

ISSN 1817-7204(Print)

ISSN 1817-7239(Online)

УДК 635.262:631.52:575.26

DOI: 10.29 235/1817-7204-2018-56-2-175-187

Поступила в редакцию 13.10.2017

Received 13.10.2017

И. В. Павлова¹, Н. П. Купреенко¹, Е. Г. Царева²

¹*Институт овощеводства, Национальная академия наук Беларуси,
аг. Самохваловичи, Минский район, Беларусь*

²*ГУДО Борисовский центр экологии и туризма, Борисов, Минская область, Беларусь*

ГОМОЛОГИЯ В СТРОЕНИИ РАСТЕНИЙ СТРЕЛКУЮЩЕЙ И НЕСТРЕЛКУЮЩЕЙ ФОРМ ЧЕСНОКА (*Allium sativum* L.)

Аннотация: В настоящее время отсутствие местных селекционных районированных сортов с высокой урожайностью и устойчивостью к агrobiологическим факторам сдерживает расширение посевных площадей в фермерских хозяйствах. Кроме этого, существует проблема поддержания чистосортности образцов из-за изменчивости фенотипических характеристик в зависимости от величины посадочного материала, дислокации и метеoусловий. В связи с этим актуален поиск путей преодоления вариабельности хозяйственно-биологических признаков чеснока в процессе селекции и семеноводства в отечественных условиях. В статье показано, что в ходе искусственного отбора у чеснока произошла редукция половой системы, однако очевидно наличие источников вариабельности признаков при вегетативном размножении. Обозначена перспектива производства новых сортов чеснока с использованием ботанических семян за счет включения в селекцию разнообразных генотипов и использования аллогамии и рекомбинации. Показано, что для привлечения классической селекции чеснока ведется поиск цветущих форм. Рассмотрена гомология в строении луковиц стрелкующей и нестрелкующей форм чеснока. Дана оценка потомству чеснока из воздушных бульбочек, сопоставлено строение луковиц различных форм чеснока, на примере яровой формы охарактеризовано потомство нестрелкующего чеснока из внутренней и наружной частей луковицы. Полученные данные могут быть использованы в селекционной и семеноводческой работе с культурой.

Ключевые слова: селекция, семеноводство, чеснок, сорт, луковица, апомиксис, гомология органов апомиксиса

Для цитирования: Павлова, И. В. Гомология в строении растений стрелкующей и нестрелкующей форм чеснока (*Allium sativum* L.) / И. В. Павлова, Н. П. Купреенко, Е. Г. Царева // Вест. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. аграр. навук. – 2018. – Т. 56, №2. – С. 175–187. DOI: 10.29 235/1817-7204-2018-56-2-175-187

I. V. Pavlova¹, N. P. Kupreenko¹, E. G. Tsaryova²

¹*Institute of Vegetable Growing, the National Academy of Sciences of Belarus, Samokhvalovichy, Minsk region, Belarus*

²*Borisov Center for Ecology and Tourism, Borisov, Minsk region, Belarus*

MORPHOLOGICAL HOMOLOGY OF BOLTING AND NON-BOLTING GARLIC FORMS (*Allium sativum* L.)

Abstract: The lack of local breeding zoned varieties with high yield and resistance to agrobiological factors inhibits the expansion of crop areas in farms. In addition, there is a problem of maintaining the cleanliness of the samples due to the variability of the phenotypic characteristics, depending on the size of the planting material, dislocation and weather conditions. In this connection, the search for ways to overcome the variability of economic and biological traits of garlic in the selection and seed-growing process in domestic conditions is still relevant. It is shown in the article that during the artificial selection of garlic, reduction of the reproductive system occurred, but it is obvious that there are sources of variability during vegetative reproduction. Perspective of production of new garlic varieties using botanical seeds is identified via inclusion of various genotypes in selection and use of allogamy and recombination. It is shown that flowering forms are searched in order to attract classical selection of garlic. Homology is considered in structure of bulbs of bolting and non-bolting garlic forms. Estimation of garlic progeny from air bulb is given. On the example of spring form, the offspring of non-bolting garlic from the inner and outer parts of the bulb is characterized. The obtained data can be used in selection and seed production of the crop.

Keywords: selection, seed production, garlic, variety, bulb, apomixis, homology of apomictic organs

For citation: Pavlova I. V., Kupreenko N. P., Tsaryova E. G. Morphological homology of bolting and non-bolting garlic forms (*Allium sativum* L.). *Vesti Natsyonal'nay akademii nauk Belarusi. Seriya agrarnykh nauk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Agrarian series*, 2018, vol. 56, no 2, pp. 175–187 (in Russian). DOI: 10.29 235/1817-7204-2018-56-2-175-187

Введение. Чеснок (*Allium sativum* L.) – многолетнее луковичное травянистое растение [1]. Он размножается с помощью зубков луковицы и воздушных луковичек (бульбочек). Для посадки зубками используют часть урожая луковиц. При выращивании чеснока для получения луковиц цветоносные стрелки удаляют после их появления. Если сорт характеризуется малым количеством крупных зубков в луковице, то коэффициент размножения у него низкий, в результате затраты на посадочный материал снижают выгоду от возделывания культуры.

Для выращивания чеснока в двухлетнем цикле и оздоровления посадочного материала используют воздушные луковички [2]. Они образуются в соцветии чеснока вместо ботанических семян, урожай луковиц при этом снижается и они теряют товарные качества, рассыпаясь на зубки. Количество воздушных луковичек на растении на один-два порядка больше, чем зубков на том же растении. В Беларуси в промышленных масштабах в качестве посадочного материала воздушные луковички пока не используют. Это обусловлено тем, что на получение товарной луковицы из воздушной луковички обычно уходит более двух лет.

Основным методом создания новых сортов чеснока является клоновый отбор. Считается, что при отсутствии ботанических семян классическая селекция для чеснока не применима. В селекции чеснока понятие «клон» определяет вегетативное потомство одного растения [2]. Новый сорт чеснока создается на основе одной исходной луковицы. Лучшие исходные растения (элиты) отбирают из массы луковиц сорта. При массовом размножении сорта отбирают наиболее продуктивные растения и удаляют нетипичные. Селекционная работа с чесноком начинается со сбора, изучения и оценки коллекционного материала в условиях, где будет выращиваться будущий сорт. Используют иностранные образцы, местные сорта, дикие формы. Оценка образцов ведется 2–3 года в коллекционном питомнике. Лучшие образцы размножают в клоновых питомниках в течение 2 лет, после чего в течение 3 лет проводят конкурсное испытание образцов в контрольном питомнике. Во всех питомниках определяют массу стандартных луковиц, степень повреждения болезнями и вредителями. Описывают размер, окраску, форму луковицы, определяют количество зубков. Оценка проводится в сравнении с исходным материалом – сортом-стандартом. Образцы, превосходящие стандарт, передаются в Государственное сортоиспытание.

Несмотря на мировую географию производства чеснока, о причинах отличий между сортами, выращиваемыми в различных регионах, известно мало. В иностранной литературе термин «клон» используют для обозначения сортов, линий и генотипов чеснока, размножаемых вегетативно [3].

Оценка морфологических признаков чеснока осложняется тем, что они постоянно изменяются в ходе культивирования. Точная оценка урожайности, скороспелости и даже способности к стрелкованию клона чеснока проводится на основании 3–5-летних наблюдений [3–5]. Такие изменения объясняются воздействием фотопериода и климата. Клоны чеснока из нижних широт, адаптированные к короткому летнему фотопериоду, обычно хорошо растут первый год или два после перемещения в условия длинного летнего фотопериода. В последующие годы у части клонов луковицы мельчают, а затем перестают образовываться [6].

Несмотря на вегетативное размножение, которое должно обеспечивать сохранение свойств исходного растения, у чеснока имеются различные формы. Основным отличием между клонами чеснока является наличие или отсутствие стрелкования. Клоны, образующие цветоносный побег, называют стрелкующими, соответственно, не образующие – нестрелкующими. Takagi [7] предложил выделять третий тип – «частично стрелкующие» – для клонов, где соцветие располагается в пределах ложного стебля, однако данный признак не стабилен в поколениях.

Клоны различаются по цвету листьев и их наклону, по форме, цвету наружной чешуи луковицы, цвету зубков, их числу, размеру, расположению, по скороспелости, зависимости образования луковицы от температуры и фотопериода, по холодо- и зимостойкости. Стрелкующие клоны различаются по длине цветоноса, количеству, размеру, цвету, склонности к опадению воздушных луковичек. Цветущие клоны отличаются по времени начала цветения, количеству цветков в соцветии, степени смыкания чашелистиков, расположению рыльца, степени развития пыльников [8–14]. Из-за субъективного фактора детальная классификация гермплазмы чеснока только по морфологическим признакам затруднительна.

В соответствии с морфологическим полиморфизмом у чеснока изучена вариация изозимов, RAPD и AFLP маркеров [15–25]. В процессе совершенствования методов молекулярного генотипирования показано, что клоны чеснока схожи генетически. Большинство (до 70 %) кластеризуются в одну большую группу. Отдельные клоны в ее пределах могут иметь различные агрономические характеристики [26]. С помощью высокоразрешающего генотипирования-секвенированием (GBS genotyping-by-sequencing DarTseq) были сгенерированы три больших группы, определяемые с другой стороны сортовой принадлежностью и географическим регионом происхождения, при этом более трети сортов оказались генетически идентичными копиями [27].

Разрушающий эффект на гермплазму чеснока оказывает распространение в клонах вирусных инфекций, они широко распространены у чеснока в связи с вегетативным размножением и отсутствием идентифицированных для селекции источников устойчивости. Потивирусы – вирус желтой карликовости лука (*onion yellow dwarf virus*), вирус желтой полосатости порея (*leek yellow stripe virus*) – наносят существенный экономический вред. В мире ведутся работы по созданию свободного от вирусов чеснока [28–31]. У свободных от вирусов клонов созревание наступает позже на срок до 5 недель, а урожайность увеличивается на 5–20 % [6].

Сортовые признаки чеснока, как и ботанические, основаны на морфологическом полиморфизме. Окраска чешуй луковицы и зубков по сортам меняется от темно-фиолетовой до белой, количество зубков в луковице – от 2 до 30, размеры луковицы – от 10 до 160 г, размеры зубка – от 1 до 40 г, лежкость луковиц – от 1 мес до 2 лет. Многие контрастные признаки при семеноводстве встречаются в одном сорте. Например, различия в окраске чешуй не влияют на хозяйственные признаки сорта чеснока, однако отражают генетические различия между особями в популяции вегетативно размножаемой клоновой культуры.

Размножение чеснока в современном производстве происходит вегетативным бесполом путем. Имеющийся полиморфизм объясняют тем, что в ходе 5000-летней истории одомашнивания время от времени происходило половое размножение и отбор из результатов мейоза и сингамии [32]. Бесполое размножение считается тупиковым путем в основной эволюции, так как создает ограниченные генетические возможности для адаптации в поколениях в результате потери половой рекомбинации. Вмешательство человека благоприятствовало бесполому размножению чеснока на всей истории его возделывания. Etoh [32] обобщил начальные исследования стерильности и образования ботанических семян у чеснока. Etoh и Simon [33] проанализировали разнообразие, фертильность и производство семян. В результате была обозначена перспектива производства новых сортов чеснока с использованием ботанических семян за счет включения в селекцию разнообразных генотипов и использования аллогамии и рекомбинации. Для привлечения классической селекции чеснока ведется поиск цветущих форм. Разновидность *Allium sativum* var. *ophioscorodon* имеет нормальный мейоз, способна производить пыльцу и настоящие ботанические семена. Такие семена слабо жизнеспособны и прорастают с помощью *in vitro* культуры [34].

Генеративное размножение однодольных растений, к которым относится чеснок, происходит в ходе цветения. У культивируемого в Беларуси чеснока цветки не развиваются, однако имеется цветонос и соцветие. Еще в начале прошлого века вегетативное размножение чеснока относили к явлению апомиксиса и рассматривали как альтернативу стерильности цветков [35]. На современном этапе развития исследований вегетативно размножаемых растений чеснока проявление редуцированного генеративного процесса характеризуется как вегетативный апомиксис. Зубки луковицы являются органами вегетативного размножения. Воздушные бульбочки, заменяющие семена у чеснока, являются результатом вегетативного апомиксиса [36]. Вегетативный апомиксис у чеснока начали изучать в конце 80-х прошлого столетия наблюдением за наследованием хромосом [37]. В результате показано, что для чеснока характерны хромосомные абберации-транслокации, ведущие к обмену парных хромосом своими участками. Транслокации вовлекают до 8–10 хромосом. Хромосомные абберации происходят в материнской мегаспоре, в ходе нарушенного мейоза. Нарушение мейоза у чеснока приводит к тому, что количество хромосом не делится пополам, в результате образуется диплоидная яйцеклетка, которая развивается в эмбрион без оплодотворения. Интенсивность хромосомных транслокаций зависит от сорта и может отсутствовать.

Чеснок – это диплоидный вид ($2n=2x=16$) в подроде *Allium* семейства *Alliaceae*. Из других культивируемых растений этого подрода лук-порея (*A. porrum* L.) является тетраплоидом,

а родственный ему слоновий чеснок (*A. ampeloprasum* L.) – гексаплоидом. Отличия между хромосомами в кариотипе чеснока касаются расположения центромер, длины хромосом, наличия сателлитов. Согласно этому определяют типы хромосом. У чеснока большинство из них метацентрические (M), остальные субметацентрические (Sm) и субтелоцентрические (St). Формула кариотипа чеснока одинакова у всех сортов *A. cepa* и *A. sativum*: $8M+6Sm+2St$. У *A. sativum* шесть пар субтелоцентрических хромосом сопровождаются выступающими сателлитами [38].

Сопоставление общей длины хромосом, соотношения плеч и особенностей сателлитов у клонов чеснока, принадлежащих стрелкующему и нестрелкующему морфотипам, показало хромосомные различия. Особенно выражены различия у 2 пар сателлитсодержащих хромосом. У нестрелкующей формы наблюдали частые нарушения мейоза в результате структурной схожести парных хромосом при нормальном образовании бивалентов. У одного такого клона наблюдали регулярное значительное структурное изменение – образование кольца из 4 хромосом в первом мейозе [39]. Вегетативный апомиксис чеснока является облигатным, наблюдается всегда, никогда не заменяется цветением [6].

Открытый академиком Н. И. Вавиловым в 1920 г. закон гомологических рядов в наследственной изменчивости устанавливает параллелизм в наследственной изменчивости у родственных организмов [40]. На его основе в данной работе был проведен поиск органов, гомологичных соцветию стрелкующей формы у нестрелкующей формы чеснока, чтобы определить локализацию апомиктичных тканей у нестрелкующей формы.

Цель работы – изучение потенциала изменчивости, заложенного в воздушных луковичках и компартаментах луковицы с гомологичными им зубками, для использования в селекции и семеноводстве.

Для достижения поставленной цели сопоставили морфологическое строение растений различных форм чеснока и выявили органы, гомологичные соцветию стрелкующей формы, у нестрелкующего чеснока. В ходе работы изучили изменчивость биологических признаков потомства чеснока из воздушных луковичек стрелкующего чеснока озимого типа и изменчивость потомства из внутренней и наружной частей луковицы нестрелкующего чеснока ярового типа.

Объекты и методы исследований. В качестве объектов использовали сорта чеснока из коллекции РУП «Институт овощеводства». Озимые формы представлены сортами белорусской селекции: стрелкующая форма – сорт Витаженец, нестрелкующая – сорт Кличевский. Использовали также яровую нестрелкующую форму – сорт польской селекции Ярус, а также имеющуюся в коллекции цветущую форму чеснока – *Allium ampeloprasum* L. (лук виноградный, слоновий чеснок). На рис. 1 показан внешний вид луковиц, использовавшихся форм чеснока. В табл. 1 приведены основные характеристики образцов чеснока.

Чеснок выращивали в коллекционном питомнике, который располагался на опытном поле РУП «Институт овощеводства», аг. Самохваловичи, Минского района, Минской области. Площадь учетной делянки зависела от количества посадочного материала. Зубки и воздушные луковички озимого чеснока высаживали в I декаде октября 2016 г., по 10 зубков/м пог. и 50 г воздушных



Рис. 1. Луковицы разных форм чеснока: *a* – сорт Витаженец, *b* – сорт Кличевский, *c* – сорт Ярус, *d* – *Allium ampeloprasum* L.

Fig. 1. Bulbs of different garlic forms: *a* – Vitazhenets variety; *b* – Klichevskiy variety; *c* – Yarus variety; *d* – *Allium ampeloprasum* L.

Т а б л и ц а 1. Характеристика образцов чеснока

T a b l e 1. Garlic samples characteristics

Образец	Масса луковицы, г/шт.	Размер луковицы, см	Форма луковицы	Количество, шт.		Цвет	
				зубков в луковице	луковиц в эксперименте	луковицы	зубков
Сорт Витаженец	61 ± 17	5 ± 1	Уплощенный конус	6 ± 1	29	Белый	Фиолетовый
Сорт Кличевский	56 ± 20	5 ± 2	Уплощенный конус	8 ± 2	32	Кремовый	Бежевый
Сорт Ярус	5 ± 2	2 ± 1	Уплощенный конус	14 ± 5	108	Белый	Бело-фиолетовый
<i>Allium ampeloprasum</i> L.	100 ± 5	6 ± 1	Уплощенный конус	5 ± 0	3	Белый	Бежевый

луковичек/м пог., расстояние между рядами – 70 см. Яровой чеснок высаживали в III декаде апреля 2017 г., уборку проводили в III декаде августа 2017 г., досушивали 20 дней.

Погодные условия в ходе выращивания коллекционных растений имели следующие особенности. В III декаде ноября 2016 г. наблюдалось понижение температуры воздуха до $-9,0^{\circ}\text{C}$ на поверхности почвы при высоте снежного покрова 1–2 см. В осенне-зимний период 2016–2017 гг. наблюдалась холодная погода: температура воздуха на уровне почвы понижалась до -29°C , высота снежного покрова варьировала от 1 до 34 см. Наблюдался возврат низких температур воздуха в весенний бесснежный период 2017 г. Он характеризовался двумя пиками резкого понижения температуры воздуха: 19–20 апреля – до $-7,1^{\circ}\text{C}$ и 9–11 мая – до $-4,4^{\circ}\text{C}$ (на $8-9^{\circ}\text{C}$ ниже многолетней нормы). В 2017 г. начало вегетации чеснока озимого отмечено в I декаде марта при переходе среднесуточной температуры воздуха через $+5,0^{\circ}\text{C}$. В начале II декады мая наблюдались ночные понижения температуры воздуха на уровне травостоя до $-2 \dots -4^{\circ}\text{C}$. В целом 2017 г. отличался недостаточным количеством осадков и низким уровнем влажности воздуха (часто ниже 30 %), что способствовало отсутствию заболеваний побегов и листьев чеснока.

Статистический анализ проведен в приложении Microsoft Excel. Доверительный интервал рассчитан при уровне значимости $P < 0,05$.

Результаты и их обсуждение

1. Потомство чеснока из воздушных луковичек. Популяцию воздушных луковичек сорта Витаженец высадили под зиму 2016–2017 гг., на следующий год из них были получены растения, которые оценивали по хозяйственно-биологическим признакам. Установлено, что растения различались по цвету чешуй луковицы, размерам луковицы и срокам созревания. На основе этих различий потомство 1-го года из воздушных бульбочек было разбито на группы: многозубковые луковицы с ложным стеблем и покровами белого цвета; однозубковые луковицы с ложным стеблем и покровами белого цвета; однозубковые луковицы без стебля и покровами белого цвета; многозубковые луковицы с ложным стеблем и покровами фиолетового цвета; однозубковые луковицы с ложным стеблем и покровами фиолетового цвета; однозубковые луковицы без стебля и покровами фиолетового цвета. Количество растений в группах составило 8, 20, 64, 4, 79, 62 шт. соответственно. Среди растений, сформировавших многозубковые луковицы с покровами белого цвета, 2 растения развивали побег с воздушными луковичками. В результате потомство из воздушных луковичек растений сорта Витаженец было разделено: по цвету – на белые (92 шт.) и фиолетовые (145 шт.), по срокам созревания – на позднеспелые (луковицы с ложным стеблем и листьями, 111 шт.) и скороспелые (вызревшие луковицы без стебля, 126 шт.) и по размеру (луковицы, 12 шт., однозубки, 225 шт.). Растений с фиолетовыми покровными чешуями было больше, чем белых, в 1,6 раза. Вызревших луковиц было больше, чем не закончивших рост, в 1,14 раза. Основное количество (95 %) воздушных луковичек развилось в мелкую однозубковую луковицу. Небольшие многозубковые луковицы сформировались из 5 % количества воздушных луковичек. Многозубковая луковица с воздушными луковичками на цветonoсном побеге образовалась у менее 1 % количество растений. Этот пример показывает, что единичные растения чеснока из воздушной луковички совершили полный цикл развития за один вегетационный сезон.

В 2017 г. воздушные луковички разных растений сорта Витаженец проанализировали на однотипность в пределах соцветия. Все растения различались по количеству воздушных луковичек в соцветии – от 40 до 150 шт. Половина количества растений имели выровненные воздушные луковички, сходного размера, каплевидной формы, темно-фиолетового цвета. У остальных растений воздушные луковички в зрелом соцветии разделялись по цвету на темно-фиолетовые и зеленые или на фиолетовые и белые. Воздушные луковички в зависимости от растения могли различаться: по размеру – на крупные и мелкие, по форме – на вытянутые и круглые (рис. 2, *c*). У 20 % растений масса воздушных луковичек достоверно превышала среднюю по выборке в 2 раза и составляла $0,13 \pm 0,03$ г. При размножении чеснока озимого воздушными луковичками принято использовать крупную фракцию, получаемую путем просеивания. Однако, согласно приведенным нами результатам, при таком выделении крупной фракции потомство части растений теряется из-за полиморфизма по размеру воздушных луковичек.



Рис. 2. Внешний вид воздушных луковичек из соцветий разных растений сорта Витаженец: *a* – однотипные; *b* – отличаются по цвету; *c* – отличаются по размеру и форме, 2017 г.

Fig. 2. Appearance of air bulbs of different plants inflorescences of Vitazhenets variety: *a* – one type; *b* – differ in color; *c* – differ in size and shape, 2017

2. Строение луковиц стрелкующей и нестрелкующей форм чеснока. У чеснока существуют разные формы. Стрелкующие формы образуют многозубковую луковицу с цветоносом и соцветие с воздушными луковичками; нестрелкующие формы воздушных луковичек не формируют, а имеют многозубковую луковицу без цветоносного побега. При этом очевидно, что обе формы являются представителями отдела цветковых растений. С другой стороны, декоративно цветущее растение крокус (*Crocus sativus* L.) формирует семена в подземных органах, а на поверхность выбрасывает созревшую коробочку. Род этих многолетних клубнелуковичных травянистых растений родственен р. *Allium*. Роды принадлежат к сем. *Iridaceae* и *Amaryllidaceae* одного порядка *Asparagales*. Этот пример характеризует способность представителей клубнелуковичных растений данного порядка формировать генеративные органы в подземных частях при неблагоприятных условиях и развивать цветоносный побег для выноса генеративных органов на поверхность при наступлении благоприятных условий.

Для сопоставления морфологического строения луковиц стрелкующего и нестрелкующего чеснока вырастили озимую форму: стрелкующий сорт Витаженец и нестрелкующий сорт Кличевский.

На поперечном срезе стрелкующей луковицы (рис. 3, *a*) выделяются зубки, расположенные вокруг цветоноса, цветоносный побег и плоское донце (редуцированный стебель), к которому крепятся зубки и цветонос. Донце у созревшей стрелкующей луковицы усыхает, зубки отграничены от него разделительным слоем, держатся вместе общей поверхностной чешуей луковицы и донцем.

У нестрелкующей луковицы выделяются зубки, донце, а цветонос отсутствует (рис. 3, *c*). В Беларуси нестрелкующий сорт является интродуцентом с южных широт. При выращивании на новом месте в процессе адаптации выщепляются нетипичные формы – многоярусные луковицы (рис. 3, *b*). У сорта Кличевский в 2017 г. их число составило 5 %. У таких растений в нижней или средней части ложного стебля развивалось утолщение, оно обусловлено развитием цветоноса

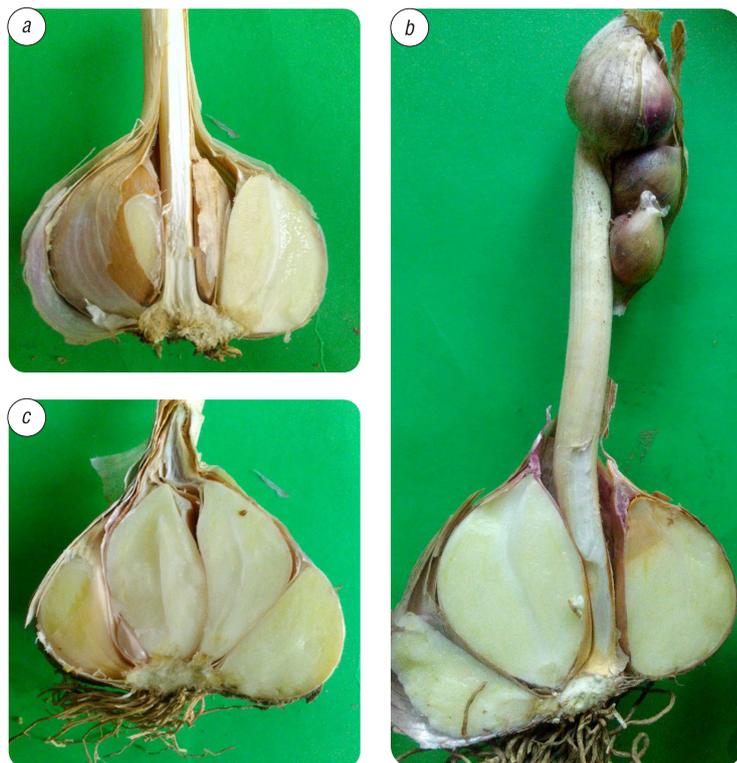


Рис. 3. Продольный срез луковиц различных форм чеснока: *a* – стрелкующая форма; *b* – промежуточная форма; *c* – нестрелкующая форма

Fig. 3. Longitudinal section of bulbs of various garlic forms: *a* – bolting form; *b* – intermediate form; *c* – non-bolting form

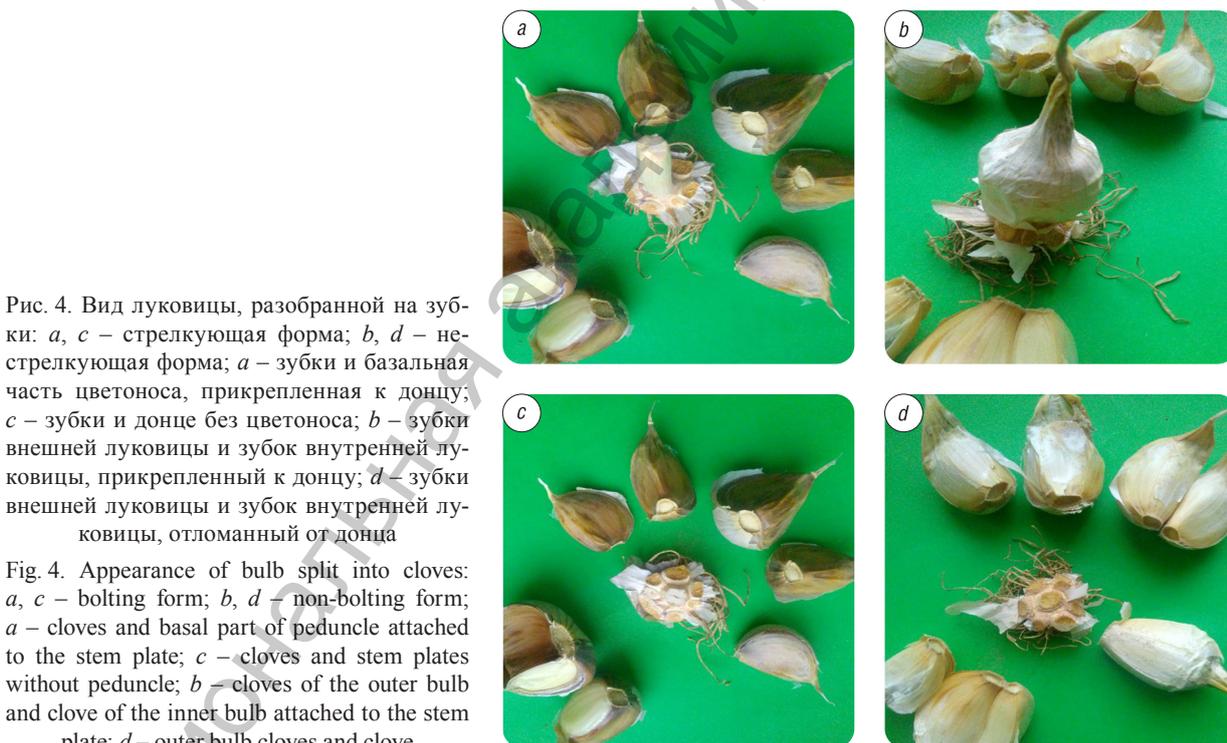


Рис. 4. Вид луковицы, разобранной на зубки: *a, c* – стрелкующая форма; *b, d* – нестрелкующая форма; *a* – зубки и базальная часть цветоноса, прикрепленная к донцу; *c* – зубки и донце без цветоноса; *b* – зубки внешней луковицы и зубок внутренней луковицы, прикрепленный к донцу; *d* – зубки внешней луковицы и зубок внутренней луковицы, отломанный от донца

Fig. 4. Appearance of bulb split into cloves: *a, c* – bolting form; *b, d* – non-bolting form; *a* – cloves and basal part of peduncle attached to the stem plate; *c* – cloves and stem plates without peduncle; *b* – cloves of the outer bulb and clove of the inner bulb attached to the stem plate; *d* – outer bulb cloves and clove

с соцветием и ростом воздушных луковичек. Цветонос короткий, менее 20 см, поэтому соцветие не появляется на верхушке стебля, как у стрелкующих форм. Верхушка такого растения заканчивается розеткой листьев. Такие промежуточные растения не имеют хозяйственного значения, так как часть урожая теряется на формирование нетоварных воздушных луковичек, а луковица не соответствует сортовым характеристикам. Однако они имеют важное биологическое значение, так как показывают, что воздушные луковички могут формироваться не только в полноценном соцветии стрелкующих форм, но и в нестрелкующем растении. При малой длине цветоноса такие соцветия располагаются практически над луковицей или в ней.

Зубки расположены в луковиче кругами (полукругами), начиная с внешнего круга под общей чешуей луковичи. У наиболее простой стрелкующей формы луковича содержит один круг зубков под общей чешуей, присоединяющей зубки к расположенному в центре цветоносному побегу. У нестрелкующей формы точно на месте цветоносного побега находится внутренняя луковича. У образца на рис. 4, *b* она состоит из одного крупного зубка, внешне напоминающего соцветие.

На основании этих результатов можно сделать вывод, что нестрелкующая форма могла возникнуть из стрелкующей в результате редукции цветоносного побега и развития воздушных бульбочек в центральной части луковичи, за счет этого у нестрелкующих форм формируется многослойная луковича. Стрелкующую форму нужно считать исходной, так как она благодаря наличию цветоносного побега имеет большее сходство с цветущей формой. Данные изменения закреплялись искусственным отбором.

Дальнейшее изучение расположения органов генеративного размножения в растении провели с использованием *A. ampeloprasum* L., его выращивали как озимый. В первый год из зубков-деток выросли однозубковые луковичи, на второй год из однозубковых лукович развилась нестрелкующая луковича, на третий год из зубков нестрелкующей луковичи – стрелкующие растения, сформировавшие 5-зубковые луковичи. В соцветии образовывались бутоны, которые развивались в цветки (рис. 5, *a*). В цветках наблюдали дегенерировавшие пыльники, т.е. цветки характеризовались мужской стерильностью. Опылителей для данных растений не имелось, так как семена не образовались.

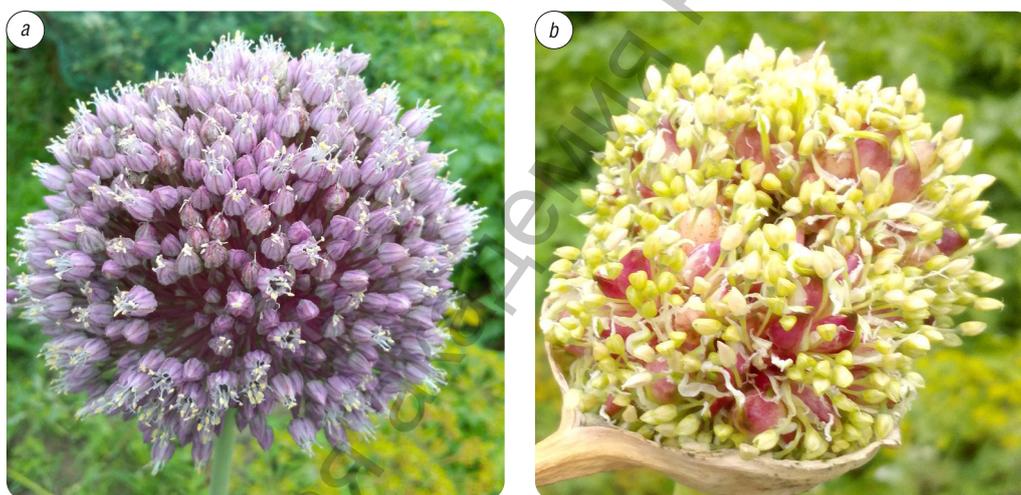


Рис. 5. Соцветие слоновьего чеснока (*a*) и стрелкующего чеснока (*b*)

Fig. 5. Inflorescence of elephant garlic (*a*) and bolting garlic (*b*)

На финальных этапах цветения *A. ampeloprasum* L. в основании всех цветков наблюдали рост завязей, похожих на воздушные луковички, однако впоследствии они дегенерировали. Под стрелкующей луковичей *A. ampeloprasum* L. образовывались дополнительные органы размножения – зубки-детки (см. рис. 1, *c*). Вероятно, это связано с малым количеством органов размножения у данной формы.

В результате показано, что органы, аналогичные генеративным, у чеснока располагаются в различных частях растения. Воздушные луковички развиваются в основании соцветия у стрелкующего чеснока или на цветоножках в соцветиях цветущего чеснока, на редуцированном цветоносе у нетипичных растений нестрелкующей формы. В этих органах в результате вегетативного апомиксиса происходит мутационный процесс, обеспечивающий долю вариации признаков потомства из воздушных луковичек и их гомологов.

Данная работа позволяет понять происхождение народного правила «использовать для размножения сортового чеснока зубки внешней луковичи» – вегетативные органы размножения. Согласно нашим результатам, данное правило более актуально применять для размножения нестрелкующей формы, у которой зубки внутренней луковичи являются аналогами воздушных

луковичек – апомиктичных органов. Развивая нашу гипотезу, предположим, что для получения вариаций и генетического разнообразия клона такой формы нужно использовать зубки внутренней луковичи.

Таким образом, у нестрелкующей формы чеснока органы, гомологичные органам полового размножения – апомиктичным воздушным луковичкам, располагаются во внутренней луковиче на редуцированном цветоносе, сливающимся с донцем растения.

3. Потомство из зубков внутренней и наружной частей луковичи нестрелкующего ярового чеснока. Среди нестрелкующих форм чеснока имеются озимый и яровой типы. Яровой чеснок превосходит озимый хорошей лежкостью и высоким коэффициентом размножения лукович. Однако яровой чеснок не импортируется и не производится в промышленном масштабе в Республике Беларусь. Это связано с мелкими размерами луковичи. Клоновая селекция пока не привела к существенному изменению проблемы дефицита ярового чеснока. В связи с этим на примере ярового чеснока использовали вегетативную и апомиктичную части луковичи, как обладающие разным генетическим потенциалом, для выяснения особенностей передачи клоновому потомству хозяйственных признаков (качество луковичи, масса луковичи).

Для посадки разделяли варианты опытов с зубками внутренней и зубками внешней луковичи. Зубки внутренней луковичи ярового чеснока сорта Ярус в два раза меньше по массе, чем из внешней луковичи (табл. 2). Эти различия статистически достоверны. Из зубков внешней и внутренней луковичи было получено схожее число дочерних растений, однако их особенности



Рис. 6. Посадочный материал (а – зубки внешней луковичи, б – зубки внутренней луковичи) и потомки (с) ярового чеснока из зубков внутренней луковичи: 1 – крупная многозубковая луковича; 2 – луковича-однозубка; 3 – крупная однозубка (solo)

Fig. 6. Planting material (a –outer bulb cloves, b –inner bulb cloves) and the offspring (c) of spring garlic of the inner bulb cloves: 1 – large multi-clove bulb; 2 – single-clove bulb; 3 – large single-clove (solo)

различались. При использовании в качестве посадочного материала зубков внешней луковички ярового чеснока были получены только дочерние луковички, а при использовании зубков внутренней луковички – луковички, однозубки и крупные одиночные однозубки (solo) (рис. 6).

В варианте с зубками внутренней луковички количество дочерних однозубок составило около половины от количества дочерних растений (табл. 2). Количество луковички solo было минимальным. Средняя масса дочерних луковичек из зубков внутренней луковички больше, чем из внешней. Согласно статистическому анализу, различия массы дочерних луковичек по вариантам опыта достоверны.

Т а б л и ц а 2. Особенности потомства из зубков внешней и внутренней луковички ярового нестрелкующего чеснока сорта Ярус

Table 2. Peculiarities of offspring outer and inner bulb clove of spring non-bolting garlic of Yarus variety

Зубки из луковички	Масса посадочного зубка, г	Количество дочерних растений, шт.			Масса дочерних луковичек, г		
		луковички	однозубки	solo	луковички	однозубки	solo
Внешней	1,8±0,5	56	0	0	6,9±0,7	–	–
Внутренней	0,6±0,2	34	15	3	9,5±0,4	2,7±0,7	15,2±6,5

Таким образом, дочерние растения из зубков внешней луковички ярового чеснока сорта Ярус характеризуются однородностью. Такие дочерние растения формируют луковичку массой до 7 г. Дочерние растения из зубков внутренней луковички отличаются друг от друга. Две трети формируют луковичку, одна треть – однозубку и малая часть – однозубковую крупную луковичку. Дочерние многозубковые луковички из зубков внутренней части материнской луковички по массе достоверно больше, чем из зубков внешней луковички.

Закключение. Длительная искусственная селекция чеснока привела к отбору форм с мужской стерильностью цветка, со значительной редукцией органов цветка и с нарушением мейоза. Такие изменения в репродуктивной системе, согласно научным публикациям, привели к облигатному вегетативному апомиксису, для которого характерно образование яйцеклетки с нередуцированным числом рекомбинантных хромосом. На основе этой информации для локализации апомиктических органов показали различия потомства растений чеснока из воздушных луковичек по размеру, цвету, темпам роста и развития. Выявленная изменчивость признаков чеснока при размножении через воздушные луковички отражает схожесть такого размножения с генеративным, т.е. его апомиктическую природу.

Исследования показали, что в зависимости от формы чеснока органы, гомологичные генеративным, располагаются в различных частях растения. У многозубковой подземной луковички озимого нестрелкующей формы гомологом соцветия с воздушными луковичками является внутренняя луковичка. Изменчивость признаков потомства зубков внутренней луковички по сравнению со стабильностью признаков потомства внешних зубков луковички ярового нестрелкующего чеснока подтверждает предположение об их генетических различиях в результате вегетативного апомиксиса.

Научная значимость полученных результатов заключается в объяснении адаптационного значения вегетативного апомиксиса в становлении цветкового растения *A. sativum* L. как стерильной, вегетативно размножаемой овощной культуры. Практическая возможность применения полученных знаний в семеноводстве заключается в учете сортового полиморфизма воздушных луковичек, в использовании генетической стабильности и однородности зубков внешней части луковички нестрелкующих форм. Для селекции показан потенциал органов апомиксиса как источников генетической изменчивости чеснока.

Список использованных источников

1. Пивоваров, В. Ф. Луковые культуры / В. Ф. Пивоваров, И. И. Ершов, А. Ф. Агафонов ; Всерос. науч.-исслед. ин-т селекции и семеноводства овощ. культур. – М. : [б. и.], 2001. – 500 с.
2. Скорина, В. В. Селекция чеснока озимого / В. В. Скорина, И. Г. Берговина, Вит. В. Скорина ; Белорус. гос. с.-х. акад. – Горки : БГСХА, 2014. – 123 с.

3. *Корецкий, В.В.* Состояние и перспективы селекции озимого чеснока в условиях Республики Беларусь / В.В. Корецкий, Н.П. Крупенько // Овощеводство : сб. науч. тр. / Нац. акад. наук Беларуси, Ин-т овощеводства. – Минск, 2015. – Т. 23. – С. 82–87.
4. *Engeland, R.L.* Growing great garlic : the definitive guide for organic gardeners and small farmers / R.L. Engeland. – Okanogan, WA : Filaree Productions, 1991. – 213 p.
5. *Pooler, M.R.* Sexual reproduction in garlic (*Allium sativum* L.) : Ph. D. Thesis / M.R. Pooler. – Madison, 1991. – 190 p.
6. *Simon, P.W.* Flowering, seed production, and the genesis of garlic breeding / P.W. Simon, M.M. Jenderek // Plant Breeding Rev. – 2003. – Vol. 23. – P. 211–244. DOI: 10.1002/9780470650226.ch5
7. *Takagi, H.* Garlic *Allium sativum* / H. Takagi // Onions and allied crops / ed.: J.L. Brewster, H.D. Rabinowitch. – Boca Raton, 1990. – Vol. III : Biochemistry, food science, and minor crops. – P. 109–146.
8. *McCollum, G.D.* Onion and allies / G.D. McCollum // Evolution of crop plants / ed. N.V. Simmonds. – London, 1976. – P. 186–190.
9. *Hwang, J.M.* Genetic divergence and classification of garlic cultivars by multivariate analysis / J.M. Hwang // J. of the Korean Soc. for Horticultural Science. – 1993. – Vol. 34, N4. – P. 257–264.
10. Les *Allium* alimentaires reproduits par voie vegetative / C.M. Messiaen [et al.]. – Paris : INRA, 1993. – 244 p.
11. Delimitation of varietal groups on garlic (*Allium sativum* L.) by morphological, physiological and biochemical characters / J. Lallemand [et al.] // Acta Horticulturae. – 1997. – N433. – P. 123–132. DOI: 10.17660/ActaHortic.1997.433.10
12. Morphological and karyological comparison of garlic clones between the center of origin and the westernmost area of distribution / C.J. Hong [et al.] // Memoirs of the Fac. of Agriculture, Kagoshima Univ. – 2000. – Vol. 36. – P. 1–10.
13. *Senula, A.* Morphological characterisation of a garlic core collection and establishment of a virus-free plants / A. Senula, R.J. Keller // Allium crop science: recent advances / ed.: H. Rabinowitch, L. Currah. – New York, 2000. – P. 311–327.
14. *Jenderek, M.M.* Seed producing ability of garlic (*Allium sativum* L.) clones from two public U.S. collections / M.M. Jenderek, R.M. Hannan // Alliums 2000 : proc. of the third Intern. symp. on edible Alliaceae, Athens, Georgia, USA, Oct. 30 – Nov. 3, 2000 / ed. W.M. Randle. – [S. l., 2000]. – P. 73–75.
15. *Etoh, T.* Peroxidase isozymes in the leaves of various clones of garlic *Allium sativum* L. / T. Etoh, H. Ogura // Memoirs of the Fac. of Agriculture, Kagoshima Univ. – 1981. – Vol. 17. – P. 71–77.
16. Morphological and electrophoretic characterization of garlic clones / W.J. Siqueira [et al.] // Bragantis. – 1985. – Vol. 44, N1. – P. 357–374. DOI: 10.1590/S0006-87051985000100032
17. RFLP analysis of the mtDNA in garlic cultivars / T.F. Tsuneyoshi [et al.] // Jap. J. Breeding. – 1992. – Vol. 42, iss. 2. – P. 164–165.
18. *Pooler, M.R.* Characterization and classification of isozyme and morphological variation in a diverse collection of garlic clones / M.R. Pooler, P.W. Simon // Euphytica. – 1993. – Vol. 68, N1–2. – P. 121–130. DOI: 10.1007/BF00024161
19. *Maaß, H.I.* Intraspecific differentiation of garlic (*Allium sativum* L.) by isozyme and RAPD markers / H.I. Maaß, M. Klaas // Theoretical a. Appl. Genetics. – 1995. – Vol. 91, N1. – P. 89–97. DOI: 10.1007/BF00220863
20. *Bradley, K.F.* Classification of Australian garlic cultivars by DNA fingerprinting / K.F. Bradley, M.A. Rieger, G.G. Collins // Austral. J. of Experimental Agriculture. – 1996. – Vol. 36, N5. – P. 613–618. DOI: 10.1071/EA9960613
21. *Al-Zahim, M.* Classification of genetic variation in garlic (*Allium sativum* L.) revealed by RAPD / M. Al-Zahim, H. J. Newbury, B. V. Ford-Lloyd // HortScience. – 1997. – Vol. 32, N6. – P. 1102–1104.
22. RAPD markers related to pollen fertility in garlic (*Allium sativum* L.) / C.-J. Hong [et al.] // Breeding Science. – 1997. – Vol. 47, N4. – P. 359–362. DOI: 10.1270/jsbbs1951.47.359
23. *Etoh, T.* RAPD variation of garlic clones in the center of origin and the westernmost area of distribution / T. Etoh, H. Watanabe, S. Iwai // Memoirs of the Fac. of Agriculture, Kagoshima Univ. – 2001. – Vol. 37. – P. 21–27.
24. Garlic (*Allium sativum* L.) fertility: transcriptome and proteome analyses provide insight into flower and pollen development / E. Shemesh-Mayer [et al.] // Frontiers in Plant Science. – 2015. – Vol. 6. – P. 1–17. DOI: 10.3389/fpls.2015.00271
25. *Egea, L.A.* Assessment of genetic diversity and structure of large garlic (*Allium sativum*) germplasm bank, by diversity arrays technology “Genotyping-by-Sequencing” platform (DArTseq) / L.A. Egea [et al.] // Frontiers in Genetics. – 2017. – Vol. 8. – P. 1–9. DOI: 10.3389/fgene.2017.00098
26. *Mario, P.C.* Low genetic diversity among garlic (*Allium sativum* L.) accessions detected using random amplified polymorphic DNA (RAPD) / P.C. Mario, B.V. Viviana, A.M. González // Chilean J. of Agr. Research. – 2008. – Vol. 68, N1. – P. 3–12. DOI: 10.4067/s0718-58392008000100001
27. *Бельская, Г.В.* Размножение линий лука репчатого методом культуры ткани для целей селекции / Г.В. Бельская, Н.П. Купреенко, Д.Д. Фицуро // Овощеводство : сб. науч. тр. / Белорус. науч.-исслед. ин-т овощеводства. – Минск, 1996. – Т. 9. – С. 73–75.
28. *Van Dijk, P.* Virus diseases of *Allium* species and prospects for their control / P. Van Dijk // Acta Horticulturae. – 1994. – N358. – P. 299–306. DOI: 10.17660/ActaHortic.1994.358.50
29. *Verbeek, M.* Efficiency of eradication of four viruses from garlic (*Allium sativum* L.) by meristem-tip culture / M. Verbeek, P. Van Dijk, M. Van Well // Europ. J. of Plant Pathology. – 1995. – Vol. 101, N3. – P. 231–239. DOI: 10.1007/BF01874779
30. *Salomon, R.* Virus diseases in garlic and the propagation of virus-free plants / R. Solomon // Allium crop science: recent advances / ed.: H. Rabinowitch, L. Currah. – New York, 2002. – P. 311–327.
31. *Etoh, T.* Studies of the sterility on garlic, *Allium sativum* L. / T. Etoh // Memoirs of the Fac. of Agriculture, Kagoshima Univ. – 1985. – Vol. 21. – P. 77–132.
32. *Etoh, T.* Diversity, fertility, and seed production of garlic / T. Etoh, P.W. Simon // H. Allium crop science: recent advances / ed.: H. Rabinowitch, L. Currah. – New York, 2002. – P. 101–117.

33. Pooler, M. R. True seed production in garlic / M. R. Pooler, P. W. Simon // Sexual Plant Reprod. – 1994. – Vol. 7, N 5. – P. 282–286. DOI: 10.1007/BF00227710
34. Darlington, C. D. The evolution of genetic system / C. D. Darlington. – Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1939. – 149 p.
35. Ram, M. Plant breeding methods / M. Ram. – Delhi : PHI Learning Priv. Ltd, 2014. – 724 p.
36. Koul, A. K. Prospects of breeding improved garlic in the light of its genetic and breeding systems / A. K. Koul, R. N. Gohil, A. Langer // Euphytica. – 1979. – Vol. 28, N 2. – P. 457–464. DOI: 10.1007/bf00056605
37. Ramesh, A. Karyotypic analysis in three species of Allium and their some varieties / A. Ramesh // Intern. Research J. of Biol. Science. – 2015. – Vol. 4, N 9. – P. 1–9.
38. Konvicka, O. Chromosome studies in Allium sativum / O. Konvicka, F. Levan // Hereditas. – 2009. – Vol. 72, N 1. – P. 129–148. DOI: 10.1111/j.1601-5223.1972.tb01035.x
39. Вавилов, Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости / Н. И. Вавилов. – 2-е изд., перераб. и расш. – М. ; Л. : Сельхозгиз, 1935. – 56 с.
40. Размножение растений : справочник / под ред. А. Тугуда ; пер. с англ. О. А. Герасиной [и др.]. – СПб. : Астрель, 2005. – 265 с.

References

1. Pivovarov V. F., Ershov I. I., Agafonov A. F. *Onion crops*. Moscow, 2001. 500 p. (in Russian).
2. Skorina V. V., Bergovina I. G., Skorina Vit. V. *Winter garlic breeding*. Gorki, Belarusian State Agricultural Academy, 2014. 123 p. (in Russian).
3. Koretskii V. V., Krupen'ko N. P. State and prospects for winter garlic breeding in the conditions of the Republic of Belarus. *Ovoshchevodstvo: sbornik nauchnykh trudov* [Vegetable growing: a collection of scientific works]. Minsk, 2015, vol. 23, pp. 82–87 (in Russian).
4. Engeland R. L. *Growing great garlic : the definitive guide for organic gardeners and small farmers*. Okanogan, WA, Filaree Productions, 1991. 213 p.
5. Pooler M. R. *Sexual reproduction in garlic (Allium sativum L.)*. Ph. D. Thesis. Madison, 1991. 190 p.
6. Simon P. W., Jenderek M. M. Flowering, seed production, and the genesis of garlic breeding. *Plant Breeding Reviews*, 2003, vol. 23, pp. 211–244. DOI: 10.1002/9780470650226.ch5
7. Takagi, H. Garlic Allium sativum. *Onions and allied crops. Vol. III. Biochemistry, food science, and minor crops*. – Boca Raton, 1990, pp. 109–146.
8. McCollum, G. D. Onion and allies. *Evolution of crop plants*. London, 1976, pp. 186–190.
9. Hwang J. M. Genetic divergence and classification of garlic cultivars by multivariate. *Journal of the Korean Society for Horticultural Science*, 1993, vol. 34, no. 4, pp. 257–264 (in Korean).
10. Messiaen C. M., Cohat J., Leroux J. P., Pichon M., Beyries A. *Les Allium alimentaires reproduits par voie vegetative*. Paris, INRA, 1993. 244 p.
11. Lallemand J., Messiaen C.M., Briand F., Etoh T. Delimitation of varietal groups on garlic (*Allium sativum* L) by morphological, physiological and biochemical characters. *Acta Horticulturae*, 1997, no. 433, pp. 123–132. DOI: 10.17660/ActaHortic.1997.433.10
12. Hong C. J., Watanabe H., Etoh T., Iwai S. Morphological and karyological comparison of garlic clones between the center of origin and the westernmost area of distribution. *Memoirs of the Faculty of Agriculture, Kagoshima University*, 2000, vol. 36, pp. 1–10.
13. Senula A., Keller R. J. Morphological characterisation of a garlic core collection and establishment of a virus-free plants. *Allium crop science: recent advances*. – New York, 2000, pp. 311–327.
14. Jenderek M. M., Hannan R. M. Seed producing ability of garlic (*Allium sativum* L.) clones from two public U.S. collections. *Alliums 2000: proceedings of the third International symposium on edible Alliaceae, Athens, Georgia, USA, October 30 to November 3, 2000*. [S. l., 2000], pp. 73–75.
15. Etoh T., Ogura H. Peroxidase isozymes in the leaves of various clones of garlic *Allium sativum* L. *Memoirs of the Faculty of Agriculture, Kagoshima University*, 1981, vol. 17, pp. 71–77.
16. Siqueira W. J., Filho H. M. P., Lisboa R. S., Fornaiser J. B. Morphological and electrophoretic characterization of garlic clones. *Bragantia*, 1985, vol. 44, no. 1, pp. 357–374. DOI: 10.1590/S0006-87051985000100032
17. Tsuneyoshi T.A., Nosov A.V., Kajimura Y., Sumi S., Etoh T. RFLP analysis of the mtDNA in garlic cultivars. *Japanese Journal Breeding*, 1992, vol. 42, iss. 2, pp. 164–165 (in Japanese).
18. Pooler M. R., Simon P. W. Characterization and classification of isozyme and morphological variation in a diverse collection of garlic clones. *Euphytica*, 1993, vol. 68, no. 1–2, pp. 121–130. DOI: 10.1007/BF00024161
19. Maaß H. I., Klaas M. Intraspecific differentiation of garlic (*Allium sativum* L.) by isozyme and RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 1995, vol. 91, no. 1, pp. 89–97. DOI: 10.1007/BF00220863
20. Bradley K. F., Rieger M. A., Collins G. G. Classification of Australian garlic cultivars by DNA fingerprinting. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 1996, vol. 36, no. 5, pp. 613–618. DOI: 10.1071/EA9960613
21. Al-Zahim M., Newbury H. J., Ford-Lloyd B. V. Classification of genetic variation in garlic (*Allium sativum* L.) revealed by RAPD. *HortScience*, 1997, vol. 32, no. 6, pp. 1102–1104.
22. Hong C.-J., Etoh T., Matsuzoe N., Landry B. RAPD markers related to pollen fertility in garlic (*Allium sativum* L.). *Breeding Science*, 1997, vol. 47, no. 4, pp. 359–362. DOI: 10.1270/jsbbs1951.47.359
23. Etoh T., Watanabe H., Iwai S. RAPD variation of garlic clones in the center of origin and the westernmost area of distribution. *Memoirs of the Faculty of Agriculture, Kagoshima University*, 2001, vol. 37, pp. 21–27.

24. Shemesh-Mayer E., Ben-Michael T., Rotem N., Rabinowitch H. D., Doron-Faigenboim A., Kosmala A., Perlikowski D., Sherman A., Kamenetsky R. Garlic (*Allium sativum* L.) fertility: transcriptome and proteome analyses provide insight into flower and pollen development. *Frontiers in Plant Science*, 2015, vol. 6, pp. 1–17. DOI: 10.3389/fpls.2015.00271
25. Egea L. A., Merida-Garcia R., Rilian A., Hernandez P., Dorado G. Assessment of genetic diversity and structure of large garlic (*Allium sativum*) germplasm bank, by diversity arrays technology “Genotyping-by-Sequencing” platform (DArTseq). *Frontiers in Genetics*, 2017, vol. 8, pp. 1–9. DOI: 10.3389/fgene.2017.00098
26. Mario P. C., Viviana B. V., González A. M. Low genetic diversity among garlic (*Allium sativum* L.) accessions detected using random amplified polymorphic DNA (RAPD). *Chilean Journal of Agricultural Research*, 2008, vol. 68, no. 1, pp. 3–12. DOI: 10.4067/s0718-58392008000100001
27. Bel'skaya G. V., Kupreenko N. P., Fitsuro D. D. Propagation of onion lines by tissue culture method for breeding purposes. *Ovoshchevodstvo: sbornik nauchnykh trudov* [Vegetable growing: a collection of scientific works]. Minsk, 1996, vol. 9, pp. 73–75 (in Russian).
28. Dijk van P. Virus diseases of *Allium* species and prospects for their control. *Acta Horticulturae*, 1994, no. 358, pp. 299–306. DOI: 10.17660/ActaHortic.1994.358.50
29. Verbeek M., Dijk van P., Well van M. Efficiency of eradication of four viruses from garlic (*Allium sativum* L.) by meristem-tip culture. *European Journal of Plant Pathology*, 1995, vol. 101, no. 3, pp. 231–239. DOI: 10.1007/BF01874779
30. Salomon R. Virus diseases in garlic and the propagation of virus-free plants. *Allium crop science: recent advances*. – New York, 2002, pp. 311–327.
31. Etoh T. Studies of the sterility on garlic, *Allium sativum* L. *Memoirs of the Faculty of Agriculture, Kagoshima University*, 1985, vol. 21, pp. 77–132.
32. Etoh T., Simon P. W. Diversity, fertility, and seed production of garlic. *Allium crop science: recent advances*. – New York, 2002. – P. 101–117.
33. Pooler M. R., Simon P. W. True seed production in garlic. *Sexual Plant Reproduction*, 1994, vol. 7, no. 5, pp. 282–286. DOI: 10.1007/BF00227710
34. Darlington C. D. *The evolution of genetic system*. Cambridge, Cambridge University Press, 1939. 149 p.
35. Ram M. *Plant breeding methods*. Delhi, PHI Learning Private Limited, 2014. 724 p.
36. Koul A. K., Gohil R. N., Langer A. Prospects of breeding improved garlic in the light of its genetic and breeding systems. *Euphytica*, 1979, vol. 28, no. 2, pp. 457–464. DOI: 10.1007/bf00056605
37. Ramesh A. Karyotypic analysis in three species of *Allium* and their some varieties. *International Research Journal of Biological Science*, 2015, vol. 4, no. 9, pp. 1–9.
38. Konvicka O., Levan F. Chromosome studies in *Allium sativum*. *Hereditas*, 2009, vol. 72, no. 1, pp. 129–148. DOI: 10.1111/j.1601-5223.1972.tb01035.x
39. Vavilov N. I. *Law of homologous series in hereditary variability*. 2nd ed. Moscow, Leningrad, Sel'khozgiz Publ., 1935. 56 p. (in Russian).
40. Tuguda A. (ed.). *Plant propagation*. St. Petersburg, Astrel' Publ., 2005. 265 p. (in Russian).

Информация об авторах

Павлова Ирина Валерьевна – кандидат биологических наук, научный сотрудник, Институт овощеводства, Национальная академия наук Беларуси (ул. Ковалева, 2, аг. Самохваловичи, Минский р-н, 223013, Республика Беларусь). E-mail: hakuroshya@yahoo.com

Купреенко Николай Петрович – кандидат сельскохозяйственных наук, заведующий отделом холодостойких культур Институт овощеводства Национальная академия наук Беларуси (ул. Ковалева, 2, аг. Самохваловичи, Минский р-н, 223013, Республика Беларусь). E-mail: belonion@mail.ru

Царева Елена Георгиевна – педагог дополнительного образования, Борисовский центр экологии и туризма (отделение экологии) (ул. Гоголя, 11, 222514, Борисов, Минская обл., Республика Беларусь). E-mail: helen_tsarova@tut.by

Information about authors

Pavlova Irina V. – Ph.D. (Biology). The Institute of Vegetable Growing, the National Academy of Sciences of Belarus (2 Kovalyova Str., Samokhvalovichy 223013, Minsk region, Republic of Belarus). E-mail: hakuroshya@yahoo.com

Kupreenko Nikolai P. – Ph.D. (Agriculture). The Institute of Vegetable Growing, the National Academy of Sciences of Belarus (2 Kovalyova Str., Samokhvalovichy 223013, Minsk region, Republic of Belarus). E-mail: belonion@mail.ru

Tsaryova Elena G. – Borisov Center of Ecology and Tourism (Department of Ecology) (11 Gogolya Str., Borisov 222514, Minsk region, Republic of Belarus) E-mail: helen_tsarova@tut.by