проростків $R+$ і рецесивним зеленим $r-$; n — обсяги дослідження насіння кожного селекційного номера.

Результати досліджень. Отримане насіння F_1 визначали за наявністю гаплоїдних і дигаплоїдних проростків відповідно до основного положення методики за морфометричними показниками й забарвленням гіпокотилія [15]. Схему гібридизації та результати аналізу наведено в табл. 1.

1. Результати пошуку гаплоїдів за моделлю схрещування міжвидових гібридів кандидатів у гаплоіндуктори з новими стерильними цитоплазмами від диких видів *Beta maritima* та *Beta patula* й пилкостерильними лініями буряків цукрових з апозиготією

Селекційний номер	Контрольний генотип гомозиготної лінії, індуктор гаплоїдів*	Відібрано насіння, шт.	Отримано проростків на 5-ту добу, шт.	Із них за забарвленням гіпокотилля, шт.		Вихід гаплоїдів за морфометричними показниками**, $P \pm mp$, %
				Зелені r^-	Червоні R^+	
ЧС-I 20-12 <i>Beta vulgaris</i> ЯДСС A_4 рослина № 1 $XXzzmmr-b-r-b-$	F_1S <i>maritima</i> (Греція) рослина № 7 тип ЧС-II $R+B+R+B+Y+Y+M+M+ 2n$	100	100	24	76	$24 \pm 4,3$
ЧС-I 20-12 <i>Beta vulgaris</i> ЯДСС A_4 рослина № 3 $XXzzmmr-r-b-b-$	F_1S <i>maritima</i> (Греція) рослина № 7 тип ЧС-II $R+B+R+B+Y+Y+M+M+ 2n$	100	90	54	46	$22 \pm 4,37$
ЧС-I 20-12 <i>Beta vulgaris</i> ЯДСС A_4 рослина № 4 $XXzzmmr-b-r-b-$	F_1S <i>maritima</i> (Греція) рослина № 7 тип ЧС-II $R+B+R+B+Y+Y+M+M+ 2n$	100	45	42	3	$42 \pm 7,36$
ЧС-0 <i>Beta vulgaris</i> ЯДСС A_5 рослина № 2 $Sxxzr-b-r-b-$	F_1S <i>maritima</i> (Греція) рослина № 7 тип ЧС-II $R+B+R+B+Y+Y+M+M+ 2n$	100	100	95	5	$94 \pm 2,4$
ЧС-0 <i>Beta vulgaris</i> ЯДСС A_5 рослина № 5 $Sxxzr-b-r-b-$	BC_2S <i>maritima</i> (Греція) A_1 :17 рослина № 2 тип ЧС-II $R+B+R+B+Y+Y+M+M+$	100	100	40	60	$40 \pm 4,9$
ЧС-I <i>Beta vulgaris</i> ЯДСС A_4 рослина № 1 $XXzzmmr-b-r-b-$	BC_6S <i>patula</i> рослина № 5 тип ЧС-II $R+B+R+B+Y+Y+M+M+$	100	56	56	—	$56 \pm 6,63$
ЧС-I <i>Beta vulgaris</i> ЯДСС A_4 рослина № 2 $XXzzmmr-b-r-b-$	BC_6S <i>patula</i> рослина № 5 тип ЧС-II $R+B+R+B+Y+Y+M+M+$	100	98	68	30	$30 \pm 4,63$

*Контрольний генотип, що змінює функцію генеративного ядра пилкової трубки та подвійне запліднення на одинарне, ініціюючи розвиток гаплоїдних ембріонів; **показник виділення гаплоїдів за довжиною корінця проростків насіння згідно з методикою морфометричного аналізу на 3-тю добу проростання.

За даними табл. 1, спостерігається тенденція щодо зменшення схожості насіння за високих показників гаплоїдних проростків, виділених за маркерними рецесивними ознаками забарвлення гіпокотилля і морфометричними показниками. Частота матрокліної гаплоїдії в селекційного номера ЧС-0 20-12 *Beta vulgaris* ЯДСС A_4 рослина № 4 $Xzmr-b-$ за низької енергії проростання (45%) мала значення гаплоїдних проростків, відібраних за рецесивним зеленим забарвленням,

на рівні $42 \pm 7,36\%$. Виділено гаплоїдні проростки за морфометричними показниками в апоміктичних потомств буряків цукрових, кількість яких змінювалася від $22 \pm 4,37$ до $94 \pm 2,4\%$ залежно від генетичного походження матеріалу.

В умовах теплиці у 2022 р. штеклінги гомозиготних ліній від схрещування з гаплопродюсерами відбирали за зеленим забарвленням гіпокотилля і вирощували в польових умовах. Безпилковий режим був забезпечений в умовах групових ізолято-

рів. Показники роздільноплідності та стерильності гомозиготних насіннєвих рослин *r-b-*, виділених у результаті схрещування з гаплоіндукторами, домінантними гомозиготами *R+B+R+B+* за червоним забарвленням гіпокотилу та однорічним циклом розвитку, представлено в табл. 2.

За даними табл. 2, показники роздільноплідності в умовах групових ізоляторів змінювались у селекційних номерів гомозиготних ліній від $44,3 \pm 5,94$ до $60 \pm 8,94\%$ і вказували на необхідність вибірки багатонасінних рослин. Серед досліджуваних насінних рослин зустрічались ЧС-0 і ЧС-І типів стерильності за класифікацією Owen [14]. Відсоткова частка стерильних фенотипів типу ЧС-0 була на рівні $96,0 \pm 2,77 - 100,0 \pm 0\%$. В умовах ізоляції отримали насіння, зав'язане в безпилковому режимі. Енергію проростання і схожість апозиготичного насіння гомозиготних ліній у ґрунтових умовах теплиці, отриманих у результаті індукції гаплопродюсерів, представлено в табл. 3.

Схожість апозиготичного насіння гомозиготних ліній у ґрунтових умовах теплиці ЯДСС мала високі показники та змінювалася від 83,3 до 93,1%. Показники одноростковості характеризувалися відсотковим значенням від $65,2 \pm 5,9$

до $92,1 \pm 3,4\%$. У відібраних за зеленим забарвленням гомозиготних ліній після апоміктичної репродукції насіння спостерігали високий відсоток проростків із червоним забарвленням гіпокотилу: від $72,2 \pm 5,5$ до $75,0 \pm 5,45\%$. Це явище потребує наукового пояснення з позиції епігеномної мінливості за апозиготії, яку спостерігали в деяких номерів, відібраних за рецесивним забарвленням апоміктичних насінних рослин і наявністю в насіннєвого потомства червоного забарвлення гіпокотилу з відсотковою часткою від $25 \pm 5,33$ до $75 \pm 5,45\%$.

Упроваджену методику морфометричного аналізу вдосконалено завдяки використанню біотехнологічних методів мікроклонального розмноження для депонування і добору подвоєних гаплоїдів за їх спонтанної поліплоїдизації, що забезпечує виділення гомозиготних ліній без дії поліплоїдизуючих речовин. За результатами наукових досліджень апоміктичних потомств буряків цукрових та індукції гаплоїдів із використанням ембріокультури подвоєння геному можливе за тривалого культивування *in vitro* на основі міксоплоїдії клітинних популяцій апозиготичних проростків [19].

З огляду на це методику індукції гаплоїдів в умовах *in vivo* та добір за

2. Показники роздільноплідності та стерильності в селекційних матеріалів, отриманих за схрещування з контрольними генотипами-гаплопродюсерами

Походження селекційних номерів гомозиготних ліній <i>r-r-</i>	Генотип-гаплопродюсер	Номер ізолятора	Проаналізовано рослин, шт. (n)	Роздільноплідність, $P \pm m$, %	Стерильність, ЧС-0, $P \pm m$, %
ЧС-0 22-12	<i>BC₁S maritima</i> (Греція) <i>A₁:12 R+B+</i>	19-23	87	$47,1 \pm 5,35$	$97,2 \pm 1,77$
ЧС-0 22-12	<i>BC₁S maritima</i> (Греція) <i>A₁:12 R+B+</i>	24-26	50	$48,0 \pm 7,06$	$96,0 \pm 2,77$
ЧС-0 22-12	<i>BC₆S patula</i> рослина № 5 <i>R+B+</i>	27-32	70	$44,3 \pm 5,94$	$98,6 \pm 1,4$
ЧС-0 22-12	<i>BC₆S patula</i> рослина № 5 <i>R+B+</i>	33-37	49	$51,0 \pm 7,14$	$98,0 \pm 2$
ЧС-0 22-50	<i>F₁S maritima</i> (Франція) клони № Ем/1-7 <i>R+B+</i>	38-40	36	$50,0 \pm 8,33$	$97,2 \pm 2,75$
ЧС-0 22-50	<i>F₁S maritima</i> (Франція) клони № Ем/1-7 <i>R+B+</i>	41-43	30	$60,0 \pm 8,94$	$100,0 \pm 0$

3. Енергія проростання і схожість селекційних матеріалів та мінливість за показниками
одноростковості в гомозиготних ліній, отриманих у результаті індукції гаплопродюсерів

Походження селекційних номерів (термін апоміктичної репродукції)	Посіяно, шт.	Енергія пророс- тання		Схожість насіння		Однорост- ковість, $P \pm mр$, %	Зелений гіпокотиль, $P \pm mр$, %	Червоний гіпокотиль, $P \pm mр$, %
		шт.	%	шт.	%			
ЧС-0 22-12 A ₁ (від × F ₁ S (Франція) клони № Ем/1-7 R+B+)	72	61	84,7	63	87,5	92,1 ± 3,4	12,5 ± 4,2	75 ± 5,45
ЧС-0 22-12 F ₁ (від × BC ₅ S (Туреччина) A ₁ :15) (ізолятор № 16)	72	59	81,9	60	83,3	90,0 ± 3,9	9,7 ± 3,82	73,6 ± 5,7
ЧС-0 22-12 A ₁ (від × BC ₅ S (Туреччина) A ₁ :15) (ізолятор № 20)	72	63	87,5	66	91,7	84,0 ± 4,51	20,8 ± 4,99	70,8 ± 5,6
ЧС-0 22-12 A ₁ (від × BC ₁ S (Греція) R+B+ A ₁ :12)	72	57	79,2	60	83,3	88,3 ± 4,15	22,2 ± 5,4	61,1 ± 6,3
ЧС-0 22-12 A ₁ (від × BC ₆ S patula рослина № 5 R+B+)	72	64	88,9	67	93,1	76,1 ± 5,21	20,8 ± 4,96	72,2 ± 5,5
ЧС-0 22-50 A ₁ (від × F ₁ S (Франція) клони Ем/1-7 R+B+)	72	64	88,9	66	91,7	65,2 ± 5,9	66,7 ± 5,8	25 ± 5,33

морфометричними показниками було вдосконалено завдяки застосуванню біотехнологічних методик: введенню в стерильну культуру зародкових листків, їх мікроклональному розмноженню та добору подвоєних гаплоїдів із використанням АП Partec GmbH і цитологічних методик. Зародкові листки з гіпокотилем відділяли від корінця, потім модифікували різні терміни й відсоткові частки хлоровмістних речовин для стерилізації впродовж 25–30 хв. Зародкові листки після стерилізації розмножували на безгормональному середовищі, використовуючи макро- та мікросоли за прописом Гамборга [20] (рис. 5).

Гаплоїди, виділені за морфометричними показниками, розмножувалися упродовж 4 пасажів без дії поліплоїдизуючих речовин (рис. 6).

Виділені у процесі мікроклонального розмноження диплоїдні лінії вкорінювалися в умовах теплиці на ЯДСС. Отримані в результаті дії гаплоіндукторів гомозиготні лінії відбирали за рецесивним зеленим забарвленням гіпокотиля,

вивчали за плоїдністю на основі проростків насіння F₁ у селекційно-тепличному комплексі (СТК), вирощували в умовах групових ізоляторів. Найкраще насіння апозиготичної репродукції за роздільноквітковістю було висіяне в СТК ЯДСС у вересні 2024 р. та досліджене за забарвленням гіпокотиля. Дані дослідження представлено в табл. 4.

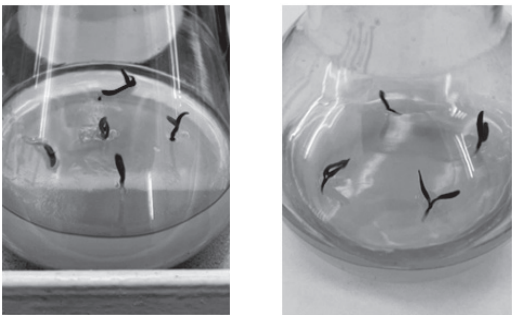


Рис. 5. Введення у стерильну культуру гаплоїдних проростків після дії гаплоіндукторів, відібраних за рецесивним забарвленням гіпокотиля г- і морфометричними показниками

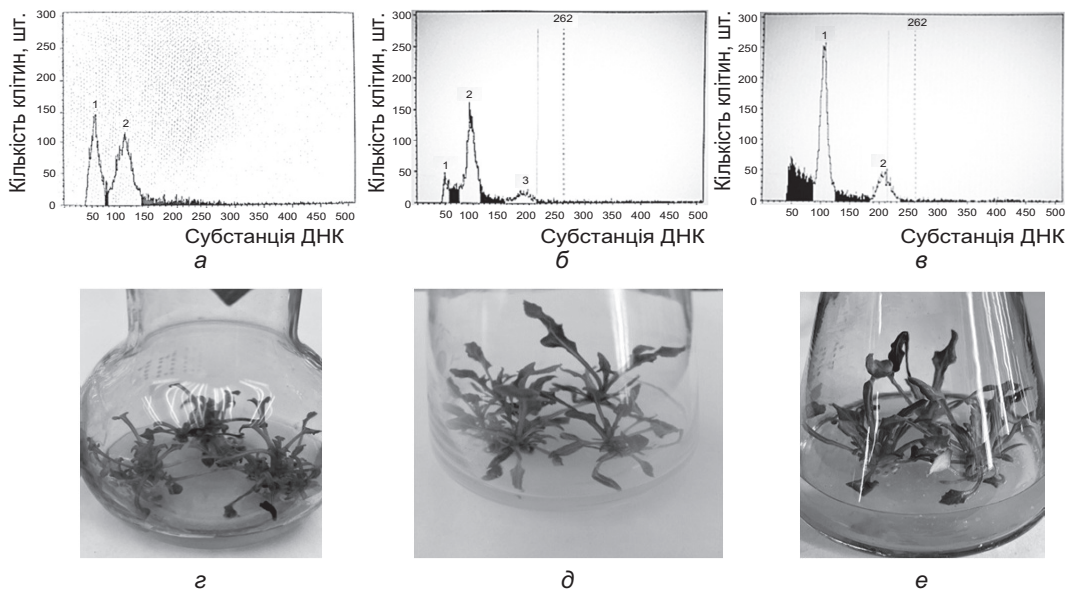


Рис. 6. Стабілізація плоідності *in vitro* в гаплоїдних і міксоплоїдних клонів у селекційного номера ЧС-0 24-12 A_2 *r-b*-, виділених за морфометричними показниками: а) гістограма ядерної ДНК гаплоїдних клонів на АП Partec GmbH; б) гістограма ядерної ДНК міксоплоїдних клонів на АП Partec GmbH; в) гістограма стабілізованого за рівнем геному диплоїдного клону в лінії ЧС-0 24-12 A_2 *r-b*- на АП Partec GmbH; г) зображення гаплоїдного клону *in vitro*; д) зображення міксоплоїдів *in vitro*; е) зображення стабілізованого за рівнем геному диплоїдного клону, отриманого в процесі клонального мікророзмноження

Відібрані за забарвленням гіпокотилів *r-b*- і роздільноплідністю насінні рослини розділили в генерації проростків апозиготичного насіння із зеленим та червоним забарвленням гіпокотилів після 2 генерацій добору за генеративним редукованим партеногенезом. Проте показники рецесивної ознаки за забарвленням гіпокотилів, за даними табл. 4, були високими й мали такі значення в селекційних номерах: у ЧС-0 24-202-1 A_{12} , к-1, 2 (жовті) — 100%, у ЧС-0 24-133 A_{12} *r-b*-, к-2 — $97,3 \pm 1,9\%$. Морфологічні показники проростків насіння заміщених ліній урожаю 2024 р. досліджено в умовах СТК ЯДСС (табл. 5).

За даними табл. 5, вихід матроклінічних проростків в апоміктичних пилкостерильних ліній змінювався залежно від генотипу донорської рослини від $9,2 \pm 1,87$ до $81,4 \pm 4,2\%$ за показниками рецесивного зеленого забарвлення

гіпокотилів *r-b*-. Динаміку геномної мінливості культури гаплоїдних зародкових листків подано в табл. 6.

Диплоїдні проростки за відомого способу можуть формуватись із соматичних клітин насіннебруньок і нередукованих гамет. Наявність проростків з антоціановим (червоним) забарвленням гіпокотилів в апозиготичних насінних рослинах *r-b*- інтерпретують за апозиготії через генетичну сегрегацію алелей та епігеномну мінливість клітинних популяцій, унаслідок молекулярних генетичних взаємодій алелей [17]. Окрім того, у деяких селекційних номерів високу роздільноплідність удалося стабілізувати за апозиготії завдяки добору впродовж 2 генерацій апозиготичного насіння за рецесивним забарвленням *r-b*-, плідністю і роздільноплідністю.

Спосіб експериментального моделювання гіногенезу, використаний нами

4. Характеристика проростків насіння апоміктичних ліній ЯДСС різного генетичного походження за забарвленням гіпокотिला в умовах СТК урожаю насіння 2024 р.

Селекційні матеріали, висіяні в СТК згідно з планом № 11*	Висіяно шт., 08.09.2024 р.	Енергія проростання, 13.09.2024 р.		Схожість, 18.09.2024 р.		Забарвлення гіпокотिला	
		шт.	%	шт.	%	Червоне	Зелене
						$P \pm mр, \%$	$P \pm mр, \%$
ЧС-0 24-133-1 $A_{12} r-b-, k-1^{**}$	160	96	60,0	103	64,4	$5,8 \pm 2,3$	$94,2 \pm 2,3$
ЧС-0 24-133-1 $A_{12} r-b-, k-3$	80	53	66,3	59	73,8	$5,1 \pm 2,9$	$94,9 \pm 2,9$
ЧС-0 24-133 $A_{12} r-b-, k-2$	80	68	85,0	73	91,3	$2,7 \pm 1,9$	$97,3 \pm 1,9$
ЧС-0 24-129-1 $A_{12} r-b-, k-5$	80	27	33,8	29	36,3	$6,9 \pm 4,71$	$93,1 \pm 4,71$
ЧС-0 24-202-1 $A_{12}, k-1$ (жовті)	160	115	71,9	128	80,0	—	100
ЧС-0 24-202-1 $A_{12}, k-2$ (жовті)	160	120	75,0	124	77,5	—	100
ЧС-0 24-203-1 $A_{12} r-b-, k-5$	80	41	51,3	46	57,5	$8,7 \pm 4,15$	$91,3 \pm 4,15$
ЧС-0 24-203-1 $A_{12} r-b-, k-10$	80	2	2,5	2	2,5	100	—
*План посіву у вересні 2024 р. селекційних матеріалів ЯДСС для дослідження за схожістю, енергією проростання, забарвленням гіпокотिला; **позначення коренеплоду, з якого вирощено насінну рослину.							

для пошуку гаплоіндукторів та отримання домінантних гомозигот за зчепленими генами $R+B+$, відрізнявся такими методичними підходами:

- Схрещування диких видів буряків з антоціановим забарвленням гіпокотिला ($R+$, $R+r-$) і закріплювачами стерильності буряків цукрових, рецесивними гомозиготами за зеленим забарвленням гіпокотिला $r-b-$.

- Відбір гаплоїдів та дигаплоїдів за фенотипом дикого виду з домінантними зчепленими генами $R+B+$ як наслідок експресії червоного забарвлення ($R+$) і формування вегетативних пагонів ($B+$).

- Стимулювання спонтанної поліплоїдизації та стабілізації рівня геному в умовах *in vitro* із застосуванням цитофотометричних і цитологічних методів дослідження плідності впродовж 2–3 циклів пасажів [19].

Донорами гаплоїдів є насіння гібридів F_1 , а виділені за довжиною корінця *in vivo* їх проростки на 2–3-тю добу

проростання та зародкові листки, відібрані за рецесивним зеленим забарвленням, були розмножені *in vitro* [15]. Низький вихід гомозиготних ліній (до 13%) у процесі колхіцинування в матрокліїних гаплоїдів кукурудзи потребував модифікації методики поліплоїдизації в буряків цукрових.

Схрещування проводили з гаплоіндукторами за схемою гібридизації:

- $F_1 \text{ } \text{♀}$ ЧС-0 22-12 *Beta vulgaris r-b-Sxxxz* ЯДСС $\times$ ♂ $F_1 S \text{ } \text{maritima}$ (Греція) рослина № 7 $R+B+ 2n$;

- $F_1 \text{ } \text{♀}$ ЧС-І 21-12 *Beta vulgaris r-b-SXxxxz* $\times$ ♂ $F_1 S \text{ } \text{maritima}$ (Франція) клони Ем/1-7 $R+B+$.

Добір гаплоїдних проростків додатково проводили на основі визначення довжини корінця проростків насіння гібридів на 2–3-тю добу проростання. Культивування зародкових листків *in vitro* та спонтанну поліплоїдизацію спостерігали на середовищі для клонального мікророзмноження завдяки міксо-

5. Характеристика проростків насіння заміщених ліній ЯДСС, отриманих у результаті дії гаплоіндукторів *F₁S maritima* (Греція) рослина № 7 R+B+ 2n, *BC₆S patula* рослина № 5 R+B+, *BC₅S* (Туреччина) *A₁:15 R+B+* за забарвленням гіпокотिला в умовах СТК урожаю насіння 2024 р.

Селекційні матеріали, висіяні в СТК згідно з планом № 11*	Висіяно шт., 2024 р.	Енергія проростання		Схожість		Забарвлення гіпокотिला	
		шт.	%	шт.	P ± mp, %	Зелене	Червоне
						P ± mp, %	P ± mp, %
ЧС-0 24-12 <i>A₂ r-b-</i> ; гаплоіндуктор <i>BC₆S patula</i> рослина № 5 R+B+	160	126	78,8	133	83,1 ± 3,52	18,1 ± 3,34	81,9 ± 3,34
ЧС-0 24-12 <i>A₂ r-b-</i> , к-2; гаплоіндуктор <i>BC₆S patula</i> , рослина № 5 R+B+	80	53	66,3	59	73,8 ± 5,72	59,0 ± 6,40	49,1 ± 6,51
ЧС-0 24-12 <i>A₃ r-b-</i> , к-1; гаплоіндуктор <i>BC₅S</i> (Туреччина) <i>A₁:15 R+B+</i>	160	79	49,4	86	53,8 ± 5,37	81,4 ± 4,2	18,6 ± 4,2
ЧС-0 24-12 <i>A₃ r-b-</i> , к-2; гаплоіндуктор <i>BC₅S</i> (Туреччина) <i>A₁:15 R+B+</i>	160	107	66,9	116	72,5 ± 4,15	76,7 ± 3,92	23,3 ± 3,92
ЧС-0 24-17656 <i>B. patula</i> <i>A₁</i> ізолятор № 33; гаплоіндуктор <i>F₁S maritima</i> (Греція) рослина № 7 R+B+ 2n	240	225	93,8	238	99,2 ± 0,57	9,2 ± 1,87	90,8 ± 1,87
*Генотипи-гаплоіндуктори, що змінюють функцію пилкової трубки, формують ендосперм і викликають дегенерацію хромосом дикої форми та індукцію яйцеклітини донорської рослини серед гаплоідукторів <i>BC₆S patula</i> рослина № 5 R+B+, <i>BC₅S</i> (Туреччина) <i>A₁:15 R+B+</i> , <i>F₁S maritima</i> (Греція) рослина № 7 R+B+ 2n.							

6. Динаміка геномної мінливості культури зародкових листків упродовж 4 пасажів у роздільноплідній пилкостерильній лінії ЧС-0 24-12 *A₂ r-b-* (гаплоіндуктор — *BC₆S patula* рослина № 5 R+B+) із використанням АП Partec GmbH, 2024 р.

Експериментальні номери пилкостерильної лінії ЧС-0 24-12 <i>A₂ r-b-</i>	Кількість сформованих клонів для аналізу плідності	Процес стабілізації ембріокультури зародкових листків за плідністю залежно від пасажу							
		1-й		2-й		3-й		4-й	
		Пік ДНК	Плідність	Пік ДНК	Плідність	Пік ДНК	Плідність	Пік ДНК	Плідність
1	54	50, 100, 200	<i>n</i> , 2 <i>n</i> , 4 <i>n</i>	100	2 <i>n</i>	100	2 <i>n</i>	100	2 <i>n</i>
2	44	70, 150	1,5 <i>n</i> , 3 <i>n</i>	100	2 <i>n</i>	70	1,5 <i>n</i>	100	2 <i>n</i>
3	8	70, 150	1,5 <i>n</i> , 3 <i>n</i>	100	2 <i>n</i>	—	—	—	—
4	13	70, 150, 300	1,5 <i>n</i> , 3 <i>n</i> , 6 <i>n</i>	100	2 <i>n</i>	70, 150	1,5 <i>n</i> , 3 <i>n</i>	100	2 <i>n</i>
5	74	50	<i>n</i>	50	<i>n</i>	100	2 <i>n</i>	100	2 <i>n</i>
6	61	50	<i>n</i>	100	2 <i>n</i>	100	2 <i>n</i>	100	2 <i>n</i>
Примітка. Пасаж — термін клоноутворення в разі депонування нового покоління клональних ліній в умовах <i>in vitro</i> .									

плідії клітинних популяцій зародкових листків у буряків цукрових з апозиготією. Для культивування використовують

середовище макро- і мікросолей за прописом Гамборга з додаванням БАП — 0,3–0,6 мг/л, гібереліну — 100 мг [22].

Спосіб добору за морфометричними показниками проростків насіння після дії гаплоіндукторів забезпечує виділення та ідентифікацію гаплоїдів і дигаплоїдів для пилкостерильних ліній із ЦЧС різного способу репродукції. Слід визнати, що отримання гомозиготних ліній у кукурудзи проводять *in vitro* з використанням колхіцину — поліплоїдизуючої речовини. Впродовж

3-го і 4-го пасажів виділено диплоїдні культуральні рослини для всіх досліджених клональних ліній за введення гаплоїдних зародкових листків і стабілізації за рівнем геному *in vitro*. Дигаплоїдні регенеранти, отримані за умов формування нередукованих гамет за апозиготії без використання морфологічних маркерів, не можуть бути враховані.

Висновки

Розроблена методика з використанням гаплоіндукторів містить:

- добір генотипів-гаплоіндукторів, доміантних гомозигот за забарвленням гіпокотилу $R+B+R+B$ та однорічного циклу розвитку на основі стерильних цитоплазм *Beta maritima* й *Beta patula*;

- запилення пилкостерильних ліній, отриманих за різними способами репродукції, гаплоіндукторами з антоціановим (червоним) забарвленням і однолітнім циклом розвитку;

- введення в культуру зародкових листків проростків насіння, виділених за довжиною корінця і відсутністю антоціанового забарвлення;

- мікроклональне розмноження та спонтанна поліплоїдизація і добір дигаплоїдів *in vitro* за маркерними генами *r-b-* та плоїдністю впродовж 2–3 пасажів із використанням цитологічних і цитофотометричних досліджень.

За результатами проведених експериментальних досліджень із використанням генотипів-гаплоіндукторів і пилкостерильних ліній ЯДСС та

апоміктичних ліній із новою стерильною зародковою плазмою було виділено гомозиготні лінії, відібрані за рецесивним зеленим забарвленням гіпокотилу. Серед досліджуваних генотипів-гаплоіндукторів — міжвидові гібриди, доміантні гомозиготи за зчепленими генами однолітнього циклу розвитку й забарвленням гіпокотилу за селекційними номерами: $F_1S\ maritima$ (Греція) *maritima* № 7 тип ЧС-II $R+B+R+B+2n$; $BC_2S\ maritima$ (Греція) A_1 ; 17 рослина № 2 тип ЧС-II $R+B+R+B+$; $F_1S\ maritima$ (Франція) клони № Ем/1-7 тип ЧС-II $R+B+R+B+$.

Виділені за маркерним зеленим забарвленням гіпокотилу гомозиготні лінії в результаті схрещування з гаплоіндукторами мають відсоткове значення від $9,2 \pm 1,87$ до $81,4 \pm 4,2\%$. Показники стерильності у виділеного гомозиготного матеріалу змінювалися від $96,0 \pm 2,77$ до 100% , а роздільноплідності — від $44,3 \pm 5,94$ до $60,0 \pm 8,94\%$ і потребували додаткових методів добору за зеленим маркерним забарвленням гіпокотилу та генеративним редукованим партеногенезом.

Roik M.¹, Kovalchuk N.², Zinchenko O.³, Bekh N.⁴

¹National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine, 9 Mykhailo Omelianovych-Pavlenko Str., Kyiv, 01010, Ukraine; ¹⁻⁴Institute of Bioenergy Crops and Sugar Beet of NAAS, 25 Klinichna Str., Kyiv, 03110, Ukraine; e-mail: ¹sugarbeet@ukr.net, ²natalakovalchuk461@gmail.com, ³olesya.yatseva@gmail.com, ⁴sugarbeet@ukr.net;

ORCID: ¹0000-0001-7221-6247, ²0000-0002-7194-715X, ³0000-0002-1381-8659, ⁴0000-0002-6479-4140

Creation of homozygous genetically marked sugar beet lines using haploinductors

Goal. To develop a genetic model and search for haploinductor lines among interspecific

hybrids of sugar beet and wild species of the genus *Beta* L. (*Beta maritima* and *Beta patula*), as well as apozygotic progeny of substituted dioecious pollen-sterile lines. To isolate haploinductor genotypes for differentiation of haploids in vivo by morphometric parameters and transfer of haploids to the digaploid level in vitro. **Methods.** The study was carried out using field (obtaining interspecific F_1 hybrids between wild species *Beta maritima* and *Beta patula*, and sterility fixers of sugar beets; study of germination and uniformity in soil conditions of the breeding greenhouse complex, and selection of homozygous lines according to the marker color of the hypocotyl; hybridization of candidates for haploinductors of dominant homozygotes by grafted genes of the one-year development cycle B+ and hypocotyl color R+ with pollen-sterile lines with cytoplasmic male sterility (CMS) of different genetic origin), laboratory (methods of induction of haploids and digaploids using unripe seed rudiments for their selection in vitro and differentiation by marker color of the hypocotyl, morphometric method of isolation of haploids by the root length on the 2nd-3rd day of seed germination, cytological method using acetoorsein staining of meristem chromosomes, cytophotometric method for studying ploidy by the amount of nuclear DNA using Partec ploidy analyzer (Germany), method of isolation of digaploids in the process of clonal micro-multiplication using a ploidy analyzer), and statistical (determination of the error of representativeness mp by seed germination, germination energy, hypocotyl color to control the accuracy of the experiment) methods in the cytogenetics laboratory of the Institute of Bioenergy Crops and Sugar Beet (IBCSB), the apomixis and polyploidy laboratory of the Yaltushkiv Experimental Selection Station (YaESS) during 2017–2024. **Results.** For the use of interspecific hybridization, biotechnological methods of induction of haploids from hybrids of the first generation F_1 and apomictic progeny of substituted lines, control genotype gaploinductors, dominant homozygotes by genes of the one-year cycle of development

B+ and anthocyanin (red) color of hypocotyl R+ are distinguished. Genotypes gaploinductors (F_1 S *maritima* (Greece) plant No. 7 type ChS-II R+B+R+B+Y+Y+M+M+ 2n; VC2S *maritima* (Greece) A₁;17 plant No. 2 type ChS-II R+B+R+B+Y+Y+M+M+; VC6S *patula* plant No. 5 type ChS-II R+B+R+B+Y+Y+M+M+; F_1 S *maritima* (France) clones No. Em/1-7 type ChS-II R+B+R+B+Y+Y+M+M+) were bred in vitro and rooted in conditions of vegetation containers of the IBCSB and the breeding greenhouse complex of YaESS. It was established that the frequency of matrocline haploidy in the selection number ChS-0 20-12 *Beta vulgaris r-b-r-4*YaESS at low germination (45%) of the hybrid seed in the case of crossing with haploinductors had the same value — 45 haploid seedlings, of which 42 — with green recessive color and 3 seedlings — with the presence of the dominant allele R+. The results of the analysis of the ability to matrocline haploidy in pollen-sterile lines of sugar beets were different and depended on the genotype of donor plants. **Conclusions.** A genetic model was developed, and candidates for haploinductors, interspecific hybrids, dominant homozygotes by genes of the one-year cycle of development, and the color of the hypocotyl R+ based on sterile cytoplasms *Beta maritima* and *Beta patula* were obtained. Candidates for haploinductors were evaluated by crossing with divisible pollen-sterile lines of YaESS and substituted lines with high tying of apozygotic seeds, identified by the green color of the hypocotyl. The yield of homozygous lines with recessive green color of the hypocotyl depended on the genotype of donor plants. It was established that stabilization from haploid and myxoploid to diploid levels could occur in vitro in the process of depositing and selection for ploidy without the action of colchicine, which greatly simplified the process of creating homozygous lines.

Key words: *Beta maritima*, *Beta patula*, haploinduction, in vivo, matroclinic haploids, sugar beets.

DOI: <https://doi.org/10.31073/agrovisnyk202607-05>

Бібліографія

1. Levan A. A haploid sugar beet after colchicine treatment. *Hereditas*. 1945. 31(3-4). P. 399–410. doi: 10.1111/j.1601-5223.1945.tb02760.x

2. Кляченко О.Л., Присяжнюк Л.М. Отримання гаплідів та дигаплідів буряків цукрових (*Beta vulgaris* L.) в умовах *in vitro*. *Біологічні системи: теорія та інновації*. 2022. Вип. 13. № 3–4. С. 34–45. doi: 10.31548/biologiya13(3-4).2022.004

3. Ayiecho P.O., Nyabundi J.O. Crop plant reproductive systems: sex expression and pollination control. In: *Conventional and contemporary practices of plant breeding*. Switzerland: Springer Cham, 2025. P. 47–78. 338 p. doi: 10.1007/978-3-031-74998-8_4

4. Roik M., Kovalchuk N., Zinchenko O. et al. Features of embryonic development in sugar beet under apospory and cytoplasmic male sterility. *Plant and Soil Science*. 2026. 17(2). 65–77. doi: 10.31548/plant2.2026.65

5. Seo H. S., Jang J. H., Lee O. R. Haploid induction mechanisms and applications in plant breeding: Roles of CENH3, PLA, and DMP and their integration with apomixis. *Journal of Plant Biotechnology*. 2026. 53.1: 17–33. doi: 10.5010/JPB.2026.53.003.017

6. Boerman N.A., Frei U.K., Lübberstedt T. Impact of Spontaneous Haploid Genome Doubling in Maize Breeding. *Plants*. 2020. 9(3):369. doi: 10.3390/plants9030369

7. Wu P., Ren J., Li L., Chen S. Early spontaneous diploidization of maternal maize haploids generated by *in vivo* haploid induction. *Euphytica*. 2014. 200(1). P. 127–138. doi: 10.1007/s10681-014-1166-5

8. Zhang Z., Qiu F., Liu Y. et al. Chromosome elimination and *in vivo* haploid production induced by Stock 6-derived inducer line in maize (*Zea mays* L.). *Plant Cell Reports*. 2008. 27(12). P. 1851–1860. doi: 10.1007/s00299-008-0601-2

9. Curtis M.D., Grossniklaus U. Molecular control of autonomous embryo and endosperm development. *Sexual Plant Reproduction*. 2008. 21(7). P. 79–88. doi: 10.1007/s00497-007-0061-9

10. Gallais A., Bordes J. The use of doubled haploids in recurrent selection and hybrid development in maize. *Crop Science*. 2007. 47(53). P. 190–201. doi: 10.2135/cropsci2007.04.0019IPBS

11. Dzubetskiy B.V., Satarova T.N., Cherchel V.Yu., Klyavzo S.P. Electrophoretic analysis of progeny of maize matroclinal haploids. *Maize Genetics Cooperation Newsletter*. 2004. 78. P. 15–16.

12. Роик Н.В., Ковальчук Н.С., Недяк Т.Н., Федорошак Л.Г. Ембриокультура меж-

видовых гибридов свеклы: растения вида *Betavulgaris* с цитоплазматическим геномом *Betamaritima*. Сборник материалов Международной научно-практической конференции «Биотехнология, генетика и селекция растений» (29–30 июня 2017 г.). Алмалыбак: ТОО «Асыл кітап», 2017. С. 5–12. 420 с. file:///C:/Users/1/Downloads/2017-.-1.pdf

13. Kovalchuk N., Roik M., Zinchenko O. Alloplasmic lines of beets with new cytoplasm from the wild genus *Beta patula*. *Zemdirbyste-Agriculture*. 2023. 110(3). P. 225–234. doi: 10.13080/z-a.2023.110.026

14. Owen F.V. Cytoplasmically inherited male sterility in sugar beet. *Journal of Agricultural Research*. 1945. 71(10). P. 423–440.

15. Ковальчук Н.С., Роїк М.В., Зінченко О.А. та ін. Удосконалення технологій індукції гаплідів і дигаплідів за апозиготії та ЦЧС у буряків цукрових: метод. реком. 2025. *Цифрове в-во ІБКіЦБ НААН*. 2025. 25 с. doi: 10.47414/978-617-8706-02-9

16. Kunakh V.A., Adonin V.I., Ozheredov S.P., Blume Ya.B. Mixoploidy in wild and cultivated species of Cruciferae capable of hybridizing with rapeseed *Brassica napus*. *Cytology and Genetics*. 2008. 42(3). P. 204–209. doi: 10.3103/S0095452708030079

17. Роїк М.В., Ковальчук Н.С., Зінченко О.А. та ін. Методи створення гомозиготних ліній у селекційних матеріалів цукрових буряків (*Beta vulgaris*) з апозиготичним способом репродукції насіння. *Біоенергетика*. 2020. 2. С. 9–14. doi: 10.47414/be.2.2020.224983

18. Присяжнюк О., Каражбей Г., Лещук Г. та ін. Статистичний аналіз агрономічних дослідних даних в пакеті Statistica 10: метод. вказ. Київ: Нілан-ЛТД, 2016. 54 с.

19. Kovalchuk N.S., Royik M.V., Hadzalo Ya.M. et al. Improvement of the technology of obtaining stable (di)haploid regenerants from embryonic culture of apomictic sugar beet (*Beta vulgaris*) breeding material without the use of colchicine. *Agricultural Science and Practice*. 2019. 6(2). P. 3–17. doi: 10.15407/agrisp6.02.003

20. Gamborg O.L., Miller R.A., Ojima K. Nutrient requirement of suspension cultures of soybean root cells. *Experimental Cell Research*. 1968. 50(1). 151–158. doi: 10.1016/0014-4827(68)90403-5