

**НАУКОВО-МЕТОДИЧНІ АСПЕКТИ
СЕЛЕКЦІЇ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР У СХІДНІЙ ЧАСТИНІ
ЛІВОБЕРЕЖНОГО ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ**



**НАУКОВО-МЕТОДИЧНІ АСПЕКТИ
СЕЛЕКЦІЇ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ
КУЛЬТУР У СХІДНІЙ ЧАСТИНІ
ЛІВОБЕРЕЖНОГО ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ**

Колективна монографія

Харків: ДБТУ

Міністерство освіти і науки України
ДЕРЖАВНИЙ БІОТЕХНОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

**НАУКОВО-МЕТОДИЧНІ АСПЕКТИ СЕЛЕКЦІЇ
СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР У СХІДНІЙ ЧАСТИНІ
ЛІВОБЕРЕЖНОГО ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ**

Колективна монографія

За редакцією доктора сільськогосподарських наук,
професора Т. І. Гоццій

Харків
Харків: ДБТУ
2024

УДК 631.52:631.53.02:631.811.98](292.485:477.4)(02.064)
Н 34

Затверджено Вченою радою Державного біотехнологічного університету
Протокол № 14 від 24 травня 2024 р.

Автори: **Криворученко Р.В., Рожков Р.В., Турчинова Н.П., Кравченко А.І.,
Чуйко Д.В., Михайленко В.О., Гопцій Т.І., Лиманська С.В., Гудим О.В.,
Дуда О.М.**

Рецензенти:

Леонов О. Ю. доктор сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник, в.о. директора Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН України.

Шабетя О. М. доктор сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник Інституту овочівництва та баштанництва НААН України.

Рожков А. О. доктор сільськогосподарських наук, професор, завідувач кафедри рослинництва Державного біотехнологічного університету.

Н 34 Науково-методичні аспекти селекції сільськогосподарських культур у східній частині Лівобережного Лісостепу України: колективна монографія / Криворученко Р.В. та ін.; за ред. д.с-г.н, професора Т.І. Гопцій. – Харків: Право, 2024. – 496 с.

ISBN 978-617-8448-58-5

У колективній монографії наведено основні результати науково-дослідної роботи кафедри генетики, селекції та насінництва, що висвітлюють науково-методичні питання селекції сільськогосподарських культур, а саме: м'якої та твердої пшениці (яра і озима), а також її малопоширених видів, основні методичні засади ефективності використання мутагенезу і регуляторів росту рослин у селекції та насінництві соняшнику, представлено результати з селекції та вирощування амаранту, біоінформаційного пошуку генів-кандидатів на стерильність пилку, посухостійкість та генів, що контролюють ферментативну активність у рослині.

Монографія рекомендується для використання науковим та науково-педагогічним працівникам, аспірантам та студентам усіх рівнів освіти.

УДК 631.52:631.53.02:631.811.98](292.485:477.4)(02.064)

ISBN 978-617-8448-58-5

© Криворученко Р. В., Рожков Р. В.,
Турчинова Н. П. та ін., 2024
© ДБТУ, 2024

Зміст

ПЕРЕДМОВА.....	8
РОЗДІЛ 1	10
<i>Автори: Р.В. Криворученко, Р. В. Рожков, Н. П. Турчинова; А. І. Кравченко</i>	
ГЕНЕТИЧНЕ РІЗНОМАНІТТЯ ЗЕРНОВИХ КУЛЬТУР ТА ЙОГО ВИКОРИСТАННЯ В СЕЛЕКЦІЙНИХ ПРОГРАМАХ.....	10
1.1. Генетичний потенціал продуктивності пшениці м'якої та його селекційне покращення.....	11
1.1.1. Вихідний матеріал та методика досліджень	17
1.1.2. Мінливість морфологічних ознак продуктивності колоса у трансресивних ліній з ознакою «багатоквітковість»	23
1.1.3. Морфологічні особливості рослин пшениці м'якої озимої відібрані за багатозерністю колоса.	28
1.1.4. Характеристика кращих відібраних багатозерних форм за комплексом морфологічних ознак продуктивності	31
1.1.5. Мінливість та успадкування ознаки «багатоквітковість» у гібридів F ₂ пшениці м'якої озимої	37
Висновки.....	55
Список використаних джерел.....	58
1.2. Трансресивна мінливість ознак продуктивності колоса у гібридів пшениці м'якої озимої одержаних від схрещування батьківських форм різних морфологічних типів	62
1.2.1. Підбір батьківських форм для гібридизації. Методика досліджень ..	66
1.2.2. Характер трансресивної мінливості в гібридних популяціях F ₂ -F ₃ одержаних за схемою донорно-акцепторних взаємовідносин.....	70
1.2.3. Характер успадкування і трансресивна мінливість комплексу морфологічних ознак та ознак продуктивності у гібридів F ₂ одержаних за схемою морфологічних та анатомічних особливостей батьківських форм.....	77
Висновки.....	88
Список використаних джерел.....	90

1.3. Генетико-селекційне покращення пшениці з використанням генофонду роду <i>Triticum</i> L.	92
1.3.1. Матеріал та методика досліджень	94
1.3.2. Генетичний потенціал малопоширених видів пшениці та його використання в наукових та селекційних програмах.....	98
Висновки.....	133
1.4. Використання генофонду малопоширених видів пшениці як донорів господарсько-цінних ознак.....	135
1.4.1. Трансгресивна мінливість за продуктивністю колосу та її елементами в гібридних комбінаціях за участі малопоширених пшениць	135
1.4.2. Напрями створення перспективних ліній та сортів з використанням видового різноманіття роду <i>Triticum</i> L.	143
1.4.2.1. Селекція полби (<i>T. dicoccum</i>).....	143
1.4.2.2. Селекція <i>T. sphaerococcum</i>	146
1.4.2.3. Селекція <i>T. compactum</i>	147
1.4.2.4. Селекція <i>T. polonicum</i>	147
1.4.2.5. Селекція <i>T. spelta</i>	149
Висновки.....	155
Список використаних джерел.....	157
1.5. Селекційно-генетичні особливості продуктивності волоті вівса голозерного.....	161
1.5.1. Проблеми і перспективи селекції вівса голозерного	161
1.5.2.1. Виділення зразків вівса голозерного за продуктивністю волоті... ..	163
1.5.2.2 Виділення зразків вівса голозерного за врожайністю зерна	175
1.5.2.3 Комплексна оцінка колекційних зразків вівса голозерного за сукупністю ознак.....	179
1.5.3. Закономірності фенотипової мінливості і успадковуваності ознак продуктивності волоті в F_1 і F_2	182
1.5.3.1. Успадкування ознак продуктивності волоті у гібридів F_1 вівса голозерного.....	183

1.5.3.2 Прояв трансгресивної мінливості елементів продуктивності волоті у гібридів F_2 вівса голозерного.....	189
1.5.3.3 Добір трансгресивних форм вівса голозерного в F_2 з використанням багатомірної статистики	194
Висновки.....	196
Список використаних джерел.....	199
РОЗДІЛ 2	204
<i>Автори: Д. В. Чуйко, В. О. Михайленко</i>	
ГЕНЕТИКА, СЕЛЕКЦІЯ І НАСІННИЦТВО СОНЯШНИКУ	204
2.1. Індукований мутагенез у селекції соняшнику	206
2.1.1. Методика досліджень. Підбір вихідного матеріалу	212
2.1.2. Індукування, оцінка та перспективи використання мутацій. Покоління M_1	214
2.1.3. Покоління M_2 та M_3 . Оцінка, класифікація та використання мутацій.....	224
Висновки.....	233
Список використаних джерел.....	234
2.2. Використання регуляторів росту рослин в насінництві соняшнику. .	238
2.2.1. Вплив регуляторів росту рослин на фотосинтетичну поверхню самозаплених ліній соняшнику	241
2.2.2. Особливості впливу регуляторів росту рослин на відмирання листкової поверхні різних генотипів соняшнику	250
2.2.3. Мінливість життєздатності пилку фертильних ліній соняшнику під дією регуляторів росту рослин	253
2.2.4. Мінливість ознак продуктивності, елементів структури урожаю та якості самозаплених ліній соняшнику під впливом регуляторів росту рослин	260
3.2.5. Вплив регуляторів росту рослин на формування діаметру кошику	273
2.2.6. Вплив регуляторів росту рослин на вміст олії у насінні	276
Висновки.....	278

Список використаних джерел.....	280
РОЗДІЛ 3.	286
<i>Автори: Т. І. Гонцій, С. В. Лиманська, О. В. Гудим, О.М. Дуда</i>	
ГЕНЕТИКА ТА СЕЛЕКЦІЯ АМАРАНТУ	286
3.1. Селекційне поліпшення амаранту з використанням методів аналітичної та комбінативної селекції.	286
3.1.1. Морфологічні, біологічні, господарські та адаптивні властивості сортів амаранту селекції кафедри генетики, селекції та насінництва ДБТУ	286
3.1.2. Реакція сортів амаранту на обробку стимулятором росту «Агротонік»	306
Висновки.....	311
Список використаних джерел.....	312
3.2. Особливості генетичного контролю деяких цінних господарських ознак у амаранту (<i>Amaranthus L.</i>).....	314
3.2.1. Гібридизація у генетико-селекційних програмах амаранту. Особливості і перспективи використання методу.....	314
3.2.2. Вплив самозапилення на перше інбредне покоління колекційних зразків амаранта.	318
3.2.3. Оцінка схильності колекційних зразків зернових видів амаранта до перехресного та самозапилення.	323
3.2.4. Вплив гібереліну і гідрозиду малеїнової кислоти на життєздатність пилку амаранта.	326
3.2.5. Вплив гаметоцидів на морфологічні і господарські ознаки амаранта.....	330
3.2.6. Біоінформаційний пошук генів-кандидатів стерильності пилку у амаранту.....	333
3.2.7. Біоінформаційний пошук генів-кандидатів посухостійкості у амаранту.....	350
3.2.8. Біоінформаційний аналіз гену <i>Waxy</i> у амаранту.....	372
3.2.9. Біоінформаційний аналіз гена гамма-токоферол метилтрансферази у амаранту.....	393
3.2.10. Біоінформаційний пошук генів <i>SQS</i> , які кодують сквален-синтазу у різних видів амаранту.	424
Список використаних джерел.....	443
3.3. Створення вихідного матеріалу для селекції амаранту з використанням гамма-опромінення.	453

3.3.1. Мітотична активність клітин, частота та спектр хромосомних аберацій, індукованих гамма-опроміненням в кореневій меристемі сортів амаранту.....	454
3.3.2. Особливості росту, розвитку та ступінь фенотипової мінливості сортів амаранту під впливом гамма-опромінення в першому поколінні..	462
3.3.3. Спектр мінливості ознак і ростові процеси рослин амаранту в другому поколінні.	468
3.3.4. Спектр мінливості ознак і ростові процеси рослин амаранту в третьому поколінні.....	471
3.3.5. Вплив доз гамма-опромінення на вміст білка, олії та її жирно-кислотний склад в насінні мутантних ліній амаранту.	474
3.3.6. Характеристика створених мутантних ліній амаранту за селекційно цінними ознаками.....	484
Список використаних джерел.....	491

ПЕРЕДМОВА

Головним напрямом селекції сільськогосподарських культур в Україні на сучасному етапі розвитку землеробства є підвищення генетичного потенціалу продуктивності. При цьому серед пріоритетів селекції залишається адаптивність нових сортів і гібридів. Стратегія селекції рослин адекватна етапам розвитку землеробства, потребує постійної корекції та удосконалення і обумовлена об'єктивними чинниками, до яких відносяться глобальні зміни клімату, що спричинили помітне зміщення кліматичних зон України та особливо відчутно позначилися на сільськогосподарському виробництві.

Таким чином, виходячи з вищезазначеного, основними пріоритетами селекції сільськогосподарських культур повинно бути підвищення стійкості рослин до абіотичних і біотичних чинників у поєднанні з високою, стабільною продуктивністю і якістю продукції, енергоощадністю та екологічною безпечністю.

Саме сорт залишається найбільш ефективним і найбільш доступним ресурсом підвищення урожайності та якості врожаю і рентабельності виробництва. Складність створення сорту, гібриду полягає в забезпеченні стабільності генетично-детермінованого та екологічно адаптованого рівня цінних господарських ознак, що можливо шляхом всебічної оцінки і широкого залучення генетичних ресурсів, поєднання класичних: гібридизації, мутагенезу, гетерозису та сучасних методів селекції: ДНК-технологій, редагування геному, проведення біоінформативних пошуків. Заслужують на увагу дослідження з інтрогресії важливих ознак адаптивності з генетичної плазми, яка раніше мало використовувалась, виділення алелей, пов'язаних з адаптивністю та господарською цінністю.

На кафедрі генетики, селекції та насінництва впродовж п'яти років (2016-2020 рр.) колективом викладачів з використанням класичних та сучасних методів досліджень проводилась робота з селекції пшениці м'якої озимої, м'якої і твердої ярої, а також в селекційний процес залучались малопоширені види і підвиди пшениці; продовжується багатоцільова селекційна робота із зразками вівса голозерного, соняшнику та амаранту.

Практичним результатом проведених досліджень стало створення низки високопродуктивних перспективних ліній пшениці м'якої озимої, що в умовах Східного Лісостепу України впродовж років дослідження, формували стабільні високі врожаї і

виявились адаптованими до умов вирощування. Про успіхи селекційної роботи з малопоширеними видами свідчать сорти занесені до Державного реєстру, це зокрема, два сорти твердої ярої пшениці “Альжбета” та “Ремарка”, створені за участі ісафанської полби і внесені в реєстр в 2020 році та сорт м'якої ярої пшениці “Реліквія”, створений шляхом віддаленої гібридизації з пшеницею польською і зареєстрований в 2023 р., а також виділені лінії з унікальними рівнями прояву ознак, що мають як практичний, так і теоретичний інтерес. Відібрані в процесі селекційних досліджень 2 лінії пшениці м'якої озимої та 12 ліній вівса голозерного зареєстровані в Національному генбанку України, як джерела господарсько-цінних ознак. На теперішній час в конкурсному сорто випробуванні знаходиться сорт амаранту “Новий”.

Здобутками науковців кафедри за результатами проведених досліджень стали і успішно захищені наукові роботи: дисертації на здобуття наукового ступеню кандидата с.-г. наук (Гудим О.В. «Мінливість ознак у мутантних поколіннях амаранту під дією гамма опромінення»; Михайленко В. О. «Мінливість кількісних і якісних ознак у М1-М3 соняшнику під впливом диметисульфату та гамма-променів »; Гопцій В. О. «Морфологічні та анатомічні особливості сучасного генотипу пшениці м'якої озимої та їх використання в селекції на продуктивність»); дисертації на здобуття наукового ступеня доктор філософії (Чуйко Д. В. «Формування підвищеної продуктивності генотипів соняшнику залежно від регуляторів росту рослин в східній частині Лісостепу України»; Кравченко А. І. «Вихідний матеріал в селекції вівса голозерного на продуктивність в східній частині Лівобережного Лісостепу України»).

Захищені магістерські кваліфікаційні роботи: Денисенко М. О. «Формування насінневої продуктивності у сортів амаранту на дослідному полі ХНАУ ім. В. В. Докучаєва»; Редько Д. В. «Конкурсне сорто випробування амаранту на дослідному полі ХНАУ ім. В. В. Докучаєва»; Красінська П. М. «Біоінформаційний аналіз гена гамма-токоферол метилтрансферази у амаранту»; Літвінова Л. В. «Біоінформаційний пошук генів-кандидатів посухостійкості у амаранту»; Бучковська А. А. «Біоінформаційний пошук потенційних генів чоловічої стерильності амаранту»; Калмикова К. В. «Біоінформаційний пошук генів SQS, які кодують сквален-синтазу у різних видів амаранту».

РОЗДІЛ 1

ГЕНЕТИЧНЕ РІЗНОМАНІТТЯ ЗЕРНОВИХ КУЛЬТУР ТА ЙОГО ВИКОРИСТАННЯ В СЕЛЕКЦІЙНИХ ПРОГРАМАХ

*Р. В. Криворученко к.с.г-н., доцент, Р. В. Рожков к.б.н., доцент,
Н. П. Турчинова к.с.г-н., доцент, А. І. Кравченко доктор філософії*

Зернові злаки є найбільш поширеною групою серед всіх сільськогосподарських культур у світовому землеробстві, вони включають найважливіші однорічні трав'янисті рослини, що вирощують для отримання зерна – основного продукту харчування людини, корму тварин та сировини для багатьох галузей виробництва. У більшості країн світу ця група культур посідає перше місце за розміром посівних площ та валовим збором зерна. Вони, зокрема, включають і такі культури як пшениця, з усім її видовим різноманіттям, та овес, що були предметом наших досліджень.

Пшениця – одна з найважливіших продовольчих культур сучасності і основна злакова культура помірних регіонів, яка за площами посіву (понад 30 % сільськогосподарських угідь, або 220 млн. га) та валовими зборами врожаю (понад 700 млн. тон) посідає повідне місце в світі та є основним продуктом харчування для 40 % населення світу (Шелепов та ін., 2009; Kilian et al., 2010; Моргун та ін., 2016; Takenaka et al., 2018). Проте, прогнозується, що світовий попит на зернові культури в найближчі десятиріччя перевищить потужності виробництва (Yoshioka et al., 2019). Разом з тим, за останні десятиріччя спостерігається уповільнення темпів збільшення урожайності пшениці, генетичний потенціал практично досяг своєї межі, загострилась проблема незадовільної якості зерна, обмежений адаптивний потенціал сучасних сортів створив проблеми зі збором стабільних врожаїв, що особливо істотно позначилось в умовах глобальних змін клімату (Твердохліб & Богуславський, 2012; Vabenko et al., 2018; Bhatta et al., 2018; Моргун та ін., 2016).

Для забезпечення потреб населення всієї планети, яке стрімко зростає, виробництво пшениці потребує щорічного зростання приблизно на 2 % протягом наступних трьох десятиліть, але фактичні темпи зростання, зазвичай, не перевищують 1 % щороку (Cao et al., 2020; Saini et al., 2022).

Вирішення тих викликів, що постали перед виробниками зерна та продукції з нього на сучасному етапі, ліквідація дисбалансу між потребами людства в продуктах харчування з пшениці та потужностями сучасного сільськогосподарського виробництва вимагає впровадження нових підходів і шляхів, які здатні істотно підвищити урожайність пшениці, забезпечити її стабільність і належну якість.

Серед таких перспективних напрямків можна виділити декілька основних: 1) підвищення продуктивності сучасних сортів пшениці через широке впровадження сучасних методів селекційно-генетичного покращення пшениці; 2) вдосконалення існуючих та розробки нових принципів підбору батьківських форм при гібридизації з метою ефективного прогнозування генетичної структури гібридного потомства та одержання широкого різноманіття вихідного матеріалу з необхідним комплексом ознак; 3) розробки методичних підходів для ідентифікації цінних генотипів в ранніх гібридних поколіннях (трансгресивних форм та рекомбінантів) за їх фенотипом на основі використання методів багатомірного аналізу даних; 4) залучення в селекційний процес всього генетичного різноманіття роду *Triticum* та споріднених видів; 5) забезпечення оптимальних умов для реалізації генетичного потенціалу наявних сортів.

1.1. Генетичний потенціал продуктивності пшениці м'якої та його селекційне покращення

Під час "зеленої революції" в 1960-х і 1970-х роках зростання врожайності було пов'язане зі збільшенням індексу врожайності (частка сухої речовини зерна від надземної сухої речовини; HI) завдяки впровадженню

напівкарликових сортів (*Rht: Reduced Height* - зменшена висота) гени. Польові дослідження на наборах історичних сортів показують, що прогрес у врожайності зернових за останні десятиліття був пов'язаний зі збільшенням надземної біомаси у Великій Британії (Shearman, et al, 2005), Австралії (Sadras & Lawson, 2011), Китаї (Xiao, et al, 2012) та північному заході Мексики (Aisawi, et al, 2015). Зростання врожайності також було пов'язане з триваючим прогресом у галузі НІ у Китаї (Xiao, et al, 2012) та Аргентині (Lo Valvo, et al, 2018). В цілому, ці дані вказують на те, що одночасне збільшення фотосинтетичної продуктивності та одночасне підвищення здатності до фотосинтезу та розподілу зерна в сучасних сортах пшениці є важливим завданням для селекціонерів пшениці з метою подальшого підвищення потенціалу врожайності. НІ все ще демонструє значні генетичні варіації е сучасних сортів пшениці (Aisawi et al., 2015), що вказує на те, що селекціонери ще не зафіксували цю ознаку.

Генетична основа розподілу асимілятів між різними органами рослин вивчена лише частково, і вона демонструє значну взаємодію між середовищем і генетичним фоном (Griffiths et al., 2015 ; Slafer , 2015 ; Ferrante et al., 2017). Тим не менш, в останніх дослідженнях потенціалу врожайності пшениці повідомлялося про великі генетичні діапазони для розподілу сухої речовини між органами рослин і було виявлено деякі багатообіцяючі переваги (Slafer *et al.* , 2015 ; Rivera-Amado *et al.* , 2019). Ця варіація являє собою значний невикористаний потенціал врожайності, особливо враховуючи загалом негативний зв'язок між НІ та біомасою, який спостерігається в більшості наборів сучасних сортів (Aisawi et al., 2015 ; Rivera-Amado et al., 2019 ; Sierra-Gonzalez et al., 2021). Завдяки конкретному розумінню генетичних і фізіологічних механізмів підвищення НІ, має бути можливо мінімізувати ступінь цього компромісу (Foulkes *et al.* , 2011).

Аналізуючи сучасний стан і перспективи розвитку селекції пшениці в світі, група провідних вчених відмічає, що одним з можливих і ефективних способів підвищення потенціалу продуктивності сортів є оптимізація

селекційно-генетичним шляхом балансу системи «source-sink» (донорно-акцепторної системи) рослин (Reynolds M. et al, 2020).

Селекція пшениці на потенціал врожайності ґрунтується на емпіричному доборі за продуктивністю як такою, через складність характеру її прояву, обмеженість знань про генетичну природу цієї складної ознаки та відсутність корисних інструментів з реальним застосуванням у селекційних програмах (Snape & Moore, 2007). Такий добір, як правило, призводив до збільшення кількості зерен на колос, а отже, збільшилася кількість зерен на одиницю площі (не було зафіксовано жодної стійкої тенденції до збільшення кількості колосків на одиницю площі) (Waddington et al, 1986; Perry & D'Antuono 1989; Siddique, et al, 1989; Slafer & Andrade, 1989, 1993; Acreche, et al, 2008; Del Pozo, et al, 2014; Lo Valvo, et al, 2018). Маса зерна не показала жодних змін в зв'язку з селекцією; за винятком деяких нещодавніх повідомлень в яких потенціал врожайності був позитивно пов'язаний з її приростом (Sadras & Lawson, 2011; Aisawi, et al, 2015; Yao, et al, 2019).

Кількість зерен тісно пов'язана з сухою масою колоса в фазу колосіння, що є цілком обґрунтованим, оскільки пшениця є клейстогамною рослиною, і тому більшість фертильних квіток закладають зерна, а отже, кількість зерен пов'язана з кількістю фертильних квіток; кінцева кількість фертильних квіток залежить від процесу розвитку генерації/дегенерації квіток; цей процес розвитку відбувається в колосі, що росте до початку колосіння; і він пов'язаний з доступністю ресурсів (González et al., 2011; Ferrante et al., 2013; Dreccer, et al., 2014). Таким чином, кінцева кількість зерен обмежена джерелом під час виходу в трубку і механічно залежить від росту молодих колосків, в яких розвиваються зачатки квіток (Slafer et al. 2005) і, для певних рівнів сухої маси колоса, від ефективності використання ресурсів для зав'язування зерен або ефективності плодоношення (González et al. 2011; Ferrante et al. 2012; García et al. 2014). Таким чином, селекція за допомогою "зеленої революції" покращила ріст колоса (і, відповідно, суху масу колоса в фазі колосіння), що призвело до

зниження рівня смертності квіток, збільшивши кількість фертильних квіток (Miralles et al., 2021).

Найпоширеніший підхід до пошуку генетичних основ для подальшого підвищення потенціалу врожайності ґрунтується на числовому компонентному аналізі кількості і маси зерна. Кількість зерен розуміється як результат загальної кількості колосків на колосі та кількості зерен у колосі, причому перший показник пов'язаний з довжиною колоса та компактністю колоса. Протягом останніх років повідомлялося про декілька QTL для маси і кількості зерен, а також їх чисельних компонентів. Багато досліджень ідентифікували стабільні QTL для цих ознак, широко розповсюджених в геномі. Однак, враховуючи дані IWGSC Ref. Seq. v1.0 пшениці, ідентифіковано QTL для однієї і тієї ж ознаки, які розташовані в одній і тій же позиції. Наприклад, QTL для маси зерна було виявлено в 6 дослідженнях на хромосомі 7A - в межах 664,3-719,6 Мб. Дві важливі QTL для довжини колоса були виявлені на хромосомах 2D і 5A. Крім того, було виявлено два QTL для кількості колосків на хромосомах 5A і 7A в декількох дослідженнях (Pretini et al., 2021). В роботі цих авторів наводиться вичерпний перелік ідентифікованих молекулярних маркерів цих ознак.

На основі плейотропного аналізу в рамках надійної фізіологічної моделі Pretini, et al (2021) дійшли висновку, що дві гарячі точки геномних ділянок (R5A.1 і R5A.2) разом з QGW.perg-6B є дуже важливими для використання в маркерній селекції з метою підвищення потенціалу врожайності колоса за рахунок підвищення кількості зерен в колосі. Всі QTL, ідентифіковані для ознак, пов'язаних з колосом, є першим кроком для пошуку генів-кандидатів, що дозволить краще маніпулювати ними в майбутньому.

Детальний аналіз фізіолого-генетичної природи формування високої продуктивності колоса пшениці зроблено в огляді Slafer et al. (2023). На сьогодні встановлено цілий ряд QTL тим чи іншим чином пов'язані з високим потенціалом продуктивності колоса за рахунок озерненості.

Підвищення генетичного потенціалу врожайності є ключовим фактором як продуктивності, так і заміни сортів. Важливо, щоб стратегії схрещування досягали ефективного балансу між окремими ознаками пов'язаними з формуванням продуктивності. Наприклад, збільшення ефективності поглинання радіації саме по собі не гарантує збільшення врожайності, якщо тільки додаткові якщо додаткові асиміляти не призведуть до збільшення кількості та/або розміру зерен. Той факт, що збільшення фотосинтетичного потенціал фотосинтезу не обов'язково оптимізує врожайність, підтверджується негативним зв'язок між індексом врожайності та біомасою (Aisawi, et al., 2015). Тому, щоб досягти повної реалізації потенціалу врожайності повної реалізації потенціалу врожайності необхідно оптимізувати динаміку "джерело:поглинач шляхом забезпечення того, щоб експресія зернової продуктивності відповідала фотосинтетичному потенціалу поточних та майбутніх генотипів

Докази генетичної варіабельності балансу "source:sink" (SSB) і його важливості для підвищення врожайності та ефективності використання радіації на ділянках, що вирощуються в польових умовах, встановлені в багатьох наукових дослідженнях (Foulkes et al., 2022). Експерименти на пшениці показали, що висока потреба в асимілятах - що визначається поглинальною здатністю зерен, може стимулювати надходження фотоасимілятів на основі світлових обробок, а також досліджень з цитогенетичними матеріалами (Reynolds et al., 2005). Зовсім недавно, схрещування, призначене для поєднання високої сили поглинання на фоні високого вмісту ФАР, призвело до появи подвійних гаплотидних ліній, що демонструють виняткову врожайність і біомасу у високопродуктивному середовищі на півдні Чилі (Bustos, et al., 2013).

Однак для того, щоб нові підходи були прийняті, необхідно продемонструвати підтвердження концепції в селекційному контексті. Це обов'язково включає проведення досліджень шляхом передселекційної роботи, яка демонструє генетичні переваги нових інновацій у відповідних цільових середовищах, а також у лініях, які також містять агрономічні ознаки, необхідні для того, щоб зробити нові сорти конкурентоспроможними на ринку.

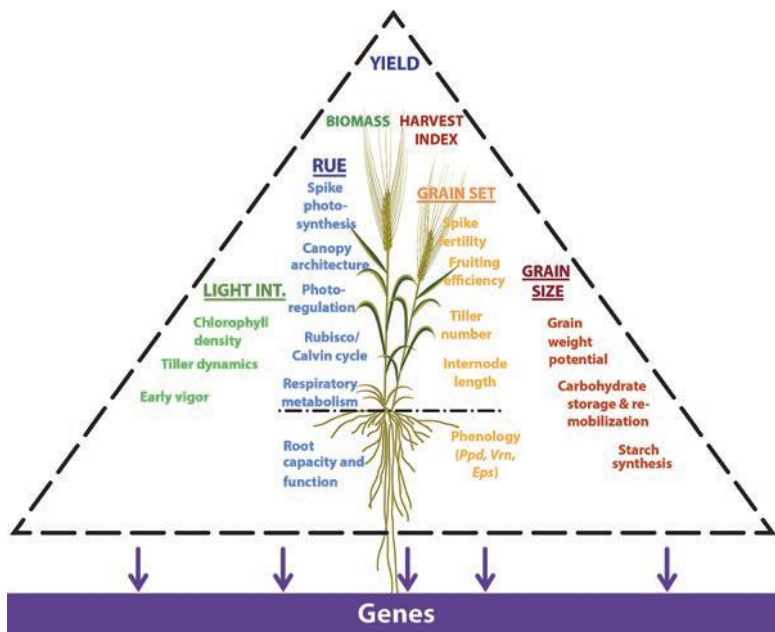


Рис. 1.1.1. Ієрархія ознак за приблизним ступенем інтеграції, де ліворуч від рослини зображено деякі з встановлених факторів біомаси (джерело), а праворуч - індекс врожаю (поглинач). (Reynolds et al., 2020)

Етапи передселекційної роботи включають: 1) створення схрещувань для поєднання перспективних ознак підвищення врожайності; 2) визначення найкращих джерел цих ознак серед різноманітних генетичних ресурсів з використанням фенотипових та, за наявності, геномних даних; 3) перевірка нових комбінацій ознак шляхом схрещування та випробування найкращих нащадків; та 4) передача нової зародкової плазми та селекційних технологій селекційним програмам для перевірки на глобальному рівні. Результати Спільного випробування врожайності пшениці CIMMYT (WYCYT) показали значне підвищення потенціалу врожайності на міжнародних пшениці у відібраних нащадків від схрещувань, створених для поєднання сприятливих джерел вихідних і поглинаючих ознак (рис. 1.1.1). Підсумовуючи, можна сказати, що поєднання ознак "джерела" і "поглинач" за допомогою

стратегічного схрещування є життєздатним способом підвищення генетичного потенціалу врожайності, одночасно залучаючи інтуїтивно цінні ознаки для збільшення потенційної врожайності (Foulkes et al., 2022).

Потенціал врожайності може бути генетично збільшений за рахунок збільшення сили наливу зерна, яка визначається кількістю зав'язаних зерен та їх потенційною вагою, а сила наливу зерна залишається критичним фактором, що лімітує врожайність. Поєднання цих "джерел" і "поглиначів" шляхом стратегічного схрещування в селекції на основі ознак є ефективним способом підвищення генетичного потенціалу врожайності, одночасно залучаючи інтуїтивно цінні ознаки для збільшення потенційної врожайності (Foulkes et al., 2022).

Таким чином, подальше збільшення потенційної продуктивності колоса пшениці більшість провідних вчених пов'язують зі збільшенням кількості зерен в колосі. Серед ознак продуктивності найбільший потенціал генетичного покращення має озерненість колоска або ознака багатоквітковості. Можливим вирішенням цієї проблеми є створення форм пшениці зі збільшеним числом фертильних квіток колоска, а за рахунок цього і збільшеним числом зерен в колосі.

1.1.1. Вихідний матеріал та методика досліджень

Вихідним матеріалом для проведення досліджень по роках були:

2016-2017 рр. – трансгресивні лінії 9/IV/1, 9/IV/7, 9/IV/10, 9/IV/12, 9/IV/17, 9/IV/18, 9/IV/20, 9/III/13, 9/II/15 одержаних в комбінації схрещувань батьківських сортів Еритроспермум 8 / Крошка, в яких було проведено індивідуальний добір 167 рослин за ознаками багатоквітковості та багатозерності (рис. 1.1.2–1.1.7)



Рис. 1.1.2. Проетиковані рослини лінії 9/II/15, відібрані за ознакою багатоквітковості



Рис. 1.1.3. Відібрані за ознакою багатоквітковості рослини лінії 9/IV/1



Рис. 1.1.4. Відібрані за ознакою багатоквітковості рослини лінії 9/IV/18



Рис. 1.1.5. Відібрані за ознакою багатоквітковості та щільного колоса рослини лінії 9/IV/12



Рис. 1.1.6. Відібрані за ознакою багатквітковості та щільного колоса рослини лінії 9/III/13



Рис. 1.1.7. Відібрані за ознакою багатквітковості та щільного колоса рослини лінії 9/IV/17

2019-2020 рр. – гібридні популяції F₁- F₂ одержані від схрещувань в 2018 році, відібраних ліній з ознакою багатоквітковості та батьківських сортів за схемою представленою в таблиці 1.1.1.

Таблиця 1.1.1.

Схема схрещування ліній з ознакою «багатоквітковість» та батьківських сортів різних морфофізіологічних типів (2018 р.)

комбінація	♀		♂
1.	9/IV/13 E	/	Ленокс
2.	9/IV/7 E	/	Lyrika
3.	9/III/13 L	/	КЮ-60
4.	9/IV/12 L	/	Молдова 7
5.	Росинка Тарасовская	/	9/IV/12 L
6.	КЮ-60	/	9/IV/12 L
7.	Ленокс	/	9/IV/7 E

Основний обробіток ґрунту, боронування і культивація виконувалися згідно схеми, прийнятої для умов Лісостепу України. Попередник чорний пар.

Сівбу гібридів F₁-F₃ та їх батьківських форм проводили вручну. Площа ділянки для батьківських сортів становила 1 м², площа ділянок гібридних популяцій залежала від кількості насіння і становила 1–5 м². На цих ділянках проводили спостереження за ростом і'якої озимої.

З метою вивчення елементів фотосинтетичного потенціалу зразків пшениці м'якої озимої визначали площу прапорцевого і наступного листка (підпрапорцевого) на головному стеблі. Визначення цих показників проводили у фазу колосіння, коли розвиток листкового апарату рослин пшениці був максимальний. Для цього на ділянках кожного зразка на 30-ти головних стеблах рослин у двох повтореннях вимірювали довжину і ширину прапорцевого і наступного листка (підпрапорцевого). Площу розраховували за формулою:

$$S_n = 0,65 \times a \times b, \quad (1.1.1)$$

де S_n – площа одного листка, см²; a – найширша частина листка, см; b – довжина листка, см; 0,65 – коефіцієнт, який відображає конфігурацію листка.

Аналіз елементів структури врожаю (висота рослин, см; ознаки головного колоса – довжина, см; кількість колосків, шт.; кількість зерен, шт.; маса колоса і

маса зерна з колоса г) проводили у відповідності до «Методики державного сортовипробування». Відбір снопових зразків здійснювали в фазу повної стиглості в дворазовій повторності.

Гібридизацію проводили у відповідності до загальноприйнятої методики гібридизації зернових колосових культур. Кастрацію материнських форм здійснювали механічним способом, а запилення – обмежено-вільним методом.

Для встановлення частоти та ступеня трансгресивної мінливості морфологічних ознак, ознак продуктивності у F₂-F₃ проводили розрахунки за наступними формулами:

Для встановлення частоти та ступеня трансгресивної мінливості морфологічних ознак, ознак продуктивності у F₃ проводили розрахунки за наступними формулами:

$$T_c = \frac{A}{B} \times 100, \quad (1.1.2)$$

де T_c – частота трансгресії у відсотках;

A – число гібридних рослин, яке перевищує найбільшого батька (середнє з трьох кращих рослин) за даною ознакою;

B – число проаналізованих за даною ознакою гібридних рослин за комбінацією.

$$T_s = \frac{P_r \times 100}{P_p} - 100, \quad (1.1.3)$$

де T_s – ступінь трансгресії даної ознаки у відсотках;

P_e – максимальне значення ознаки в гібридів другого покоління даної комбінації схрещування (середнє з трьох кращих рослин);

P_p – максимальне значення ознаки найбільшої з батьківських компонентів даної комбінації схрещування (середнє з трьох кращих рослин).

На підставі отриманих експериментальних даних вивчення морфологічних ознак та елементів продуктивності колоса у F₁-F₃, а також у відібраних ліній було проведено розрахунок ряду селекційних індексів:

– «індекс лінійної щільності колоса» (LDSI) – відношення числа зерен з колоса до довжини колоса (см);

– «індекс потенційної продуктивності колоса» (SPPI) – відношення маси зерна з колоса (г) до маси колоса з зерном (г), помножених на число зерен в колосі (шт);

– «зернова продуктивність фотосинтезу» (GPPHI) – відношення маси зерна з колоса (мг) до сумарної площі верхніх двох лисків (см²);

– «індекс атракції» (AI) – відношення маси колоса (г) до маси стебла (г);

– «коефіцієнт господарського врожаю» (HI) – відношення маси зерна до загальної маси пагона.

Статистичну обробку експериментальних даних для узагальнення і визначення достовірності отриманих результатів вивчення мінливості морфофізіологічних ознак продуктивності проведено шляхом використання варіаційного, дисперсійного та кореляційного аналізу за стандартними методиками з використанням програми MS Excel 2010. Для системного моделювання процесів мінливості і успадкування морфофізіологічних, анатомічних та ознак продуктивності проводили статистичну обробку експериментальних даних з використанням методів багатомірної статистики: кластерний (метод К-середніх), факторний (метод головних факторів) та аналізу головних компонент (biplot аналіз), використовуючи пакет прикладних статистичних програм Genes (Version 1992.2020.28), який знаходиться у вільному доступі (www.ufv.br/dbg/biodata.htm).

1.1.2. Мінливість морфофізіологічних ознак продуктивності колоса у трансгресивних ліній з ознакою «багатоквітковість»

В результаті вивчення характеру мінливості морфофізіологічних ознак продуктивності у трансгресивних ліній в 2016 році, нами було виявлено існування суттєвої різниці за характером прояву комплексу ознак продуктивності колоса.

За результатами кластерного аналізу методом К-середніх за комплексом ознак продуктивності вся сукупність з 50 родин комбінації схрещувань Еритроспермум 8 / Крошка може бути розділена на три кластери, які

представляють собою різні типи організації продукційних процесів (табл. 1.1.2). При цьому найбільш суттєва відмінність між групами спостерігалась за ознаками продуктивності колоса – маса колоса, кількість зерен з колоса, маса зерна з колоса, озерненість колоска тощо.

Таблиця 1.1.2.
Середні для кластерів значення морфологічних ознак трансгресивних ліній пшениці м'якої озимої (2016 р.)

Ознаки	Кластер		
	1	2	3
Довжина прапорцевого листка, см	23,00	21,62	18,99
Ширина прапорцевого листка, см	1,69	1,53	1,48
Площа прапорцевого листка, см ²	38,90	33,12	28,10
Довжина підпрапорцевого листка, см	24,21	22,96	19,72
Ширина підпрапорцевого листка, см	1,36	1,24	1,20
Площа підпрапорцевого листка, см ²	32,86	28,38	23,66
Сумарна площа двох верхніх листків, см ²	71,76	61,50	51,76
Висота рослин, см	66,50	76,21	64,60
Довжина колоса, см	9,37	9,98	8,46
Кількість колосків, шт	19,53	18,94	18,81
Маса колоса, г	2,74	2,30	2,65
Маса зерна, г	1,98	1,64	1,92
Маса стебла, г	1,50	1,50	1,45
Кількість зерен, шт	53,47	42,74	52,83
Озерненість колоска, шт	2,74	2,26	2,81
Щільність колоса, шт/см	19,90	18,05	21,09
GPPh	27,84	26,90	37,53
IPPS	38,66	30,69	38,51
IA	1,86	1,57	1,89
Кількість ліній	15	26	9

В процесі аналізу рослин деяких ліній ми звернули увагу на наявність рослин з ущільненим багатозерним колосом. Так, за результатами кластерного аналізу видно, що лінії першого та третього кластеру мали озерненість колоска на рівні 2,74 та 2,81 шт відповідно, в той час як лінії другого кластеру лише 2,26 шт. При цьому для ліній цих кластерів (першого та третього) була характерною вища щільність колоса і значно вищий рівень індексу потенційної продуктивності колоса та ряду інших ознак продуктивності.

Важливо, що за переважною більшістю ознак лінії знаходились практично на одному рівні, суттєва різниця між ними полягала лише в розвитку

двох верхніх листків. Так, лінії першого кластеру мали більш розвинену структуру верхніх листків, сумарна площа яких становила в середньому 71,76 см².

В той час як лінії третього кластеру мали менш розвинені листкові пластинки, а відповідно характеризувались вищою зерновою ефективністю фотосинтеза, індекс якої становив 37,53 мг/см², в порівнянні з 27,84 мг/см² ліній першого кластеру. При цьому різниця за масою зерна та кількістю зерен з колоса була практично відсутня між лініями цих груп.

Таким чином, за результатами кластерного аналізу нами було виділено ряд ліній які характеризувались високою продуктивністю колоса в основі якої знаходилась вища їх озерненість. При цьому озерненість збільшувалась не за рахунок зростання лінійних розмірів колоса, а за рахунок збільшення щільності колоса і що більш важливо озерненості колоска.

З метою системного моделювання мінливості комплексу морфофізіологічних ознак продуктивності у трансгресивних ліній пшениці нами було проведено факторний аналіз методом головних компонент. За результатами такого аналізу вся сукупність вивчених ознак може бути представлена через три фактори (або підпрограми продукційних процесів) (табл. 1.1.3).

В межах першого фактора об'єднуються ознаки структури листкового апарата – лінійні розміри листків та їх площа, тобто цей фактор можна умовно назвати «фактор структури фотосинтетичного потенціалу».

Другий фактор об'єднував ознаки продуктивності колоса – число зерен колоса та їх маса, маса колоса, озерненість колоска та колоса, тощо, що дозволяє класифікувати його як «фактор зернової продуктивності», а третій фактор представлений ознаками формування лінійних розмірів рослини і пов'язаний з ростовими процесами та перерозподілом пластичних речовин.

Таблиця 1.1.3.

Структура головних факторів мінливості морфологічних ознак продуктивності у трансгресивних ліній пшениці (2016 р)

Ознаки	Фактор		
	1	2	3
Довжина прапорцевого листка, см	0,742154		
Ширина прапорцевого листка, см	0,856069		
Площа прапорцевого листка, см ²	0,966733		
Довжина підпрапорцевого листка, см	0,748289		
Ширина підпрапорцевого листка, см	0,798278		
Площа підпрапорцевого листка, см ²	0,951028		
Сумарна площа двох верхніх листків, см ²	0,993057		
Висота рослин, см			0,853034
Довжина колоса, см			0,709271
Кількість колосків, шт			
Маса колоса, г		0,872906	
Маса зерна, г		0,924301	
Маса стебла, г			0,710700
Кількість зерен, шт		0,879178	
Озерненість колоска, шт		0,789741	
Щільність колоса, шт/см		0,581659	
GPPh		0,746536	
IPPS		0,837180	
IA			-0,711586
Частка дисперсії, %	33,23	29,32	16,32

Враховуючи те, що перші два фактори визначають більше половини загальної мінливості, можна стверджувати, що саме взаємодія між цими факторами в цілому обумовлює характер загальної мінливості продуктивності ліній на системному рівні. При цьому важливо, що всі ознаки які включені до першого та другого факторів мають однаковий напрямок впливу на формування продуктивності. Разом з тим, в межах третього фактору мінливість індексу атракції має протилежний від інших ознак напрямок.

Більш повне розуміння характеру взаємозв'язків між ознаками продуктивності колоса можна отримати розташовуючи вектори їх мінливості в просторі головних компонент мінливості (рис. 1.1.8).

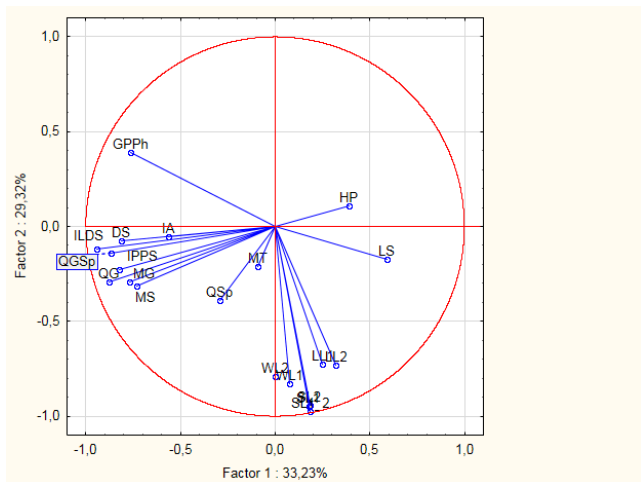


Рис. 1.1.8. Мінливість морффізіологічних ознак трансресивних ліній пшениці в просторі головних факторів, 2016 р

Аналізуючи вектори ознак в просторі головних компонент мінливості видно, що ознаки структури листкового апарату, структури продуктивності колоса мають різний напрямок і об'єднуються в різні групи.

При цьому важливо, що ознаки озерненості колоса і колоска (QGSp, QG) знаходяться в тісній взаємодії з іншими ознаками продуктивності колоса (маса зерна з колоса, маса колоса) та розрахованими індексами (потенційної продуктивності колоса, атракції, лінійної щільності колоса), що вказує на їх суттєвий вплив на формування продуктивності колоса.

Розташовуючи лінії в просторі головних факторів мінливості продуктивності можна провести їх класифікацію за особливостями організації продукційних процесів.

Так, з представленого на рисунку 1.1.9 графіку видно, що деякі лінії суттєво відрізнялись від інших. Такі лінії як 9/IV/1, 9/IV/20, 9/IV/7, 9/IV/17, 9/IV/12, 9/II/15, 9/III/13, 9/IV/10, 9/IV/18 тощо розташовувались в верхній частині графіка, що може свідчити про максимальний характер розвитку ознак другого фактора – тобто ознак продуктивності колоса.

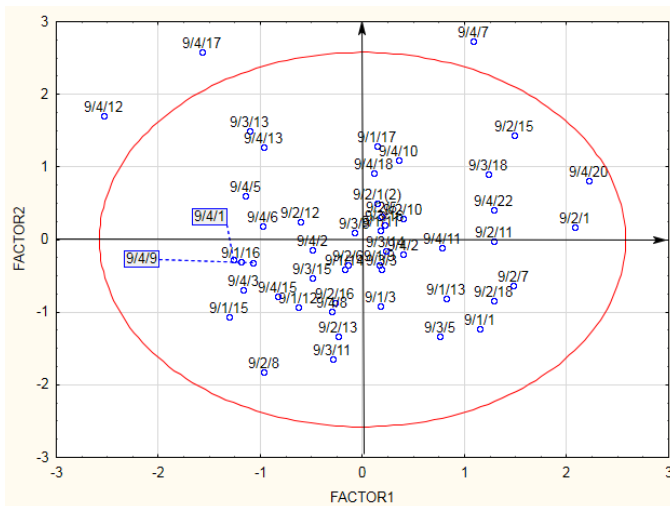


Рис. 1.1.9. Характер розташування трансресивних ліній пшениці в просторі головних факторів, 2016 р.

Деякі з вивчених ліній – 9/IV/12, 9/IV/17, 9/IV/7, 9/IV/20 мали найбільш специфічне розташування в просторі головних факторів ознак продуктивності, що може бути пов'язано з дуже специфічним типом організації продукційних процесів.

На підставі проведеного системного моделювання мінливості ознак продуктивності – кластерного та факторного аналізу, нами було виділено 9 ліній, які характеризувались максимальним рівнем розвитку таких ознак як – озерненість колоска та колоса, щільність колоса, маса колоса та зерна, індексу потенційної продуктивності колоса, атракції і зернової продуктивності колоса.

1.1.3. Морфологічні особливості рослин пшениці м'якої озимі відібрані за багатозерністю колоса

В 2017 р. в посівах виділених ліній, нами було проведено індивідуальний добір рослин за ознаками багатоквітковості, багатозерності і щільності колоса.

Аналіз характеру мінливості відібраних рослин за комплексом морфологічних ознак колоса показав, що переважна більшість з виділених рослин суттєво відрізнялася від контрольних рослин.

В результаті кластерного аналізу всієї сукупності відібраних рослин нами встановлено, що відібрані за озерненістю рослини характеризувались цінним комплексом інших ознак продуктивності (табл. 1.1.4).

Таблиця 1.1.4.

Середні для кластерів значення морфофізіологічних ознак у індивідуально відібраних рослин пшениці м'якої озимої, (2017 р.)

Ознаки	Кластер			
	1	2	3	4
Маса колоса, г	4,07	3,73	4,56	3,08
Довжина колоса, г	9,30	9,01	10,10	8,43
Кількість колосків колоса, шт	21,67	20,93	24,02	19,35
Кількість зерен колоса, шт	70,19	61,39	81,91	47,08
Маса зерна, г	3,04	2,72	3,52	2,14
Озерненість колоска, шт	3,25	2,96	3,41	2,46
Щільність колоса, шт/см	22,48	22,28	23,20	21,99
IPPS	52,79	44,99	63,62	33,12
ILSD	7,65	6,90	8,23	5,66
Кількість рослин в кластері	107 (б)	72 (к), 10 (б)	53 (б)	49 (к)

Практично всі відібрані рослини були об'єднані в два кластери 1 і 3. В межах першого кластера об'єдналися 107 рослин які були віднесені нами до багатозерних форм. Рослини цього кластеру мали високу озерненість колоска – 3,25 шт., кількість колосків в колосі – 21,67 шт., зерен в колосі – 70,19 шт., масу зерна – 3,04 г, масу колоса – 4,07 г. За всіма ознаками рослини цього кластера були більш продуктивними порівняно з контрольними рослинами другого і четвертого кластерів, але при цьому дещо поступалися рослинам об'єднаним в третьому кластері.

В результаті факторного аналізу встановлено, що всі ознаки продуктивності колоса можуть бути розділені на два фактори (табл. 1.1.5), при цьому перший фактор включає більшість структурних ознак продуктивності, а другий ознаки пов'язані з лінійними розмірами колоса та його щільністю. При цьому щільність колоса та індекс лінійної щільності колоса протиставляється

довжині колоса, тобто більш щільноколосі форми мають коротший колос, однак за рахунок підвищеної озерненості колоска можуть бути і більш продуктивними, як це було встановлено за результатами кластерного аналізу.

Таблиця 1.1.5.

Структура головних факторів мінливості морфофізіологічних ознак у індивідуально відібраних рослин пшениці м'якої озимої

Ознаки	Фактор	
	1	2
Маса колоса, г	0,794058	
Довжина колоса, см		0,804737
Кількість колосків, шт	0,685077	
Кількість зерен, шт	0,976197	
Маса зерна, г	0,900059	
Озерненість колоска, шт	0,751501	
Щільність колоса, шт/см		-0,823424
IPPS	0,878753	
ILSD		-0,777500
Частка дисперсії, %	53,13	25,57

В межах першого фактора найбільше навантаження мають кількість зерен та маса зерна з колоса, тобто саме цим ознакам належить найбільший вплив на формування продуктивності колоса. Однак, при цьому у багатозерних форм кількість зерен буде визначатися власне озерненістю колоска.

Таке припущення цілком підтверджується характером розташування контрольних та відібраних рослин в просторі головних факторів (рис. 1.1.10).

Переважає більшість відібраних рослин розташовується в правій частині факторного простору, в межах великого еліпса, в той час як контрольні рослини сконцентровані в протилежній частині простора головних факторів. Це однозначно свідчить про те, що відібрані рослини характеризуються максимальним рівнем розвитку всіх ознак продуктивності які входять до складу першого фактора – маси зерна і колоса, кількості зерен і озерненості колоска, індексу потенційної продуктивності колоса.

Таким чином, результати багатомірного моделювання мінливості морфологічних ознак продуктивності колоса свідчить про те, що відібрані за

ознакою багатозерності рослини суттєво відрізняються від контрольних рослин за комплексом ознак продуктивності.

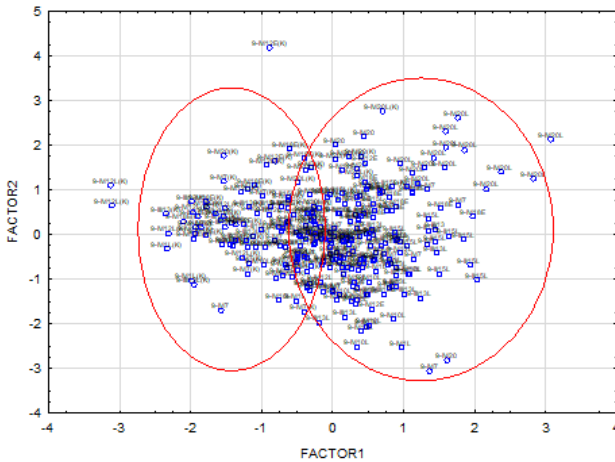


Рис. 1.1.10. Характер розташування контрольних та багатозерних рослин пшениці в просторі головних факторів

1.1.4. Характеристика кращих відібраних багатозерних форм за комплексом морфофізіологічних ознак продуктивності

В 2018 році нами було проведено порівняльне вивчення відібраних багатозерних рослин в їх потомствах. При цьому було виявлено, що переважна більшість ліній була представлена багатоквітковими формами зі збільшеною кількістю фертильних квіток.

В таблиці 1.1.6 наводиться характеристика відібраних багатоквіткових, багатозерних форм в порівнянні з контрольними рослинами цих же вихідних ліній. Аналіз даних таблиці свідчить про те, що відібрані лінії характеризуються суттєво вищим рівнем реалізації більшості ознак продуктивності колоса.

Так, для ліній відібраних з номерів 9/IV/7, 9/IV/20 та 9/IV/1 характерним було формування найбільшої маси зерен з колоса 3,4, 3,2 та 3,3г відповідно, що значно перевищувало їх контроль. При цьому вони характеризувались також

високим рівнем озернености колоса і колоска, при відносно невеликій кількості колосків в колосі.

Таблиця 1.1.6.

Середні значення ознак продуктивності колоса контрольних та відібраних багатозерних форм (2018 р)

Селекційний номер	Кількість ліній	Висота рослини, см	Довжина колоса, см	Кількість колосків, шт	Кількість зерен, шт	Маса колоса, г	Маса зерна, г	Озерненість колоса, шт
9/III/13 к		69,4	9,5	19,0	53,7	2,6	1,9	2,8
9/III/13	17	61,7	8,1	18,3	80,7	3,8	2,9	4,4
9/IV/12 к		75,6	10,5	18,8	51,8	2,7	2,0	2,7
9/IV/12	12	62,3	7,8	17,5	69,5	3,2	2,6	4,0
9/IV/7 к		72,2	9,3	18,4	54,3	3,1	2,3	2,9
9/IV/7	21	67,7	8,2	18,5	77,6	4,3	3,4	4,2
9/IV/18 к		65,7	9,2	18,3	58,1	3,3	2,8	3,2
9/IV/18	9	71,7	9,0	17,8	79,4	4,1	3,0	4,5
9/IV/20 к		93,3	11,2	19,8	65,6	3,2	2,1	3,3
9/IV/20	5	87,4	10,5	19,0	81,3	4,3	3,2	4,3
9/IV/17 к		75,8	8,9	18,8	48,8	2,9	2,0	2,6
9/IV/17	8	73,4	8,5	18,1	79,6	3,6	2,8	4,4
9/IV/1 к		77,6	8,5	18,3	56,7	3,1	2,0	3,1
9/IV/1	3	71,3	7,7	17,7	81,4	4,3	3,3	4,6

Максимальний рівень озерненості демонстрували відібрані рослини з ліній 9/III/13 – 4,4 шт, 9/IV/18 – 4,5 шт, 9/IV/17 – 4,4 шт, 9/IV/1 – 4,6 шт. Добори з цих ліній також мали максимальну кількість зерен в колосі і найбільшу масу колоса.

Необхідно відзначити, що основна частина відібраних ліній та їх контрольні варіанти відносилися до короткостеблового типу рослин, лише добори і контрольні рослини лінії 9/IV/20 можуть бути віднесені до середньорослого морфобіологічного типу.

Таким чином, відібрані нами рослини за ознакою озерненості колоска відрізняються від контрольних рослин за комплексом ознак продуктивності колоса. При цьому для цих форм було характерним формування щільного колоса, часто скверхедної форми.

Представлені на рисунках 1.1.11–1.1.18 фотографії колосся та колосків з відібраних багатозерних форм свідчать, що їх багатозерність в основному забезпечувалася формуванням багатоквіткових колосків в нижній та верхній частинах колоса.



Рис. 1.1.11. Щільноколосі багатоквіткові форми (а) та колосся контрольних форм лінії 9/IV/12



Рис. 1.1.12. Щільноколосі багатоквіткові форми відібрані з лінії лінії 9/III/13



Рис. 1.1.13. Щільноколосі, багатоквіткові форми, відібрані з лінії 9/IV/18



Рис. 1.1.14. Колосся контрольних рослин (а) та колоски середньої частини колоса багатозерних рослин (б), відібраних з лінії 9/IV/1

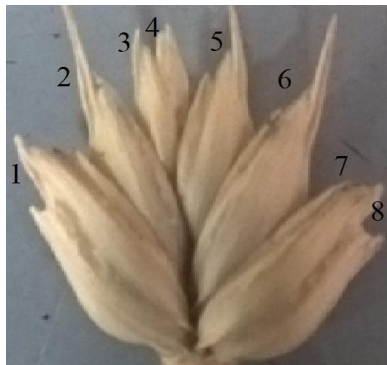


Рис. 1.1.15. Колоски середньої частини колоса багатоквіткових форм відібраних з лінії 9/III/13 (8 квіточок, з яких 6 фертильних)



Рис. 1.1.16. Колосок середньої частини колоса багатоквіткових форм відібраних з лінії 9/III/13 (9 квіточок, з яких 7 фертильних)



Рис. 1.1.17. Скверхедні багатозерні форми (а) та колосся контрольних рослин (б) лінії 9/IV/7



Рис. 1.1.18. Колоски середньої частини колоса багатозерних форм відібраних з лінії 9/IV/17

При вивченні багатозерних форм нами було проведено аналіз загальної кількості квіток в колосках нижньої, середньої та верхньої частини колоса. При цьому було встановлено, що у переважної частини багатозерних щільноколосих форм в середній частині колоса формувалось 7-9 квіток з яких 5-7 було фертильними, в нижній та верхній частині колоса колоски мали 6-7 квіток з яких 4-5 фертильні.

Представлені на рисунках 1.1.15, 1.1.16 та 1.1.18 колоски з середньої частини колоса добре ілюструють виявлену закономірність.

Таким чином, в результаті проведених досліджень з вивчення мінливості морфофізіологічних ознак продуктивності колоса у трансгресивних ліній та проведення індивідуального добору багатозерних форм нами було отримано широкий набір ліній пшениці м'якої які характеризуються комплексом селекційно цінних ознак продуктивності і були використані в подальшій селекційній роботі в якості батьківських форм для схрещування з сортами різних морфофізіологічних типів.

1.1.5. Мінливість та успадкування ознаки «багатоквітковість» у гібридів F₂ пшениці м'якої озимої

Виділені на попередньому етапі досліджень лінії з ознакою багатоквітковості були залучені в схрещування з сортами різних морфофізіологічних типів.

Мінливість морфофізіологічних ознак продуктивності колоса у гібридів F₂. Довжина колосу важливий елемент продуктивності колосу, який разом з щільністю впливає на його озерненість. Аналіз одержаних результатів вивчення характеру мінливості довжини колосу (табл. 1.1.6) свідчить, що за середнім значенням довжини колосу переважає гібридна комбінація Ленокс / 9/IV/7 Е (11,4 см). Усі вивчені гібриди F₂ мають близькі значення довжини колоса, лише у гібридної комбінації 9/IV/12 L / Молдова 7 воно нижче за інші (9,3 см). Необхідно відзначити, що у всіх комбінацій схрещувань ця ознака мала більш виражений прояв у гібридів порівняно з батьківськими формами.

Максимальні значення довжини колоса спостерігались у гібридних рослин в комбінації комбінації 9/III/13 L / КЮ-60 (14,7 см), а найбільш короткий колос в комбінаціях 9/IV/12 L / Молдова 7 та 9/IV/13 Е / Ленокс.

Таблиця 1.1.6.

Мінливість ознаки «довжина колосу» у батьківських компонентів і гібридів F₂ (2020 р.)

Комбінація	Середнє значення, см			Дисперсія вибірки			min			max		
	P♀	P♂	F ₂	P♀	P♂	F ₂	P♀	P♂	F ₂	P♀	P♂	F ₂
9/IV/13 Е / Ленокс	10,6± 0,4*	11,6± 0,4	11,2± 0,1	1,9	1,2	2,0	9,0	10,4	7,5	13,0	13,0	14,5
9/IV/7 Е / Lyrika	8,5± 0,3	10,3± 0,3	11± 0,1	0,2	0,8	1,7	7,5	8,5	8,5	10,0	11,5	15
9/III/13 L / КЮ-60	8,9± 0,2	10,7± 0,1	10,5± 0,1	0,5	1,2	1,5	9,0	10,0	8,0	11,0	11	14,7
9/IV/12 L / Молдова 7	8,1± 0,2	9,0± 0,2	9,3± 0,1	0,5	0,3	0,7	7,0	8,0	7,5	9,0	9,5	11
Рос. Тар. / 9/IV/12 L	9,5± 0,3	8,1± 0,2	10,9± 0,1	0,7	0,5	0,7	8,0	7,0	9,0	11,0	9,0	12,5
КЮ-60 / 9/IV/12 L	10,7± 0,1	8,1± 0,2	11,2± 0,2	0,1	0,5	1,1	10,0	7,0	9,5	11,0	9,0	13
Ленокс / 9/IV/7 Е	11,6± 0,4	8,5± 0,3	11,4± 0,3	1,3	0,2	5,8	10,4	7,5	8,5	13,0	10,0	15

Примітка – тут і надалі, середнє значення ± стандартна похибка середнього.

Аналіз рівня дисперсії у гібридів показує, що в комбінації Ленокс / 9/IV/7 E, мінливість довжини колоса у гібридних рослин суттєво перевищувала таку у вихідних форм. Так, у гібрида вона становила 5,8, в той час як батьки мали значення дисперсії на рівні Ленокс – 1,3, а багатоквіткова форма 9/IV/7 E – 0,2. В цілому мінливість довжини колоса була вищою в гібридних популяціях в порівнянні з вихідними батьківськими формами.

Найбільший розмах варіювання ознаки спостерігався в комбінації 9/IV/13 E / Ленокс 7 см.

Кількість колосків колоса також суттєво впливає на загальну продуктивність колоса, рослини і сорта в цілому. З наведених у таблиці 1.1.7 даних можна виділити гібриди F₂ з комбінацій 9/IV/13 E / Ленокс, 9/IV/7 E / Луґіка та Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L, у яких було спостерігався максимальний прояв кількості колосків з колоса – 27 шт. Для комбінацій 9/IV/13 E / Ленокс, 9/IV/7 E / Луґіка та 9/III/13 L / КЮ-60 був характерним високий інтервал мінливості та відповідно мінімальний рівень прояву ознаки у деяких рослин популяції.

Таблиця 1.1.7.

Мінливість ознаки «кількість колосків колоса» у батьківських компонентів і гібридів F₂, (2020 р.)

Комбінація	Середнє значення, шт			Дисперсія вибірки			min			max		
	P♀	P♂	F ₂	P♀	P♂	F ₂	P♀	P♂	F ₂	P♀	P♂	F ₂
9/IV/13 E / Ленокс	23± 0,42	20,6± 0,5	21,5± 0,23	1,8	2,5	5,0	21	19	17	25	23	27
9/IV/7 E / Луґіка	21,9± 0,38	19,2± 0,3	21,6± 0,2	1,4	1,1	2,3	20	17	17	23	21	27
9/III/13 L / КЮ-60	23,8± 0,6	21,6± 0,3	22,0± 0,16	3,7	0,9	2,9	21	21	17	27	23	25
9/IV/12 L Молдова 7	21,6± 0,5	18,4± 0,5	21,3± 0,19	2,7	2,7	3,2	19	17	19	23	21	25
Рос. Тар. / 9/IV/12 L	20,6± 0,7	21,6± 0,5	23± 0,36	5,2	2,7	4,8	17	19	19	25	23	27
КЮ-60 / 9/IV/12 L	21,6± 0,3	21,6± 0,5	22,4± 0,4	0,9	2,7	3,9	21	19	19	23	23	25
Ленокс / 9/IV/7 E	20,6± 0,5	21,9± 0,4	21,8± 0,27	2,5	1,4	2,3	19	20	19	23	23	24

Аналіз прояву ознаки у батьківських компонентів свідчить, що багатоквіткові форми перевищували сорти, використані у схрещуваннях, за кількістю колосків колоса. Так, мінімальні значення мали батьківські форми в комбінаціях КЮ-60 / 9/IV/12 L та 9/IV/13 E / Ленокс, де сорти порівняно з багатоквітковими формами поступались останнім на 2 колосаки на колос. значення. При цьому максимальний прояв мали багатоквіткові форми, що свідчить про переваги багатоквіткових форм над сортами зі звичайним морфотипом колоса.

Таблиця 1.1.8.

Мінливість ознаки «маса колоса» у батьківських компонентів і гібридів F₂, (2020 р.)

Комбінація	Середнє значення, г			Дисперсія вибірки			min			max		
	P♀	P♂	F ₂	P♀	P♂	F ₂	P♀	P♂	F ₂	P♀	P♂	F ₂
9/IV/13 E / Ленокс	3,0± 0,2	2,9± 0,2	3,4± 0,1	0,3	0,4	0,5	2,4	2,1	1,8	3,8	4,1	5,2
9/IV/7 E / Lyrika	2,5± 0,2	2,7± 0,2	3,8± 0,1	0,03	0,3	0,7	2,3	2	2,4	4	3,8	9,6
9/III/13 L / КЮ-60	2,9± 0,2	3,5± 0,2	3,4± 0,1	0,2	0,2	0,5	2,2	2,6	2,0	3,5	4,2	5,5
9/IV/12 L Молдова 7	2,3± 0,1	2,6± 0,2	3,1± 0,1	0,1	0,4	0,3	1,8	1,9	2,0	2,9	4,0	4,7
Рос. Тар. / 9/IV/12 L	2,9± 0,2	2,3± 0,1	4,0± 0,1	0,2	0,1	0,6	2,5	1,8	2,0	4,1	2,9	5,4
КЮ-60 / 9/IV/12 L	3,5± 0,2	2,3± 0,1	4,1± 0,1	0,1	0,1	0,5	2,6	1,8	2,8	4,2	2,9	5,4
Ленокс / 9/IV/7 E	2,9± 0,2	2,5± 0,2	3,9± 0,1	0,4	0,03	0,4	2,1	2,3	2,6	4,1	4,0	5,4

Серед гібридів максимальне значення мали рослини F₂ комбінації Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L – 23 шт, а мінімальне 9/IV/12 L / Молдова 7 – 21,25 шт. Найбільший рівень дисперсії мали гібридні популяції комбінації 9/IV/13 E / Ленокс – 5,0, а найнижчий – 9/IV/7E/ Lyrika та Ленокс/9/IV/7 E – 2,3.

Маса колосу важлива складова продуктивності рослини (табл. 1.1.8). Серед представлених комбінацій і гібридів усі 7 гібридів по середньому значенню перевищують вихідні форми. Так, особливу увагу необхідно звернути на комбінацію КЮ-60 / 9/IV/12 L (КЮ-60 – 3,5; 9/IV/12 L – 2,3 г), в якій середнє значення ознаки – 4,1 г, на відміну від 9/IV/13 E / Ленокс (9/IV/13 E – 3,0;

Ленокс – 2,9 г), який хоть і перевибив батьківські форми, на фоні інших гібридів показав найменше значення – 3,4 г.

Дисперсія також піддалася збільшенню, у порівнянні з батьківськими формами. Так, можна відмітити гібрид 9/IV/7 E/Лугіка (0,7) та Росинка Тарасовская/9/IV/12 L (0,6), які значно переважають над вихідними формами.

Необхідно відзначити, що збільшилась мінімальна і максимальна маса колосу по відношенню до батьків. Серед гібридів можна виділити комбінацію 9/IV/7 E / Лугіка у якої гібридні рослини мали максимальний прояв 9,6 г, це найбільше значення серед усіх вивчених батьків і гібридів.. По відношенню до батьківських компонентів, гібриди з усіх комбінацій перевищували їх. Максимальне перевищення по відношенню до батьків мали рослини гібридної комбінації 9/III/13 L / КЮ-60 (5,5г) та 9/IV/7 E / Лугіка (9,6 г), які переважають батьків в 1,5 та 2 рази відповідно.

Аналіз даних представлених в таблиці 1.1.9 свідчить, що у всіх гібридів рівень мінливості ознаки «кількість зерен з колоса» суттєво перевищував такий у батьківських форм. Так, дисперсія для гібридів становила 86-250, в той час як у батьківських форм 8,3-112.

Таблиця 1.1.9.

Мінливість ознаки «кількість зерен з колоса» у батьківських компонентів і гібридів F₂, (2020 р.)

Комбінація	Середнє значення, шт			Дисперсія вибірки			min			max		
	P♀	P♂	F ₂	P♀	P♂	F ₂	P♀	P♂	F ₂	P♀	P♂	F ₂
9/IV/13 E / Ленокс	54,5± 3,04	58± 3,1	65,3± 1,54	92,3	112	250,6	40	45	25	71	74	102
9/IV/7 E / Лугіка	39,9± 3,3	54,3± 2,3	65,9± 1,13	8,3	54,0	126,6	41	44	33	75	67	88
9/III/13 L / КЮ-60	70,9± 4,1	59,6± 1,5	58,9± 1,1	165,7	21,8	135,3	48	54	35	88	66	86
9/IV/12 L Молдова 7	42,0± 2,3	48,3± 2,9	59,0± 0,04	50,7	95,6	95,6	28	38	34	53	67	83
Рос. Тар. / 9/IV/12 L	49,6± 2,9	42,0± 2,3	75,9± 2,6	85,4	50,7	240,7	41	28	41	71	53	100
КЮ-60 / 9/IV/12 L	59,6± 1,5	42,0± 2,3	68,7± 1,9	21,8	50,7	87,5	54	28	55	66	53	88
Ленокс / 9/IV/7 E	58,0± 3,1	39,9± 3,3	66,4± 1,6	112	8,3	86,0	45	41	49	74	75	84

У результаті дослідження встановлено, що усі гібриди значно переважають батьківські компоненти (у 1,5-2 рази) за всіма показниками, що говорять про доцільність використання багатоквіткових форм, які мають у своїх колосах більшу кількість зерен, що прямо впливає на врожайність.

Маса зерен з колоса досить важливий показник, який разом з кількістю зерен по суті і визначає продуктивність колоса і рослини. Серед вивчених комбінацій можна відзначити приріст середнього значення маси у всіх комбінаціях, у порівнянні з батьками (табл. 1.1.10). Якщо порівнювати гібриди між собою, то особливу увагу треба звернути на КЮ-60/9/IV/12 L (3,0 г) та Росинка Тарасовская/9/IV/12 L (3,2 г).

Аналіз дисперсії не виявив особливих змін у гібридів. Майже всі значення гібридів нижчі за батьківські.

Таблиця 1.1.10.

Мінливість ознаки «маса зерен» у батьківських компонентів і гібридів F₂, (2020 р.)

Комбінація	Середнє значення, г			Дисперсія вибірки			min			max		
	P♀	P♂	F ₂	P♀	P♂	F ₂	P♀	P♂	F ₂	P♀	P♂	F ₂
9/IV/13 E / Ленокс	2,2± 0,13	2,2± 0,2	2,3± 0,05	0,9	0,2	0,3	1,6	1,4	1,0	2,9	2,8	3,5
9/IV/7 E / Луріка	1,7± 0,1	2,04± 0,1	2,7± 0,04	0,04	0,21	0,2	1,6	1,4	2,0	2,9	2,8	4,1
9/III/13 L / КЮ-60	2,2± 0,1	2,5± 0,1	2,6± 0,05	0,08	0,19	0,3	1,6	1,7	1,0	2,7	3,2	4,1
9/IV/12 L Молдова 7	1,7± 0,1	1,8± 0,1	2,3± 0,04	0,06	0,18	0,1	1,2	1,4	1,2	2,0	2,5	3,1
Рос. Тар. / 9/IV/12 L	2,2± 0,1	1,8± 0,07	3,2± 0,1	0,08	0,1	0,4	1,2	1,2	1,6	2,9	2,0	4,2
КЮ-60 / 9/IV/12 L	2,6± 0,1	1,7± 0,08	3,0± 0,1	0,19	0,1	0,2	1,7	1,2	2,2	3,2	2,0	3,7
Ленокс / 9/IV/7 E	2,2± 0,1	1,7± 0,1	2,8± 0,1	0,24	0,04	0,2	1,4	1,6	1,9	2,8	2,9	3,6

Збільшився інтервал у гібридів, що спровокувало появу мінімальних значень маси зерез з колоса, нижчих за батьківські форми. Так можна назвати гібрид 9/III/13 L/КЮ-60 (1 г), батьки якого мали мінімальну масу колоса 1,6 та 1,7 відповідно. Але збільшення інтервалу не тільки негативно вплинуло на масу

зерен з колоса, а й позитивно. Особливо відрізняється гібрид Росинка Тарасовская/9/IV/12 L (4,2 г), який переважає вихідні форми майже у 2 рази, 2,9 г та 2 г відповідно.

Ознака «озерненість колоска» безпосередньо пов'язана з «багатоквітковістю», тобто кількістю фертильних квіток в колоску. В межах продуктивності колоса вона сильно пов'язана з кількістю зерен з колоса та кількістю колосків. Виявлені тенденції мінливості цих ознак в цілому мали місце і для озерненості колоска (табл. 1.1.11).

Майже усі гібриди перевищують батьківські форми, але у порівнянні з іншими гібридами можна виділити гібрид Росинка Тарасовская/9/IV/12 L (3,3 г), значення якого більше за інших гібридів. Ознак, найменша озерненість також була присутня у 9/III/13 L/КЮ-60 (2,7 г), середнє значення якого не було більшим за батьківські форми.

Дисперсія показала відносно стабільні показники. Гібриди мало чим відрізнялися від батьківських форм. Винятком може стати лише Росинка Тарасовская/9/IV/12 L (0,4) та 9/IV/13 E / Ленокс (0,4), у яких значення вище за батьківські.

Таблиця 1.1.11.

Мінливість ознаки «озерненість колоска» у батьківських компонентів і гібридів F₂ (2020 р.)

Комбінація	Середнє значення, шт			Дисперсія вибірки			min			max		
	P♀	P♂	F ₂	P♀	P♂	F ₂	P♀	P♂	F ₂	P♀	P♂	F ₂
9/IV/13 E / Ленокс	2,3± 0,1	2,8± 0,1	3,0± 0,06	0,1	0,13	0,4	1,9	2,4	1,5	2,8	3,5	4,5
9/IV/7 E / Лугіка	2,7± 0,2	2,9± 0,1	3,1± 0,1	0,4	0,11	0,3	1,8	2,4	1,5	3,6	3,4	4,4
9/III/13 L / КЮ-60	3,02± 0,2	2,8± 0,1	2,7± 0,05	0,5	0,02	0,3	1,9	2,6	1,6	4,2	3,05	4,3
9/IV/12 L Молдова 7	2,0± 0,14	2,7± 0,1	2,8± 0,04	0,2	0,15	0,2	1,2	2,2	1,8	2,8	3,5	4,0
Рос. Тар. / 9/IV/12 L	2,4± 0,2	2,0± 0,1	3,3± 0,1	0,2	0,2	0,4	1,8	1,2	1,6	3,4	2,8	4,3
КЮ-60 / 9/IV/12 L	2,8± 0,1	2,0± 0,1	3,1± 0,1	0,02	1,2	0,2	2,6	1,2	2,3	3,0 5	2,8	4,2
Ленокс / 9/IV/7 E	2,8± 0,1	2,7± 0,2	3,0± 0,1	0,1	0,4	0,2	2,4	1,8	2,1	3,5	3,6	3,7

Завдяки збільшенню інтервалу мала місце і поява різних значень озерненості. Так, з'явилися мінімальні (9/IV/13 E / Ленокс – 1,5 шт; 9/IV/7E / Луґіка – 1,5 шт) та максимальні (9/IV/13 E / Ленокс – 4,5 г) Заявлені гібриди мали в основному більші значення озерненості, у порівнянні з батьківськими формами. Однак, присутні і комбінації, де показники нижчі, такі як 9/IV/13 E/ Ленокс, 9/IV/7E/Луґіка та 9/III/13 L/КЮ-60.

Наявність серед гібридних популяції рослин з кількістю зерен в колоску більше ніж 3,5 свідчить про прояв ознаки «багатоквітковості» у гібридів F₂. Тобто, для цих рослин характерним є формування колосків в яких розвивається більше 4 фертильних квіток. Так максимальний прояв ознака мала у рослин комбінації 9/IV/13 E / Ленокс – 4,5 шт.

Трансгресивна мінливість у гібридів F₂ за ознаками продуктивності колоса. Вивчення трансгресивної мінливості передбачає використання таких показників як частота та ступінь трансгресій, які характеризують появу форм, що перевищують батьків за проявом тих чи інших ознак.

Аналіз експериментальних результатів вивчення частоти та ступеню трансгресій за довжиною колоса свідчить, що в усіх комбінаціях схрещувань багатоквіткових форм з сортами спостерігається трансгресивна мінливість (табл. 1.1.12). Максимальна частота появи трансгресій відмічена у комбінації Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L – 61,1%, у порівнянні з іншими гібридами, а найменша - 9/IV/7 E/Луґіка – 6,0%.

Найбільший ступінь трансгресії за «довжиною колоса» спостерігався у комбінації 9/III/13 L / КЮ-60 – 23,64, а найменша в гібридній комбінації 9/IV/13 E / Ленокс – 7,69.

У комбінації 9/III/13 L / КЮ-60 трансгресія за кількістю колосків відсутня, оскільки жодна з гібридних рослин не перевищувала середнього значення трьох кращих батьківської форми з ознакою «багатоквітковість» (9/III/13 L / КЮ-60) (табл. 1.1.13).

Таблиця 1.1.12.

Частота та ступінь трансгресивної мінливості у гібридів F₂
за довжиною колоса, 2020 р.

Комбінація	P♀	F ₂	P♂	F ₂	
				Tч	Tс
9/IV/13 E / Ленокс	<u>10,58±0,364</u> 11,69*	<u>11,23±0,137</u> 14,3	<u>11,64±0,354</u> 13	15,1	7,7
9/IV/7 E / Lyrika	<u>8,85±0,26</u> 9,87	<u>11±0,13</u> 14,8	<u>10,32±0,28</u> 11,7	6,0	12,4
9/III/13 L / КЮ-60	<u>9,92±0,21</u> 10,67	<u>10,49±0,11</u> 12,87	<u>10,7±0,11</u> 11	23,1	23,64
9/IV/12 L / Молдова 7	<u>8,1±0,23</u> 8,83	<u>9,27±0,09</u> 11	<u>9,02±0,16</u> 9,5	29,9	15,8
Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L	<u>9,5±0,27</u> 10,5	<u>10,9±0,13</u> 11,83	<u>8,1±0,23</u> 8,83	61,1	15,8
КЮ-60 / 9/IV/12 L	<u>10,7±0,11</u> 11	<u>11,2±0,21</u> 13	<u>8,1±0,23</u> 8,83	40,0	18,2
Ленокс / 9/IV/7 E	<u>11,64±0,354</u> 13	<u>11,37±0,29</u> 14,17	<u>8,85±0,26</u> 9,87	12,9	12,8

Примітка – тут і надалі, знаменник – найбільше значення гібрида, чисельник-середнє значення та стандартна похибка.

Таблиця 1.1.13.

Частота та ступінь трансгресивної мінливості у гібридів F₂
за кількістю колосків з колоса, (2020 р.)

Комбінація	P♀	F ₂	P♂	F ₂	
				Tч	Tс
9/IV/13 E / Ленокс	<u>23±0,36</u> 24,33	<u>21,5±0,22</u> <u>25,67</u>	<u>20,6±0,5</u> 22,33	12,26	5,50
9/IV/7 E / Lyrika	<u>21,9±0,38</u> 23	<u>21,62±0,2</u> 26,33	<u>19,2±0,33</u> 20,33	40,00	14,48
9/III/13 L / КЮ-60	<u>23,8±0,6</u> 25,67	<u>22,01±0,16</u> 25,0	<u>21,6±0,3</u> 23	-	-
9/IV/12 L Молдова 7	<u>21,6±0,52</u> 23	<u>21,25±0,19</u> 25	<u>18,4±0,66</u> 20,33	32,18	8,70
Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L	<u>20,6±0,72</u> 23	<u>23±0,37</u> 26,33	<u>21,6±0,52</u> 23	63,89	14,48
КЮ-60 / 9/IV/12 L	<u>21,6±0,3</u> 23	<u>22,36±0,4</u> 25	<u>21,6±0,52</u> 23	56	8,70
Ленокс / 9/IV/7 E	<u>20,6±0,5</u> 22,33	<u>21,84±0,27</u> 23,67	<u>21,9±0,38</u> 23	51,6	2,90

Найбільша частота трансгресій за кількістю колосків відмічена в комбінації Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L – 63,9%, а найменша частота - 9/IV/13 E / Ленокс – 12,3%

Максимальний ступінь трансгресій спостерігався в комбінації 9/IV/7 E / Луґіка та Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L – 14,5. Найменший ступінь - Ленокс / 9/IV/7 E – 2,90.

За масою колоса в усіх комбінаціях схрещувань спостерігалась поява трансгресивних форм (табл. 1.1.14). Найбільша частота трансгресії у комбінації Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L - 72,2%, а найменша - 9/IV/13 E / Ленокс – 26,42%. Найбільший ступінь трансгресії 9/IV/7 E / Луґіка 78,76. Найменший - Ленокс / 9/IV/7 E – 27,7. Разом з тим в комбінації 9/III/13 L / КЮ-60 трансгресії за даною ознакою були відсутні, в той час як материнська форма в даній комбінації мала максимальний прояв ознаки серед усіх батьківських форм.

Таблиця 1.1.14.

Частота та ступінь трансгресивної мінливості у гібридів F₂
за масою колоса, (2020 р)

Комбінація	P♀	F ₂	P♂	F ₂	
				Tч	Tс
9/IV/13 E / Ленокс	$\frac{2,96 \pm 1,16}{3,53}$	$\frac{3,38 \pm 0,07}{5,3}$	$\frac{2,9 \pm 0,2}{3,36}$	26,42	29,68
9/IV/7 E / Луґіка	$\frac{2,99 \pm 0,2}{3,37}$	$\frac{3,76 \pm 0,08}{6,9}$	$\frac{2,73 \pm 0,17}{3,4}$	35,00	78,76
9/III/13 L / КЮ-60	$\frac{2,9 \pm 0,15}{3,4}$	$\frac{3,42 \pm 0,07}{5,3}$	$\frac{3,52 \pm 0,15}{4}$	17,09	32,5
9/IV/12 L / Молдова 7	$\frac{2,34 \pm 0,01}{2,7}$	$\frac{3,13 \pm 0,06}{4,6}$	$\frac{2,61 \pm 0,2}{2,73}$	64,37	58,6
Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L	$\frac{3,01 \pm 0,16}{3,63}$	$\frac{4,05 \pm 0,13}{5,3}$	$\frac{2,34 \pm 0,01}{2,7}$	72,20	45,9
КЮ-60 / 9/IV/12 L	$\frac{3,52 \pm 0,15}{4}$	$\frac{4,12 \pm 0,13}{5,27}$	$\frac{2,34 \pm 0,01}{2,7}$	56,00	31,67
Ленокс / 9/IV/7 E	$\frac{2,9 \pm 0,2}{3,36}$	$\frac{3,87 \pm 0,12}{5,067}$	$\frac{2,99 \pm 0,2}{3,37}$	38,71	27,7

Найбільша частота трансгресії за кількістю зерен з колоса (табл. 1.1.15) була відмічена в комбінації КЮ-60 / 9/IV/12 L - 68%, а найменша – 9/III/13 L / КЮ-60 - 0,85%. Отже за кількістю зерен з колоса, ознакою яка пов'язана з багатоквітковістю, практично в усіх комбінаціях спостерігалась висока трансгресивна мінливість. Найбільш перспективними комбінаціями для добору

трансгресивних форм з високою озеренністю колоса є КЮ-60 / 9/IV/12 L, Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L, 9/IV/13 E / Ленокс.

Таблиця 1.1.15.

Частота та ступінь трансгресивної мінливості у гібридів F₂ за кількістю зерен з колоса, (2020 р.)

Комбінація	P♀	F ₂	P♂	F ₂	
				Тч	Тс
9/IV/13 E / Ленокс	<u>54,5±0,038</u> 64,33	<u>65,028±1,54</u> 99,33	<u>57±3,12</u> 64	40,56	45,43
9/IV/7 E / Lyrika	<u>58,1±3,29</u> 70	<u>65,9±1,13</u> 86,667	<u>54,3±2,32</u> 62,33	34,0	22,23
9/III/13 L / КЮ-60	<u>70,9±4,07</u> 85	<u>58,9±1,08</u> 85,33	<u>59,6±1,48</u> 65	0,85	0,39
9/IV/12 L / Молдова 7	<u>42±2,25</u> 49,3	<u>59,3±1,05</u> 74,67	<u>50,3±2,9</u> 61	36,78	32,24
Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L	<u>49,6±2,9</u> 60,6	<u>75,86±2,59</u> 97,67	<u>42±2,25</u> 49,3	8,33	62,64
КЮ-60 / 9/IV/12 L	<u>59,6±1,48</u> 65	<u>68,68±1,87</u> 85	<u>42±2,25</u> 49,3	68,0	30,77
Ленокс / 9/IV/7 E	<u>57±3,12</u> 64	<u>66,42±1,67</u> 79,67	<u>58,1±3,29</u> 70	32,28	11,16

Таблиця 1.1.16

Частота та ступінь трансгресивної мінливості у гібридів F₂ за масою зерна з колоса, (2020 р.)

Комбінація	P♀	F ₂	P♂	F ₂	
				Тч	Тс
9/IV/13 E / Ленокс	<u>2,19±0,13</u> 2,37	<u>2,32±0,05</u> 3,47	<u>2,18±0,16</u> 2,77	17,90	22,50
9/IV/7 E / Lyrika	<u>2,13±0,14</u> 2,6	<u>2,7±0,04</u> 3,87	<u>2,04±0,14</u> 2,63	43,00	39,77
9/III/13 L / КЮ-60	<u>70,9±4,07</u> 2,47	<u>2,55±0,05</u> 3,87	<u>2,57±0,14</u> 3	1,70	33,33
9/IV/12 L / Молдова 7	<u>1,67±0,08</u> 1,9	<u>2,3±0,04</u> 3,03	<u>1,84±0,11</u> 2,27	22,99	33,80
Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L	<u>2,11±0,13</u> 2,5	<u>3,17±0,1</u> 4,17	<u>1,67±0,08</u> 1,9	88,33	64,50
КЮ-60 / 9/IV/12 L	<u>2,57±0,14</u> 3	<u>3±0,09</u> 3,63	<u>1,67±0,08</u> 1,9	52,00	23,33
Ленокс / 9/IV/7 E	<u>2,18±0,16</u> 2,77	<u>2,8±0,08</u> 3,57	<u>2,13±0,14</u> 2,6	45,16	25,90

Найбільший ступінь трансгресії мали гібридні рослини комбінації Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L - 62,64, а найменший - 9/III/13 L / КЮ-60 - 0,39.

Вивчення трансресивної мінливості за масою зерна з колоса (табл. 1.1.16) показало, що в переважній більшості комбінацій схрещувань спостерігалась поява трансресивних форм з високою частотою та ступенем.

Так, найбільша частота трансресії була в комбінації – Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L – 88,33%, а найменша у 9/III/13 L / КЮ-60 – 1,7 %. Найбільший ступінь трансресії також у Росинка Тарасовская x 9/IV/12 L – 64,5, найменший у 9/IV/13 E / Ленокс – 22,5.

З проведеного аналізу можна відзначити, що гібридна популяція комбінації Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L в порівнянні з іншими комбінаціями була насичена формами, які суттєво відрізняються від вихідних батьківських форм.

Основною ознакою, за якою ми можемо оцінити наявність багатоквіткових форм в гібридних популяціях є озереність колоска. Одержані результати з вивчення трансресивної мінливості у гібридів F₂ за озереністю колоска свідчать, що в переважній комбінації схрещувань ознака «багатоквітковості» проявляється в другому поколінні (табл. 1.1.17).

Таблиця 1.1.17

Частота та ступінь трансресивної мінливості у гібридів F₂ за озереністю колоска, (2020 р.)

Комбінація	P♀	F ₂	P♂	F ₂	
				Tч	Tс
9/IV/13 E / Ленокс	<u>2,19±0,13</u> 2,37	<u>2,32±0,05</u> 3,47	<u>2,18±0,16</u> 2,77	17,90	22,50
9/IV/7 E / Луґіка	<u>2,13±0,14</u> 2,6	<u>2,7±0,04</u> 3,87	<u>2,04±0,14</u> 2,63	43,00	39,77
9/III/13 L / КЮ-60	<u>70,9±4,07</u> 2,47	<u>2,55±0,05</u> 3,87	<u>2,57±0,14</u> 3	1,70	33,33
9/IV/12 L / Молдова 7	<u>1,67±0,08</u> 1,9	<u>2,3±0,04</u> 3,03	<u>1,84±0,11</u> 2,27	22,99	33,80
Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L	<u>2,11±0,13</u> 2,5	<u>3,17±0,1</u> 4,17	<u>1,67±0,08</u> 1,9	88,33	64,50
КЮ-60 / 9/IV/12 L	<u>2,57±0,14</u> 3	<u>3±0,09</u> 3,63	<u>1,67±0,08</u> 1,9	52,00	23,33
Ленокс / 9/IV/7 E	<u>2,18±0,16</u> 2,77	<u>2,8±0,08</u> 3,57	<u>2,13±0,14</u> 2,6	45,16	25,90

Найбільша частота трансресії у комбінації Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L – 75, а найменша - 9/III/13 L / КЮ-60 – 0,85. Найбільший ступінь трансресії

також спостерігався в комбінації Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L – 40,6. Аналогічно, як і з частотою найменший ступінь у 9/III/13 L / КЮ-60 – 3,46.

Вважається, що саме два верхніх листки в основному забезпечують пластичними речовинами процеси формування і наливу зерна. Тому з точки зору вивчення мінливості продуктивності колоса у гібридів важливим є встановлення характеру трансгресивної мінливості за цією ознакою, оскільки саме вона може бути одним з лімітуючих факторів, що обмежує формування багатозерного колоса.

В результаті проведених досліджень встановлено, що всі з вивчених гібридних комбінацій характеризувались високими показниками трансгресивної мінливості площі двох верхніх листків (табл. 1.1.18).

Таблиця 1.1.18

Частота та ступінь трансгресивної мінливості у гібридів F₂ за сумарною площею першого і другого листка, (2020 р.)

Комбінація	P♀	F ₂	P♂	F ₂	
				Тч	Тс
9/IV/13 E / Ленокс	<u>58,87±3,29</u> 72,2	<u>60,38±1</u> 89,9	<u>48,7±2,65</u> 58,7	10,38	24,4
9/IV/7 E / Lyrika	<u>50,38±2,44</u> 59,49	<u>59,33±0,96</u> 81,57	<u>39,39±3,36</u> 51,38	37,0	30,97
9/III/13 L / КЮ-60	<u>53,3±1,4</u> 72,2	<u>58,56±0,96</u> 81,4	<u>55,68±2,16</u> 62,8	31,6	28,1
9/IV/12 L / Молдова 7	<u>47,2±2,6</u> 55,55	<u>56,1±0,9</u> 72,29	<u>42,57±2,47</u> 49,29	44,83	23,55
Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L	<u>44,49±2,19</u> 46,34	<u>65,02±2,29</u> 92,35	<u>47,2±2,6</u> 55,55	69,4	67,08
КЮ-60 / 9/IV/12 L	<u>55,68±2,16</u> 62,8	<u>60,87±1,9</u> 76,16	<u>47,2±2,6</u> 55,55	36,	18,89
Ленокс / 9/IV/7 E	<u>48,7±2,65</u> 58,7	<u>59,69±2,03</u> 81	<u>50,38±2,44</u> 59,49	35,5	31,03

Найбільша частота трансгресії - Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L – 69,4. Найменша – 9/IV/13 E / Ленокс – 10,38. Найбільша ступінь також Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L – 67,08. Найменша – 9/IV/13 E / Ленокс – 24,4.

Окрім вивчення власне ознак продуктивності колоса, нами було розраховано ряд селекційних індексів. У селекційній практиці відомо цілий ряд селекційних індексів, до складу яких входить комплекс ознак вегетаційних і репродуктивних частин рослин.

Селекційний індекс є одним із поширених методів, що підвищує ефективність селекційних доборів за допомогою додаткової інформації про вторинні маркерні ознаки. Індексна селекція відкриває широкі можливості аналізу мінливості та успадкування кількісних ознак, визначає шляхи пошуку та добору продуктивних генотипів і дає змогу знайти такі ознаки, які можуть бути використанні для індивідуального і групового добору на ранніх етапах селекції на продуктивність.

Кількісними ознаками займаються не тільки генетики рослин, а й фізіологи. На відміну від генетиків, які, крім кількісних, досліджують в основному генетику якісних ознак, фізіологи рослин надмолекулярного рівня вивчають лише кількісні ознаки, при цьому традиційно тільки у вигляді індексів. Для селекції багато важливіше створення експресних методів точної ідентифікації семи головних фізіолого-генетичних систем, що підвищують врожай у даному конкретному середовищі, а не генетична характеристика кількісної ознаки, яка обов'язково зміниться в іншому середовищі.

З представлених в таблиці 1.1.19 даних видно, що за індексом потенційної продуктивності спостерігалась висока частота та ступінь трансгресій в усіх комбінаціях схрещувань. Найбільша частота трансгресій спостерігалась в комбінації – Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L – 80,56%, а найменша частота – 9/III/13 L / КЮ-60 – 1,71%. Найбільший ступінь трансгресій - Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L – 129,8, а найменший ступінь – 9/III/13 L / КЮ-60 – 6,4.

Вивчення індексу лінійної щільності колоса, дозволяє врахувати не тільки кількість колосків на довжину колоса, а й враховує кількість зерен з колоса, тобто непрямим чином буде пов'язаний з багатоквітковістю колоса (табл. 1.1.20).

Найбільша частота трансгресій спостерігалась в комбінації – КЮ-60 / 9/IV/12 L – 56,0%, а найменша частота – 9/III/13 L / КЮ-60 – 24,78%. Максимальний ступінь трансгресій спостерігався в комбінації – 9/IV/13 E / Ленокс – 61,2, а найменший – 9/III/13 L / КЮ-60 – 20,2.

Таблиця 1.1.19

Частота та ступінь трансгресивної мінливості у гібридів F₂ індексу потенційної продуктивності колоса, (2020 р.)

Комбінація	P♀	F ₂	P♂	F ₂	
				Tч	Tс
9/IV/13 E / Ленокс	<u>40,58±2,89</u> 74,73	<u>44,97±1,28</u> 74,7	<u>42,8±2,46</u> 51,87	26,4	38,99
9/IV/7 E / Lyrika	<u>41,48±2,49</u> 67,66	<u>48,31±1</u> 67,66	<u>40,56±2,09</u> 46,95	34	30,55
9/III/13 L / КЮ-60	<u>53,9±3,29</u> 64,22	<u>44,2±0,97</u> 64,22	<u>43,4±1,6</u> 49,04	1,71	6,4
9/IV/12 L / Молдова 7	<u>30,05±1,84</u> 63,6	<u>43,6±0,89</u> 36,02	<u>35,99±2,64</u> 47,04	29,89	35,18
Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L	<u>35,23±3,01</u> 46,34	<u>61,04±3,33</u> 106,49	<u>30,05±1,84</u> 63,6	80,56	129,8
КЮ-60 / 9/IV/12 L	<u>43,4±1,6</u> 49,04	<u>50,36±1,6</u> 63,5	<u>30,05±1,84</u> 63,6	68	29,9
Ленокс / 9/IV/7 E	<u>42,8±2,46</u> 51,87	<u>48,32±1,4</u> 63,3	<u>41,48±2,49</u> 67,66	22,58	17,5

Таблиця 1.1.20

Частота та ступінь трансгресивної мінливості у гібридів F₂ індексу лінійної щільності колоса, (2020 р.)

Комбінація	P♀	F ₂	P♂	F ₂	
				Tч	Tс
9/IV/13 E / Ленокс	<u>5,15±0,19</u> 5,67	<u>5,86±0,14</u> 9,32	<u>4,9±0,25</u> 5,78	51,89	61,2
9/IV/7 E / Lyrika	<u>6,56±0,09</u> 7,22	<u>6,05±0,1</u> 8,88	<u>5,28±0,23</u> 6,03	42	42,75
9/III/13 L / КЮ-60	<u>7,15±0,12</u> 7,87	<u>5,65±0,09</u> 7,8	<u>5,57±0,15</u> 6,06	24,79	20,2
9/IV/12 L / Молдова 7	<u>5,19±0,19</u> 5,71	<u>6,36±0,09</u> 8,45	<u>5,56±0,27</u> 6,55	34,48	28,9
Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L	<u>5,26±0,34</u> 8,6	<u>6,95±0,21</u> 8,82	<u>5,19±0,19</u> 5,71	55,56	33
КЮ-60 / 9/IV/12 L	<u>5,57±0,15</u> 6,06	<u>6,15±0,18</u> 7,69	<u>5,19±0,19</u> 5,71	56	26,8
Ленокс / 9/IV/7 E	<u>4,9±0,25</u> 5,78	<u>5,94±0,19</u> 7,69	<u>6,56±0,09</u> 7,22	38,71	23,1

Таким чином, проведений аналіз свідчить, що при схрещуванні багатоквіткових форм з сортами різних морфологічних типів у гібридних популяцій F₂ частота та ступінь трансгресій за ознаками продуктивності знаходиться на високому рівні. Необхідно відзначити, що максимальний рівень трансгресивної мінливості спостерігався в комбінації Росинка Тарасовская /

9/IV/12 L за переважною кількістю вивчених ознак. Отже, дана комбінація представляє значний інтерес для добору трансгресивних форм за продуктивністю колоса.

Важливо, що в переважній більшості комбінацій спостерігалась трансгресивна мінливість ознаки «озерненість колоска», що свідчить про успадкування багатоквітковості у гібридів F₂.

Багатомірна модель трансгресивної мінливості ознак продуктивності колоса у гібридів F₂. Одним з ефективних методів вивчення мінливості є факторний аналіз, який дозволяє встановлювати взаємозв'язки між вивченими ознаками і виявляти «приховані» фактори мінливості.

Для виявлення гібридних ліній з трансгресивною мінливістю нами було використано метод «biplot analyse», який дозволяє візуально представити результати факторного аналізу. На рис. 1.1.19–1.1.25 представлені результати такого аналізу.

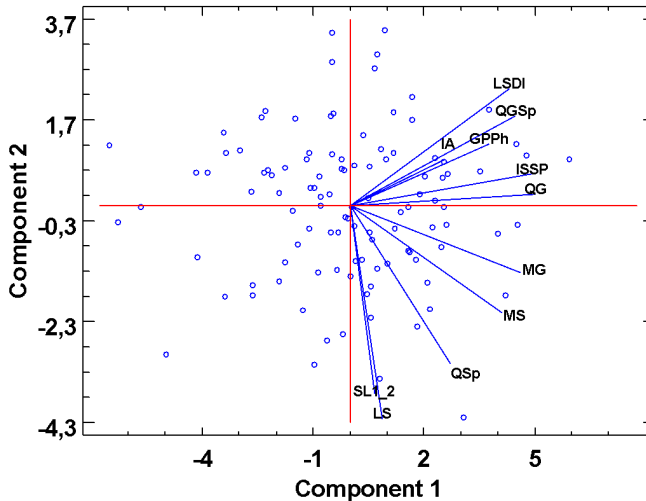


Рис. 1.1.19. Розташування в просторі головних компонент рослин F₂ комбінації 9/IV/13 E / Ленокс та батьківських форм. (Тут і надалі F – материнська форма, M – чоловіча форма, LS – довжина колоса, MS – маса колоса, MG – маса зерна, QSp – кількість колосків, QG – кількість зерен, QGSp – озерненість колоска, SL1_2 – площа двох верхніх листків, IA – індекс атракції, ISSP – індекс потенційної продуктивності колоса, GPPh – індекс зернової продуктивності, LSDI – індекс лінійної щільності колоса).

В просторі двох головних компонент, які обумовлюють значну частку загальної мінливості, розташовані лінії та батьківські форми, а також вектори мінливості окремих ознак. Специфічність розташування ліній в цьому просторі визначається характером розвитку ознак які включені до головних компонент, отже існує можливість виділення ліній, які відрізняються від батьківських форм і мають інший тип розвитку цілісного фенотипу.

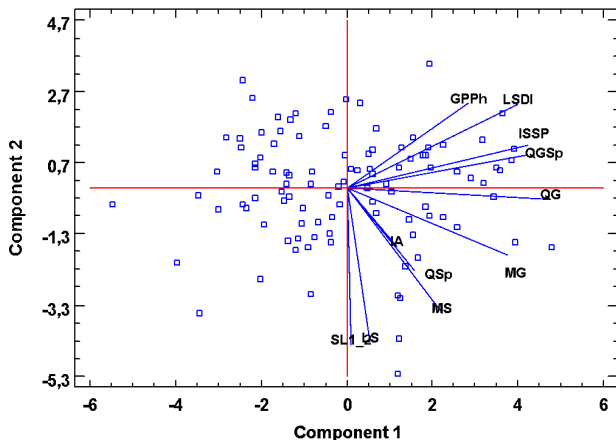


Рис. 1.1.20. Розташування в просторі головних компонент рослин F₂ комбінації 9/IV/7 E / Лyrіка та батьківських форм

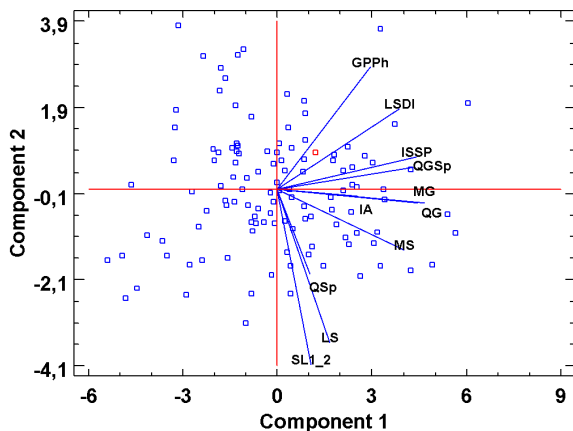


Рис. 1.1.20. Розташування в просторі головних компонент рослин F₂ комбінації 9/III/13 L / КЮ-60 та батьківських форм

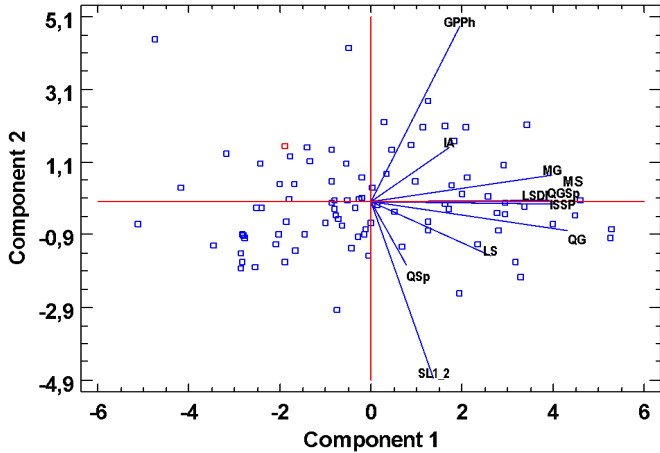


Рис. 1.1.21 Розташування в просторі головних компонент рослин F2 комбінації 9/IV/12 L / Молдова 7та батьківських форм

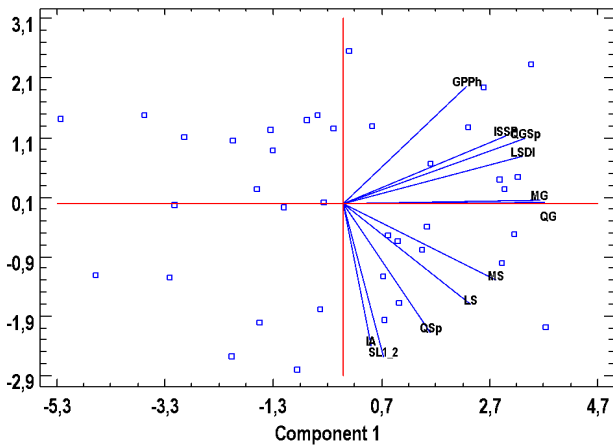


Рис. 1.1.22. Розташування в просторі головних компонент рослин F2 комбінації Росинка Тарасовская / 9/IV/12 L та батьківських форм

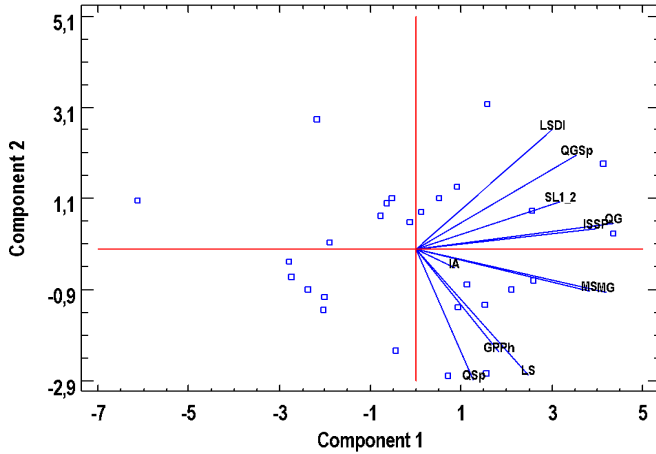


Рис. 1.1.23. Розташування в просторі головних компонент рослин F2 комбінації КЮ-60 / 9/IV/12 L та батьківських форм

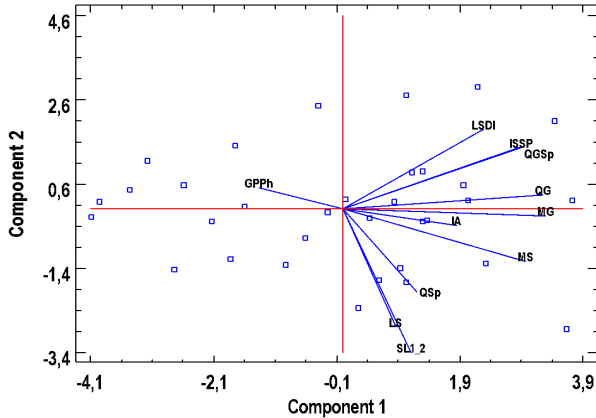


Рис. 1.1.24. Розташування в просторі головних компонент рослин F2 комбінації Ленокс / 9/IV/7 E та батьківських форм

З представлених на рис. 1.1.19 результатів видно, що переважна більшість гібридних рослин займає інше по відношенню до батьківських компонентів положення в просторі двох головних компонент. При цьому найбільшу цікавість представляють собою рослини розташовані поблизу векторів

мінливості окремих ознак, що свідчить про максимальний рівень розвитку у гібридних рослин цих ознак першого або другого компоненту.

Подібний характер розташування рослин гібридних популяцій в просторі головних компонент свідчить про їх насиченість трансгресивними формами, що підтверджує зроблений раніше аналіз частоти та ступеня трансгресивної мінливості по окремим ознакам. При цьому важливим є той факт, що трансгресії спостерігають не за окремими ознаками а на рівні цілісного фенотипу.

Подібний варіант візуалізації результатів аналізу головних компонент дозволяє легко ідентифікувати і відібрати гібридні рослини з трансгресіями за комплексом ознак продуктивності колоса.

Наближеність значної частини гібридних рослин до векторів мінливості ознак кількості зерен і колосків, а також озерненості колоска свідчить про існування суттєвої трансгресивної мінливості ознаки «багатоквітковість».

Таким чином, проведені дослідження характеру успадкування та мінливості ознаки «багатоквітковість» свідчить про можливість передачі даної ознаки гібридам F_2 і виділити трансгресивні форми.

Висновки

В результаті проведених досліджень з встановлення особливостей мінливості та успадкування морфологічних ознак

1. Проведена оцінка морфологічних ознак продуктивності у трансгресивних ліній пшениці м'якої озимої дозволило виявити існування суттєвої мінливості переважної більшості кількісних ознак колоса. За результатами кластерного аналізу встановлено існування кількох морфологічних типів продуктивності рослин пшениці м'якої, які відрізняються рівнем реалізації та характером взаємодії більшості ознак в процесах реалізації потенційної продуктивності.

2. В результаті системного моделювання методами багатомірної статистики (кластерний та факторний аналіз даних) мінливості кількісних ознак

встановлено, що озерненість колоса та колоска виявлять сильний вплив на характер мінливості продуктивності рослин пшениці м'якої озимої і мають тісний зв'язок з іншими ознаками продуктивності колоса. При цьому за рівнем потенційної продуктивності переваги мають щільноколосі форми з високою озерненістю колоска 3,0 та більше штук на один колосок.

3. На підставі проведеного моделювання мінливості ознак продуктивності виявлені багатозерні, щільноколосі форми з високим рівнем потенційної продуктивності колоса – маса зерна з колоса у яких становила 1,92-2,20 г, кількості зерен колоса – 53,3-73,3 шт./ тощо.

4. Встановлена ефективність проведення добору продуктивних форм за озерненістю колоска. В результаті індивідуального добору рослин з багатоквітковим, багатозерним колосом нами отримано широкий набір ліній з високою потенційною продуктивністю колоса – маса зерна у яких становила 2,9-3,4 г, маса колоса – 3,2-4,8 г, кількістю зерен 77,6-81,4 шт, озерненістю колоска – 4,2-4,6 шт.

5. Порівняльне вивчення відібраних багатозерних рослин з контрольними рослинами тих самих ліній, які не виявляли багатозерності, дозволило встановити, що переваги цих форм забезпечувались багатоквітковістю колосків 7-9 квіток на колосок з яких 4-7 фертильні.

6. Встановлено, що в першому поколінні гібридів ознака «багатоквітковість» не проявлялась, це може свідчити про рецесивний тип генетичного контролю. В другому поколінні спостерігалось поява рослин з проявом даної ознаки, що може свідчити про можливість успадкування цієї ознаки.

7. Використання у якості батьківських компонентів схрещування різних морфофізіологічних типів зумовлює різний рівень прояву трансгресивної мінливості залежно від комбінації.

8. При вивченні гібридних популяцій F_2 нами були виділені рослини, які значно перевищували батьківські форми за окремими ознаками. За ознакою «довжина колосу» у всіх комбінаціях спостерігалось перевищення батьківських

показників, однак комбінація 9/IV/7 / Лугіка показала найменшу частоту трансгресії - 6. За ознакою «маса колоса» всі комбінації показали високий рівень частоти та ступеню трансгресії. Особливо висока частота спостерігалася у комбінації Росинка Тарасовская / 9/IV/12 – 72,2. А найбільший ступінь у комбінації - 9/IV/7 / Лугіка – 78,76.

9. За ознакою «озерненість колоска» всі гібридні комбінації перевищували батьківські форми, окрім комбінації 9/III/13 / КЮ-60 – 0,85. Найбільша частота прояву трансгресії спостерігалась у комбінації Росинка Тарасовская х 9/IV/12 – 75. Такий характер трансгресій свідчить про насиченість гібридних популяцій формами з багатоквітковістю.

10. За селекційними індексами у переважної більшості гібридних популяцій також спостерігалась висока частота та ступінь трансгресій. За «Індексом потенційної продуктивності колоса» у всіх комбінаціях була присутня трансгресія, найбільша частота - Росинка Тарасовская / 9/IV/12 – 80,56, найменша частота - 9/III/13 / КЮ-60 – 1,71. Найбільший ступінь - Росинка Тарасовская / 9/IV/12 – 129,8, найменший ступінь - 9/III/13 / КЮ-60 – 6,4. За «Індексом лінійної щільності колоска» у всіх комбінаціях трансгресія перевищувала батьківські форми, однак можна виділити комбінації у яких найбільша частота - КЮ-60 / 9/IV/12 L – 56, найменша частота - 9/III/13 / КЮ-60 – 24,78. Найбільший ступінь - 9/IV/13 / Ленокс – 61,2, найменший ступінь - 9/III/13 / КЮ-60 – 20,2.

11. Проведений аналіз мінливості ознаки «багатоквітковість» свідчить про можливість успадкування цієї ознаки при проведенні схрещувань з іншими генотипами.

12. Максимальна насиченість трансгресивними формами спостерігалась в комбінаціях Росинка Тарасовская / 9/IV/12, 9/IV/7 / Лугіка та 9/IV/13 / Ленокс.

Список використаних джерел

Acreche MM, Briceno-Felix G, Martin Sanchez JA, Slafer GA. (2008). Physiological bases of genetic gains in Mediterranean bread wheat yield in Spain. *Eur J Agron.* 28. 162–70. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2007.07.001>

Aisawi KAB, Reynolds MP, Singh RP, Foulkes MJ. (2015). The physiological basis of the genetic progress in yield potential of CIMMYT spring wheat cultivars from 1966 to 2009. *Crop Sci.* 55. 1749–64.

Bustos DV, Hasan AK, Reynolds MP, Calderini DF (2013). Combining high grain number and weight through a DH-population to improve grain yield potential of wheat in high-yielding environments. *Field Crop Res.* 145. 106–115. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.01.015>

Del Pozo A, Mathus I, Serret MD, Araus JL. (2014). Agronomic and physiological traits associated with breeding advances of wheat under high productive Mediterranean conditions. The case of Chile. *Environ Exp Bot.* 130. 180–9. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.09.016>.

Dreccer, M. F., Wockner, K. B., Palta, J. A., McIntyre, C. L., Borgognone, M. G., Bourgault, M., ... & Miralles, D. J. (2014). More fertile florets and grains per spike can be achieved at higher temperature in wheat lines with high spike biomass and sugar content at booting. *Functional Plant Biology*, 41(5), 482-495. <https://doi.org/10.1071/FP13232>

Ferrante, A., Cartelle, J., Savin, R., & Slafer, G. A. (2017). Yield determination, interplay between major components and yield stability in a traditional and a contemporary wheat across a wide range of environments. *Field crops research*, 203, 114-127. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.12.028>

Ferrante, A., Savin, R., & Slafer, G. A. (2012). Differences in yield physiology between modern, well adapted durum wheat cultivars grown under contrasting conditions. *Field Crops Res.* 136, 52-64. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.07.015>

Ferrante, A., Savin, R., & Slafer, G. A. (2013). Is floret primordia death triggered by floret development in durum wheat?. *Journal of experimental botany*, 64(10), 2859-2869. <https://doi.org/>

García, G. A., Serrago, R. A., González, F. G., Slafer, G. A., Reynolds, M. P., & Miralles, D. J. (2014). Wheat grain number: identification of favourable physiological traits in an elite doubled-haploid population. *Field Crops Research*, 168, 126-134. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.07.018>

Gonzalez, F. G., Miralles, D. J., & Slafer, G. A. (2011). Wheat floret survival as related to pre-anthesis spike growth. *Journal of experimental botany*, 62(14), 4889-4901. <https://doi.org/>

Griffiths, S., Wingen, L., Pietragalla, J., Garcia, G., Hasan, A., Miralles, D., ... & Reynolds, M. (2015). Genetic dissection of grain size and grain number trade-offs in CIMMYT wheat germplasm. *PloS one*, 10(3), e0118847. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118847>
<https://doi.org/10.1002/fes3.59>

Lo Valvo PJ, Miralles DJ, Serrago RA. (2018). Genetic progress in Argentine bread wheat varieties released between 1918 and 2011: Changes in physiological and numerical yield components. *Field Crop Res.* 221. 314–21. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.08.014>

Martinez, A. F., Lister, C., Freeman, S., Ma, J., Berry, S., Wingen, L., & Griffiths, S. (2021). Resolving a QTL complex for height, heading, and grain yield on chromosome 3A in bread wheat. *Journal of Experimental Botany*, 72(8), 2965-2978. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab058>

Perry M.W., D'Antuono M.F. (1989). Yield improvement and associated characteristics of some Australian spring wheat cultivars introduced between 1860 and 1982. *Aust J Agr Res.* 40(3). 457–72.

Pretini, N., Vanzetti, L.S., Terrile, I.I. *et al.* (2021). Mapping QTL for spike fertility and related traits in two doubled haploid wheat (*Triticum aestivum* L.) populations. *BMC Plant Biol* 21, 353. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03061-y>

Reynolds M, Chapman S, Crespo-Herrera L, Molero G, Mondal S, Pequeno DNL, Pinto F, Pinera-Chavez FJ, Poland J, Rivera-Amado C, Saint-Pierre C, Sukumaran S (2020) Breeder friendly phenotyping. *Plant Sci.* 295. 110396. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110396>

Reynolds MP, Pellegrineschi A, Skovmand B (2005). Sink-limitation to yield and biomass: a summary of some investigations in spring wheat. *Ann Appl Biol.* 146. 39–49. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2005.03100.x>

Rivera-Amado, C., Trujillo-Negrellos, E., Molero, G., Reynolds, M. P., Sylvester-Bradley, R., & Foulkes, M. J. (2019). Optimizing dry-matter partitioning for increased spike growth, grain number and harvest index in spring wheat. *Field Crops Research*, 240, 154-167. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.04.016>

Sadras VO, Lawson C. (2011). Genetic gain in yield and associated changes in phenotype, trait plasticity and competitive ability of south Australian wheat varieties released between 1958 and 2007. *Crop Pasture Sci.*;62:533–49. <https://doi.org/10.1071/CP11060>

Shearman VJ, Sylvester-Bradley R, Scott RK, Foulkes MJ (2005) Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. *Crop Sci* 45:175–185. <https://doi.org/10.2135/cropsci2005.0175.8>.

Siddique K.H.M., Kirby E.J.M., Perry M.W. (1989). Ear: Stem ratio in old and modern wheat varieties; relationship with improvement in number of grains per ear and yield. *Field Crop Res.* 21. 59–78.

Sierra-Gonzalez, A., Molero, G., Rivera-Amado, C., Babar, M. A., Reynolds, M. P., & Foulkes, M. J. (2021). Exploring genetic diversity for grain partitioning traits to enhance yield in a high biomass spring wheat panel. *Field Crops Research*, 260, 107979. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107979>

Slafer GA, Andrade FH. (1989) Genetic improvement in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) yield in Argentina. *Field Crop Res.* 21(3–4). 289–96.

Slafer GA, Andrade FH. (1993). Physiological attributes related to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released at different eras. *Field Crop Res.* 31(3–4). 351–67.

Slafer, G. A., Araus, J. L., ROYO, C., & DEL MORAL, L. F. G. (2005). Promising eco-physiological traits for genetic improvement of cereal yields in Mediterranean environments. *Annals of applied biology*, 146(1), 61-70. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2005.04048.x>

Slafer, G. A., Elia, M., Savin, R., García, G. A., Terrile, I. I., Ferrante, A., ... & González, F. G. (2015). Fruiting efficiency: an alternative trait to further rise wheat yield. *Food and Energy Security*, 4(2), 92-109.

Slafer, G. A., Foulkes, M. J., Reynolds, M. P., Murchie, E. H., Carmo-Silva, E., Flavell, R., ... & Griffiths, S. (2023). A 'wiring diagram' for sink strength traits impacting wheat yield potential. *Journal of Experimental Botany*, 74(1), 40-71. <https://doi.org/10.1093/jxb/erac410>

Snape J, Moore G. (2007). Reflections and opportunities: gene discovery in the complex wheat genome. In: *Wheat Production in Stressed Environments*. Dordrecht: Springer Netherlands. 677–684.

Waddington S.R., Ransom J., Osmanzai M., Saunders D.A. (1986). Improvement in the yield potential of bread wheat adapted to northwest Mexico 1. *Crop Sci.*;26(4). 698–703.

Xiao YG, Qian ZG, Wu K, Liu JJ, Xia XC, Ji WQ, He ZH. (2012). Genetic gains in grain yield and physiological traits of winter wheat in Shandong Province, China, from 1969 to 2006. *Crop Sci* 52:44–56. <https://doi.org/10.2135/cropsci2011.05.0246> 10.

Yao H, Xie Q, Xue S, et al. (2019). HL2 on chromosome 7D of wheat (*Triticum aestivum*L.) regulates both head length and spikelet number. *Theor Appl Genet.* 32. 1789–97.

1.2. Трансгресивна мінливість ознак продуктивності колоса у гібридів пшениці м'якої озимої одержаних від схрещування батьківських форм різних морфологічних типів

Наріжним каменем успішної селекційно-генетичної роботи з підвищення продуктивності пшениці є чітко обґрунтований підбір батьківських пар для схрещування, для одержання максимального різноманіття трансгресивних та рекомбінантних форм. До теперішнього часу, в практичній селекції основним принципом підбору батьків вважається еколого-географічний. В основі цього принципу лежить ідея про те, що чим більш віддаленими є батьківські форми, тим більш генетично відмінними вони є, і це забезпечує широкий формотворчий процес у гібридів. Однак, як справедливо зазначається в деяких дослідженнях – в результаті широкого обміну та використання селекційного матеріалу з різних регіонів світу географічна віддаленість селекційних центрів втратила своє початкове значення.

Останнім часом в літературі з'являється все більше робіт в яких пропонується для підбору батьківських пар використовувати методи багатомірного аналізу даних – кластерного, факторного та аналізу головних компонент (Khodadadi, et al., 2011; Devesh, et al., 2019; Hulle, et al., 2019; Kumar, et al., 2021; Abdelghany, et al., 2023; Naveen, et al., 2023; Kumar, et al., 2024; Kumar, et al., 2024a).

За результатами багаторічних досліджень з вивчення колекції сучасних генотипів пшениці м'якої озимої за комплексом морфологічних ознак продуктивності нами було запропоновано використання методу кластерного аналізу для підбору батьківських пар за комплексом ознак системи «донор-акцептор» (Криворученко, 2013). Результати використання якого представлені нижче.

В результаті досліджень Naveen, et al. (2023) п'ятдесят генотипів були розділені на шість кластерів, що не перекриваються, за допомогою методу Точера на основі евклідових відстаней. Тридцять один генотип було віднесено

до першого кластеру, що становить 62% від загальної кількості генотипів, за яким слідує 15 генотипів, віднесених до другого кластеру. Решта чотири кластери мають по одному генотипу. Дивергенція та середнє кластерне значення показують, що схрещування між генотипами кластерів (II, III та VI) може призвести до отримання хороших трансгресивних форм для досягнення максимального гетерозису в покращенні сортів пшениці.

Знання структури існуючої генетичної мінливості, тенденції асоціації ознак, виявлення перспективних ознак та ступеня генетичної дивергенції, безумовно, допоможе досліднику ідентифікувати високоврожайні та якісні лінії пшениці, а також ознаки, що визначають якість. Метою дослідження була оцінка потенційного генетичного різноманіття серед генотипів пшениці за допомогою кластерного аналізу та аналізу головних компонент для відбору бажаних батьків у програмах гібридизації (Devesh, et al., 2019).

Проведений аналіз 20 ліній пшениці м'якої за 15 фенотиповими ознаками показав, що в основному шість головних компонент (PC) (з 15 продемонстрували більше 1,0 власного значення, а також близько 87,1% загальної варіабельності. Отримані дані свідчать про високий рівень генетичної мінливості проаналізованих ознак. Ці фактори можуть бути враховані при доборі високоврожайних генотипів пшениці: кількість продуктивних колосів на рослині, довжина квітконосу, кількість колосків колоса, біологічна врожайність з рослини, висота рослини та врожайність зерна з рослини. На основі високих показників PC1 було виявлено три лінії, що відрізняються врожайністю та якісними характеристиками: MACS-6145, HI-1500 та CHIRYA-3. Використовуючи ці генотипи пшениці, ця варіація може бути використана для створення сортів з різними бажаними високими якісними характеристиками в умовах селекції та/або гібридизації (Hulle, et al., 2019).

В основі створення нових генотипів з цінним комплексом ознак знаходиться використання явища трансгресивної мінливості.

Як відомо, трансгресія – це новоутворення на основі певних взаємодій спадкових факторів. Факти появи цих новоутворень описані або згадуються у

багатьох селекційно-генетичних роботах. Ряд трансгресій за кількісними ознаками становлять ті цінні варіанти, які згодом дають початок новим сортам (Pokhylko, et al., 2016).

У науковій літературі вже накопичено багато фактів, які свідчать про те, що трансгресивна мінливість у рослин – досить поширене явище, яке використовується практичною селекцією (Орлюк & Базалий, 1998).

На сьогодні трансгресивна селекція, що базується на доборі найкращих особин у гібридній популяції, є одним із основних методів поліпшення самозапильних культур (Кочмарський, 2013).

Враховуючи той факт, що більшість господарсько цінних ознак мають полігенну природу, найбільш ефективним шляхом синтезу нових генотипів є створення трансгресивних форм. Інтерес в першу чергу становлять позитивні трансгресії, які пов'язані з поліпшенням тих, чи інших господарсько цінних ознак.

Відомо, що позитивна трансгресія частіш за все проявляється при вдалому підборі пар для схрещування, яку отримують в результаті появи нових рекомбінантів за різними ознаками. У потомстві таких гібридів виникає ефект сумарної дії полімерних генів, які забезпечують стабільне збільшення однієї з ознак у гібридів в порівнянні з максимальним вираженням цієї ознаки у вихідних батьків (Орлюк & Базалий, 1998).

Однак успішною трансгресивна селекція може бути тільки тоді, як зазначають А. П. Орлюк., В. В. Базалій (1998) коли буде сформульована чітка теорія трансгресивної мінливості ознак, надане ґрунтовне пояснення цього генетичного явища.

Вважається, що найбільш часто зустрічається тип взаємодії генів, який створює генетичну ситуацію для трансгресій, епістатично-гіпостатичний. Можуть сприяти й інші умови, до яких необхідно віднести наявність у батьківських форм неалельних сприятливих домінантних (або рецесивних) генів, які діють за принципом комплементарності (Базалій & Бойчук, 2012)

Трансгресивні форми виникають і при наявності в батьківських форм генів з напівепістатичною дією, у цьому випадку у F_1 гібридів має місце проміжне успадкування ознак, а в другому поколінні гібридних популяцій проявляються трансгресивні морфобіотики (Базалій & Бойчук, 2012).

Адитивний ефект генів визначає високу загальну комбінаційну здатність компонентів схрещування і є важливим джерелом рекомбінації алелів, які зумовлюють вищеплення генотипів з такою концентрацією сприятливих домінантних генів, які забезпечують прояв позитивних трансгресій. На основі адитивної генетичної системи і неповного домінування в пшениці формується маса 1000 зерен і кількість колосків у колосі (Базалій, 2004). У системі генотипу функціональна дія і взаємодія цих генів створюють широкий спектр типів успадкування ознак продуктивності, які можуть змінюватися за різних умов вирощування рослин пшениці озимої.

Розміри колоса і ознаки його продуктивності знаходяться під генетичним контролем багатьох генів, які розкидані по різних групах зчеплення. В системі генотипу функціональні дії і взаємодії цих генів створюють широкий спектр типів успадкування ознак продуктивності, який може змінюватися в різних умовах вирощування рослин.

Дослідження показали, що в умовах зрошення спадковість довжини колоса і ознак його продуктивності у пшениці озимої може відбуватися за типом гетерозису, домінування більш крупноколосого і продуктивного батька (повного або часткового), проміжного успадкування, домінування менш крупноколосого і продуктивного батька (повне або неповне негативне домінування) і депресії (Кочмарський, 2013).

Однак, як зазначають науковці, ефективно програмувати і прогнозувати параметри трансгресивної мінливості за окремими кількісними ознакам взагалі і по їх комплексному вираженню можна буде тоді, коли підбір пар для схрещування буде проводитися на основі заздалегідь відомої генетичної структури вихідних батьківських форм (Орлюк & Базалій, 2013)

Об'єднання в одному генотипі декількох трансгресій, дало б можливість суттєво підвищити продуктивність та стійкість нових сортів, потребує ретельного добору батьківських форм, їх всебічної оцінки на рівні цілісного фенотипу.

1.2.1. Підбір батьківських форм для гібридизації. Методика досліджень

У 2014 році було проведено схрещування колекційних сортів та ліній пшениці м'якої озимої за двома схемами. Підбір батьківських пар проводився на підставі одержаних раніше результатів вивчення колекції генотипів за комплексом морфологічних ознак продуктивності та анатомічної будови стебла і колоса.

Перша схема реципрокних схрещувань представлена в таблиці 1.2.1

Таблиця 1.2.1.

Схема реципрокних схрещувань за комплексом ознак донорно-акцепторної системи

№ комб.	№ бат.ф.	♀	/	№ бат.ф.	♂
1	41	Смуглянка	/	21	Престиж
2	21	Престиж	/	41	Смуглянка
3	12	Izolda	/	22	Херсонська 99
4	22	Херсонська 99	/	12	Izolda
5	13	Венера	/	43	Харківська 96
6	43	Харківська 96	/	13	Венера

Підбір батьківських пар для схрещувань за цією схемою здійснювався за результатами попереднього вивчення широкого набору колекційних сортів та селекційних ліній пшениці м'якої озимої за комплексом морфо фізіологічних ознак системи донорно-акцепторних взаємовідносин. В результаті такого вивчення нами було виділено кілька груп генотипів, які мають принципово різний характер організації системи донорно-акцепторних взаємовідносин (рис. 1.2.1)

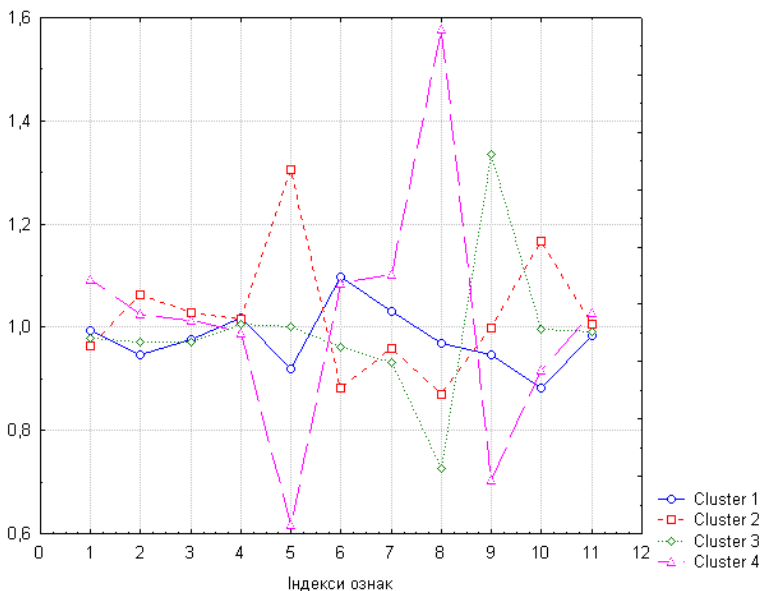


Рис. 1.2.1. Результати кластерного аналізу методом к-середніх за комплексом морфо фізіологічних ознак системи донор-акцепторних взаємовідносин (1 – висота рослин, 2 – маса колоса в фазу повної стиглості, 3 – маса зерна з колоса, 4 – КРК, 5 – індекс урожаю (HI), 6 – площа прапорцевого листка, 7 – частка сухої маси колоса в сухій масі пагона, 8 – відношення сухої маси колоса до сухої маси листків, 9 – поверхнева щільність листка, 10 – індекс зернової продуктивності фотосинтеза (GPPH), 11 – тривалість функціонування прапорцевого листка) (2009-2013 рр.).

В якості компонентів схрещування нами було запропоновано використовувати сорти які відносяться до різних кластерів. Так, наприклад комбінації 1 та 2 було одержано від реципрокних схрещувань сортів Смуглянка і Престиж, які відносяться до 4 та 2 кластерів відповідно. З наведеного графіку видно, що данні батьківські форми характеризувались принципово різним типом організації процесів накопичення та перерозподілу пластичних речовин. Батьківські форми комбінацій 3 та 4 Izolda та Херсонська 99 відносяться до першого та другого кластерів відповідно, відрізнялись за характером перерозподілу пластичних речовин та індексом зернової продуктивності

фотосинтезу. Батьківські сорти комбінації 5 та 6 відносились до першого та четвертого кластерів.

Отже в основу підбору батьківських пар було покладено різний тип організації донорно-акцептних взаємовідносин у цих генотипів.

За другою схемою схрещувань нами було одержано 14 гібридних комбінації. В якості вихідного матеріалу для схрещування були використані 16 сортів та ліній (табл. 1.2.2). Добір батьківських пар проводили за попередньо отриманими нами даними вивчення комплексу морфологічних, анатомічних ознак та ознак продуктивності у колекційних генотипів.

На основі кластерного аналізу (метод К-середніх), сукупність вивчених генотипів пшениці м'якої озимої розділили на чотири кластери. Генотипи першого кластеру мали високий рівень продуктивності колоса і максимальний рівень розвитку ознак анатомічної будови стебла та колоса. Генотипи другого та третього кластерів представляли собою два «протилежні» типи мінливості ознак продуктивності, листкового апарату та анатомічної будови стебла і колоса.

Таблиця 1.2.2.

Схема схрещування за комплексом морфологічних та анатомічних ознак

№ ком .	Кластер	♀	Кластер	♂
1	I	Смуглянка	II	Кю-7
2	I	Смуглянка	I	Харківська 105
3	II	Кю-7	I	Смуглянка
4	III	Patriot	I	Смуглянка
5	I	Харківська 105	I	Смуглянка
6	I	Престиж	I	Izolda
7	III	Кю-40	I	Престиж
8	I	Izolda	I	Престиж
9	II	Одеська 267	IV	Легенда
10	II	Одеська 267	III	80-III/7
11	II	Венера	II	Статна
12	II	Венера	IV	Переяславка
13	II	Ebi	II	Добірна
14	II	Ebi	IV	89-I/2

Для генотипів другого кластера був характерний високий рівень розвитку ознак продуктивності колоса, але мінімальний – ознак анатомічної будови

стебла і стрижня колоса, а для третього навпаки. Генотипам четвертого кластера був характерний максимальний рівень розвитку групи ознак листового апарату, продуктивності і високий рівень розвитку ознак анатомічної будови стебла і стрижня колоса.

Для схрещування використали сорти з першого кластеру: Смуглянка, Izolda, Престиж, Харківська 105; з другого: Одеська 267, Венера, Ебі, Статна, Добірна, лінія Кю-7; з третього: лінії Кю-40, 80-III/7, сорт Patriot; з четвертого: Переяславка, Легенда, лінія89-І/2.

Посів гібридів F₁-F₃ та їх батьківських форм проводили вручну. Площа ділянки для батьківських сортів становила 1 м², площа ділянок гібридних популяцій залежала від кількості насіння і становила 1–5 м². На цих ділянках проводили спостереження за ростом і розвитком рослин пшениці м'якої озимої.

З метою вивчення елементів фотосинтетичного потенціалу зразків пшениці м'якої озимої визначали площу прапорцевого і наступного листка (підпрапорцевого) на головному стеблі. Визначення цих показників проводили у фазу колосіння, коли розвиток листового апарату рослин пшениці був максимальний. Для цього на ділянках кожного зразка на 30-ти головних стеблах рослин у двох повтореннях вимірювали довжину і ширину прапорцевого і наступного листка (підпрапорцевого). Площу розраховували за формулою 1.1.1.

Визначали коефіцієн успадковуваності «широкому сенсі» у F₂ за формулою:

$$H^2 = \frac{VF_2 - \sqrt{VP_1 \times VP_2}}{VF_2} \quad (1.2.1)$$

де V_{F₂} – фенотипова дисперсія ознаки у F₂; V_{P₁} і V_{P₂} – фенотипова дисперсія ознаки в батьків (P₁ і P₂).

Згідно з градацією О. Я. Ала коефіцієнти успадковуваності поділяли на: високі – 0,66–1,00; середні – 0,33–0,65; низькі – 0,00–0,32.

Для встановлення частоти та ступеня трансгресивної мінливості морфологічних ознак, ознак продуктивності у F₂-F₃ проводили розрахунки за формулами 1.1.2 і 1.1.3.

На підставі отриманих експериментальних даних вивчення морфофізіологічних ознак та елементів продуктивності колоса у колекційних зразків у F_1 - F_3 , а також у відібраних ліній було проведено розрахунок ряду селекційних індексів LDSI, SPPI, GPPH, AI, HI.

Статистичну обробку експериментальних даних для узагальнення і визначення достовірності отриманих результатів вивчення мінливості морфофізіологічних, анатомічних та ознак продуктивності проведено шляхом використання варіаційного, дисперсійного та кореляційного аналізу за стандартними методиками з використанням програми MS Excel 2010. Для системного моделювання процесів мінливості і успадкування морфофізіологічних, анатомічних та ознак продуктивності проводили статистичну обробку експериментальних даних з використанням методів багатомірної статистики: кластерний (метод К-середніх), факторний (метод головних факторів) та аналізу головних компонент (biplot аналіз), використовуючи пакет прикладних статистичних програм Genes (Version 1992.2020.28), який знаходиться у вільному доступі (www.ufv.br/dbg/biodata.htm).

1.2.2. Характер трансгресивної мінливості в гібридних популяціях F_2 - F_3 одержаних за схемою донорно-акцепторних взаємовідносин

При схрещуванні сортів Смуглянка / Престиж найвищий ступінь трансгресії виявлено у гібридів F_2 за ІА (21,7 %) та за площею прапорцевого листка (21,3 %) у зворотній комбінації, у гібридів F_3 за площею прапорцевого листка (37,6 %) у прямій комбінації (табл. 1.2.3). Нижчий рівень трансгресії спостерігався у гібрида F_2 за площею підпрапорцевого листка (2,8 %), у гібридів F_3 за масою колоса (1,8%). Найвища частота трансгресії у гібридів F_2 спостерігалася за ІА (23,3%) у зворотній комбінації та за площею прапорцевого листка (20,0%) у прямій комбінації, а у гібридів F_3 за площею прапорцевого листка (36,7%).

Таблиця 1.2.3.

Частота та ступінь трансгресивної мінливості морфо-фізіологічних ознак продуктивності гібридів F₂-F₃ від схрещувань сортів Смуглянка та Престиж, 2016-2017 рр.

Ознаки	Комбінація	Ступінь трансгресій, %		Частота трансгресій, %		Кількість рослин з трансгресіями	
		F ₂	F ₃	F ₂	F ₃	F ₂	F ₃
Площа прапорцевого листка	прямі	15,7	37,6	20,0	20,0	6	6
	зворотні	21,3	22,5	16,7	36,7	5	11
Площа підпрапорцевого листка	прямі	13,6	-	20,0	-	6	-
	зворотні	2,8	-	6,7	-	2	-
Сумарна площа 2-х верхніх листків	прямі	16,8	24,7	16,7	13,3	5	4
	зворотні	10,7	8,6	6,7	16,7	2	5
Висота рослин	прямі	-16,9	-10,7	63,3	13,3	19	4
	зворотні	-23,1	-	6,7	-	23	-
Маса колоса	прямі	-	1,8	-	6,7	-	2
	зворотні	8,1	16,2	6,7	16,7	2	5
Кількість зерен	прямі	-	-	-	-	-	-
	зворотні	-	2,6	-	6,7	-	2
Маса зерна	прямі	-	12,9	-	10,0	-	3
	зворотні	5,9	11,8	10,0	16,7	3	5
Озерненість колоска	прямі	-	12,3	-	6,7	-	2
	зворотні	-	5,6	-	10,0	-	3
GPPh	прямі	-	-	-	-	-	-
	зворотні	-	-	-	-	-	-
IA	прямі	12,4	-	10,0	-	3	-
	зворотні	21,7	-	23,3	-	7	-
IPPS	прямі	-	19,4	-	13,3	-	4
	зворотні	-	-	-	-	-	-

Від схрещувань Izolda / Херсонська 99 найкращий показник ступеня трансгресії був у гібридів F₂-F₃ у зворотній комбінації за масою колоса (54,0%) та (70,1%) відповідно (табл. 1.2.4). Найгірший показник ступеня та частоти спостерігали у гібридів F₃ за площею прапорцевого листка (2,7%) та (6,7%). Найвища частота трансгресій у гібридів F₂-F₃ в цій комбінації схрещувань спостерігалась за масою зерна у зворотній комбінації – 50,0% та 76,7%. Велику кількість рослин з трансгресіями мали гібриди F₂ за масою колоса (15) і масою зерна (15), найменшу за площею підпрапорцевого листка (3), а гібриди F₃ за масою зерна (23) та за GPPh (22), найменшу – площа прапорцевого листка (2).

Таблиця 1.2.4.

Частота та ступінь трансгресивної мінливості морфо-фізіологічних ознак продуктивності гібридів F₂- F₃ від схрещувань Izolda та Херсонська 99, 2016-2017 рр.

Ознаки	Комбінація	Ступінь трансгресії, %		Частота трансгресії, %		Кількість рослин з трансгресіями	
		F ₂	F ₃	F ₂	F ₃	F ₂	F ₃
Площа прапорцевого листка	прямі	-	-	-	-	-	-
	зворотні	-	2,7	-	6,7	-	2
Площа підпрапорцевого листка	прямі	16,0	-	10,0	-	3	-
	зворотні	9,3	14,3	16,7	10,0	5	3
Сумарна площа 2-х верхніх листків	прямі	17,2	-	10,0	-	3	-
	зворотні	15,9	12,5	23,3	23,3	7	7
Висота рослин	прямі	-12,6	-3,0	56,7	10,0	17	3
	зворотні	-24,4	-	73,3	-	22	-
Маса колоса	прямі	48,3	33,3	43,3	46,7	13	14
	зворотні	54,0	70,1	50,0	70,0	15	21
Кількість зерен	прямі	20,4	25,4	36,7	33,3	11	10
	зворотні	30,4	34,8	33,3	56,7	10	17
Маса зерна	прямі	45,6	26,5	46,7	43,3	14	13
	зворотні	51,4	58,8	50,0	76,7	15	23
Озерненість колоска	прямі	20,1	4,1	23,3	13,3	7	4
	зворотні	16,4	21,8	23,3	46,7	7	14
GPPh	прямі	13,2	42,4	16,7	56,7	5	17
	зворотні	44,9	50,4	13,3	73,3	4	22
IA	прямі	-	-	-	-	-	-
	зворотні	21,9	-	10,0	-	3	-
IPPS	прямі	28,7	31,2	40,0	30,0	12	9
	зворотні	47,5	42,2	43,3	56,7	13	17

При схрещуванні батьківських форм Венера / Харківська 96 найвищий показник ступеня трансгресії виявлено у гібрида F₂ за площею підпрапорцевого листка (31,2%) та у гібрида F₃ за площею прапорцевого листка (52,9%) (табл. 1.2.5). Найменший (3,2%) за площею прапорцевого листка у гібрида F₂, та (8,2%) за IPPS у гібрида F₃.

Таблиця 1.2.5

Частота та ступінь трансгресивної мінливості морфо-фізіологічних ознак продуктивності гібридів F₂-F₃ від схрещувань Венера та Харківська 96, 2015-2016 рр

Ознаки	Комбінація	Ступінь трансгресій, %		Частота трансгресій, %		Кількість рослин з трансгресіями	
		F ₂	F ₃	F ₂	F ₃	F ₂	F ₃
Площа прапорцевого листка	прямі	23,9	52,9	16,7	70,0	5	21
	зворотні	3,2	-	16,7	-	5	-
Площа підпрапорцевого листка	прямі	31,2	44,4	20,0	46,7	6	14
	зворотні	16,6	-	13,3	-	4	-
Сумарна площа 2-х верхніх листків	прямі	27,4	46,3	16,7	63,3	5	19
	зворотні	10,2	-	13,3	-	4	-
Висота рослин	прямі	-33,4	-6,1	96,7	10,0	29	3
	зворотні	-31,1	-3,2	96,7	20,0	29	6
Маса колоса	прямі	7,0	-	6,7	-	2	-
	зворотні	14,0	14,9	10,0	6,7	3	2
Кількість зерен	прямі	-	-	-	-	-	-
	зворотні	-	-	-	-	-	-
Маса зерна	прямі	-	-	-	-	-	-
	зворотні	9,3	12,4	6,7	6,7	2	2
Озерненість колоска	прямі	-	-	-	-	-	-
	зворотні	-	-	-	-	-	-
GPPh	прямі	-	-	-	-	-	-
	зворотні	-	-	-	-	-	-
IA	прямі	-	-	-	-	-	-
	зворотні	-	-	-	-	-	-
IPPS	прямі	-	8,2	-	6,7	-	2
	зворотні	-	-	-	-	-	-

Найвища частота появи трансгресивних форм спостерігалась у гібридів F₂ (16,7%) за площею прапорцевого листка у двох комбінаціях та за сумарною площею 2-х верхніх листків у прямій комбінації. У гібридів F₃ (70,0%) за площею прапорцевого листка – найвища частота, за масою колоса і масою

зерна у зворотніх комбінаціях та за IPPS у прямих (6,7%) – найнижча. Найбільша кількість рослин з трансгресіями була у гібрида F_3 (21) за площею прапорцевого листка, найменша (2) за масою колоса та за масою зерна у гібридів F_2 - F_3 та за IPPS у гібрида F_3 .

З представлених даних видно, що підбір батьків за комплексом ознак з різними типами організації системи донорно-акцепторних взаємовідносин забезпечує різний рівень трансгресивної мінливості за ознаками донора та акцептора.

Так, максимальний рівень трансгресій та їх частота спостерігалась в гібридних популяціях F_2 - F_3 комбінацій схрещувань сортів Izolda та Херсонська 99. Ці сорти було віднесено нами до принципово різних типів організації системи донорно-акцепторних взаємовідносин (див. рис. 1.2.1).

В той же час, в комбінаціях схрещувань Венера та Харківська 96 спостерігався мінімальний рівень та частота трансгресивної мінливості, а за значною кількістю ознак акцептора (колоса) взагалі трансгресії були відсутні. Батьківські сорти цих комбінацій мали подібний тип організації процесів перерозподілу пластичних речовин та відрізнялись за характером структури донора (листяного апарату). Максимальна частота та ступінь трансгресій спостерігалась саме за такими ознаками в F_2 - F_3 .

Необхідно відзначити, що саме з комбінації схрещувань Izolda / Херсонська 99 нами було в подальшому виділено більше 60 ліній, які характеризуються високою озерненістю колоса.

Системна модель трансгресивної мінливості гібридів F_2 - F_3 за комплексом ознак продуктивності. Встановлені закономірності трансгресивної мінливості у гібридів F_2 - F_3 за ступенем та частотою появи трансгресій в гібридних популяціях по окремих ознаках не дозволяє виявити системний характер процесів мінливості. Тому з метою системного моделювання нами було проведено багатомірний аналіз гібридів та їх батьківських форм за комплексом морфологічних ознак продуктивності.

Подібна залежність була виявлена і при проведенні факторного аналізу методом головних компонент гібридних популяцій та їх батьківських форм за сукупністю вивчених ознак.

При розташуванні в факторному батьківських форм та гібридів F_2 - F_3 видно, що вони утворюють декілька угруповань (рис. 1.2.2).

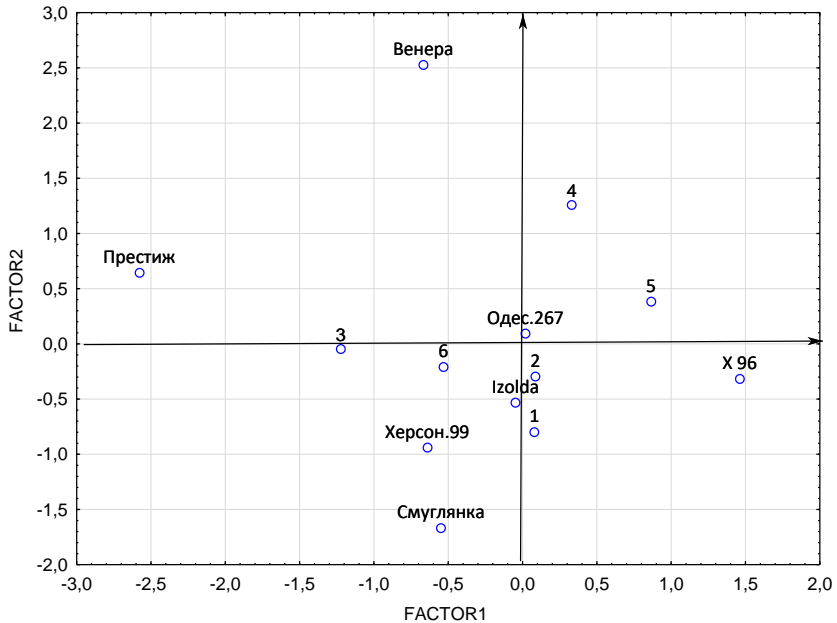


Рис. 1.2.2. Розташування батьківських форм та гібридів F_2 - F_3 в просторі двох головних факторів

Необхідно відзначити, що гібридні популяції віддалені в факторному просторі від своїх батьківських форм.

Однак при такому аналізі залишається нерозкритим індивідуальна мінливість гібридних рослин F_2 - F_3 , оскільки для аналізу беруться середні значення по гібридних популяціях. Тому нами було проведено факторний аналіз для окремих гібридних популяцій разом з їх батьківськими формами.

На рисунках 1.2.3 та 1.2.4 представлені результати такого аналізу для гібридних популяцій F_2 чотирьох гібридних комбінацій від схрещування сортів Смуглянка та Престиж, а також Izolda та Херсонська 99.

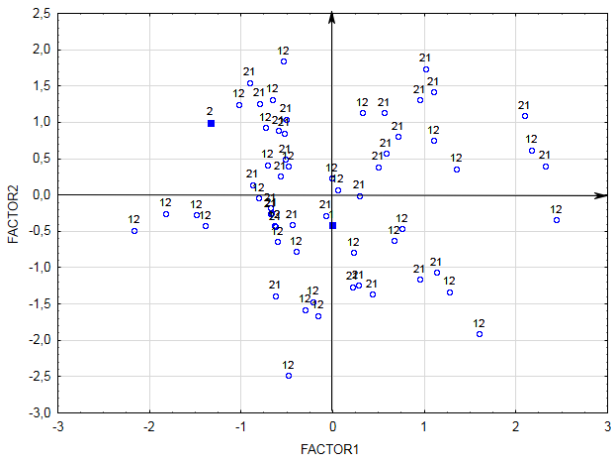


Рис. 1.2.3 Розташування батьківських форм Смуглянка і Престиж та гібридних рослин F_2 в просторі двох головних факторів (гібридні рослини позначені двома цифрами залежно від напрямку схрещування а батьківські форми однією)

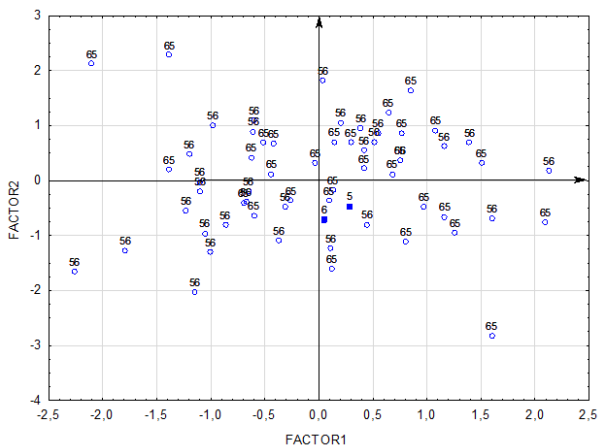


Рис. 1.2.4 Розташування батьківських форм Izolda і Херсонська 99 та гібридних рослин F_2 в просторі двох головних факторів.

З наведених результатів чітко видно, що батьки і переважна більшість гібридних рослин третього покоління займають принципово різне положення в факторному просторі двох головних факторів, що безумовно свідчить про принципово різний характер організації продукційних процесів у гібридів та їх батьківських форм.

Встановлені ефекти трансгресивної мінливості на системному рівні цілісного фенотипу дозволяють розраховувати на можливість добору цінних генотипів з іншим типом структурно-функціональної організації продуктивності.

1.2.3. Характер успадкування і трансгресивна мінливість комплексу морфологічних ознак та ознак продуктивності у гібридів F_2 одержаних за схемою морфологічних та анатомічних особливостей батьківських форм

Під час створення вихідного матеріалу в селекції пшениці м'якої озимої велике значення має аналіз взаємозв'язків морфологічних і анатомічних ознак з продуктивністю рослин. Вивчення закономірностей успадкування цих ознак дасть змогу ефективніше прогнозувати добір, зменшувати втрати цінних генотипів на перших етапах селекції.

Проведене нами вивчення характеру успадкування морфологічних, анатомічних та ознак продуктивності у F_2 та F_3 свідчить про наявність суттєвої відмінності в характері їх успадкування.

У гібридів другого покоління частота прояву трансгресій за ознакою площі прапорцевого листка коливалась від 3,00 до 40,00 %, а ступінь трансгресії від 3,30 до 52,90 %, але при цьому в трьох популяціях трансгресія була відсутня. Максимальний рівень коефіцієнту успадкованості в «широкому сенсі» дорівнював 0,99. Для цієї ознаки були характерні від'ємні значення.

Найвищим коефіцієнт успадкованості був у популяції Izolda / Престиж (0,99), Ebi /89-I/2 (0,73), Харківська 105 / Смуглянка (0,54), Кю-7 / Смуглянка

(0,52). В цих гібридних популяціях також були високими частота і ступінь трансгресії, що свідчить про можливість проведення доборів генотипів в цих популяціях з високою площею прапорцевого листка (табл. 1.2.6).

Таблиця 1.2.6.
Коефіцієнт успадкованості, частота і ступінь трансгресії за площею прапорцевого листка у F₂ пшениці м'якої озимої (2016 р.)

№	Комбінація схрещування	Площа прапорцевого листка, см ²			H ²	T _c , %	T _s , %
		P♀	F ₂	P♂			
1	Смуглянка / Кю – 7	$\frac{23,8 \pm 1,6}{31,6}$	$\frac{30,5 \pm 1,3}{50,9}$	$\frac{24,6 \pm 2,2}{34,6}$	0,28	40,00	35,30
2	Смуглянка / Харківська 105	$\frac{23,8 \pm 1,6}{31,6}$	$\frac{31,5 \pm 1,7}{70,6}$	$\frac{24,1 \pm 2,5}{42,8}$	0,54	33,33	52,90
3	Кю-7 / Смуглянка	$\frac{24,6 \pm 2,2}{34,6}$	$\frac{27,4 \pm 1,6}{47,1}$	$\frac{23,8 \pm 1,6}{31,6}$	0,52	20,00	31,10
4	Patriot / Смуглянка	$\frac{22,4 \pm 2,2}{37,7}$	$\frac{26,3 \pm 1,3}{40,1}$	$\frac{23,8 \pm 1,6}{31,6}$	0,28	23,30	32,20
5	Харківська 105 / Смуглянка	$\frac{24,1 \pm 2,5}{42,8}$	$\frac{24,3 \pm 1,5}{47,6}$	$\frac{23,8 \pm 1,6}{31,6}$	0,35	6,70	36,00
6	Престиж / Izolda	$\frac{30,8 \pm 2,2}{44,2}$	$\frac{31,4 \pm 1,1}{41,5}$	$\frac{33,8 \pm 1,2}{38,9}$	0,28	20,00	8,40
7	Кю-40 / Престиж	$\frac{24,6 \pm 2,2}{34,6}$	$\frac{29,6 \pm 1,1}{41,3}$	$\frac{30,8 \pm 2,2}{44,2}$	-0,33	6,70	9,70
8	Izolda / Престиж	$\frac{33,8 \pm 1,2}{38,9}$	$\frac{30,6 \pm 1,0}{40,2}$	$\frac{24,6 \pm 2,2}{34,6}$	0,99	13,30	4,10
9	Одеська 267 / Легенда	$\frac{22,5 \pm 1,9}{31,6}$	$\frac{33,5 \pm 1,4}{50,9}$	$\frac{39,5 \pm 1,8}{53,3}$	0,47	3,33	10,40
10	Одеська 267 / 80-III/7	$\frac{22,5 \pm 1,9}{31,6}$	$\frac{30,0 \pm 1,1}{43,4}$	$\frac{35,3 \pm 2,2}{44,8}$	-0,14	3,30	3,30
11	Венера / Статна	$\frac{33,1 \pm 3,0}{56,9}$	$\frac{29,8 \pm 1,3}{47,1}$	$\frac{25,3 \pm 1,8}{37,7}$	-0,09	3,00	7,70
12	Венера / Переяславка	$\frac{33,1 \pm 3,0}{56,9}$	$\frac{31,5 \pm 1,1}{42,8}$	$\frac{32,9 \pm 1,8}{41,8}$	-0,51	-	-
13	Ebi / Добірна	$\frac{34,8 \pm 1,4}{42,0}$	$\frac{30,1 \pm 0,9}{43,1}$	$\frac{31,6 \pm 2,1}{45,6}$	-0,42	3,30	7,80
14	Ebi /89-I/2	$\frac{34,8 \pm 1,4}{42,0}$	$\frac{36,5 \pm 1,7}{53,6}$	$\frac{31,5 \pm 1,3}{38,2}$	0,73	20,00	29,00

Примітки. тут і надалі в розділі 5, чисельник – середнє значення та стандартна похибка ознаки, знаменник – найбільше значення ознаки у батьківських форм або гібридів.

За ознакою площа прапорцевого листка у популяцій Кю-40 / Престиж; Одеська 267 / 80-III/7; Венера / Статна; Венера / Переяславка; Ebi / Добірна, і за площею двох верхніх листків (прапорцевого і підпрапорцевого) у популяцій Кю-40 / Престиж; Венера / Переяславка; Ebi / Добірна спостерігалися від'ємні

значення коефіцієнту успадковуваності. В комбінаціях Кю-40 / Престиж, Одеська 267/ 80-III/7, Богдана / Одеська 267, Досвід / Венера коефіцієнт успадковуваності був від'ємний, що свідчить про низьку цінність даних гібридних популяцій за цією ознакою у F₂.

Таблиця 1.2.7.

Коефіцієнт успадковуваності, частота і ступінь трансгресії за загальною площею прапорцевого і підпрапорцевого листків у F₂ пшениці м'якої озимі (2016 р.)

№	Комбінація схрещування	Загальна площа прапорцевого і підпрапорцевого листків, см ²			H ²	T _ч , %	T _с , %
		P♀	F ₂	P♂			
1	Смуглянка / Кю-7	$\frac{45,6 \pm 2,3}{55,1}$	$\frac{55,1 \pm 1,8}{81,8}$	$\frac{45,1 \pm 2,6}{57,3}$	0,36	50,00	36,50
2	Смуглянка/ Харківська 105	$\frac{45,6 \pm 2,3}{55,1}$	$\frac{59,5 \pm 2,9}{124,6}$	$\frac{47,4 \pm 4,1}{74,8}$	0,63	30,00	45,23
3	Кю-7 / Смуглянка	$\frac{45,1 \pm 2,6}{57,26}$	$\frac{51,3 \pm 2,6}{81,7}$	$\frac{45,6 \pm 2,3}{55,1}$	0,71	33,30	45,20
4	Patriot / Смуглянка	$\frac{45,6 \pm 2,3}{55,1}$	$\frac{49,8 \pm 2,1}{73,8}$	$\frac{44,5 \pm 4,1}{67,1}$	0,27	23,30	31,40
5	Харківська 105 / Смуглянка	$\frac{47,4 \pm 4,1}{74,8}$	$\frac{45,4 \pm 2,4}{78,3}$	$\frac{45,6 \pm 2,3}{55,1}$	0,44	10,00	13,80
6	Престиж / Izolda	$\frac{56,5 \pm 3,1}{75,4}$	$\frac{58,1 \pm 1,9}{74,8}$	$\frac{57,5 \pm 1,7}{65,3}$	0,52	33,30	16,20
7	Кю-40 / Престиж	$\frac{45,1 \pm 2,6}{57,3}$	$\frac{55,5 \pm 1,5}{66,5}$	$\frac{56,5 \pm 3,1}{75,4}$	-0,30	-	-
8	Izolda / Престиж	$\frac{57,5 \pm 1,7}{65,3}$	$\frac{54,8 \pm 1,8}{73,0}$	$\frac{56,5 \pm 3,1}{75,4}$	0,99	30,00	12,60
9	Одеська 267 / Легенда	$\frac{42,1 \pm 2,7}{55,3}$	$\frac{65,4 \pm 2,0}{89,1}$	$\frac{74,9 \pm 3,7}{100,8}$	0,14	3,33	0,40
10	Одеська 267 / 80 – III/7	$\frac{42,1 \pm 2,7}{55,3}$	$\frac{57,5 \pm 1,6}{74,2}$	$\frac{64,8 \pm 3,0}{75,5}$	-0,00	-	-
11	Венера / Статна	$\frac{61,5 \pm 4,4}{96,8}$	$\frac{59,2 \pm 1,9}{82,2}$	$\frac{48,9 \pm 2,3}{64,4}$	0,10	10,00	6,60
12	Венера / Переяславка	$\frac{61,5 \pm 4,4}{96,8}$	$\frac{62,2 \pm 1,6}{75,7}$	$\frac{64,0 \pm 2,7}{80,5}$	-0,70	6,70	3,60
13	Ebi / Добірна	$\frac{62,5 \pm 2,5}{74,5}$	$\frac{57,9 \pm 1,6}{77,8}$	$\frac{57,1 \pm 3,4}{83,2}$	-0,30	6,70	4,90
14	Ebi / 89 – I/2	$\frac{62,5 \pm 2,5}{74,5}$	$\frac{67,3 \pm 3,0}{100,5}$	$\frac{58,7 \pm 1,4}{64,5}$	0,83	23,30	31,50

За загальною площею двох зверху листків (прапорцевого і підпрапорцевого) частота прояву трансгресії коливалася від 6,70 % до 50,00 %,

а ступінь трансгресії від 3,60 % до 45,20 %, в двох популяціях трансгресія була відсутня. (табл. 1.2.7).

Високі та середні коефіцієнти успадкованості, що перевищували 0,50 та високий прояв трансгресій спостерігалися в популяціях: Кю-7/Смуглянка (T_c – 33,30 % і T_s – 45,20 %); Харківська 105/Смуглянка (T_c – 30,00 % і T_s – 45,23 %); Izolda/Престиж (T_c – 30,00 % і T_s – 12,60 %); Ebi/89-1/2 (T_c – 23,30 % і T_s – 31,50%).

В наших дослідженнях у гібридних популяцій F_2 , отриманих від схрещування сортів і ліній пшениці м'якої озимої різних морфофізіологічних типів за ознакою «довжина колоса» частота трансгресій коливалася від 3,30 % до 26,67 %, а ступінь трансгресії – від 1,50 до 17,30 %, в трьох популяціях трансгресія була відсутня. Кращі популяції: Харківська 105 / Смуглянка (T_c – 26,67 %, T_s – 13,71 %), Смуглянка / Кю-7 (T_c – 20,00 %, T_s – 15,90 %); Кю-7 / Смуглянка (T_c – 20,00 %, T_s – 10,50 %) (табл. 1.2.8).

У популяціях, де в якості однієї з батьківських форм був використаний сорт Смуглянка, спостерігався найбільший вихід трансгресивних форм. Це очевидно пов'язано з тим, що сорт Смуглянка є носієм пшенично-житньої транслокації 1AL / 1RS і становить найбільшу селекційну цінність для створення форм з високим рівнем продуктивності.

Можна припустити, що у F_2 даних гібридних популяцій проявилася позитивна трансгресивна мінливість в поєднанні з генотиповою варіабельністю, що і було підтверджено в високих значеннях коефіцієнта успадкованості (H^2). Гібридні популяції за участю сорту Смуглянка в якості одного з батьків мали найбільші значеннями коефіцієнта успадкованості (від середнього – 0,41 в популяції Харківська 105 / Смуглянка до високого – 0,74 в популяції Смуглянка / Харківська 105). Винятком була популяція Patriot / Смуглянка, у якій поява трансгресивних форм не спостерігалася.

Таблиця 1.2.8.

Коефіцієнт успадкованості, частота і ступінь трансгресії за довжиною колоса у F₂ пшениці м'якої озимої (2016 р.)

№	Комбінація схрещування	Довжина колоса, см			H ²	T _ч , %	T _с , %
		P _♀	F ₂	P _♂			
1	Смуглянка / Кю-7	$\frac{8,9 \pm 0,3}{10,2}$	$\frac{8,9 \pm 0,2}{12,3}$	$\frac{7,6 \pm 0,2}{8,2}$	0,63	16,70	16,70
2	Смуглянка / Харківська 105	$\frac{8,9 \pm 0,3}{10,2}$	$\frac{9,3 \pm 0,3}{13,1}$	$\frac{9,8 \pm 0,3}{10,9}$	0,74	20,00	15,90
3	Кю-7 / Смуглянка	$\frac{7,6 \pm 0,2}{8,2}$	$\frac{8,8 \pm 0,2}{11,2}$	$\frac{8,9 \pm 0,3}{10,2}$	0,63	20,00	10,50
4	Patriot / Смуглянка	$\frac{9,4 \pm 0,6}{12,5}$	$\frac{9,3 \pm 0,2}{11,4}$	$\frac{8,9 \pm 0,3}{10,2}$	0,00		-
5	Харківська 105 / Смуглянка	$\frac{9,8 \pm 0,3}{10,9}$	$\frac{10,2 \pm 0,2}{13,0}$	$\frac{8,9 \pm 0,3}{10,2}$	0,41	26,67	13,71
6	Престиж / Izolda	$\frac{9,6 \pm 0,4}{11,0}$	$\frac{10,4 \pm 0,2}{13,0}$	$\frac{10,1 \pm 0,5}{13,0}$	0,01	10,00	3,60
7	Кю-40 / Престиж	$\frac{7,6 \pm 0,2}{8,2}$	$\frac{9,1 \pm 0,2}{11,0}$	$\frac{9,6 \pm 0,4}{11,0}$	0,23	6,70	1,50
8	Izolda / Престиж	$\frac{10,1 \pm 0,5}{13,0}$	$\frac{9,0 \pm 0,2}{11,0}$	$\frac{9,6 \pm 0,4}{11,0}$	0,00	-	-
9	Одеська 267 / Легенда	$\frac{7,5 \pm 0,3}{9,0}$	$\frac{10,2 \pm 0,2}{13,0}$	$\frac{12,2 \pm 0,3}{14,0}$	0,20	3,30	3,40
10	Одеська 267 / 80 – III/7	$\frac{7,5 \pm 0,3}{9,0}$	$\frac{8,7 \pm 0,1}{10,0}$	$\frac{8,7 \pm 0,2}{10,0}$	0,04	23,30	4,30
11	Венера / Статна	$\frac{10,7 \pm 0,4}{14,0}$	$\frac{10,5 \pm 0,2}{12,5}$	$\frac{8,9 \pm 0,2}{10,1}$	0,06	17,00	10,20
12	Венера / Переяславка	$\frac{10,7 \pm 0,4}{14}$	$\frac{10,5 \pm 0,2}{13}$	$\frac{10,7 \pm 0,3}{12,6}$	-0,13	10,00	3,90
13	Ebi / Добірна	$\frac{10,7 \pm 0,5}{13,6}$	$\frac{9,8 \pm 0,3}{13,0}$	$\frac{9,8 \pm 0,3}{11,2}$	0,00	-	-
14	Ebi / 89 – I/2	$\frac{10,7 \pm 0,5}{13,6}$	$\frac{11,5 \pm 0,3}{15,0}$	$\frac{10,4 \pm 0,2}{11,7}$	0,49	10,00	17,30

Аналогічна закономірність була характерна для популяцій Ebi / Добірна, Izolda / Престиж. Таким чином, добір на збільшення довжини колоса, починаючи з F₂, може бути ефективний в тих гібридних популяціях, які характеризуються високою генотиповою мінливістю. У популяціях з низьким успадкуванням при відсутності генетипової різноманітності батьківських форм відбір безперспективний.

Трансгресія за кількістю колосків у колосі в проаналізованій нами групі гібридних популяцій характеризувалася значно меншими показниками, ніж за

довжиною колоса: частота – в межах від 3,30 % до 30,00 %, ступінь – від 1,80 % до 10,50 % (табл. 1.2.9).

У п'яти популяціях вона була відсутня, що вказує на мінімальну можливість поліпшення цієї ознаки в даних гібридних популяціях. Кращими за проявом трансгресії були популяції: Одеська 267 / 80–III/7 (T_c – 30,00 %, T_s – 6,80 %); Кю-40 / Престиж (T_c – 20,00 %, T_s – 6,80 %); Венера / Статна (T_c – 20,00 %, T_s – 5,90 %); Кю-7 / Смуглянка (T_c – 10,00 %, T_s – 10,50 %); Харківська 105 / Смуглянка (T_c – 10,00 %, T_s – 9,52 %).

Таблиця 1.2.9.

Коефіцієнт успадкованості, частота і ступінь трансгресії за кількістю колосків у колосі у F_2 пшениці м'якої озимі (2016 р.)

№	Комбінація схрещування	Кількість колосків в колосі,шт			H^2	T_c , %	T_s , %
		$P_{\text{♀}}$	F_2	$P_{\text{♂}}$			
1	Смуглянка / Кю-7	$\frac{16,4 \pm 0,8}{21,0}$	$\frac{16,4 \pm 0,6}{22,0}$	$\frac{15,4 \pm 0,5}{17,0}$	0,64	10,00	1,80
2	Смуглянка / Харківська 105	$\frac{16,4 \pm 0,8}{21,0}$	$\frac{17,0 \pm 0,5}{21,0}$	$\frac{20 \pm 0,3}{21,0}$	0,62	-	-
3	Кю-7 / Смуглянка	$\frac{15,4 \pm 0,5}{17,0}$	$\frac{17,0 \pm 0,5}{21,0}$	$\frac{16,4 \pm 0,79}{21,0}$	0,41	10,00	10,50
4	Patriot / Смуглянка	$\frac{19,2 \pm 1,1}{25,0}$	$\frac{18,3 \pm 0,4}{21,0}$	$\frac{16,4 \pm 0,8}{21,0}$	0,00	-	-
5	Харківська 105 / Смуглянка	$\frac{20 \pm 0,3}{21,0}$	$\frac{18,3 \pm 0,4}{23,0}$	$\frac{16,4 \pm 0,8}{21,0}$	0,49	10,00	9,52
6	Престиж / Izolda	$\frac{18,2 \pm 0,5}{21,0}$	$\frac{19,7 \pm 0,3}{23,0}$	$\frac{20,5 \pm 0,7}{23,0}$	0,00	-	-
7	Кю-40 / Престиж	$\frac{15,4 \pm 0,5}{17,0}$	$\frac{17,7 \pm 0,4}{21,0}$	$\frac{18,2 \pm 0,5}{21,0}$	0,32	20,00	6,80
8	Izolda / Престиж	$\frac{20,5 \pm 0,7}{23,0}$	$\frac{17,6 \pm 0,5}{22,0}$	$\frac{18,2 \pm 0,5}{21,0}$	0,52	-	-
9	Одеська 267 / Легенда	$\frac{15,3 \pm 0,5}{18,0}$	$\frac{21,1 \pm 0,3}{25,0}$	$\frac{23 \pm 0,6}{27,0}$	0,00	-	-
10	Одеська 267 / 80 – III/7	$\frac{15,3 \pm 0,5}{18,0}$	$\frac{19,1 \pm 0,3}{21,0}$	$\frac{18 \pm 0,5}{21,0}$	0,07	30,00	6,80
11	Венера / Статна	$\frac{20,5 \pm 0,6}{17,00}$	$\frac{20,8 \pm 0,4}{24,00}$	$\frac{19,8 \pm 0,4}{21,00}$	0,54	20,00	5,90
12	Венера / Переяславка	$\frac{20,5 \pm 0,6}{17,0}$	$\frac{21,7 \pm 0,3}{25,0}$	$\frac{21,5 \pm 0,6}{25,0}$	0,01	3,30	4,20
13	Ebi / Добірна	$\frac{21,4 \pm 0,7}{24,0}$	$\frac{21,0 \pm 0,4}{24,0}$	$\frac{18,3 \pm 0,8}{21,0}$	0,00	10,00	1,40
14	Ebi/ 89 – I/2	$\frac{21,4 \pm 0,7}{24,0}$	$\frac{21,4 \pm 0,4}{27,0}$	$\frac{19 \pm 0,4}{21,0}$	0,33	10,00	8,50

Серед чотирнадцяти популяцій в шести був середній рівень коефіцієнту успадкованості даної ознаки, в інших восьми він був низьким, а в деяких: Patriot / Смоглянка, Престиж / Izolda, Одеська 267 / Легенда, Венера / Переяславка, Ебі / Дорідна. – навіть дорівнював нулю, що свідчить про неможливість добору трансгресивних форм в цих гібридних популяціях за даною ознакою у F_2 , добір можливий в більш пізніх поколіннях.

Майже у більшості гібридних популяціях за ознаками: «маса колоса», «кількість зерен» і «маса зерна з колоса» відзначені високі показники частоти, ступеня трансгресії і коефіцієнта успадкованості (табл. 1.2.10–1.2.12).

За ознакою «маса колоса» коефіцієнт успадкованості був високим у популяціях Смоглянка / Харківська 105 (0,66), Одеська 267 / Легенда (0,79), в той час як висока позитивна трансгресивна мінливість була в десяти популяціях і коливалася від 50,00 % в популяції Patriot / Смоглянка до 72,00 % в популяції Смоглянка / Кю-7 (табл. 1.2.10).

Ці популяції характеризувалися і високим показником ступеня трансгресії – від 31,30 % в комбінації Одеська 267 / 80-III/7 до 74,20 % в комбінації Patriot / Смоглянка. Серед усіх проаналізованих гібридних популяцій виділялась популяція Ебі / Добірна, яка була однією з найгірших за проявом ознаки «маса колоса» (коефіцієнт успадкованості дорівнював нулю, частота трансгресій була відсутня) (табл. 1.2.11).

За кількістю зерен в колосі коефіцієнт успадкованості в проаналізованих нами гібридних популяціях коливався від 0,26 до 1,00 і був найвищим у двох, середнім в семи з чотирнадцяти популяцій. Частота трансгресій коливалася в межах від 4,20 % в популяції Смоглянка / Кю-7 до 68,00 % в популяції Венера / Статна. Ступінь трансгресії виявився найвищим у популяції Венера / Статна – 43,60 %. Кращі популяції за кількістю зерен в колосі: Венера/Статна, Одеська 267/Легенда, Ебі/Добірна. При цьому в комбінаціях з використанням в якості материнської форми сорту Ебі був високим коефіцієнт успадкованості – 0,71 в комбінації Ебі/ Добірна і 0,76 в комбінації Ебі /89-I/2.

Зниження ступеня і частоти трансгресій в популяції Ebi / 89-1/2 (Tч – 27,60 %, Tс – 19,60 %) порівняно з Ebi / Добірна (Tч – 46,70 %, Tс – 31,00 %) можна пояснити залежністю характеру трансгресивного розщеплення від генотипів обох батьківські форм, їх походження. Очевидно, сорти Ebi і Добірна більш генетично віддалені, ніж сорт Ebi і лінія 89-1/2.

Таблиця 1.2.10.

Коефіцієнт успадкованості, частота і ступінь трансгресії за масою колоса у F₂ пшениці м'якої озимої (2016 р.)

№	Комбінація скрещивання	Маса колоса, г			H ²	Tч, %	Tс, %
		P♀	F ₂	P♂			
1	Смуглянка / Кю-7	$\frac{1,7 \pm 0,1}{2,6}$	$\frac{2,8 \pm 0,1}{4,3}$	$\frac{2,01 \pm 0,2}{2,9}$	0,47	72,00	67,60
2	Смуглянка/ Харківська 105	$\frac{1,7 \pm 0,1}{2,6}$	$\frac{2,8 \pm 0,2}{4,6}$	$\frac{2,2 \pm 0,1}{2,9}$	0,66	52,00	54,40
3	Кю-7 / Смуглянка	$\frac{2,0 \pm 0,2}{2,9}$	$\frac{2,5 \pm 0,1}{4,0}$	$\frac{1,7 \pm 0,1}{2,6}$	0,10	54,20	49,30
4	Patriot / Смуглянка	$\frac{1,7 \pm 0,2}{2,8}$	$\frac{2,5 \pm 0,1}{4,1}$	$\frac{1,7 \pm 0,1}{2,6}$	0,49	50,00	74,20
5	Харківська 105 /Смуглянка	$\frac{2,2 \pm 0,1}{2,9}$	$\frac{3,1 \pm 0,1}{4,5}$	$\frac{1,7 \pm 0,1}{2,6}$	0,39	70,00	57,00
6	Престиж / Izolda	$\frac{2,3 \pm 0,2}{3,3}$	$\frac{3,3 \pm 0,1}{4,4}$	$\frac{2,5 \pm 0,1}{3,4}$	0,31	60,00	44,90
7	Кю-40/ Престиж	$\frac{1,8 \pm 0,1}{2,3}$	$\frac{2,9 \pm 0,1}{4,0}$	$\frac{2,3 \pm 0,2}{3,3}$	0,11	69,00	31,80
8	Izolda /Престиж	$\frac{2,5 \pm 0,1}{3,4}$	$\frac{2,8 \pm 0,1}{3,9}$	$\frac{2,3 \pm 0,2}{3,3}$	0,39	27,60	28,10
9	Одеська 267 /Легенда	$\frac{2,3 \pm 0,1}{2,8}$	$\frac{3,7 \pm 0,1}{5,4}$	$\frac{3 \pm 0,1}{3,8}$	0,79	63,30	47,50
10	Одеська 267 / 80 – III/7	$\frac{2,3 \pm 0,1}{2,8}$	$\frac{3 \pm 0,1}{3,7}$	$\frac{2,2 \pm 0,1}{2,7}$	0,21	71,40	31,30
11	Венера / Статна	$\frac{2,6 \pm 0,1}{3,1}$	$\frac{3,5 \pm 0,1}{4,9}$	$\frac{2,4 \pm 0,1}{2,9}$	0,64	71,00	51,10
12	Венера / Переяславка	$\frac{2,6 \pm 0,1}{3,1}$	$\frac{3,5 \pm 0,1}{4,6}$	$\frac{3,6 \pm 0,1}{4,3}$	0,35	7,10	7,90
13	Ebi / Добірна	$\frac{2,8 \pm 0,1}{3,0}$	$\frac{2,9 \pm 0,1}{3,5}$	$\frac{3,3 \pm 0,2}{4,0}$	0,00	-	-
14	Ebi / 89 – 1/2	$\frac{2,8 \pm 0,1}{3,0}$	$\frac{3,3 \pm 0,2}{4,8}$	$\frac{3,1 \pm 0,1}{3,8}$	0,10	20,70	32,40

Таблиця 1.2.11.

Коефіцієнт успадкованості, частота і ступінь трансгресії за кількістю зерен у колосі у F₂ пшениці м'якої озимої (2016 р.)

№	Комбінація схрещування	Кількість зерен в колосі			H ²	Tч,%	Tс,%
		P♀	F ₂	P♂			
1	Смуглянка / Кю-7	$\frac{40,1 \pm 2,5}{52,0}$	$\frac{47,8 \pm 1,6}{65,0}$	$\frac{52,9 \pm 2,3}{65,0}$	0,09	4,20	5,40
2	Смуглянка / Харківська 105	$\frac{40,1 \pm 2,5}{52,0}$	$\frac{46,7 \pm 2,4}{68,0}$	$\frac{47,5 \pm 2,7}{61,0}$	0,52	16,70	14,00
3	Кю-7 / Смуглянка	$\frac{53 \pm 2,3}{65,0}$	$\frac{46,2 \pm 2,2}{76,0}$	$\frac{40,1 \pm 2,5}{52,0}$	0,08	8,30	13,50
4	Patriot / Смуглянка	$\frac{38,7 \pm 3,4}{56,0}$	$\frac{42,5 \pm 2,5}{64,0}$	$\frac{40,1 \pm 2,5}{52,0}$	0,41	32,10	26,00
5	Харківська 105 / Смуглянка	$\frac{47,5 \pm 2,7}{61,0}$	$\frac{51,2 \pm 1,5}{72,0}$	$\frac{40,1 \pm 2,5}{52,0}$	0,04	20,00	11,63
6	Престиж / Izolda	$\frac{50 \pm 3,01}{63,0}$	$\frac{56,1 \pm 1,7}{79,0}$	$\frac{47,5 \pm 2}{60,0}$	0,26	23,30	20,80
7	Кю-40 / Престиж	$\frac{49,2 \pm 2,16}{57,0}$	$\frac{52,3 \pm 2,1}{90,0}$	$\frac{50 \pm 3,0}{63,0}$	0,47	10,30	18,00
8	Izolda / Престиж	$\frac{47,5 \pm 2}{60,0}$	$\frac{47,75 \pm 2,1}{66,0}$	$\frac{50 \pm 3,0}{63,0}$	0,49	10,30	6,00
9	Одеська 267 / Легенда	$\frac{50 \pm 2,3}{66,0}$	$\frac{63,6 \pm 1,5}{82,0}$	$\frac{53,8 \pm 1,4}{62,0}$	0,54	63,30	31,60
10	Одеська 267 / 80 – III/7	$\frac{50 \pm 2,3}{66,0}$	$\frac{56,3 \pm 1,3}{76,0}$	$\frac{37 \pm 1,8}{42,0}$	0,06	39,30	18,40
11	Венера / Статна	$\frac{47,9 \pm 2,1}{63,0}$	$\frac{59,5 \pm 2,3}{84,0}$	$\frac{43,8 \pm 3,0}{60,0}$	0,60	68,00	43,60
12	Венера / Переяславка	$\frac{47,9 \pm 2,1}{63,0}$	$\frac{60,9 \pm 1,4}{75,0}$	$\frac{55,2 \pm 1,7}{65,0}$	0,36	32,10	18,80
13	Ebi / Добірна	$\frac{52,6 \pm 1,1}{57,0}$	$\frac{58,4 \pm 1,6}{75,0}$	$\frac{51,3 \pm 1,6}{60,0}$	0,71	46,70	31,00
14	Ebi / 89-1/2	$\frac{52,6 \pm 1,1}{57,0}$	$\frac{54,5 \pm 1,7}{75,0}$	$\frac{42,2 \pm 1,5}{49,0}$	0,76	27,60	19,60

У наших дослідженнях коефіцієнт успадкованості за озерненістю колоска в більшості проаналізованих популяцій був низьким і навіть дорівнював нулю (табл. 1.2.12).

Аналіз середніх значень батьківських форм і рослин F₂ показав наявність позитивної трансгресивної мінливості і високої генотипової варіабельності за масою зерна з колоса, що обумовило високі значення коефіцієнта успадкованості, частоти і ступеня трансгресії (табл. 1.2.13).

Таблиця 1.2.12.

Коефіцієнт успадкованості, частота і ступінь трансгресії за озерненістю колоска у F₂ пшениці м'якої озимої (2016 р.)

№	Комбінація схрещування	Кількість зерен у колосці, шт			H ²	T _ч ,%	T _с ,%
		P♀	F ₂	P♂			
1	Смуглянка / Кю-7	$\frac{2,5 \pm 0,1}{3,3}$	$\frac{2,7 \pm 0,1}{3,6}$	$\frac{3,5 \pm 0,2}{4,0}$	0,60	-	-
2	Смуглянка/ Харківська 105	$\frac{2,5 \pm 0,1}{3,3}$	$\frac{2,6 \pm 0,1}{3,6}$	$\frac{2,4 \pm 0,1}{3,0}$	0,46	33,30	19,20
3	Кю-7 / Смуглянка	$\frac{3,5 \pm 0,2}{4,0}$	$\frac{2,6 \pm 0,1}{4,0}$	$\frac{2,5 \pm 0,1}{3,3}$	0,20	4,20	2,20
4	Patriot / Смуглянка	$\frac{2,1 \pm 0,2}{3,7}$	$\frac{2,4 \pm 0,1}{3,4}$	$\frac{2,5 \pm 0,1}{3,3}$	0,24	18,50	12,80
5	Харківська 105 /Смуглянка	$\frac{2,4 \pm 0,1}{3,0}$	$\frac{2,8 \pm 0,1}{3,8}$	$\frac{2,5 \pm 0,1}{3,3}$	0,25	33,30	26,00
6	Престиж / Izolda	$\frac{2,8 \pm 0,2}{3,9}$	$\frac{2,9 \pm 0,1}{3,4}$	$\frac{2,4 \pm 0,2}{3,2}$	0,45	13,30	2,50
7	Кю-40 / Престиж	$\frac{3,2 \pm 0,2}{3,8}$	$\frac{3,0 \pm 0,1}{4,3}$	$\frac{2,8 \pm 0,2}{3,9}$	0,38	39,30	20,40
8	Izolda / Престиж	$\frac{2,4 \pm 0,2}{3,2}$	$\frac{2,7 \pm 0,1}{3,3}$	$\frac{2,8 \pm 0,2}{3,2}$	0,00	-	-
9	Одеська 267 / Легенда	$\frac{3,4 \pm 0,3}{3,8}$	$\frac{3,0 \pm 0,2}{3,9}$	$\frac{2,4 \pm 0,1}{2,7}$	0,00	-	-
10	Одеська 267 / 80-III/7	$\frac{3,4 \pm 0,3}{3,8}$	$\frac{3,0 \pm 0,1}{3,6}$	$\frac{2,0 \pm 0,2}{3,1}$	0,00	-	-
11	Венера / Статна	$\frac{2,4 \pm 0,1}{3,0}$	$\frac{2,8 \pm 0,2}{3,5}$	$\frac{2,2 \pm 0,2}{3,2}$	0,05	68,00	27,9
12	Венера / Переяславка	$\frac{2,4 \pm 0,1}{3,0}$	$\frac{2,8 \pm 0,1}{3,6}$	$\frac{2,6 \pm 0,1}{3,1}$	0,40	77,80	35,10
13	Ebi / Добірна	$\frac{2,5 \pm 0,1}{3,2}$	$\frac{2,8 \pm 0,1}{3,4}$	$\frac{2,9 \pm 0,2}{3,8}$	0,00	-	-
14	Ebi / 89-1/2	$\frac{2,5 \pm 0,1}{3,2}$	$\frac{2,6 \pm 0,1}{3,6}$	$\frac{2,2 \pm 0,1}{2,9}$	0,30	10,30	8,60

У п'яти популяціях коефіцієнт успадкованості був високим – від 0,66 в популяції Смуглянка / Харківська 105 до 0,75 в популяції Венера / Статна. Низький рівень коефіцієнта успадкованості мали три популяції Престиж / Izolda, Одеська 267 / 80-III/7 і Ebi / Добірна. Кращі популяції за частотою і ступенем трансгресії: Смуглянка / Кю-7 (T_ч – 75,00 % і T_с – 71,2 %), Харківська 105 / Смуглянка (T_ч – 76,70 % і T_с – 77,78 %), Венера / Статна (T_ч – 71,00 % і T_с – 53,50 %) (див. табл. 1.2.13).

Таблиця 1.2.13.

Коефіцієнт успадкованості, частота і ступінь трансгресії за масою зерна з колоса у F₂ пшениці м'якої озимої (2016 р.)

№	Комбінація схрещування	Маса зерна з колоса,г			H ²	T _ч , %	T _с , %
		P♀	F ₂	P♂			
1	Смуглянка / Кю-7	$\frac{1,2 \pm 0,1}{1,5}$	$\frac{2,1 \pm 0,1}{3,3}$	$\frac{1,3 \pm 0,1}{1,9}$	0,72	75,00	71,20
2	Смуглянка / Харьковская 105	$\frac{1,2 \pm 0,1}{1,5}$	$\frac{2,1 \pm 0,1}{3,2}$	$\frac{1,3 \pm 0,2}{1,9}$	0,66	66,70	68,50
3	Кю-7 / Смуглянка	$\frac{1,3 \pm 0,1}{1,9}$	$\frac{2,0 \pm 0,1}{3,0}$	$\frac{1,1 \pm 0,1}{1,5}$	0,35	75,00	52,90
4	Patriot / Смуглянка	$\frac{1,1 \pm 0,1}{1,6}$	$\frac{1,9 \pm 0,1}{3,2}$	$\frac{1,2 \pm 0,1}{1,5}$	0,74	67,90	97,70
5	Харьковская 105 / Смуглянка	$\frac{1,3 \pm 0,2}{1,9}$	$\frac{2,4 \pm 0,1}{3,5}$	$\frac{1,2 \pm 0,1}{1,5}$	0,38	76,70	77,78
6	Престиж / Izolda	$\frac{1,9 \pm 0,1}{2,4}$	$\frac{2,6 \pm 0,1}{3,5}$	$\frac{1,9 \pm 0,1}{3,0}$	0,30	66,70	47,80
7	Кю-40 / Престиж	$\frac{1,1 \pm 0,1}{1,5}$	$\frac{2,3 \pm 0,1}{3,1}$	$\frac{1,9 \pm 0,1}{2,4}$	0,37	51,70	29,00
8	Izolda / Престиж	$\frac{1,9 \pm 0,1}{3,0}$	$\frac{2,2 \pm 0,1}{3,2}$	$\frac{1,9 \pm 0,1}{2,4}$	0,43	37,90	31,90
9	Одеська 267 / Легенда	$\frac{1,6 \pm 0,1}{2,0}$	$\frac{2,8 \pm 0,1}{3,8}$	$\frac{2,4 \pm 0,1}{3,0}$	0,65	53,30	34,60
10	Одеська 267 / 80 – III/7	$\frac{1,6 \pm 0,1}{2,0}$	$\frac{2,4 \pm 0,1}{3,0}$	$\frac{1,6 \pm 0,1}{2,0}$	0,08	75,00	48,80
11	Венера / Статна	$\frac{2,1 \pm 0,1}{2,5}$	$\frac{2,7 \pm 0,1}{3,8}$	$\frac{1,7 \pm 0,1}{2,0}$	0,75	71,00	53,50
12	Венера / Переяславка	$\frac{2,1 \pm 0,1}{2,5}$	$\frac{2,7 \pm 0,1}{3,6}$	$\frac{2,5 \pm 0,1}{2,9}$	0,70	35,70	21,70
13	Ebi / Добирна	$\frac{2,1 \pm 0,1}{2,4}$	$\frac{2,1 \pm 0,1}{2,9}$	$\frac{2,4 \pm 0,1}{3,0}$	0,08	3,30	6,90
14	Ebi / 89 – I/2	$\frac{2,1 \pm 0,1}{2,4}$	$\frac{2,4 \pm 0,1}{3,4}$	$\frac{2,4 \pm 0,1}{3,1}$	0,65	10,30	16,50

Такі високі коефіцієнти успадкованості, частоти і ступеня трансгресивної мінливості обумовлені тим, що маса зерна з колоса є інтегральною ознакою, яка залежить від кількості колосків в колосі, кількості зерен в колосі, тому батьківські форми, маючи однакову масу зерна з колоса, можуть відрізнятися за її складовими, що і обумовлює значну варіабельність у F₂ і широкий спектр трансгресивної мінливості, як це було отримано в проаналізованих гібридних популяціях.

Таким чином, проведений аналіз результатів вивчення характеру успадкування, частоти і ступеня трансгресивної мінливості комплексу ознак

продуктивності колоса у F_2 пшениці м'якої озимої, свідчить про наявність значної кількості трансгресивних форм у гібридних популяціях. Очевидно, що характер успадкування, частота і ступінь трансгресивної мінливості, в основному, визначається генетиповими особливостями обох батьківських форм, що використані в схрещуваннях.

Отримані результати дозволяють припустити, що при доборі генотипів з метою отримання максимального виходу трансгресивних форм в ранніх гібридних поколіннях, в якості батьківських пар доцільно використовувати батьківські компоненти близьких або однакових морфологічних типів.

Так, високою частотою і ступінем трансгресивної мінливості за більшістю вивчених ознак характеризувалися популяції Смуглянка / Харківська 105; Харківська 105 / Смуглянка; Венера / Статна; Смуглянка / Кю-7; Кю-7 / Смуглянка; Patriot / Смуглянка, які були віднесені нами до досить близьких за морфологічними типами. При схрещуванні генотипів з більш суттєвими відмінностями в організації продукційних процесів, прояв трансгресивної мінливості може спостерігатися в більш пізніх поколіннях схрещувань, що обумовлено більш складним перебігом формотворення в гібридних популяціях.

Висновки

За результатами проведених досліджень можна зробити наступні висновки:

1. Установлено, що підбір батьківських форм на основі результатів багатомірного аналізу за комплексом ознак системи донорно-акцепторних взаємовідносин зумовлює різний рівень та частоту появи трансгресивних форм в гібридних популяціях F_2 - F_3 .

2. Максимальне насичення гібридних популяцій трансгресивними за ознаками системи донорно-акцепторних взаємовідносин формами спостерігалось при схрещуванні батьківських генотипів з принципово різним типом організації процесів накопичення та перерозподілу пластичних речовин,

тобто з різим типом взаємовідносин ознак системи донор-акцептор. При схрещуванні генотипів з близьким типом донорно-акцепторної системи спостерігається найнижча частота та ступінь появи трансгресивних форм, або навіть їх повна відсутність.

3. Серед вивчених гібридних комбінації одержаних від схрещування батьківських форм за ознаками донорно-акцепторної системи найбільш перспективною виявилась комбінація Izolda / Херсонська 99. Гібридні популяції якої були насичені трансгресивними формами, як за ознаками донора, так і акцептора, а також мали сбалансований тип донорно-акцепторних взаємовідносин.

4. Установлено, що рівень успадкованості ознак у гібридів F_2 одержаних від схрещування батьківських форм з різним морфо фізіологічним та анатомічним типом організації продукційних процесів, залежав від генетичних особливостей батьківських компонентів схрещування і варіював від низького до високого. За більшістю ознак переважав низький коефіцієнт успадкованості в «широкому сенсі». Високий рівень коефіцієнта успадкованості спостерігали тільки за селекційними індексами – у 41 % гібридних популяцій. За індексом GPPHІ коефіцієнт успадкованості був у межах від 0,74 (Кю-7 / Смуглянка) до 0,89 (Patriot / Смуглянка).

5. Установлено значну трансгресивну мінливість за ознаками продуктивності та селекційними індексами. Максимальною частотою трансгресій була за індексом GPPHІ ($Tч = 83,30$) у Кю-40 / Престиж, а максимальний ступінь трансгресії був за масою зерна з колоса ($Tс = 97,70$ %) у Patriot / Смуглянка. Кращими гібридними популяціями, у яких спостерігали високий рівень частоти і ступеня трансгресії за більшістю ознак, були такі: Смуглянка / Кю-7, Смуглянка / Харківська 105, Харківська 105/ Смуглянка, Patriot / Смуглянка, Престиж / Izolda, Кю-7 / Смуглянка, Izolda / Престиж, Одеська 267 / 80-III/7, Венера / Статна, Кю-40 / Престиж, Izolda / Престиж, Одеська 267 / Легенда.

Список використаних джерел

Базалій, В. В. (2004). Принципи адаптивної селекції озимої пшениці в Південному Степу. *Херсон: Айлант*. 243.

Базалій, В. В., & Бойчук, І. В. (2012). Трансгресивна мінливість гібридів пшениці м'якої озимої і її використання в селекції. *Таврійський науковий вісник*, 78, 3–8.

Кочмарський В. С. (2013). Створення вихідного матеріалу та сортів пшениці м'якої озимої на підвищену адаптивність для Лісостепу України: автореф. дис. ... д-ра с.-г. наук: 06.01.05. Дніпропетровськ, 2013. 36 с.

Криворученко, Р. В. (2013). Структурно-функціональна організація системи донорно-акцепторних відносин у генотипів пшениці різного походження. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Сер.: Біологія*, (2), 72-82.

Орлюк, А. П., Базалій, В. В. (1998) Принципы трансгрессивной селекции пшеницы. Херсон, 274 с.

Орлюк, А. П., Базалій, В. В. (2013). Генетичний аналіз: навч. посіб. *Херсон: ПП «Олді-плюс»*,. 218.

Abdelghany, M., Makhmer, K., Zayed, E., Salama, Y., & Amer, K. (2023). Genetic Variability, Principle Components and Cluster Analysis of Twenty-eight Egyptian Wheat Genotypes. *Scientific Journal of Agricultural Sciences*, 5(1), 107-118. <https://doi.org/10.21608/sjas.2023.179573.1272>

Devesh, P., Moitra, P. K., Shukla, R. S., & Pandey, S. (2019). Genetic diversity and principal component analyses for yield, yield components and quality traits of advanced lines of wheat. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 8(3), 4834-4839.

Hulle, A., Dubey, N., Avinash, H., Reddy, Jr., Chormule, S., Sachan S. (2019) PCA Based Multivariate Statistical Diversity Analysis for Grain Yield and its Components in Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Annals of Biology*. 39(2). PART 2. 386-391

Khodadadi, M., Fotokian, M. H., & Miransari, M. (2011). Genetic diversity of wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes based on cluster and principal component analyses for breeding strategies. *Australian Journal of Crop Science*, 5(1), 17-24.

Kumar, A., Jaiswal, J. P., Chaudhary, H., Vinesh, B., Kumawat, S., Parihar, P., & Bhatt, B. (2024). Deciphering Genetic Diversity in Advanced Wheat Lines (*Triticum aestivum* L.) for Yield and Other Yield Contributing Traits Across the Locations. *International Journal of Plant & Soil Science*, 36(3), 427-440. <https://doi.org/10.9734/ijpss/2024/v36i34442>

Kumar, A., Yadav, V. K., Maurya, C. L., Singh, S. V., Kumar, J., & Naik, B. S. D. (2024a). Estimate the Genetic Diversity with PCA in Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Scientific Research and Reports*, 30(5), 207-217. <https://doi.org/10.9734/jsrr/2024/v30i51935>

Kumar, S., Gupta, V., Yadav, S. S., Mamrutha, H. M., Singh, S. K., Chatrath, R., & Singh, G. P. (2021). Multivariate analysis in wheat germplasm captures variability for agro-morphological and physiological traits. *The Indian Journal of Agricultural Sciences*, 91(9), 1322-1327. <https://doi.org/10.56093/ijas.v91i9.116079>

Naveen, A., Mishra, V. K., Sinha, B., Harika, A. S., Supriya, P., & Reddy, M. B. (2023). Enumeration of Genetic Parameters and Genetic Diversity of Morpho-Physiological Traits in CIMMYT Bread Wheat Accessions [*Triticum aestivum* (L.) em. Thell]. *Int. J. Environ. Clim. Change*, 13(10), 629-637. <https://doi.org/10.9734/ijec/2023/v13i102696>

Pokhylko S.Y., Schwartau V.V., Mykhalska L.M. et al. (2016) ICP-MS analysis of bread wheat carrying the Gpc-B1 gene of *Triticum turgidum*ssp. *Dicoccoides*. *Biotechnologia acta.* 9(5). P. 64–69.

1.3. Генетико-селекційне покращення пшениці з використанням генофонду роду *Triticum* L.

Розвиток аграрної галузі, що відбувся впродовж останніх двох сторіч, мав одним з наслідків генетичну ерозію культурних рослин, яка особливо відчутно позначилась на пшениці. З 30 видів роду *Triticum*, не враховуючи штучно створених амфідиплоїдів, було припинено або зведено до мінімуму культивування всіх видів, окрім *T. aestivum* L. та *T. durum* Desf., що призвело до звуження різноманіття генів, котрі обумовлюють стійкість до біотичних та абіотичних стресорів. Тому, вразливість посівів пшениці зросла, обсяги і якість урожаю стали нестабільними. (Твердохліб & Богуславський, 2012; Бабенко та ін., 2017; Моргун та ін., 2016). Не зважаючи на те, що інші види не мають значного поширення в культурі, проте вони є носіями цінних генів і можуть слугувати джерелами ознак при генетичному покращенні існуючих сортів пшениці. Це особливо важливо, з огляду на те, що генетичний пул генів пшениць м'якої і твердої практично вичерпав свій ресурс, і для створення нових сортів необхідне залучення нового генетичного матеріалу. Варто також зауважити, що глобальні зміни клімату особливо гостро позначаються на вирощуванні сільськогосподарських культур, що передбачає створення нових сортів стійких до різноманітних екологічних чинників. Отже, використання в селекційному процесі малопоширених видів пшениці відкриває широкі можливості до створення нових сортів з високою якістю зерна та стійкими до різноманітних екологічних факторів середовища (Шелепов, 2004; Моргун, 2016; Бабенко та ін., 2017; Bhatta M., 2018). Разом з тим, зростання попиту серед споживачів, на екологічну і здорову продукцію з зерна пшениці, вирощену без використання засобів захисту рослин, з високими поживними якостями, без вмісту глютенів, тощо, призвели до переоцінки стародавніх, реліктових видів пшениці, що мали значне поширення в минулому, але з переходом до механізованих способів обробітку ґрунту, посіву та обмолоту були фактично виключені з сільськогосподарського виробництва і залишились в невеликій кількості, лише в місцях їх традиційного вирощування, або

зберігались в колекціях селекціонерів та генетичних банках; на сьогодні спостерігається їх повторне відродження як самостійних культур. В останні десятиріччя на ринках багатьох країн світу з'явилися сорти малопоширених видів пшениці, попит на продукцію яких набуває все більшої популярності серед шанувальників здорового і дієтичного харчування, а також обумовлений можливістю вирощування малопоширених видів на малородючих ґрунтах за маловитратною органічною системою землеробства (Твердохліб & Богуславський, 2012; Моргун та ін., 2015; Koutis, 2015; Vabenko et al., 2018; Рожков та ін., 2023). З'явилися нові сорти малопоширених пшениць і на ринку України. Так, станом на 2023 рік до Державного реєстру сортів України придатних до поширення внесено три сорти *T. dicocum*, ярого типу розвитку: 'Голіківська' (2015 р.), 'Юніка' (2020 р.) і 'Антарес' (2021 р.); шість озимих сортів спельти (*T. spelta* L.): 'Зоря України' (2015 р.), сорт 'Європа' (2015 р.), 'Attergauer Dinkel' (2019 р.) 'Вишиванка білоцерківська' (2020 р.), 'Евріка' (2020) та 'Mv Martongold' (2022); а також озимий сорт кулястозерної пшениці (*T. sphaerococum*) 'Донор Київський'. В 2016 році в сортовивчення передавався сорт ярого типу розвитку під назвою 'Мулатка', що належить до *T. carthlicum* Nevski., але з невідомих для нас причин не був внесений до реєстру сортів придатних до поширення в Україні (St. reestr, 2023). Оскільки в світі, і в Україні зокрема, серед виробників зерна попит на малопоширені пшениці неухильно зростає, то і надалі слід очікувати появу нових сортів малопоширених видів підроду *Triticum*, що обумовлює актуальність і новизну досліджень в цій сфері. Тому встановлення рівня прояву господарсько-цінних ознак малопоширених видів пшениці, в умовах постійних змін клімату, які останнім часом, мають місце і в Україні, є важливим завданням і першим етапом для генетичного покращення асортименту існуючих сортів пшениці та розробки рекомендацій, щодо впровадження у виробництво малопоширених пшениць.

З огляду на це, передумовою для широкого залучення в селекційну роботу генетичного різноманіття представників роду *Triticum* має стати їх

всебічне генетичне вивчення, дослідження характеру успадкування ознак цих видів та встановлення ролі цих ознак в генетичному поліпшенні існуючих сортів пшениці. Також, зважаючи на існування кількох підходів до систематичного положення видів роду *Triticum* генетичні дослідження можуть стати в нагоді в побудові загальної уніфікованої систематики цього роду (Vavilova V. et al., 2017; Vavilova V. et al., 2020). Саме цим питанням і присвячені наші дослідження. І першим кроком в дослідженні видового різноманіття роду *Triticum* стало вивчення їх господарсько-цінних та основних морфобіологічних ознак в різних умовах.

Метою наших досліджень було, встановлення рівня прояву та мінливості морфобіологічних ознак малопоширених видів пшениці та можливості генетичного покращення існуючих сортів пшениці через інтрогресію в їх генотипи генів споріднених видів.

1.3.1. Матеріал та методика досліджень

Матеріалом для досліджень слугували зразки малопоширених видів пшениці та сорти пшениці м'якої і твердої з ярим і озимим типом розвитку (табл. 1.3.1).

Польові дослідження зразків пшениці впродовж 2016-2019 рр. проводили на базі Всеукраїнського наукового інституту селекції (ВНІС), що на Київщині, на межі Обухівського і Кагарлицького районів, а з 2019 по 2023 рр. всі зразки випробовували на полях Державного біотехнологічного університету (ДБТУ). В обох випадках ґрунт – типовий чорнозем, а попередником для ярих зразків пшениці служили бобові культури – горох, чи соя, а під озимі відводився пар. Посів здійснювався вручну, з густиною 400 зерен на 1 м². Дослідна база ДБТУ розташована в Лівобережному Лісостепу України, а ВНІСу в Правобережному, де кількість опадів загалом вища, ніж в лівобережній частині України, клімат більш м'який і рослини, як правило, розвиваються краще. Закладання дослідів здійснювалось згідно вимог польового експерименту (Ермантраут, Гопцій та ін., 2013).

Умови проведення досліджень, відрізнялись по роках забезпеченням температурного режиму і вологістю, враженістю хворобами та шкідниками, тощо. Якщо зробити загальну оцінку погодних умов вирощування по роках, то 2016 рік, через велику кількість опадів і високу температуру були сприятливі для розвитку рослин пшениці, а в 2017 році погодні умови виявились екстремальними за кількістю опадів, що дозволило оцінити колекцію зразків пшениці за посухостійкістю. Загалом сприятливими виявились і 2018–2021 рр., коли при закладці колосу та в період цвітіння вистачало вологи і тепла, проте під час наливу зерна спостерігалась посуха, що вплинуло на його виповненість. Що стосується зразків пшениці озимого типу розвитку, то впродовж років їх вивчення проблем з перезимівлею не спостерігалось.

Таблиця 1.3.1.

Паспортна інформація про зразки малопоширених видів та сорти-стандарті пшениці м'якої і твердої.

№ з/п	Вид	Плоїдність 2n=	Назва зразка та/або номер Нац. каталогу	Країна, регіон походження	Примітки, родовід
Зразки пшениці ярого типу розвитку					
1	<i>T. monococcum</i> L.	14	UA0300313	Угорщина	
2	<i>T. sinskajae</i> A. Filat. et Kurk.	14	UA0300224	Росія	
3	<i>T. durum</i> Desf.	28	‘Спадщина’ UA0201075	Україна, Харків. обл.	створено відбором з гібридної комбінації Г-2 (Харківська 5 × Харківська 9). Різновидність <i>hordeiforme</i>
4	<i>T. durum</i> Desf.	28	‘Голіковська’	Україна, Харків. обл.	створено в результаті складних міжвидових схрещувань за участі зразків полби ярої К-19285 (Ефіопія), К-21961 (Німеччина) та сорту пшениці твердої ярої Харківська 41.
5	<i>T. durum</i> Desf.	28	‘Харківська 15’, UA0200661	Україна, Харків. обл.	створено відбором з комбінації F ₆ (Саратівська 29 x Харківська 51)

Продовження таблиці 1.3.1

6	<i>T. durum</i> Desf.	28	UA0300241	Канада	<i>v. falcatomelanopus</i> можливе потрапляння в Канаду з Близького Сходу
7	<i>T. dicoccum</i> Shuebl.	28	UA0300002	Україна, Львів. обл.	<i>v. dicoccum</i> (остання експедиція Вавилова в Карпати)
8	<i>T. dicoccum</i> Shuebl.	28	‘Полба 3’, UA0300183	Росія	<i>v. serbicum</i> створено відбором з місцевої полби
9	<i>T. dicoccum</i> Shuebl.	28	‘Полба красная’, UA0300049	Росія, Ленінград. обл.	<i>v. serbicum</i>
10	<i>T. dicoccum</i> Shuebl. ППГ-7	28	UA0300012 «Полб’яно-пшеничний гібрид 7»	Росія, Ульянов. обл.	<i>v. volgense</i>
11	<i>T. dicoccum</i> Shuebl.	28	UA0300184	Росія, Ульянов. обл.	<i>v. serbicum</i>
12	<i>T. dicoccum</i> Shuebl.	28	UA0300036	Вірменія	<i>v. haussknechticum</i>
13	<i>T. dicoccum</i> Shuebl.	28	UA0300405	Єгипет	<i>v. aeruginosum</i>
14	<i>T. dicoccum</i> Shuebl.	28	UA0300026	США	<i>v. volgense</i> з полб, привезених в США переселенцями з Ярославської губернії Росії в 1899 г.
15	<i>T. dicoccum</i> Shuebl.	28	С.Г. 164/12_1	Україна, Київська обл.	<i>T. dicoccum</i> x <i>T. persicum</i> , світлоколоса
16	<i>T. ispananicum</i> Heslot.	28	UA0300070	Іран	<i>v. ispananicum</i>
17	<i>T. polonicum</i> L.	28	UA0300220	Сирія	<i>f. epruinosa</i>
18	<i>T. polonicum</i> L.	28	UA0300384	Сирія	
19	<i>T. polonicum</i> L.	28			<i>f. superpolonicum</i> <i>T. polonicum</i> / <i>T. ispananicum</i>
20	<i>T. turgidum</i> L.	28	UA0300110	Киргизстан	<i>v. plinianum</i>
21	<i>T. turanicum</i> Jakubz.	28	UA0300454	Узбекистан	<i>v. notabile</i>
22	<i>T. carthlicum</i> Nevski.	28	UA0300062	Грузія	<i>v. persicum</i>
23	<i>T. carthlicum</i> Nevski.	28	UA0300064	Вірменія	<i>v. stramineum</i>
24	<i>T. carthlicum</i> Nevski.	28	UA0300068	Вірменія	<i>v. rubiginosum</i>
25	<i>T. carthlicum</i> Nevski.	28	‘Мулатка’	Україна, Київська обл.	<i>T. carthlicum</i> / <i>T. durum</i> cv. Харківська 46

Продовження таблиці 1.3.1

26	<i>T. aestivum</i> L.	42	‘Харківська 28’, UA0103074	Україна, Харків. обл.	
27	<i>T. aestivum</i> L.	42	‘Харківська 93’, UA0101494	Україна, Харків. обл.	
28	<i>T. aestivum</i> L.	42	‘Елегія Миронівська’, UA0104378	Україна, Київська обл.	
29	<i>T. spelta</i> L.	42	UA0300111	Канада	<i>v. album</i>
30	<i>T. spelta</i> L.	42	UA0300074	Італія	<i>v. coeruleum</i>
31	<i>T. compactum</i> Host.,	42	‘Harrison Barbee’, UA0300245	США	<i>v. griseoicterinum</i>
32	<i>T. sphaerococcum</i> Pers	42	UA0300343	Пакистан	<i>v. echinatum</i>
33	<i>T. petropavlovskiyi</i> Udacz.et Migusch.	42	UA0300106	Китай	
Зразки пшениці озимого типу розвитку					
34	<i>T. dicoccum</i> Shuebl.	28	UA0300214	США	
35	<i>T. durum</i> Desf.	28	‘Афіна’, UA0201363	Україна, Одеська обл.	
36 37	<i>T. aestivum</i> L.	42	‘Подільянка’, UA0104204	Україна, Київська обл.	
38	<i>T. aestivum</i> L.	42	‘Досконала’, UA0106376	Україна, Харків. обл.	
39	<i>T. aestivum</i> L.	42	‘Щедрість Одеська’, UA0108130	Україна, Одеська обл.	
40	<i>T. sphaerococcum</i> Pers	42	‘Еремєєвна’, UA0300518	Росія, Краснодар	
41	<i>T. sphaerococcum</i> Pers	42	‘Шарада’, UA0106239	Росія, Краснодар	
42	<i>T. compactum</i> Host.	42	UA0300483	США	<i>v. artrum var. spicatum</i>
43	<i>T. petropavlovskiyi</i> Udacz.et Migusch.	42	UA0300106	Китай, Синьцзянь	
44	<i>T. spelta</i> L.	42	‘Зоря України’, UA0300340	Україна, Київська обл.	
45	<i>T. spelta</i> L.	42	‘Frankenkorn’, UA0300103	Німеччина	

Протягом вегетації проводились наступні обліки і спостереження:

- фенологічні спостереження (сходи, колосіння, воскова і повна стиглість);
- 1. стійкість до вилягання – візуально за 9-ти бальною шкалою;

2. стійкість до хвороб визначалась на природному фоні: септоріозу, бурої і борошнистої роси, летючої і твердої сажки;
3. загальна оцінка стану ділянок - за 9-ти бальною шкалою;
4. визначення параметрів рослин: висоти та продуктивної кущистості;
5. оцінка життєздатності гібридних зернівок як відношення кількості рослин на ділянці до кількості висіяних зерен виражене в відсотках.

Лабораторні дослідження за допомогою біометричного методу (Zar, 2010) включали вивчення колекційних зразків пшениці за наступними напрямками:

- структурний аналіз колекційних зразків проводився на 10 – 20 рослинах по головному колосу, він включав вивчення довжини колосового стрижню, кількість колосків і зерен в колосі, маси зерна з колосу, маса колосу та встановлення розрахунковим способом маси 1000 зерен (маса зерна з колосу / кількість зерен x 1000).

- за допомогою інфрачервоного аналізатора “Інфраскан 100” визначалась вологість зерна, кількість клейковини і білку в зерні.

- результати досліджень одержаних в попередніх 2016-2021 рр., в значній мірі опрацьовані за допомогою статистичних методів варіаційної статистики в програмі Statistica 6.0 та Excel.

1.3.2. Генетичний потенціал малопоширених видів пшениці та його використання в наукових та селекційних програмах

Стійкість зразків пшениці проти хвороб та вилягання. Як видно з представлених результатів польового вивчення (табл. 1.3.2), серед досліджуваного матеріалу є низка зразків малопоширених видів пшениці, що за стійкістю до основних хвороб та проти вилягання переважають існуючі голозерні сорти пшениці твердої, і тим більше пшениці м'якої.

Також, в більшості випадків, спостерігається тенденція до зменшення рівня стійкості до хвороб із зростанням рівня плоїдності досліджуваних зразків. Зокрема, однозернянки виявили найвищу стійкість серед досліджуваного різноманіття за стійкістю до борошнистої роси та бурої іржі. Високою

виявилась і стійкість у зразка *T. monosocum* до септоріозу, проте в його голозерного аналогу – *T. sinskajae* за результатами вивчення в 2018 році відмічена сприйнятливість до цієї хвороби на рівні 3 балів. За стійкістю до вилягання обидва зразки мали стійкість вище середньої і високу, проте це може також і свідчити про низьку масу колосу в однозернянок.

Якщо ж порівнювати зразки полби звичайної (*T. dicocum*) із сортами пшениці твердої (Рожков, 2020), то можна помітити, що вони, загалом, мають вищу стійкість до хвороб, ніж голозерні стандарти. Зокрема, до зразків полби, що відзначились комплексною стійкістю до основних хвороб, можна віднести зразки з Росії: ‘Полба 3’ і зразок під номером UA0300012 та зразок з Вірменії під номером UA0300036. Решта зразків полби виявилась високостійкими до певних хвороб і посередньо стійкими або слабостійкими до інших, в той час як зареєстровані в Україні сорти пшениці твердої мали посередню стійкість до більшості хвороб в умовах їх достатнього розвитку. За стійкістю проти вилягання сорти пшениці твердої перевищили такі зразки *T. dicocum*: UA0300002 (Україна) – 7,3 балів, ‘Полба красная’ (UA0300049, Росія) – 5,9 балів, зразок полби з Єгипту (UA0300405) – 5,6; та зразок полби виділений нами з гібридної популяції С.Г. 164/12_1 – 6,5 балів; решта зразків полби мала стійкість проти вилягання або на рівні голозерних сортів пшениці твердої, або ж поступалась їм.

Серед голозерних малопоширених тетраплоїдних пшениць комплексною стійкістю до хвороб характеризувались зразок *T. carthlicum* (UA0300062), походженням з Грузії та створений з його участю сорт карталійської пшениці ‘Мулатка’. Стійкість вище середньої до основних хвороб відмічена і в зразка польської пшениці (UA0300220), решта малопоширених тетраплоїдних пшениць були на рівні сортів пшениці твердої, або поступалися їм. За стійкістю до вилягання сорти *T. durum* перевищили *T. polonicum* (UA0300384) – 6,1 бал; *T. turgidum* (UA0300110) – 6,0 балів; та вже згадані нами високостійкі зразки *T. carthlicum* (UA0300062) – 6,6 і *T. carthlicum*, cv ‘Мулатка’ – 6,8 балів.

Таблиця 1.3.2

Стійкість малопоширених видів пшениці проти основних хвороб та вилягання на природному фоні
виродовж 2016-2021 рр.

Вид, назва сорту, номер Нац. каталогу	Роки вивчення																
	Борошнеста роса, бал			Бура іржа, бал			Септоріоз, бал			Виягання, бал							
	2018	2019	2020	2021	2018	2019	2020	2021	2018	2019	2020	2021	2016	2017	2018	2019	2020
<i>T. poliossist</i> UA0300313	7	8	7	8	8	8	8	7	7			7		6	6	7	7
межі варіювання / середнє	7-8 / 7,3			8-9 / 8,3			7,0			6-7 / 6,5							
<i>T. sinkajae</i> , UA0300224	9	9	8	9	9	9	8	3			7		6	9	6	8	
межі варіювання / середнє	8-9 / 8,7			8-9 / 8,7			3-7 / 5,0			6-9 / 7,3							
<i>T. ditum</i> cv 'Сладщина'	3-5	7	8	6-7	7	8	6	5-6	7	6	2	6	6	6	5-6	7	6
межі варіювання / середнє	3-8 / 6,3			6-8 / 7,1			5-7 / 6,2			2-9 / 5,4							
<i>T. ditum</i> cv 'Голківська'	7	8-9	8	4-7	4-5		7	4-7		6		7	7	7	5-6	7	
межі варіювання / середнє	7-9 / 7,8			4-7 / 5,7			4-7 / 5,8			5-7 / 6,6							
<i>T. ditum</i> cv 'Харківська 15'	6	6	8	6	6	6	7	5	7	6	4	6				6	
межі варіювання / середнє	6-8 / 6,7			6-7 / 6,3			5-7 / 6,0			4-6 / 5,3							
<i>T. ditum</i> , UA0300241	2	7	7	6	5	7	8	5	7	6	3	5	6	5		6	
межі варіювання / середнє	2-7 / 5,3			5-8 / 6,5			5-7 / 6,0			3-6 / 5,0							
<i>T. discosist</i> , UA0300002	8	7-9	8	6	7	8-9	7	3-4		7	7	8-9	7-8	6-7		7	
межі варіювання / середнє	6-9 / 7,5			7-9 / 7,5			3-7 / 5,8			6-9 / 7,3							

Продовження таблиці 1.3.2

<i>T. discosum</i> св 'Полба 3'	7	8	8	7	4-7	5	7	6-8	6	6-7	3-5	6	5	4	
межі варіювання / середнє	7-8 / 7,5		4-7 / 5,8		6-8 / 6,5		3-7 / 5,1								
<i>T. discosum</i> св 'Полба красная'	8-9	6-8	8	7	4-7	7	4-7	9	7	6	6	5-6	6	6	
межі варіювання / середнє	6-9 / 7,8		4-7 / 5,9		4-9 / 7,2										
<i>T. discosum</i> св 'ППГ-7'	8	8		5	6		6-7			5	6	5			
межі варіювання / середнє	8		5-6 / 5,5		6-7 / 6,5										
<i>T. discosum</i> , УА0300184	5	4		3	5		7			4	6	3			
межі варіювання / середнє	4-5 / 4,5		3-5 / 4,0		7										
<i>T. discosum</i> , УА0300036	7	7		5	5		6-8			2	7	6	3		
межі варіювання / середнє	7		5		6-8 / 7										
<i>T. discosum</i> , УА0300405	7-9	8	8	7	5	5-7	7	4-7	7	7	6-7	4-6	3-4	7	6
межі варіювання / середнє	7-9 / 7,8		5-7 / 6,0		4-7 / 6,5										
<i>T. discosum</i> , УА0300026	9	9		4	8		5-8			2	6	4	5		
межі варіювання / середнє	9		4-8 / 6,0		5-8 / 6,5										
<i>T. discosum</i> , С.Г. 164/12. 1	7	8		7	4	7	7	7	6	7	6	6	6	7	
межі варіювання / середнє	7-8 / 7,3		4-7 / 6,0		6-7 / 6,7										

Продовження таблиці 1.3.2

<i>T. israhaniensis</i> , UA0300070	4	5	6		4	4		7	5-7		7	7	5	3	2	5
межі варіювання / середнє	4-6 / 5,0			4-7 / 5,0			5-7 / 6,5			2-7 / 4,4						
<i>T. ropolisus</i> , UA0300220	7	7	7	7	6	5	7	6	6		7	3	6	7	4	7
межі варіювання / середнє	7			5-7 / 6,0			6-7 / 6,7			3-7 / 5,4						
<i>T. ropolisus</i> , UA0300384	5	6		6	6	6-7	7	6	4		6-7	6	5	7	5-6	7
межі варіювання / середнє	5-6 / 5,7			6-7 / 6,4			4-7 / 5,5			5-7 / 6,1						
<i>T. ropolisus</i> f. <i>supergopolisus</i>	6	7	8	7	2	3		6	6		7	7	6	6	4	6
межі варіювання / середнє	6-8 / 7,0			2-6 / 3,7			6-7 / 6,7			4-6 / 5,5						
<i>T. turgidum</i> , UA0300110	6	6	6		5	4	6	5	6		7	6	6	6	6	6
межі варіювання / середнє	6,0			4-6 / 5,0			6-7 / 6,3			6,0						
<i>T. turanicum</i> , UA0300454	6	4		7	2	2	6	3	5		6		5	5	3	5
межі варіювання / середнє	4-7 / 5,7			2-6 / 3,3			5-6 / 5,5			3-5 / 4,6						
<i>T. sarthicus</i> , UA0300062	9	8		8	6	7		7	5		7	7	7	8	5	6
межі варіювання / середнє	8-9 / 8,3			6-7 / 6,7			5-7 / 6,3			5-8 / 6,6						
<i>T. sarthicus</i> , UA0300064	7	4		7	5	5		7	5		7	2	6	6	5	5
межі варіювання / середнє	4-7 / 6,0			5-7 / 5,7			5-7 / 6,0			2-6 / 4,8						

Продовження таблиці 1.3.2

<i>T. carthlicum</i> , UA0300068 межі варіювання / середнє	4	3	5	5	5	5	5	7	5	6	7	5	6	4	5	
	3-5 / 4,3 5-7 / 5,7 5-7 / 6,0 4-6 / 5,0															
<i>T. carthlicum</i> , cv 'Мулатка' межі варіювання / середнє	7-8	8	8	6-7	7-8	6	7-8	4-6	7	6	6	8	7	6-7	6-7	
	7-8 / 7,8 6-8 / 6,9 4-7 / 6,2 6-8 / 6,8															
<i>T. aestivum</i> , cv 'Харківська 93' межі варіювання / середнє	6	7	7	2	3-4	7	7	5	7	7	7	6	7	5	6	
	6-7 / 6,7 2-7 / 4,2 5-7 / 6,3 5-7 / 6,0															
<i>T. aestivum</i> , cv 'Харківська 28' межі варіювання / середнє	7	7-8	7	5	3	7	7	5	7	5	7	5	6	7	4-6	7
	7-8 / 7,2 3-7 / 5,0 5-7 / 6,0 4-7 / 6,0															
<i>T. aestivum</i> cv 'Елегія Миронівська' межі варіювання / середнє	5-6	6-7	7	5-7	3-4	5	4-6	7-8	8	7-8	7-8	8	7-8	7-8	7	7
	5-7 / 6,3 4-7 / 6,0 7-8 / 7,5															
<i>T. spelta</i> , UA0300111 межі варіювання / середнє	7	8	7	4	4	7	5	7	7	6	7	7	7	6	7	7
	7-8 / 7,3 4-7 / 5,0 7,0 6-7 / 6,6															
<i>T. spelta</i> , UA0300074 межі варіювання / середнє	6	7	6	7	4	5	6	5	7	6	7-8	7	6	7	7	7
	6-7 / 6,5 4-6 / 5,0 5-7 / 6,0 6-8 / 6,7															
<i>T. comtractum</i> cv 'Harrison Barbee' межі варіювання / середнє	6	5	3	2-8	5	7	4	4	7	4	6	5	5	5	7	7
	3-6 / 4,7 2-8 / 5,7 4-7 / 5,5 4-7 / 5,4															

Продовження таблиці 1.3.2

<i>T. spragueosocum</i> , UA0300343	6	5-6	7	6	5	5-6	7	5	4	6	8	7	9	8	8	
межі варіювання / середнє	5-7 / 6,4		5-7 / 5,8		4-6 / 5,0		7-9 / 8,0									
<i>T. petropavlovskyi</i> , UA0300106	5	4-6	6	6	2	2	5	5	4-5	6	7	3	6	4-6	3-5	5
межі варіювання / середнє	4-6 / 5,8		2-5 / 3,5		4-7 / 5,8		3-6 / 4,6									

Сорти-стандарти пшениці м'якої впродовж 2016-2021 рр. мали стійкість до борошнистої роси вище середньої, проте виявились не достатньо стійкими до бурої іржі, в роки з найвищим розвитком цього захворювання рівень враження сортів складав 2-3 бали; рівень стійкості до септоріозу був посереднім.

Плівчасті зразки спелти переважали за рівнем стійкості до основних хвороб сорти пшениці м'якої. Високостійкими вони виявилися і проти вилягання. Голозерні малопоширені види пшениці мали посередню стійкість до основних хвороб, і загалом поступалися сортам-стандартам пшениці м'якої. Високостійким до вилягання виявився один з найнижчих зразків з міцною соломиною – *T. sphaerococcum* (UA0300343) – 8 балів.

Вегетаційний період сходи-колосіння. За тривалістю періоду сходи-колосіння (табл. 1.3.3) найбільш ранньостиглим виявився сорт пшениці твердої Харківська 15, в якого цей період в середньому склав 52,5 діб. Решта зразків виколошувались на 2 і більше діб пізніше за Харківську 15. Тривалість періоду менше 56 діб також спостерігалась у зразків: *T. sinskajae*, (UA0300224) – 55,5 діб, *T. durum* cv 'Голіківська' – 55,8 доби, *T. dicoccum* (UA0300184) – 54,0 доби, *T. dicoccum* (UA0300036) – 55,3 доби, *T. carthlicum* 'Мулатка' – 55,6 доби, та у пшениці кулястозерної (UA0300343) – 55,8 доби. До найбільш пізньостиглих зразків в досліді, які виколошувались через 60 діб і більше після сходів відносяться: *T. dicoccum* (UA0300002) – 65діб, *T. polonicum* (UA0300220) – 60,6 діб, *T. turgidum* (UA0300110) – 64,4 доби, *T. carthlicum*, UA0300062 – 61 доба, обидва зразки спелти: UA0300111 – 61,8 доби і UA0300074 – 63,8 доби та американський сорт пшениці компактної 'Harrison Barbee' – 60,3 доби. Варто також зауважити, що період колосіння – дозрівання є більш складним в фенологічних спостереженнях, ніж період сходи-колосіння, і не завжди чітко

Таблиця 1.3.3

Оцінка малопоширених видів пшениці за тривалістю періоду сході-колюсіння, висотою та за продуктивною куцистістю вродожж 2016-2021 рр.

Вид, назва сорту, номер Нац. каталогу	Роки вивчення														
	Період сході-колюсіння, діб					Висота, см					Продуктивна куцистість				
	2017	2018	2019	2020	2021	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2018	2019	2020	2021
<i>T. monosomit</i> , UA0300313	52	58	56	-	65	-	81	96	109	-	102				2,40
межі варіювання / середнє	52-65 / 57,8					81-109 / 97					2,40				
<i>T. sinskajae</i> , UA0300224	52	55	54	-	61	-	76	86	97	-	116				3,06
межі варіювання / середнє	52-61 / 55,5					76-116 / 93,8					3,06				
<i>T. durum</i> св 'Спадщина'	50	57	54	60	62	116	84	86	105	97	110	1,12	1,18	1,02	1,11
межі варіювання / середнє	50-62 / 56,6					84-116 / 99,7					1,02-1,18 / 1,11				
<i>T. durum</i> св 'Харківська 15'	44		53	58	55	110	79		96	99	124			1,04	1,61
межі варіювання / середнє	44-58 / 52,5					79-124 / 101,6					1,04-1,61 / 1,33				
<i>T. durum</i> , UA0300241	49	59	54	63	64	108	69	86	99	98	103		0,65	1,15	1,06
межі варіювання / середнє	49-64 / 57,8					69-108 / 93,8					0,65-1,15 / 0,95				
<i>T. durum</i> св 'Голківська'	47	57	56		63		77	91	118		125	0,69			1,50
межі варіювання / середнє	47-63 / 55,8					77-125 / 102,3					0,69-1,50 / 1,10				

Продовження таблиці 1.3.3

<i>T. discosum</i> , UA0300002			64	59	72	118	88	97	104	110	120	1,21	1,33	1,17	1,18
межі варіювання / середнє	59-72 / 65,0														
<i>T. discosum</i> , UA0300183 св. 'Полба 3'	51	58	57	61	63		75	86	121	92	118	1,08		2,08	1,32
межі варіювання / середнє	51-63 / 58,0														
<i>T. discosum</i> , UA0300049 св. 'Полба красная'	51	58	57	58	65		76	101	122	118	130	0,88	0,80	1,38	2,00
межі варіювання / середнє	51-65 / 57,8														
<i>T. discosum</i> , UA0300012 св. 'ППП-7'	51	59	61				85	100	122			0,85	0,91		
межі варіювання / середнє	51-61 / 57,0														
<i>T. discosum</i> , UA0300184	49	56	57				65	67	102			1,19			
межі варіювання / середнє	49-57 / 54,0														
<i>T. discosum</i> , UA0300036	52	58	56			92	64	74	104			1,39			
межі варіювання / середнє	52-58 / 55,3														
<i>T. discosum</i> , UA0300405	49	57	56	58	62		77	85	108	102	112	1,59	1,99	2,04	2,18
межі варіювання / середнє	49-62 / 56,4														
<i>T. discosum</i> , UA0300026	52	60	60			100	70	88	112			1,63	0,88		
межі варіювання / середнє	52-60 / 57,3														
<i>T. discosum</i> , С.Г. 164/12_1	50	61	56		63		78	90		98	104	0,90		1,40	1,53
межі варіювання / середнє	50-63 / 57,5														
	78-104 / 92,5														
	0,90-1,53 / 1,28														

Продовження таблиці 1.3.3

<i>T. isabranicum</i> , UA0300070	49	58	55	59	62	99	66	80	99	88	115	0,86	2,38	2,00	2,45
межі варіювання / середнє	49-62 / 56,6														
<i>T. polonicum</i> , UA0300220	51	63	59	64	66		77	71	117	78	108	0,91	1,10	0,80	0,81
	межі варіювання / середнє														
<i>T. polonicum</i> , UA0300384	49	56	55	62	64	100	70	84	103	95	109	0,71	0,92	0,86	0,69
	межі варіювання / середнє														
<i>T. polonicum</i> f. <i>superpolonicum</i>	52	58	60	64	65		83	92	104	88	110	1,95	1,53	1,26	2,41
	межі варіювання / середнє														
<i>T. turgidum</i> , UA0300110	54	64	63	68	73		103	114	114	97	107	0,68	1,06	0,57	0,72
	межі варіювання / середнє														
<i>T. turanicum</i> , UA0300454	48	64	55	61	65		62	107	97	85	96	0,64	0,73	0,69	0,70
	межі варіювання / середнє														
<i>T. carthilicum</i> , UA0300062	54	63	63	58	67	87	80	89	99	102	109	1,54	0,71	1,52	1,42
	межі варіювання / середнє														
<i>T. carthilicum</i> , UA0300064	49	56	57	64	65	84	62	70	92	80	93	1,03		1,31	1,97
	межі варіювання / середнє														
<i>T. carthilicum</i> , UA0300068	49	57	57	59	63		73	72	99	92	101	1,06	1,21	1,38	1,08
	межі варіювання / середнє														
49-63 / 57,0															
72-101 / 87,4															
1,06-1,38 / 1,18															

Продовження таблиці 1.3.3

<i>T. sarthiicum</i> , св 'Мулатка'	48	55	55	58	62	118	80	101	113	100	116	1,13	1,21	1,16	1,13
межі варіювання / середнє		48-62 / 55,6					80-118 / 104,7					1,13-1,21 / 1,16			
<i>T. aestivum</i> , св 'Харківська 93'	49	55	55	60	61		75	93	108	90	107			2,30	1,24
межі варіювання / середнє		49-61 / 56,0					75-108 / 94,6					1,24-2,30 / 1,77			
<i>T. aestivum</i> , св 'Харківська 28'	51	60	57	61	65	103	88	98	120	92	107			1,29	0,85
межі варіювання / середнє		51-65 / 58,8					88-120 / 101,3					0,85-1,29 / 1,07			
<i>T. aestivum</i> св 'Елегія Миронівська'	49	57	56		63		70	79	99		95	1,03	0,95		1,19
межі варіювання / середнє		49-63 / 56,3					70-99 / 85,8					0,95-1,19 / 1,06			
<i>T. spelta</i> , UA0300111	54	60	61	65	69	95	90	107	109	105	106	1,38	0,97	1,22	2,43
межі варіювання / середнє		54-69 / 61,8					90-109 / 102,0					0,97-2,43 / 1,50			
<i>T. spelta</i> , UA0300074	54	66	64	65	70	114	83	119	119	116	125	1,27	0,80	0,65	1,33
межі варіювання / середнє		54-70 / 63,8					83-125 / 112,7					0,65-1,33 / 1,01			
<i>T. compestis</i> св 'Harrison Barbee'		56	57	60	68	100	86	104	115		113	1,10	1,56		1,29
межі варіювання / середнє		56-68 / 60,3					86-115 / 103,6					1,10-1,56 / 1,32			
<i>T. sphegococcum</i> , UA0300343	45	55	57	59	63	77	77	82	75	75	74	1,31	1,43	1,12	1,28
межі варіювання / середнє		45-63 / 55,8					74-82 / 76,7					1,12-1,43 / 1,29			
<i>T. petropavlovskiyi</i> , UA0300106	49	60	58	64	65	109	87	100	118	117	132	0,95	1,33	1,06	1,45
межі варіювання / середнє		49-65 / 59,2					87-132 / 110,5					0,95-1,45 / 1,20			

вдається визначити цей період, тому дані про повне дозрівання зерна у зразків пшениці не наведені. Однак, за нашими багаторічними спостереження, найбільш ранньостиглим зразком в досліді виявилась полба ісфаганська – *T. ispahanicum* (UA0300070), яка хоч і колоситься на рівні більшості сортів пшениці твердої, однак характеризується пришвидшеним наливом зерна і дозріває на 10-14 дів раніше за сорт-стандарт пшениці твердої ‘Спадщина’.

Висота рослин пшениці. Серед ознак, що визначають архітектуру рослин пшениці, важливе місце належить висоті рослин. Висота рослин не є елементом продуктивності, але багато в чому визначає її (Golik V. & Golik O., 2008).

Середня висота у зразків пшениці за роки досліджень коливалась в межах 76,7 см у *T. sphaerococcum* (UA0300343) до 112,7 см у *T. spelta* (UA0300074). При цьому середня висота СОРТУ-стандарту пшениці твердої ‘Спадщина’ становила 99,7 см, сорту-стандарту пшениці м’якої ‘Елегія Миронівська’ – 85,8 см. Серед досліджуваних зразків крім пшениці кулястозерної нижчими за ці стандарти також виявились: *T. dicocum* (UA0300184) – 78 см, *T. dicocum* (UA0300036) – 83,5 см та *T. carthlicum* (UA0300064) – 80,2 см. Проте, лише зразок *T. sphaerococcum* поєднує в своєму генотипі низькорослість із стійкістю проти вилягання. До високорослих зразків з середньою висотою понад 105 см віднесені: *T. dicocum* (UA0300002) – 106,2 см, *T. dicocum* ‘Полба красная’, (UA0300049) – 109,4 см, *T. turgidum*, UA0300110 – 107 см, *T. petropavlovskiyi*, UA0300106 – 110,5 см та вже згадана спельта з Італії – *T. spelta* (UA0300074).

Продуктивна куцистість. Кушення є еволюційно-природним пристосуванням, що дає змогу рослинам використовувати життєвий простір для формування максимального урожаю і є одним із засобів підтримання гомеостазу за зміни в процесі вегетації густоти стояння рослин або стеблестою під впливом чинників зовнішнього середовища (Лихочвор & Проць, 2006; Лозінський & Устинова, 2022). Продуктивна куцистість, тобто число вторинних продуктивних стебел є одним з найважливіших елементів структури урожаю, формування якого значною мірою залежить від площі живлення. Ця

властивість особливо важлива для озимих пшениць, оскільки дозволяє компенсувати втрати, викликані несприятливими умовами перезимівлі. Для ярих пшениць ця ознака відіграє меншу роль, оскільки оптимальна густина стеблостою залежить більше від норми висіву, ніж від продуктивної кущистості сорту (Korkova et al., 2018; Лозинський & Устинова, 2022). Разом з тим, в умовах глобальних змін клімату, коли спостерігаються різкі контрастні переміни погоди і можливість загибелі частини рослин зростає продуктивна кущистість стає важливим механізмом, який сприяє одержанню надійних врожаїв (Шелепов, 2004; Моргун, 2016). Вивчення цього показника дало змогу оцінити здатність формувати вторинні продуктивні стебла у різних представників підроду *Triticum* (табл.1.3.3).

Як свідчать результати вивчення однозернянок в 2021 році, то саме диплоїдні пшениці виявилися в лідерах за кількістю продуктивних стебел на рослину: *T. monocosmum*, UA0300313 – 2,40 та *T. sinskajae*, UA0300224 – 3,06. І хоча, впродовж п'ятирічного періоду за який наведені результати ми аналізували продуктивну кущистість однозернянок лише в 2021 році, ми маємо дані по цьому показнику у *T. monocosmum* (UA0300313) за попередні роки, які не ввійшли в це дослідження. Зокрема, продуктивна кущистість однозернянки *T. monocosmum* в 2012 році була на рівні 2,80, а в 2014 – 2,68, що свідчить про стабільно високий рівень формування вторинних продуктивних стебел у цього виду.

У зареєстрованих в Україні сортів-стандартів пшениці твердої за продуктивною кущистістю це показник не значно перевищує 1, але його стабільність, значною мірою, залежить від сортових особливостей.

У зразків полби звичайної цей показник коливався від 0,88 у 'ППГ-7' (UA0300183) до 1,95 у *T. dicosmum*, UA0300405, однак загалом був вищий за рівень продуктивної кущистості у пшениці твердої, що може свідчити про екстенсивність зразків полби і вищу її здатність адаптуватися до несприятливих умов. До цієї ж групи можна віднести і ендемічну ісфаганську полбу з продуктивною кущистістю впродовж років вивчення на рівні 1,92.

Два колекційні зразки пшениці польської UA0300220 та UA0300384 дещо поступалися за рівнем продуктивної кущистості сортам пшениці твердої. Разом з тим, створений нами в результаті міжвидової гібридизації між польською пшеницею та ісаганською полбою зразок суперполонікуму (Рошков, 2009) характеризувався досить високим рівнем продуктивної кущистості – 1,79, який очевидно він усякдакував від *T. ispanicum*.

Тетраплоїдні голозерні зразки *T. turgidum*, UA0300110 та *T. turanicum*, UA0300454 також поступалися за продуктивною кущистістю сортам пшениці твердої, зразки пшениці карталійської за рівнем продуктивної кущистості були або на рівні сортів-стандартів, або дещо їх випереджали.

Найвищим рівнем продуктивної кущистості серед сортів-стандартів пшениці м'якої вирізнявся старий сорт 'Харківська 93' – 1,77, у національного стандарту 'Елегія Миронівська' рівень продуктивної кущистості – 1,06. Високий показник продуктивної кущистості – 1,50 відзначений у ярої спельти з Канади (UA0300111). У решти гексаплоїдних пшениць цей показник в середньому коливався від 1,01 до 1,32.

Отже, результати вивчення продуктивної кущистості у різних представників роду *Triticum* засвідчив, що більшість існуючих сортів пшениці м'якої і твердої за цим показником не значно перевищують коефіцієнт 1; вищими показниками за продуктивною кущистістю відрізняються зразки з невисоким коефіцієнтом озерненості колосу: однозернянки та двозернянки. Зразки пшениць з крупним зерном: *T. polonicum*, *T. turanicum* та крупним продуктивним колосом: *T. turgidum*, *T. spelta* (UA0300074) характеризуються нижчою продуктивною кущистістю за сорти-стандарту, що може бути пояснено компенсаторними механізмами в перерозподілі пластичних речовин у цих зразків пшениці.

Продуктивність колосу та її елементи. За результатами структурного аналізу в лабораторних умовах (табл. 1.3.4) визначався ще один важливий компонент, що впливає на урожайність зразків пшениці – продуктивність

Таблиця 1.3.4

Характеристика зразків пшениці за результатами структурного аналізу колосу

Назва зразка та/або номер Нанс. каталогу	Рік вивчення	Довж. колос. стрижню, см		Кіл-ть колоск. в колосі, шт		Кіл-ть зерен в колосі, шт		Маса зерна з колосу, г			Маса колосу, г			Маса 1000 зерен, г									
		\bar{x}	S	3	4	\bar{x}	S	5	6	7	8	9	10	\bar{x}	S	11	12	\bar{x}	S				
<i>I</i>	2	\bar{x}	3	4	\bar{x}	5	6	\bar{x}	7	8	\bar{x}	9	\bar{x}	10	\bar{x}	11	\bar{x}	12	\bar{x}	13	S	14	
		6,24	0,32	24,8	1,10	40,6	3,91	1,18	0,46	1,37	0,07	24,2											
<i>T. polosostit</i> UA0300313	2016	5,26	0,26	22,4	0,89	20,2	1,10	0,69	0,07	0,08	34,0	1,74											
	2018	5,22	0,31	25,5	1,18	23,9	4,91	0,75	0,12	0,13	31,8	2,98											
	2021	межі варіювання / середнє																					
		5,22-6,24 / 5,57	4,68	0,36	22,0	0,71	19,6	2,41	0,74	0,14	39,1												
<i>T. siniskajae</i> , UA0300224	2016	3,26	0,27	19,2	1,10	10,6	3,51	0,39	0,19	0,16	34,3	8,65											
	2018	3,72	0,46	21,7	1,77	19,6	3,13	0,76	0,08	1,07	38,9	3,44											
	2021	межі варіювання / середнє																					
		3,26-4,68 / 3,89	8,0	0,29	20,2	1,30	64,0	14,1	3,32	0,58	45,9	3,04											
<i>T. durum</i> cv 'Спадщина'	2016	6,46	0,77	24,0	1,73	38,2	10,6	1,40	0,56	2,16	0,62	48,5											
	2017	7,48	1,33	19,0	2,00	40,0	11,66	1,76	0,58	2,44	0,75	43,7	4,28										
	2018	6,65	1,15	16,9	1,94	41,0	10,21	1,80	0,63	2,58	0,88	43,1	7,38										
	2019	8,97	0,93	20,1	1,40	50,1	8,57	1,90	0,58	3,26	0,67	37,6	8,55										
	2020	7,43	0,86	19,0	1,63	60,5	9,72	2,55	0,60	3,74	0,80	41,9	4,92										
	2021	межі варіювання / середнє																					
		6,46-8,97 / 7,50	6,65	0,33	17,4	0,84	52,0	8,08	3,16	0,43	61,1	3,55											
<i>T. durum</i> cv 'Харківська 15'	2016	4,96	0,44	14,4	1,34	28,0	5,10	1,37	0,31	1,87	0,39	44,8											
	2017	7,55	0,40	18,3	1,42	56,7	11,25	2,57	0,71	3,48	0,93	44,8	6,23										
	2020	5,82	0,39	17,3	0,82	47,0	7,09	2,53	0,37	3,46	0,51	53,9	1,96										
		межі варіювання / середнє																					
		4,96-7,55 / 6,25	14,4-18,3 / 16,9	28,0-56,7 / 45,9	1,37-3,16 / 2,41	1,87-4,20 / 3,25	44,8-61,1 / 52,2																

Зразки пшениці зразку типу розвитку

Продовження таблиці 1.3.4

<i>T. ditum</i> , v. <i>faiscatomelatori</i> s UA0300241	2016	6,37	0,66	16,1	1,52	29,2	7,11	2,20	0,69	3,58	0,64	74,7	7,74
	2017	5,64	4,34	12,6	0,55	19,0	3,08	1,11	0,20	1,76	0,26	58,4	
	2018	5,52	0,13	15,8	0,45	21,4	8,47	1,55	0,82	2,25	0,93	69,8	8,27
	2020	6,91	1,09	16,6	2,07	33,8	12,80	1,94	1,09	3,45	1,46	54,1	16,6
	2021	5,49	0,38	13,9	1,29	34,3	5,93	2,27	0,53	3,70	0,63	65,9	8,99
	межі варіювання / середнє	5,49-6,91 / 5,99	12,6-16,6 / 15,0	18,6	1,52	50,8	6,38	2,50	0,20	3,31	0,31	51,8	54,1-74,7 / 64,6
<i>T. discosum</i> св. 'Голківська'	2016	5,90	0,71	18,6	1,52	50,8	6,38	2,50	0,20	3,31	0,31	51,8	
	2017	4,95	0,67	17,0	1,87	32,4	8,08	1,30	0,32	1,91	0,37	45,7	
	2018	6,34	0,90	23,2	3,42	46,6	5,46	2,07	0,19	2,82	0,44	44,7	2,95
	2019	6,85	0,85	21,9	3,25	40,3	8,56	1,52	0,57	2,41	0,70	36,5	8,07
	2021	6,23	0,69	20,8	1,81	48,6	5,85	2,07	0,30	3,04	0,39	42,7	3,34
	межі варіювання / середнє	4,95-6,85 / 6,05	17,0-23,2 / 20,3	44,8	0,71	44,8	4,92	1,43	0,26	2,06	0,28	29,8	36,5-51,8 / 44,3
<i>T. discosum</i> , UA0300002	2016	8,58	0,56	26,0	0,71	44,8	4,92	1,43	0,26	2,06	0,28	29,8	6,01
	2017	5,69	1,45	15,0	3,32	24,0	7,18	0,92	0,31	1,21	0,42	36,8	
	2018	7,34	0,77	22,0	1,41	36,0	3,00	0,96	0,08	1,38	0,19	26,8	3,82
	2019	6,95	1,08	20,5	2,88	28,5	7,11	0,74	0,22	1,18	0,30	25,9	4,09
	2020	6,65	1,20	22,4	2,84	34,4	5,76	0,79	0,28	1,20	0,42	22,5	5,30
	2021	6,99	0,69	23,5	1,08	42,5	6,17	1,43	0,39	2,10	0,55	33,4	4,87
межі варіювання / середнє	5,69-8,58 / 7,03	15,0-26,0 / 21,6	24,0	0,71	24,0	4,92	0,74-1,43 / 1,05	0,26	1,18-2,10 / 1,52	0,28	22,5-36,8 / 29,2		
<i>T. discosum</i> св 'Полба 3', UA0300183	2016	6,52	0,56	19,4	2,41	32,8	4,55	1,03	0,11	1,65	0,09	31,2	
	2017	4,76	0,50	18,6	1,82	21,8	1,79	0,58	0,15	0,94	0,16	30,4	
	2018	5,25	0,83	21,7	5,10	31,2	5,77	1,00	0,17	1,28	0,21	32,6	5,89
	2020	5,56	0,75	17,7	2,06	28,4	2,76	0,86	0,22	1,34	0,31	30,1	5,86
	2021	4,60	0,46	15,3	1,34	28,0	3,65	1,16	0,17	1,65	0,25	41,2	1,70
	межі варіювання / середнє	4,60-6,52 / 5,34	15,3-21,7 / 18,5	21,8	0,71	21,8	3,28	0,58-1,16 / 0,93	0,15	0,94-1,65 / 1,37	0,16	30,1-41,2 / 33,1	

Продовження таблиці 1.3.4

<i>T. діосквіт</i> св 'Піпс-7' UA0300012	2016	5,86	0,35	19,8	1,79	34,6	3,78	1,17	0,17	1,51	0,22	34,6
	2017	4,93	1,12	17,2	2,49	28,8	5,81	1,02	0,28	1,37	0,42	36,2
	2018	5,12	0,45	15,6	1,14	28,2	2,77	1,06	0,11	1,29	0,14	37,5
межі варіювання / середнє												
<i>T. діосквіт</i> св 'Полба красная', UA0300049	2016	8,00	1,17	24,2	2,49	43,6	11,3	1,58	0,40	2,15	0,51	35,5
	2017	4,37	1,81	17,4	4,34	28,6	4,10	0,78	0,14	1,14	0,17	34,0
	2018	6,09	1,18	19,5	2,64	29,6	5,46	1,08	0,24	1,40	0,29	36,2
	2019	5,68	0,91	19,0	2,71	31,7	5,87	0,93	0,25	1,30	0,33	29,3
	2020	7,46	0,75	25,1	1,79	42,1	8,65	1,27	0,33	1,72	0,44	29,9
	2021	6,20	0,74	21,9	2,28	36,9	4,82	1,24	0,23	1,73	0,34	33,4
межі варіювання / середнє												
<i>T. діосквіт</i> UA0300184	2016	5,94	0,33	15,8	0,45	21,6	1,52	1,13	0,13	1,64	0,19	52,4
	2017	4,69	7,48	12,2	2,49	20,8	3,35	0,82	0,19	1,15	0,24	40,9
	2018	5,98	1,78	14,4	3,85	27,0	6,93	1,06	0,43	1,35	0,53	38,5
межі варіювання / середнє												
<i>T. діосквіт</i> UA0300036	2016	5,04	0,49	15,8	1,92	25,4	1,14	1,13	0,09	1,55	0,07	39,7
	2017	3,69	0,49	14,2	1,92	20,4	2,88	0,73	0,25	1,03	0,34	42,2
	2018	4,88	0,36	15,0	1,41	22,8	2,49	1,11	0,10	1,40	0,06	48,8
межі варіювання / середнє												
<i>T. діосквіт</i> UA0300405	2016	5,28	0,78	17,8	2,39	27,6	3,51	1,35	0,17	1,82	0,23	48,9
	2017	4,16	0,61	16,4	1,52	22,0	2,92	0,96	0,32	1,34	0,47	44,5
	2018	4,71	0,75	13,3	2,28	22,3	3,49	1,00	0,23	1,29	0,25	44,6
	2019	4,51	0,58	14,3	1,30	23,6	2,66	0,99	0,14	1,36	0,21	42,1
	2020	5,96	0,28	17,2	1,40	30,9	3,45	1,32	0,16	1,90	0,23	42,8
2021	5,15	0,57	16,9	1,29	28,6	3,27	1,20	0,18	1,70	0,27	41,9	
межі варіювання / середнє												
4,16-5,96 / 4,96												
13,3-17,8 / 16,0												
22,0-30,9 / 25,8												
0,96-1,35 / 1,14												
1,29-1,90 / 1,57												
41,9-48,9 / 44,2												

Продовження таблиці 1.3.4

<i>T. discosum</i> , С.Г. 164/12_1	2016	6,42	0,34	18,2	2,77	30,0	8,19	1,16	0,60	1,31	0,52	37,3
	2017	6,01	0,55	15,8	1,64	28,0	4,64	0,94	0,12	1,25	0,08	39,5
	2018	6,16	0,77	18,6	2,07	32,0	6,31	1,04	0,28	1,62	0,35	32,7
	2019	5,57	0,75	16,5	2,59	26,5	4,45	0,99	0,22	1,41	0,34	37,4
	2020	6,98	0,87	20,5	3,10	38,6	9,30	1,30	0,37	1,96	0,50	33,4
	2021	5,74	1,16	19,0	2,45	33,0	4,67	1,14	0,17	1,71	0,23	34,6
межі варіювання / середнє												
<i>T. discosum</i> , UA0300026	2016	5,57-6,98 / 6,15	0,30	16,8	2,17	26,0	4,74	1,02	0,20	1,47	0,39	30,6
	2017	4,79	0,54	15,8	2,77	25,2	5,07	0,97	0,15	1,31	0,22	42,4
	2018	4,66	0,61	15,0	4,00	23,0	4,30	0,92	0,08	1,13	0,12	40,8
межі варіювання / середнє												
<i>T. israhaiticum</i> , UA0300070	2016	6,82	1,48	16,6	2,51	36,8	9,36	1,27	0,28	1,70	0,37	37,3
	2017	4,30	0,46	13,0	0,71	19,6	2,51	0,58	0,12	0,79	0,15	29,7
	2018	6,16	0,55	15,0	1,41	22,8	2,77	0,75	0,21	1,02	0,25	32,3
	2019	5,75	0,58	14,8	1,53	23,4	2,43	0,72	0,23	0,99	0,29	30,4
	2020	6,13	0,66	16,4	0,97	24,7	2,54	0,49	0,16	0,86	0,16	19,6
	2021	6,14	0,52	17,0	1,25	30,5	3,63	0,97	0,13	1,34	0,18	31,8
межі варіювання / середнє												
<i>T. polonicum</i> , UA0300220	2017	6,38	0,65	15,8	0,84	28,0	5,05	1,35	0,28	1,86	0,38	48,0
	2018	8,66	0,72	16,8	2,05	25,2	3,42	1,16	0,22	1,87	0,26	45,6
	2019	8,52	0,94	18,3	1,34	25,2	6,51	1,12	0,42	1,70	0,58	43,8
	2020	11,05	1,30	19,7	2,16	15,3	4,99	0,38	0,20	1,61	0,35	24,3
	2021	9,36	0,66	18,3	1,34	32,2	4,02	1,48	0,25	2,62	0,45	45,9
межі варіювання / середнє												
15,8-19,7 / 17,8												
15,3-32,2 / 25,2												
0,38-1,48 / 1,10												
1,61-2,62 / 1,93												
24,3-48,0 / 41,5												

Продовження таблиці 1.3.4

<i>T. polonicum</i> , UA0300384	2016	7,14	0,60	16,3	1,06	26,1	9,23	1,87	0,72	3,03	0,65	70,8	5,39	
	2017	4,42	0,61	13,8	1,30	22,0	4,85	1,33	0,20	1,77	0,29	61,2	5,12	
	2018	6,44	0,86	16,6	1,14	32,0	5,79	2,07	0,21	2,77	0,35	65,4	6,20	
	2019	5,92	0,78	15,9	1,37	35,2	7,55	2,32	0,53	3,08	0,65	66,1	6,82	
	2020	7,22	1,01	16,4	1,58	32,0	4,55	1,92	0,37	3,01	0,59	59,8	6,83	
	2021	5,99	0,59	16,2	1,48	35,3	8,65	2,20	0,59	3,20	0,66	62,2	3,02	
межі варіювання / середнє														
<i>T. polonicum</i> f. <i>streptolonicum</i>	2017	4,98	0,55	13,0	1,87	20,8	3,96	0,90	0,28	1,21	0,34	42,4	6,84	
	2018	6,70	0,34	17,6	1,14	31,8	5,26	1,20	0,27	1,62	0,27	37,6	6,27	
	2019	7,21	0,76	16,4	0,84	28,1	6,17	0,90	0,15	1,33	0,22	32,6	3,81	
	2020	7,84	0,62	18,0	0,82	25,9	5,17	0,68	0,16	1,25	0,22	26,5	5,73	
	2021	6,94	0,63	16,7	1,77	32,8	3,65	1,17	0,11	1,71	0,17	35,7	1,23	
	межі варіювання / середнє													
<i>T. turgidum</i> , UA0300110	2017	5,96	0,34	35,6	15,2	41,2	9,93	1,72	0,42	2,28	0,56	41,7	1,16	
	2018	7,66	0,42	21,2	0,45	40,6	16,83	0,87	0,42	1,81	0,47	20,0	5,10	
	2020	8,72	0,83	-	-	80,4	19,5	2,04	0,86	2,81	1,03	24,7	7,95	
	2021	7,74	0,54	64,4	17,0	72,6	17,7	2,61	0,93	3,71	1,08	35,6	6,93	
	межі варіювання / середнє													
	<i>T. turanicum</i> , UA0300454	2017	6,24	0,34	12,2	0,84	18,6	5,18	1,28	0,19	1,67	0,57	73,8	25,5
2018		9,20	0,42	16,0	1,22	27,6	2,61	1,05	0,42	1,81	0,45	38,2	15,1	
2019		6,73	1,38	11,9	0,99	22,5	3,98	1,26	0,20	1,81	0,34	56,9	10,0	
2020		9,59	1,12	15,0	1,25	32,2	7,05	1,60	0,75	2,66	0,89	47,6	17,3	
2021		6,71	1,54	11,7	1,70	31,6	7,37	1,86	0,60	2,56	0,77	58,7	9,79	
межі варіювання / середнє														
11,7-16,0 / 13,4														
18,6-32,2 / 26,5														
1,05-1,86 / 1,41														
1,67-2,66 / 2,10														
38,2-73,8 / 55,0														

Продовження таблиці 1.3.4

<i>T. carthlicum</i> , UA0300062	2016	5,90	0,59	16,9	1,10	42,9	5,93	1,33	0,14	1,74	0,15	31,4	5,15
	2017	3,54	0,18	11,8	1,10	20,8	1,79	0,64	0,07	0,89	0,10	30,9	2,92
	2018	5,58	0,65	19,4	1,52	18,0	6,93	0,38	0,18	0,90	0,26	20,9	2,98
	2019	5,36	0,77	15,6	1,52	19,2	5,89	0,68	0,21	1,01	0,19	35,6	1,92
	2020	7,31	0,49	18,5	1,35	35,6	3,86	1,21	0,13	1,97	0,12	34,2	3,23
	2021	6,28	0,42	17,2	0,79	36,4	4,53	1,17	0,15	1,83	0,22	32,4	3,06
межі варіювання / середнє		3,54-7,31 / 5,66		11,8-19,4 / 16,6		18,0-42,9 / 28,8		0,38-1,33 / 0,90		0,89-1,97 / 1,39		20,9-35,6 / 30,9	
<i>T. carthlicum</i> , UA0300064	2016	8,85	0,93	18,6	1,17	44,1	6,21	1,52	0,18	2,10	0,19	34,8	3,45
	2017	5,88	0,90	13,8	2,05	30,0	2,83	0,82	0,06	1,24	0,12	27,3	
	2018	7,44	0,71	15,8	1,10	37,4	6,91	1,22	0,30	1,62	0,40	32,3	3,81
	2020	9,98	1,73	19,1	1,91	42,0	11,42	0,75	0,47	1,47	0,53	16,5	6,41
	межі варіювання / середнє		5,88-9,98 / 8,04		13,8-19,1 / 16,83		30,0-44,1 / 38,4		0,75-1,52 / 1,08		1,24-2,10 / 1,61		16,5-34,8 / 30,9
<i>T. carthlicum</i> , UA0300068	2016	9,68	0,67	16,6	1,14	35,5	11,1	1,23	0,41	1,80	0,54	34,5	1,79
	2017	5,98	0,50	13,8	0,45	31,2	8,98	0,83	0,20	1,26	0,23	26,6	
	2018	8,38	1,08	16,4	1,34	31,8	6,02	1,09	0,26	1,47	0,35	34,1	2,55
	2019	8,34	0,82	17,6	0,70	26,8	5,45	0,76	0,21	1,15	0,26	28,0	3,89
	2020	11,41	1,29	16,7	1,49	40,0	5,62	1,16	0,31	1,86	0,30	29,0	6,27
	2021	7,75	0,92	16,2	1,69	34,6	4,95	0,94	0,16	1,39	0,20	27,5	4,89
межі варіювання / середнє		5,98-11,41 / 8,59		13,8-17,6 / 16,2		26,8-40,0 / 33,3		0,76-1,23 / 1,00		1,15-1,86 / 1,49		26,6-34,5 / 30,0	
<i>T. carthlicum</i> , св. Мулатка	2016	8,91	0,79	21,6	1,35	64,9	4,95	2,95	0,24	4,36	0,41	44,5	2,59
	2017	5,28	0,42	16,5	0,85	25,4	5,36	0,95	0,29	1,38	0,39	37,2	4,80
	2018	7,90	0,98	19,6	1,52	56,2	10,52	2,56	0,49	3,34	0,59	45,7	3,60
	2019	5,92	0,55	17,1	1,45	35,9	8,69	1,36	0,35	1,97	0,46	38,1	4,13
	2020	9,03	0,88	20,5	1,15	45,4	11,17	1,40	0,51	2,41	0,61	30,5	6,14
2021	7,47	1,11	18,4	1,58	47,9	8,86	1,84	0,43	2,80	0,71	38,9	2,41	
межі варіювання / середнє		5,28-9,03 / 7,42		16,5-21,6 / 19,0		25,4-64,9 / 46,0		0,95-2,95 / 1,84		1,38-4,36 / 2,71		30,5-45,7 / 39,2	

Продовження таблиці 1.3.4

<i>T. aestivum</i> , cv 'Харківська 93'	2017	6,88	5,17	21,4	1,14	52,4	7,77	1,76	0,30	2,23	0,42	33,6
	2018	8,68	0,44	17,2	0,84	49,4	5,86	2,05	0,32	2,57	0,36	41,5
	2020	10,03	0,75	17,5	1,18	37,8	4,98	0,91	0,22	1,46	0,29	24,0
	2021	8,84	0,84	16,3	1,16	50,0	5,68	1,98	0,19	2,62	0,26	39,7
	межі варіювання / середнє	6,88-10,03/8,61	16,3-21,4/18,1	17,5	1,43	46,9	7,46	2,01	0,25	1,68	1,46-2,57/2,22	0,29
<i>T. aestivum</i> , cv 'Харківська 28'	2016	8,95	0,62	17,5	1,43	46,9	7,46	2,01	0,25	2,72	0,29	43,2
	2017	6,90	0,51	14,4	1,14	43,2	6,06	1,60	0,08	2,05	0,09	37,0
	2018	9,16	0,84	18,2	1,92	26,4	6,80	1,04	0,25	2,10	0,37	39,5
	2020	11,11	1,08	19,7	1,49	40,5	8,18	0,95	0,37	1,71	0,40	23,2
	2021	8,85	1,01	16,7	1,77	44,2	4,39	1,75	0,22	2,39	0,30	39,5
межі варіювання / середнє	6,90-11,11/8,99	14,4-19,7/17,3	26,4-46,9/40,2	0,95-2,01/1,47	1,71-2,72/2,19	2,23-43,2/36,5	0,52	51,4				
<i>T. aestivum</i> cv 'Елегія Миронівська'	2017	8,09	3,86	19,4	2,61	36,2	8,17	1,86	0,51	2,83	0,52	51,4
	2018	9,37	1,45	18,1	2,23	44,3	11,48	2,14	0,86	2,86	1,08	46,4
	2019	9,81	0,73	18,7	0,95	40,8	4,42	1,84	0,22	2,50	0,28	45,1
	2021	9,42	1,22	18,0	2,31	46,5	6,29	1,64	0,19	2,37	0,29	35,7
	межі варіювання / середнє	8,09-9,81/9,17	18,0-19,4/18,6	36,2-46,5/42,0	1,64-2,14/1,87	2,37-2,86/2,64	35,7-51,4/44,7					
<i>T. spelta</i> , UA0300111	2016	10,64	0,85	18,3	1,89	32,7	4,52	1,32	0,17	1,83	0,22	40,9
	2017	9,19	1,63	16,0	2,00	27,2	4,44	1,09	0,21	1,51	0,27	40,1
	2018	12,22	1,14	19,8	3,70	35,4	5,22	1,11	0,27	1,68	0,33	31,2
	2019	9,25	1,59	17,5	1,90	26,1	5,04	0,80	0,23	1,17	0,30	30,4
	2020	11,99	1,40	19,2	2,30	30,8	6,68	1,03	0,35	1,60	0,42	34,2
2021	11,50	0,68	20,3	1,16	30,4	4,38	1,17	0,18	1,74	0,23	38,6	
межі варіювання / середнє	9,19-12,22/10,80	16,0-20,3/18,5	26,1-35,4/30,4	0,80-1,32/1,09	1,17-1,83/1,59	30,4-40,9/35,9						

Продовження таблиці 1.3.4

<i>T. spelta</i> , UA0300074	2016	15,67	1,12	19,3	1,89	46,6	4,86	2,21	0,29	3,53	0,36	47,5
	2017	10,80	1,07	15,8	1,30	26,4	2,07	1,21	0,03	1,86	0,06	45,8
	2018	15,12	1,94	19,4	2,07	34,8	8,17	1,10	0,37	2,07	0,51	31,3
	2019	12,18	1,87	18,2	1,55	26,5	7,37	1,26	0,36	1,98	0,55	47,5
	2020	15,64	1,83	19,1	1,66	42,2	7,58	1,52	0,55	2,80	0,82	35,0
	2021	15,99	1,54	21,0	1,15	44,8	7,70	1,97	0,42	3,24	0,67	44,0
межі варіювання / середнє		10,80-15,99 / 14,23	1,12-1,94 / 1,42	15,8-21,0 / 18,8	1,89-2,07 / 1,88	26,4-46,6 / 36,9	4,86-8,17 / 6,9	1,10-2,21 / 1,55	0,03-0,37 / 0,2	1,86-3,53 / 2,58	0,06-0,51 / 0,2	31,3-47,5 / 41,9
<i>T. contractum</i> cv 'Harrison Barbec'	2016	4,70	0,41	17,2	0,79	55,8	5,85	1,69	2,00	2,16	0,23	30,4
	2017	3,60	0,10	14,4	1,14	32,8	7,36	0,98	0,20	1,35	0,22	29,9
	2018	4,62	0,47	17,8	1,92	33,4	8,79	1,00	0,25	1,63	0,30	30,0
	2019	4,94	0,24	18,7	0,67	51,2	4,26	1,26	0,17	1,71	0,20	24,7
	2021	3,60-4,94 / 4,47	0,24-0,47 / 0,36	14,4-18,7 / 17,0	0,67-1,92 / 1,30	32,8-55,8 / 43,3	4,26-8,79 / 6,5	0,98-1,69 / 1,23	0,17-0,25 / 0,2	1,35-2,16 / 1,71	0,23-0,30 / 0,2	24,7-30,4 / 28,8
<i>T.</i> <i>sphaerococcum</i> , UA0300343	2016	6,36	0,60	17,1	1,05	36,7	5,58	1,29	0,19	1,82	0,24	35,3
	2017	5,42	0,27	15,0	1,00	29,2	1,48	1,01	0,12	1,41	0,21	34,6
	2018	6,21	0,70	17,6	0,98	35,0	7,09	1,09	0,26	1,55	0,36	31,1
	2019	5,00	0,75	16,2	1,69	31,1	5,51	0,89	0,17	1,17	0,24	28,7
	2020	7,62	0,87	17,6	0,97	32,6	6,75	1,04	0,23	1,79	0,29	32,1
	2021	5,78	0,77	15,3	1,42	28,6	6,54	0,78	0,18	1,32	0,16	27,4
межі варіювання / середнє		5,00-7,62 / 6,07	0,60-0,77 / 0,67	15,0-17,6 / 16,5	1,05-1,69 / 1,30	28,6-36,7 / 32,2	5,58-7,09 / 6,3	0,78-1,29 / 1,02	0,12-0,26 / 0,2	1,17-1,82 / 1,51	0,16-0,36 / 0,2	24,7-30,4 / 31,5
<i>T.</i> <i>petropavlovskiy</i> , UA0300106	2016	10,60	0,71	17,8	1,41	42,7	4,93	2,50	0,24	3,31	0,32	58,8
	2017	7,52	0,82	13,2	1,79	29,8	7,19	1,52	0,41	1,97	0,49	51,0
	2018	10,32	1,30	19,9	1,88	34,0	6,91	1,67	0,47	2,38	0,64	48,8
	2019	8,90	0,83	16,0	0,82	34,9	5,47	1,42	0,26	1,93	0,34	40,9
	2020	12,68	1,12	20,9	1,10	42,9	8,13	2,01	0,53	2,94	0,50	46,3
	2021	12,61	0,98	19,6	1,26	50,6	4,86	2,58	0,36	3,64	0,46	51,1
межі варіювання / середнє		7,52-12,68 / 10,44	0,71-1,12 / 0,9	13,2-20,9 / 17,9	1,41-1,88 / 1,6	29,8-50,6 / 39,2	4,86-8,13 / 6,5	1,52-2,58 / 1,95	0,24-0,53 / 0,36	1,93-3,64 / 2,70	0,32-0,64 / 0,4	40,9-58,8 / 49,5

Продовження таблиці 1.3.4

Зразки пшениці озимого типу розвитку													
<i>T. distosum</i> 'Shuebl', UA0300214	2018	6,57	0,43	23,8	0,92	35,2	6,36	1,73	0,40	2,62	0,48	50,1	5,14
	2020	7,11	0,80	26,3	0,95	42,8	8,50	1,70	0,53	2,76	0,84	39,3	6,25
	2021	7,13	0,51	24,5	2,01	45,5	4,55	2,10	0,23	3,65	0,47	46,7	7,61
	2022	8,80	0,60	23,9	2,28	49,4	9,78	2,75	0,61	4,42	0,81	55,4	3,73
межі варіювання / середнє													
<i>T. durum</i> 'Афріна', UA0201363	2018	5,12	0,37	17,6	0,84	38,8	6,88	1,97	0,30	2,63	0,36	51,6	5,78
	2020	6,24	0,43	20,0	1,41	42,4	3,72	2,30	0,21	3,12	0,24	54,2	2,13
	2021	5,89	0,42	20,9	0,99	44,6	4,55	2,25	0,24	3,18	0,31	50,4	2,85
	2022	6,17	0,36	18,9	2,13	62,4	8,10	3,51	0,43	4,76	0,53	56,3	3,95
межі варіювання / середнє													
<i>T. aestivum</i> 'Пололянка', UA0104204	2017	6,62	0,94	17,5	1,28	35,3	3,25	1,59	0,15	1,98	0,18	45,3	3,73
	2020	7,04	0,54	17,2	1,14	38,6	3,06	1,64	0,19	2,05	0,24	42,4	3,24
	2021	8,19	0,42	19,4	0,52	50,0	4,57	2,14	0,17	2,69	0,18	42,9	4,01
	2022	9,03	0,49	20,7	1,06	70,0	5,48	3,50	0,29	4,24	0,33	50,0	2,45
межі варіювання / середнє													
<i>T. aestivum</i> 'Досконала', UA0106376	2017	8,68	0,64	19,2	0,84	50,6	5,86	2,47	0,45	3,10	0,47	48,6	6,05
	2018	7,70	0,40	18,2	0,92	43,9	3,78	2,38	0,24	2,83	0,28	54,1	5,78
	2020	8,12	0,74	18,8	1,23	40,1	4,07	1,78	0,25	2,28	0,27	44,5	4,58
	2021	8,02	0,70	17,8	1,03	48,1	7,53	2,22	0,45	2,77	0,54	46,0	3,14
2022	8,65	0,56	19,3	0,95	62,5	7,56	3,37	0,35	4,04	0,37	54,1	2,09	
межі варіювання / середнє													
<i>T. aestivum</i> 'Щедрість Одеська', UA0108130	2017	7,70-8,68 / 8,23	18,2-19,3 / 18,7	17,2-20,7 / 18,7	6,62-9,03 / 7,72	35,3-70,0 / 48,5	1,64-3,50 / 2,22	1,98-4,24 / 2,74	42,4-50,0 / 45,2	2,28-4,04 / 3,00	44,5-54,1 / 49,6	38,9	4,67
	2018	8,08	0,54	20,2	2,20	57,3	6,00	2,24	0,40	3,38	0,38	38,9	4,67
	2018	6,17	0,69	18,7	0,95	36,3	10,8	1,78	0,71	2,11	0,70	48,2	4,55
	2020	7,09	0,42	20,7	0,67	44,6	9,80	1,84	0,45	2,36	0,57	41,1	3,19
2021	6,94	0,71	19,2	1,40	50,7	7,96	1,82	0,29	2,42	0,38	35,9	2,85	
2022	8,15	0,86	20,2	0,79	80,5	10,8	3,63	0,61	4,71	0,69	45,0	3,46	
межі варіювання / середнє													
18,7-20,7 / 19,8													
36,3-80,5 / 53,9													
1,78-3,63 / 2,26													
2,11-4,71 / 3,00													
35,9-48,2 / 41,8													

Продовження таблиці 1.3.4

<i>T. sphaerosomum</i> 'Шарада', UA0106239	2017	4,98	0,27	18,3	1,06	49,1	5,09	1,90	0,18	2,55	0,27	38,9	3,47
	2018	4,09	0,35	17,8	0,79	39,8	2,57	1,34	0,17	1,67	0,24	34,3	3,78
	2020	4,31	0,31	18,6	1,26	29,2	5,98	0,93	0,20	1,29	0,21	31,9	1,79
	2021	4,29	0,62	17,8	1,39	39,6	10,58	1,34	0,37	1,79	0,41	33,9	2,57
	2022	4,82	0,29	19,3	1,42	52,6	3,66	2,00	0,19	2,54	0,21	37,9	1,83
	межі варіювання / середнє	4,09-4,98 / 4,50	0,72	17,8-19,3 / 18,4	1,95	49,4	6,58	2,11	0,93-2,00 / 1,50	0,28	1,29-2,55 / 1,97	0,37	31,9-38,9 / 35,4
<i>T. sphaerosomum</i> 'Еремєєвна', UA0300518	2018	4,38	0,29	16,1	0,88	37,3	5,27	1,33	0,25	1,65	0,32	35,6	3,78
	2020	5,63	0,59	19,3	1,57	36,4	8,54	1,45	0,40	2,05	0,41	38,6	3,85
	2021	4,89	0,62	16,7	1,42	36,2	7,38	1,46	0,38	1,93	0,48	39,9	3,50
	2022	5,69	0,42	18,6	1,07	56,8	5,85	2,56	0,21	3,25	0,20	45,2	3,67
	межі варіювання / середнє	4,38-5,69 / 5,22	0,66	16,1-19,3 / 17,9	1,30	55,2	3,70	2,53	0,45	2,96	0,32	45,9	8,11
	<i>T. constrictum</i> UA0300483	2017	4,76	0,56	21,1	1,20	49,7	8,77	1,83	0,66	2,35	0,57	36,6
2020	4,89	0,45	21,1	1,29	48,3	5,17	1,53	0,23	2,11	0,24	31,6	3,79	
2022	5,95	0,60	20,4	2,46	56,0	4,99	1,86	0,32	2,68	0,43	33,0	3,91	
межі варіювання / середнє	4,76-5,95 / 5,25	0,51	19,2-21,1 / 20,5	1,84	48,3-56,0 / 52,3	3,78	2,11	1,53-2,53 / 1,94	0,23	2,87	0,26	43,4	3,87
<i>T. petropavlovskiyi</i> , UA0300435	2017	11,16	0,51	15,2	0,84	48,6	3,78	2,11	0,23	2,87	0,26	43,4	3,87
	2018	8,96	1,03	15,6	0,84	33,0	5,85	1,46	0,29	1,88	0,38	44,4	4,78
	2020	10,40	1,10	16,8	1,32	43,6	8,42	1,65	0,42	2,32	0,48	37,5	3,89
	2021	10,76	0,63	17,2	0,45	34,0	6,44	1,06	0,36	1,79	0,50	30,4	4,84
	2022	11,98	1,25	18,4	1,26	54,4	13,07	2,54	0,56	3,53	0,68	47,5	6,55
	межі варіювання / середнє	8,96-11,98 / 10,65	0,62	15,2-18,4 / 16,6	3,13	33,0-54,4 / 42,7	9,24	1,25	1,06-2,54 / 1,76	0,55	1,79-3,53 / 2,48	0,40	30,4-47,5 / 40,6
<i>T. tatcha</i> , UA0300250	2017	7,65	1,01	22,6	1,26	36,7	2,75	1,55	0,29	2,01	0,34	42,4	4,78
	2018	7,39	1,01	23,4	1,00	38,0	2,65	1,47	0,19	2,07	0,25	38,6	2,33
	2021	7,90	0,75	20,0	1,00	38,0	2,65	1,47	0,19	2,07	0,25	38,6	2,33
	2022	8,05	0,91	20,7	3,13	50,0	7,18	1,90	0,39	2,61	0,52	37,9	4,21
межі варіювання / середнє	7,39-8,05 / 7,75	0,75	20,0-23,4 / 21,7	29,4-50,0 / 38,5	1,25-1,90 / 1,54	2,01-2,61 / 2,27	2,01-2,61 / 2,27	2,01-2,61 / 2,27	2,01-2,61 / 2,27	2,01-2,61 / 2,27	2,01-2,61 / 2,27	37,9-42,4 / 39,8	4,21

Продовження таблиці 1.3.4

<i>T. spelta</i> 'Зоря України', UA0300340	2017	14,26	1,27	17,6	2,51	24,8	3,35	1,42	0,09	2,96	0,32	58,0	6,71
	2018	13,23	1,66	19,4	1,26	28,8	2,20	1,53	0,21	2,32	0,35	52,9	5,78
	2020	12,73	1,81	20,2	1,81	24,7	2,58	1,14	0,12	1,97	0,34	46,4	4,00
	2021	12,80	2,50	19,7	2,16	31,4	9,56	1,50	0,37	2,53	0,77	48,5	3,35
	2022	16,78	1,49	21,2	0,79	51,1	6,30	2,66	0,33	4,31	0,50	52,1	2,34
	межі варіювання / середнє	12,73-16,78 / 13,96	17,6-21,2 / 19,6	24,7-51,1 / 32,2	1,14-2,66 / 1,65	1,97-4,31 / 2,82	46,4-58,0 / 51,6						
<i>T. spelta</i> 'Frankenkorn', UA0300103	2017	12,38	0,24	22,0	1,41	37,8	2,59	1,73	0,15	2,94	0,32	45,9	5,79
	2018	10,35	0,69	20,2	1,14	33,9	4,33	1,70	0,28	2,29	0,35	50,0	5,78
	2020	10,55	1,36	21,5	1,96	25,9	14,90	0,98	0,77	1,84	0,95	33,8	9,28
	2021	10,37	2,41	20,5	2,64	27,3	15,17	1,03	0,75	1,83	0,90	35,4	6,12
	2022	13,54	1,06	21,0	1,76	56,6	9,36	2,71	0,60	3,88	0,77	47,7	5,92
	межі варіювання / середнє	10,35-13,54 / 11,44	20,2-22,0 / 21,0	25,9-56,6 / 36,3	0,98-2,71 / 1,63	1,83-3,88 / 2,56	33,8-50,0 / 42,6						

Примітка: \bar{X} – середнє значення; S – стандартне відхилення.

головного колосу. Провівши структурний аналіз зразків пшениці за колосом, ми визначили основні складові, що впливають на його продуктивність у різних представників підроду *Triticum*.

Впродовж дослідного періоду, серед яких зразків пшениці, найвищим рівнем середньої за роки досліджень продуктивності колосу та масою зерна з головного колосу характеризувались сорти-стандарти пшениці твердої: Харківська 15 (2,41 г) та Спадщина (2,12 г). Найкращим зразком за продуктивністю серед сортів пшениці м'якої виявився сорт Елегія Миронівська, у якої маса зерна з колосу була на рівні 1,87 г. Зазначимо також, що маса колосу та маса зерна з колосу тісно взаємопов'язані показники, що дозволяє вести добір за одним з них.

Найнижчою серед всіх зразків масою зерна з колосу відзначилась однозернянка *T. sinskajae* (UA0300224), в якої за час досліджень маса головного колосу була на рівні 0,63 г, а на це, в першу чергу, вплинула вкрай низька кількість зерен з колосу в цієї пшениці – 16,6 шт. Інша однозернянка – *T. monosocum* (UA0300313) виявилась суттєво продуктивнішою і мала масу зерна з колосу на рівні 0,87 г. І хоча, цей зразок поступився попередньому за масою 1000 зерен (30,0 г), проте він істотно переважав за кількістю зерен з головного колосу – 28,2 шт. Як видно, у *T. monosocum* (UA0300313) в сприятливих умовах, якими характеризувався 2016 рік озерненість колосу істотно зростала (40,6 зерен на 24,8 колоски). Тобто, в колоску цієї однозернянки зав'язувалося більше (1,64 зернівки в колоску), ніж одна зернівка, чого не спостерігалося в її голозерного аналогу – *T. sinskajae*.

Плівчасті зразки полби поступилися зареєстрованим сортам пшениці твердої практично за всіма показниками. Проте, за деякими показниками структури колосу досліджувані зразки полби наближались до показників пшениці твердої, а в окремі роки і випереджали їх. Так, за довжиною колосового стрижню виділились такі зразки полби: *T. dicocum* (UA0300002) – 7,03 см, 'Полба красная' (UA0300049) – 6,30 см, які не поступались голозерним сортам пшениці твердої в умовах достатнього зволоження, а в посушливих

умовах 2017 року за довжиною колосового стрижню виділилась полба гібридного походження – С.Г. 164/12_1.

За кількістю зерен з головного колосу всі зразки двозернянок поступились сортам пшениці твердої, які в умовах достатнього зволоження формували від 40 до 64 зернівки, а в посушливих умовах 2017 року – від 28 до 38 зернівок. Проте і серед плівчастих видів виділені кращі за цим показником зразки, що наближались до рівня пшениці твердої. Зокрема, в умовах достатнього зволоження найкращими за кількістю зерен з головного колосу виявились такі зразки: UA0300002, який мав від 24 до 45 зерен та ‘Полба красная’ (UA0300049) – в середньому – 35,1 зернівка. Що ж стосується кількості зерен з колосу в посушливий 2017 рік, то тут більшість зразків за кількістю зерен, наближались чи дорівнювали пшениці твердій, що може вказувати на вищу посухостійкість та екологічну стабільність полби порівняно з її голозерними співродичами. Так, 28 і більше зерен в умовах посушливого 2017 року сформували: ‘Полба красная’ (UA0300049) – 29 зерен, *T. dicocum* ППГ – 7 (UA0300012) – 29 зерен, С.Г. 164/12_1 – 28 зерен.

За інтегральним показником продуктивності – масою зерна з головного колосу зразки твердої пшениці мали абсолютну перевагу над зразками полби звичайної. Найбільша середня маса зерна з колосу спостерігалась у сорту ‘Полба красная’ (UA0300049) – 1,13 г та зразка з Єгипту – *T. dicocum* (UA03000405) – 1,12 г, а в посушливий 2017 – у зразка *T. dicocum* ППГ – 7 (UA0300012) – 1,02 г. Таким чином, за ключовою ознакою продуктивності колосу, за масою зерна з головного колосу, сорти твердої пшениці, значно випереджають наявні зразки культурної двозернянки, проте, якщо порівняти зниження цього показника під час посухи в сортів *T. durum* з плівчастими двозернянок, то ми помічаємо, що в більшості випадків у полб зниження маси зерна з колосу не таке відчутне, як у пшениці твердої. Відношення того, на скільки знижується маса зерна з головного колосу в посушливих умовах від рівня формування маси зерна в сприятливих умовах є прямим методом оцінки на посухостійкість (Шелепов та ін., 2009; Васильківський & Кочмарський,

2016), що вказує на вищу посухостійкість полби звичайної, ніж в пшениці твердої. І за екологічною стабільністю рівня прояву продуктивності зразки полби переважають сорти пшениці твердої. Якщо, перевести у відсотки ступінь зниження маси зерна з колосу у зразків пшениці, то у сортів пшениці твердої спостерігається зменшення маси зерна з колосу в посушливих умовах 2017 року по відношенню до умов, коли формувався найвищий рівень продуктивності колосу, на 58 % у сорту ‘Спадщина’, на 48 %, у сорту ‘Голіківська’, на 57 % у сорту ‘Харківська 15’. Серед плівчастих тетраплоїдних зразків подібне зниження спостерігалось лише у двох зразків: *T. ispahanicum*, UA0300070 на 54 % та *T. dicocum* (UA0300049) на 51 %. У решти полб спостерігалось зменшення маси зерна з колосу в посушливий рік в порівнянні з плівчастим на величину від 44 % до 5 %. Таким чином, отримані дані свідчать про те, що вивчені зразки полби є витривалішими до посухи, ніж зразки твердої пшениці. Серед полб за цим критерієм посухостійкості особливо відзначились такі зразки: *T. dicocum* ППГ – 7 (UA0300012) та *T. dicocum* (UA0300026), в яких ступінь зниження маси зерна в 2017 році не перевищив 20 %.

Ще одним важливим показником у досліджуваних зразків пшениці є маса 1000 зерен. Рівень крупнозернисті у сорту ‘Спадщина’ в середньому за роки досліджень був на рівні 44,3 г, в сорту ‘Харківська 15’ – 52,2 г, в голозерного сорту ‘Голіківська’ внесеного в реєстр сортів України як *T. dicocum* – 44,7 г. Серед полб виявлено зразок, що в умовах з достатньою зволоженістю в 2016 році мав масу 1000 насінин понад 52 г – UA0300184 (RUS). Також, середня за роки досліджень, маса 1000 зерен понад 40 г відмічена у зразків: UA0300036 (ARM), UA0300405 (EGY). Разом з тим, за результатами аналізу маси 1000 зерен видно, що цей показник, менше залежить від умов вирощування, ніж кількість зерен з колосу. Більш того, під час посухи в більшості досліджуваних зразків маса 1000 зерен навіть зросла, або практично не змінилась. Лише в трьох зразків відмічено суттєве зменшення маси 1000 зерен у посушливий рік в порівнянні з роками з достатнім зволоженням: *T. ispahanicum* – UA0300070, UA0300184 (RUS) та в сорту ‘Голіківська’. Це вказує на те, що ця ознака у

більшості зразків залежить не від умов вирощування, а від генетичної складової, яка впливає на компенсаторні механізми перерозподілу пластичних речовин для отримання потомства рослиною.

Серед малопоширених голозерних тетраплоїдних зразків пшениці відзначались високопродуктивні форми, які за масою зерна з колосу мало поступалися зареєстрованим в Україні сортам твердої пшениці. Зокрема, високу масу зерна з колосу мали *T. polonicum* (UA0300384) – 1,95 г, *T. turgidum* (UA0300454) – 1,81 г та створений нами в результаті міжвидової гібридизації сорт *T. carthlicum* ‘Мулатка’ – 1,84 г. Проте зауважимо, що висока продуктивність колосу, яка спостерігалась у гіллястої пшениці *T. turgidum*, UA0300110 (до 2,61 г) в окремі роки, різко знижувалась при несприятливих умовах, що вказує на її чутливість до погодних умов.

Таким, чином серед малопоширених форм пшениці можна знайти зразки з потенційно високою продуктивністю колосу, проаналізуємо елементи за рахунок яких формується їх продуктивність. Три зразки малопоширених форм мали високу масу 1000 зерен, більше ніж у сортів-стандартів пшениці твердої, серед них: *T. durum*, v. *falcatomelanopus* (UA0300241) – 64,6 г, *T. polonicum* (UA0300384) – 64,3 г, *T. turanicum*, (UA0300454) – 55,0 г, що робить їх цінними джерелами крупнозернисті в селекції пшениці. Високою озерненістю колосу в оптимальних умовах до 65 зерен з колосу в оптимальних умовах вирізняється створений нами сорт *T. carthlicum* ‘Мулатка’. Велика кількість зерен (понад 80 шт в сприятливих умовах) характерна і для гіллястої пшениці *T. turgidum*, UA0300110, проте рівень озерненості у цієї пшениці, як ми вже зазначали, значною мірою визначається погодними умовами.

Як вже відмічалось, найпродуктивнішим за масою зерна з колосу впродовж років дослідження виявився сорт Елегія Миронівська. Висока продуктивність цього сорту сформована як за рахунок доброї озерненості колосу 42 зерна з колосу, так і за рахунок високої маси 1000 зерен 44,7 г. Серед малопоширених форм пшениці більша озерненість колосу притаманна *T. compactum* cv ‘Harrison Barbee’ 43,3 зерна, але зерно дрібне, середня маса 1000

зерен по роках на рівні – 28,8 г. Вища за стандарти м'якої пшениці продуктивність колосу відмічена у *T. petropavlovskiyi* (UA0300106) – середня маса зерна з колосу – 1,95 г. Висока продуктивність колосу пшениці Петропавлівського пов'язана в першу чергу з крупністю зерна у нього, маса 1000 зерен – 49,5 г, що робить цінним генетичним джерелом цей зразок як для селекції на крупнозерність, так і на продуктивність колосу загалом. Серед зразків спельти крупним і довгим колосом 14,23 см виділяється зразок з Італії (UA0300074), при цьому в колосі цього зразка в середньому формується 36,9 зернівки з масою 1000 зерен – 41,9 г, що також робить привабливим цей зразок спельти для селекції на продуктивність. Що ж до кулястозерної пшениці – *T. sphaerococcum*, то вона за всіма елементами продуктивності поступилась стандартам пшениці м'якої, втім основна особливість цієї пшениці – куляста форма зернівки представляє виключний інтерес для покращення борошномельних властивостей сучасних сортів.

Також у вивченні знаходилось 8 озимих зразків малопоширених форм пшениці, три сорти м'якої пшениці та один твердої. Як і в досліді з якими зразками сорти-стандарти за масою зерна з колосу переважали малопоширені види пшениці. В залежності від сорту, в середньому за роки досліджень, маса зерна з колосу в сортів *T. aestivum* коливалась в середньому в межах 2,22-2,44 г; середня за роки вивчення маса колосу в сорту *T. durum* 'Афіна' складала 2,51 г. Найвищим показником маси зерна з колосу серед малопоширених видів серед озимих зразків вирізнялась компактна пшениця (UA0300483), у якої цей показник знаходився дещо нижче за рівень стандартів – 1,94 г.

За кількістю колосків в колосі сорти-стандарти перевищили такі малопоширені види і підвиди пшениці: *T. dicoccum* – 24,6 шт; *T. compactum* (UA0300483) – 20,5 шт; *T. macha* – 21,7 шт та зразок спельти 'Frankenkorn' (UA0300103) – 21,0 шт. За озерненістю колосу на рівні сортів-стандартів, або й перевищував їх зразок *T. compactum* (UA0300483), в якого в колосі, в середньому, формувалось понад 52 зернівки. Джерелами високої маси зерна виявились: *T. dicoccum* – 47,9 г та *T. spelta* 'Зоря України' – 51,6 г.

Таким чином, підсумовуючи вище викладене, можна зробити висновок, що зразки малопоширені пшениці можуть бути джерелами окремих ознак продуктивності для сучасних сортів пшениці, але прояв цих елементів продуктивності значною мірою залежить від погодних умов року. Разом з тим, півчасті зразки *T. dicoccum* є більш екологічно стабільними за існуючі сорти пшениці і характеризуються рівнем посухостійкості вищим за пшеницю тверду. Найбільш екологічно стабільною серед елементів продуктивності у зразків пшениці виявилась маса 1000 зерен.

Якісні показники зерна пшениці

Якість пшениці – одна з найскладніших селекційних ознак з точки зору її генетичної детермінації та участі в її реалізації цілого ряду органічних та мінеральних сполук, таких як білки, ферменти, вуглеводи, ліпіди, вітаміни, мінеральні солі. Провідна роль у визначенні хлібопекарської якості борошна належить білкам зерна. Вміст в зерні змінюється в широких межах у середньому від 9 до 15 % залежно від генотипу, умов вирощування, наявності в ґрунті доступного азоту, тощо. Запасні, або клейковинні, білки утворюють надзвичайно важливу щодо якості хліба субстанцію, яка називається клейковиною (Рибалка О.І., 2011).

Зважаючи на ключову роль запасних білків та клейковини для хлібопечення та отримання високоякісної продукції з зерна пшениці ми впродовж 2017-2019 рр. вивчали вміст білку і клейковини у зерні різних представників роду *Triticum* на інфрачервоному аналізаторі Інфраскан 100 (табл. 1.3.5).

Таблиця. 1.3.5

Якість зерна досліджуваних зразків пшениці в 2017-2018 рр.

№ з/п	Назва зразка, номер Нац. каталогу	Рік вивчення	Маса 1000 зерен	Вміст білку, %	Вміст сирової клейковини, %	*Клас якості
Зразки пшениці ярого типу розвитку						
	<i>T. monococcum</i> UA0300313	2017	-	-	-	-
		2018	29,0	18,7	38,2	1
	<i>T. sinskajae</i> UA0300224	2017	-	-	-	-
		2018	39,3	19,4	39,3	1

Продовження таблиці 1.3.5

<i>T. durum</i> 'Спадщина'	2017	48,5	14,9	31,3	1
	2018	45,8	16,8	21,7	1
<i>T. durum</i> 'Голіківська'	2017	40,1	14,9	30,8	1
	2018	37,3	17,7	33,1	1
<i>T. durum</i> 'Харківська 15'	2017	49,1	14,6	30,5	1
	2018	-	-	-	-
<i>T. durum</i> UA0300241	2017	58,6	14,5	29,9	1
	2018	74,0	18,4	33,2	1
<i>T. dicoccum</i> UA0300002	2017	36,8	17,1	38,4	1
	2018	24,4	20,0	40,2	1
'Полба 3', UA0300183	2017	30,4	15,4	33,3	1
	2018	37,2	17,6	33,9	1
'Полба красная', UA0300049	2017	34,0	15,7	34,2	1
	2018	36,3	17,2	32,7	1
<i>T. dicoccum</i> UA0300012	2017	36,2	16,3	35,0	1
	2018	37,4	-	-	1
<i>T. dicoccum</i> UA0300184	2017	40,9	14,7	30,7	1
	2018	35,2	-	-	1
<i>T. dicoccum</i> UA0300036	2017	42,2	17,2	37,7	1
	2018	48,5	17,8	34,9	1
<i>T. dicoccum</i> UA0300405	2017	44,5	16,8	36,9	1
	2018	44,8	18,0	33,9	1
<i>T. dicoccum</i> UA0300026	2017	42,4	16,0	34,4	1
	2018	40,1	16,6	30,7	1
<i>T. dicoccum</i> С.Г. 164/12_1	2017	33,7	15,7	33,6	1
	2018	32,6	17,2	33,0	1
<i>T. ispahanicum</i> , UA0300070	2017	29,7	17,4	37,6	1
	2018	33,0	19,8	38,5	1
<i>T. polonicum</i> UA0300384	2017	61,6	-	-	-
	2018	67,5	19,6	36,3	1
<i>T. polonicum</i> UA0300220	2017	47,3	14,6	29,4	1
	2018	47,6	17,4	30,5	1
<i>T. polonicum</i> f. <i>superpolonicum</i>	2017	44,0	17,9	39,0	1
	2018	37,7	17,7	33,2	1
<i>T. turgidum</i> UA0300110	2017	44,4	14,0	28,8	1
	2018	19,3	15,1	27,4	1
<i>T. turanicum</i> UA0300454	2017	67,7	16,3	32,9	1
	2018	40,5	-	-	-
<i>T. carthlicum</i> UA0300062	2017	32,7	18,4	39,1	1
	2018	23,2	19,6	36,9	1
<i>T. carthlicum</i> UA0300064	2017	27,4	15,1	30,8	1
	2018	32,4	15,9	27,6	1
<i>T. carthlicum</i> UA0300068	2017	26,7	15,5	31,5	1
	2018	33,3	16,8	29,0	1
<i>T. carthlicum</i> 'Мулатка'	2017	39,9	15,7	32,4	1
	2018	43,8	17,3	31,9	1
<i>T. aestivum</i> 'Харківська 28'	2017	37,1	12,9	27,9	2
	2018	40,5	13,7	24,8	2
<i>T. aestivum</i> 'Харківська 93'	2017	33,5	14,2	29,9	1
	2018	42,5	13,8	24,1	2
<i>T. aestivum</i> 'Елегія Миронівська'	2017	41,1	13,4	28,0	2
	2018	48,0	14,8	26,8	2
<i>T. spelta</i> UA0300111	2017	40,1	16,6	36,8	1
	2018	33,3	14,0	26,3	2
<i>T. spelta</i> UA0300074	2017	45,9	17,9	40,8	1
	2018	40,7	17,0	33,8	1

Продовження таблиці 1.3.5

<i>T. compactum</i> 'Harrison Barbee'	2017	29,8	14,1	30,5	1
	2018	29,2	14,3	27,0	2
<i>T. sphaerococcum</i> UA0300343	2017	34,7	15,3	33,3	1
	2018	42,0	16,2	30,9	1
<i>T. petropavlovskiy</i> UA0300106	2017	51,1	14,2	30,2	1
	2018	46,0	15,7	29,5	1
Зразки пшениці озимого типу розвитку					
<i>T. aestivum</i> 'Подільянка'	2018		13,5	23,4	2
	2019		14,1	24,9	2
<i>T. dicoccum</i> UA0300214	2018		-	-	-
	2019		17,3	32,4	1
<i>T. spelta</i> 'Зоря України'	2018		-	-	-
	2019		18,5	37,3	1

*Вимоги для класів якості пшениці:

Для м'якої пшениці: першого клас – білок 14,0 %; клейковина – 28,0 %;
другий клас – білок – 12,5 %; клейковина – 23,0 %;
третій клас – білок – 11,0 %; клейковина – 18,0 %.

Для твердої пшениці: першого клас – білок 14,0;
другий клас – білок – 13,0 %;
третій клас – білок – 12,0 %.

Як видно з результатів вивчення, більшість зразків в досліді мали понад 14,0 % білка і за якістю належали до 1 класу, проте за кількістю білка спостерігалась диференціація між зразками.

Спостерігалась і різниця за кількістю накопиченого в зерні білка по роках, в більшості випадків в 2018 році в ярих зразків пшениці вміст білка був вищим, ніж в зерні пшениць вирощених в 2017 році.

Серед видового різноманіття одним з найвищих показників за вмістом білка вирізнялись однозернянки: *T. monoccum* (UA0300313) та *T. sinskajae* (UA0300224), за результатами вивчення в 2018 році кількість білка в зерні цих видів була на рівні 18,7 та 19,4 % відповідно.

Якщо порівняти отримані результати між плівчастими тетраплоїдними зразками та голозерними стандартами *T. durum*, то в більшості полб вміст білку істотно вище, ніж у сортів пшениці твердої. Особливо високим вмістом білку в зерні з показником до 20 % відзначені зразки: *T. dicoccum*, UA0300002 та *T. ispahanicum*, UA0300070. Разом з тим, зважаючи на негативну кореляцію між масою 1000 зерен і вмістом білка у пшениці, ми виділили найкращі за

поєднанням цих ознак зразки полби, що мали масу 1000 зерен на рівні 40 г та відзначались високим вмістом білку у зерні, понад 16 %. До таких зразків полби ми відносимо: UA0300036 (ARM), UA0300405 (EGY), UA0300026 (USA).

Високим вмістом білка за результатами вивчення відзначились і зразки польської пшениці, до того ж створений нами в результаті міжвидової гібридизації зразок суперполонікум характеризувався стабільно високим вмістом білка по роках на рівні 17,7-17,9 %. Притаманно, що найбільш крупнозерні тетраплоїдні пшениці в сприятливих умовах 2018 року формували крупне зерно з високим вмістом білка: *T. durum* (UA0300241) – 18,4 % білка, *T. polonicum* (UA0300384) – 19,6 %.

Один з найнижчих рівнів білковості зерна спостерігався в *T. turgidum*, що свідчить про знижену якість зерна в цієї пшениці. Разом з тим, у цієї пшениці більш, ніж вдвічі спостерігалась різниця за крупністю зерна по роках.

Загалом високі показники за вмістом білку в зерні відмічені у зразків карталінської пшениці – *T. carthlicum*. Особливо вирізнявся серед зразків цього виду за вмістом білку в зерні зразок з Грузії під номером UA0300062. Саме цей зразок використаний нами при створенні сорту “Мулатка”, який також відзначався підвищеним вмістом білку.

Оскільки гексаплоїдні види вирощуються в першу чергу для хлібовипічки, то для оцінки їх якості велике значення відіграє не лише загальний вміст білку, а й кількість клейковини в зерні. Як видно, за вмістом білку в зерні сорти пшениці м'якої істотно поступаються тетраплоїдним видам, а їх клас якості переважно другий.

Серед досліджуваних ярих гексаплоїдних зразків стабільно високим рівнем вмісту в зерні білку і клейковини відзначилась спельта з Італії під номером UA0300074. Високий вміст білку і клейковини, на рівні першого класу, відзначені також у *T. sphaerococcum* (UA0300343) та *T. petropavlovskiyi* (UA0300106). Сорт *T. compactum* ‘Harrison Barbee’ мав показники якості на рівні зареєстрованих в Україні сортів пшениці м'якої.

Серед зразків озимих малопоширених видів пшениць за якістю зерна в 2019 році вивчалось два плівчасті види: *T. dicoccum* UA0300214 та *T. spelta* ‘Зоря України’, які порівнювались із сортом пшениці м’якої *T. aestivum* ‘Подольанка’. Як видно, обидва види мали набагато вищі показники за якістю зерна, ніж поширений у виробництві сорт *T. aestivum*.

Висновки

Отже, оцінивши видове різноманіття пшениці за результатами вивчення впродовж 2016-2021 років можна зробити наступні висновки:

1. Видове різноманіття пшениці є цінним генофондом для створення сучасних сортів пшениці з покращеними показниками стійкості проти несприятливих факторів середовища, покращеної якості зерна пшениці та має потенціал для підвищення їх урожайності.

2. Детальне вивчення наявного генофонду ярих малопоширених видів пшениці, дозволив нам виділити джерела господарсько-цінних ознак, які можуть бути використані не лише для відродження цих культур, а й слугувати для генетичного покращення існуючих сортів пшениці твердої та м’якої. Зокрема, **за комплексною стійкістю проти основних хвороб** виділились такі зразки: диплоїдні види – *T. monococcum* і *T. sinskajae*; плівчасті тетраплоїдні зразки – ‘Полба 3’ (UA0300183), UA0300012 (RUS); UA0300036 (ARM); серед голозерних тетраплоїдних видів – *T. carthlicum* (UA0300062), сорт карталійської пшениці ‘Мулатка’ та зразок польської пшениці (UA0300220); серед гексаплоїдних видів сорти м’якої пшениці переважали плівчасті зразки спельти. **За стійкістю проти вилягання** виділились *T. monococcum* і *T. sinskajae*; *T. dicoccum* (UA0300002), ‘Полба красная’ (UA0300049), *T. dicoccum* (UA0300405) та зразок полби виділений нами з гібридної популяції С.Г. 164/12_1; *T. polonicum* (UA0300384); *T. turgidum* (UA0300110), *T. carthlicum* (UA0300062) і *T. carthlicum*, cv ‘Мулатка’; серед гексаплоїдних видів низькорослий зразок з міцною соломною – *T. sphaerococcum* (UA0300343). **За тривалістю періоду сходи-колосіння** найбільш ранньостиглими серед споріднених поширеним в

культури видам виявились: *T. sinskajae*, (UA0300224), *T. dicoccum* (UA0300184), *T. dicoccum* (UA0300036), *T. carthlicum* ‘Мулатка’, та у кулястозерна пшениця (UA0300343), а найшвидшим за періодом наливу зерна і дозрівання характеризується *T. ispahanicum* (UA0300070). Високі показники **продуктивної куцистості** притаманні зразкам: *T. monococum* (UA0300313) і *T. sinskajae* (UA0300224), більшості двозернянок (*T. dicoccum*), *T. ispahanicum* (UA0300070), *T. polonicum* f. *superpolonicum*, *T. carthlicum*, (UA0300062), *T. carthlicum* (UA0300064); *T. spelta* (UA0300111). Найвищим потенціалом **за продуктивністю колосу та її елементами** характеризувались: зразки полби – UA0300002 (UKR) ‘Полба красная’ з Росії (UA0300049), UA0300012 (RUS) та UA0300405 (EGY); серед голозерних тетраплоїдних видів: *T. polonicum* (UA0300384), *T. carthlicum* ‘Мулатка’, а в сприятливих умовах з достатньою зволоженістю і зразок *T. turgidum*, (UA0300110); серед гексаплоїдних форм – *T. petropavlovskiyi* (UA0300106) та *T. spelta* (UA0300074). Найбільш **посухостійкими** за результатами польового вивчення виявились зразки полб – UA0300012 (RUS), UA0300026 (USA) та лінія гібридного походження – С.Г. 164/12_1. Оцінка **за якістю зерна** дозволила виділити зразки пшениці з оптимальним поєднанням між масою 1000 насінин та вмістом білку у зерні: серед *T. dicoccum* – UA0300036 (ARM), UA0300405 (EGY), UA0300026 (USA); серед малопоширених голозерних тетраплоїдних форм – *T. durum* (UA0300241), *T. polonicum* (UA0300384); серед гексаплоїдних видів – *T. spelta* (UA0300074) і *T. petropavlovskiyi* (UA0300106).

Серед представників малопоширених видів пшениці з озимим типом розвитку найвищий потенціал продуктивності колосу відмічений в *T. compactum* (UA0300483), висока маса колосу в якого сформувалась за рахунок високої озерненості колосу. Висока маса 1000 зерен, понад 45 г притаманна озимій формі *T. dicoccum* з США та вітчизняному сорту *T. spelta* ‘Зоря України’, які до того ж характеризувались високим вмістом білку у зерні.

1.4. Використання генофонду малопоширених видів пшениці як донорів господарсько-цінних ознак

1.4.1. Трансгресивна мінливість за продуктивністю колосу та її елементами в гібридних комбінаціях за участі малопоширених пшениць

Як вже відмічалось, одним з найголовніших елементів структури урожаю, над яким працює кожен селекціонер по пшениці, є маса зерна з головного колосу, яка до того ж є комплексним показником і одночасно поєднує, як масу одного зерна, так і кількість зерен з колосу (Лозінська, 2019). Окрім зазначених показників: маси зерна з колосу, кількості зерен в колосі та маса 1000 зерен, на високу потенційну продуктивність колосу вказують також довжина колосового стрижню та кількість колосків в колосі, які також оцінюються при структурному аналізі рослин пшениці (Шелепов та ін., 2009; Васильківський & Кочмарський, 2016). В своїх дослідженнях, вивчаючи частоту (f) і ступінь (e) позитивної трансгресії за структурними елементами продуктивності колосу у малопоширених пшениць, ми оцінили видове генетичне різноманіття роду *Triticum* L., як донорів цих ознак для генетичного поліпшення існуючих та створення нових сортів пшениці.

Вивчення гібридних комбінацій за участі малопоширених пшениць відбувалось поетапно. В 2010-2011 рр. досліджувались гібридні комбінації ярого типу розвитку від схрещування адаптованих до умов вирощування сортів м'якої пшениці з гексаплоїдними малопоширеними пшеницями. В 2019 році досліджувались комбінації F_2 ярого розвитку від схрещування малопоширених пшениць між собою. Також впродовж 2018-2019 рр. вивчались міжвидові гібридні комбінації F_2 та BC_1 з озимим типом розвитку. До аналізу і порівняння з батьківськими формами були залучені всі отримані рослини з гібридних комбінацій F_2 та BC_1 , кількість яких в залежності від комбінацій різнилася.

Як видно з представлених результатів (табл. 1.4.1) в комбінаціях схрещування за участі пшениці м'якої та кулястозерної з ярим типом розвитку за масою зерна з колосу частота і ступінь трансгресії не значні, або відсутні.

Посередні та низькі показники трансгресії спостерігались і за довжиною колосового стрижня у цих комбінаціях. Разом з тим, посередні та високі показники трансгресії спостерігались за кількістю колосків та зерен в колосі, що вказує на перспективність залучення *T. sphaerococcum* для генетичного покращення саме за цими ознаками. За масою 1000 зерен частота появи трансгресії в F_2 *T. sphaerococcum* / *T. aestivum* виявилась не значною, але ступінь сягає до 58,7 %.

Аналіз рослин F_2 з ярим типом розвитку між сортами *T. aestivum* та *T. compactum* також не виявив трансгресій за масою зерна з головного колосу, всі нащадки, або поступалися за цим показником сортам пшениці м'якої, або достовірно не перевищували їх. Подібні результати ми мали і за крупністю зернівок в цих комбінаціях. За довжиною колосового стрижня трансгресивна мінливість виявилась низькою, проте ступінь в F_2 *T. compactum* / Харківська 28 в 2011 році складав 13,7 %. Дещо вищими показники трансгресії в комбінаціях за участі компактної пшениці виявились за кількістю колосків і зерен з колосу, що дозволяє робити ефективні добори на ці ознаки.

На перспективність використання пшениці Петропавлівського, як джерела цінних ознак ми вказували і раніше (Рожков, 2006; Рожков & Нінієва, 2007), проте гібридні комбінації цієї форми при схрещуванні з двома сортами ярої м'якої пшениці не дозволили нам виділити трансгресивні рослини за масою зерна з колосу та масою 1000 зерен, що може вказувати, на те, що крупність зерна самої *T. petropavlovskiyi* (49,2) є для гексаплоїдних форм в наших умовах, близькою до максимальної. Незначні та посередні рівні трансгресії в F_2 *T. petropavlovskiyi* / *T. aestivum* відмічались за ознаками, що вказують на збільшення потенціалу продуктивності в сприятливих умовах: довжина колосового стрижня та кількість колосків в колосі.

Таблиця 1.4.1.

Частота (f) та ступінь (e) позитивної трансгресії (%) за ознаками продуктивності колосу у гібридів F₂ і ВС₁ отриманих за участі видового різноманіття роду *Triticum*.

Комбінації	Рік вивчення	Кіль-ть проаналіз. рослин, шт	Довжина колос. сряджано, см		Кількість колосків в колосі, шт		Кількість зерен в колосі, шт		Маса зерна з колосу, г		Маса 1000 зерен, г	
			f	e	f	e	f	e	f	e	f	e
			Ярі гібридні комбінації пшениці									
F ₂ <i>T. sphaerogossium</i> / Харківська 93	2010	31	3,2	1	19,4	25,8	6,5	2,8	-	-	-	-
	2011	25	0	0	0	0	4	4,3	4	6,6	8	30,3
F ₂ <i>T. sphaerogossium</i> / Харківська 28	2010	37	18,8	10,8	64,4	27,8	18,9	10,9	-	-	-	-
	2011	98	0	0	5,10	7,3	2,0	11,5	0	0	3,1	58,7
F ₂ <i>T. comractum</i> / Харківська 93	2010	58	3,45	6,0	1,7	5,5	1,7	18,5	-	-	-	-
	2011	48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F ₂ <i>T. comractum</i> / Харківська 28	2010	10	0	0	30	5,5	20	19,0	-	-	-	-
	2011	15	6,7	13,7	0	0	6,7	1,0	0	0	0	0
F ₂ Харківська 28/ <i>T. comractum</i>	2010	18	0	0	16,7	11,7	5,6	19,0	-	-	-	-
	2011	34	2,94	3,8	8,8	9,8	2,9	13,0	0	0	0	0
F ₂ <i>T. petropavlovskiy</i> / Харківська 28	2010	55	10,9	21,3	1,8	5,5	0	0	-	-	-	-
	2011	51	3,9	7,7	2,0	5,1	2,0	1,5	0	0	0	0
F ₂ <i>T. petropavlovskiy</i> / Харківська 93	2010	200	11	50,4	1,5	4,2	4,0	5,1	0	0	2,5	12,3
	2019	200	11	50,4	1,5	4,2	4,0	5,1	0	0	2,5	12,3
F ₂ <i>T. turanicum</i> / <i>T. polonicum</i>	2010	151	7,9	40,6	0	0	1,3	12,3	0	0	19,9	16,9
	2019	100	17	24,4	17,0	47,5	0	0	0	0	0	0
F ₂ <i>T. polanicum</i> / <i>T. carthlicum</i> 068	2010	176	0,6	1,1	4,0	4,1	6,3	39,7	2,3	10,3	1,7	1,7
	2019	176	0,6	1,1	4,0	4,1	6,3	39,7	2,3	10,3	1,7	1,7
F ₂ <i>T. spelta</i> / <i>T. petropavlovskiy</i>	2010	101	9,9	21,8	5,0	11,4	4,0	8,8	10,9	69,6	20,8	17,5
	2019	151	4,6	11,9	13,2	16,5	4,6	30,5	12,6	34,5	21,9	19,0
F ₂ <i>T. petropavlovskiy</i> / <i>T. israhanicum</i>	2010	73	2,7	31,6	24,7	48,6	0	0	0	0	2,7	10,4
	2019	19	0	0	57,9	36,7	5,3	1,6	5,3	1,8	15,8	16,9
F ₂ <i>T. petropavlovskiy</i> / <i>T. turanicum</i>	2010	22	9,1	43,9	27,3	30,8	0	0	0	0	13,6	68,5
	2019	22	9,1	43,9	27,3	30,8	0	0	0	0	13,6	68,5

Продовження таблиці 1.4.1

Озимі гібридні комбінації пшениці												
F ₂ <i>T. aestivum</i> / <i>T. spelta</i> 'Зоря України'	2018	163	0,6	0,8	1,2	6,8	1,2	13,1	0	0	12,3	14,7
F ₂ Шедригь Одес. / <i>T. compactum</i> 783	2018	239	5,4	21,0	0	0	7,1	24,8	7,1	43,4	0	0
F ₂ <i>T. spphaerococcum</i> 'Шарада' / <i>T. aestivum</i> 1292	2018	133	2,3	2,5	3,0	4,7	14,3	34,1	0	0	0	0
BC ₁ (<i>T. spphaerococcum</i> 'Шарада' / <i>T. aestivum</i> 1292) / 'Шарада'	2018	111	0	0	2,7	4,7	13,5	44,7	0,9	2,3	0	0
BC ₁ (<i>T. spphaerococcum</i> 'Шарада' / 'Фермерка') / 'Фермерка'	2019	26	42,3	25,4	53,8	18,3	15,4	16,9	0	0	0	0
BC ₁ (<i>T. spphaerococcum</i> 'Шарада' / 'Фермерка') / 'Шарада'	2019	22	18,2	16,9	50	12,9	40,9	19,0	0	0	0	0
F ₂ <i>T. petropavlovskiy</i> / <i>T. spphaerococcum</i> 'Єремєєвна'	2019	117	1,7	9,8	0	0	3,4	13,8	0	0	8,5	17,8
BC ₁ ('Єремєєвна' / <i>T. petropavlovskiy</i>) / 'Єремєєвна'	2019	43	4,7	5,4	0	0	11,6	27,7	7,0	41,7	9,3	23,8
BC ₁ (<i>T. petropavlovskiy</i> / 'Єремєєвна') / <i>T. petropavlovskiy</i>	2019	31	6,5	4,5	0	0	0	0	0	0	6,5	15,0
BC ₁ (<i>T. spelta</i> 'Frankenkorn' / <i>T. petropavlovskiy</i>) / <i>T. petropavlovskiy</i>	2019	27	3,7	2,0	0	0	2,0	4,0	0	0	0	0
F ₂ <i>T. compactum</i> 783 / <i>T. spelta</i> 'Frankenkorn'	2019	211	0	0	1,9	3,9	0	0	0	0	0	0
BC ₁ (<i>T. compactum</i> 783 / 'Frankenkorn') / 'Frankenkorn'	2019	14	28,6	17,3	7,1	3,9	0	0	0	0	0	0
BC ₁ (<i>T. compactum</i> 783 / 'Frankenkorn') / <i>T. compactum</i> 783	2019	26	0	0	3,8	8,2	3,8	1,1	0	0	0	0
BC ₁ (<i>T. compactum</i> 783 / <i>T. petropavlovskiy</i>) / <i>T. compactum</i> 783	2019	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BC ₁ (<i>T. compactum</i> 783 / <i>T. petropavlovskiy</i>) / <i>T. petropavlovskiy</i>	2019	26	19,2	28,7	0	0	3,8	20,4	3,8	8,4	0	0

При схрещуванні найбільш крупнозерних малопоширених форм пшениці в досліді: *T. polonicum* (маса 1000 зерен 64,7 г) та *T. turanicum* (54,1 г) в 2,5 % випадків ми спостерігали вищеплення рослин, що достовірно переважали батьківські форми за цим показником, подекуди ступінь трансгресії складав 12,3 %. Проте виділити трансгресивні форми за масою зерна з колосу нам не вдалось. Посередні рівні частоти трансгресії відмічались за довжиною колоса в комбінації F_2 *T. polonicum* / *T. turanicum*, та незначні з частотою 1,8-2 % за кількістю колосків і зерен в колосі.

В реципрокній комбінації F_2 *T. turanicum* / *T. polonicum* поява трансгресій була подібною до попередньої комбінації. Але на відміну від комбінації, де материнською формою виступала пшениця польська, ця комбінація вирізнялась значним збільшенням частоти трансгресії за крупністю зерна до 20 %, 6 рослин з цієї комбінації за масою 1000 зерен перевищили 80 г, що може вказувати на позитивний ефект цитоплазми *T. turanicum* на цю ознаку та перспективність створення надкрупнозерних форм пшениці.

В комбінації F_2 *T. polonicum* / *T. carthlicum* (UA03000068) середній і високий рівень трансгресивної мінливості спостерігався за ознаками, що вказують на потенціал продуктивності: кількість колосків в колосі і довжина колосового стрижню, проте трансгресій за масою зерна з колосу, чи її компонентами в цій комбінації не відмічено.

Серед рослин F_2 *T. turanicum* / *T. ispahanicum* спостерігались трансгресії практично за всіма ознаками, що впливають на продуктивність колосу. За головною ознакою продуктивності – масою зерна з колосу частота трансгресій була на рівні 2,3 %, зі ступенем до 10,3 %. На рівні 1,7 % відмічена трансгресивна мінливість за масою 1000 зерен, проте, найбільше на продуктивність колосу вплинула кількість зерен з колосу, за якою спостерігалась частота трансгресій на рівні 6,3 % та ступінь до 39,7 %.

В комбінаціях за участі *T. spelta* та *T. petropavlovskiyi* спостерігався найвищий ступінь трансгресії (до 34,5 та до 69,6 %) за масою зерна з колосу, серед всіх ярих малопоширених форм пшениці, що були в досліді. В цих

комбінаціях відмічено і трансгресії за елементами продуктивності: за кількістю зерен з колосу та масою 1000 зерен, які і визначили зростання загальної продуктивності колосу. Зазначимо, що обидві пшениці, і Петропавлівського, і пшениця спельта характеризуються довгим колосовим стрижнем, втім вищеплення серед нащадків трансгресивних форм за цією ознакою з частотою 4,6-9,9 % вказує на те, що рихлість колосу у цих форм контролюється різними генами. На це ж вказують і негативні трансгресії, серед рослин F_2 виділені рослини, що за щільністю колосу і довжиною колосового стрижню подібні до *T. aestivum*, і навіть, до *T. compactum*.

Крім рівноплоїдних гібридних комбінацій ми досліджували і три комбінації від інконгруентних, тобто різноплоїдних схрещувань. Найбільше рослин (73), в F_2 від інконгруентних схрещувань отримано в комбінації *T. petropavlovskiy* / *T. ispahanicum*. В цій комбінації з частотою 2,7 % спостерігались трансгресії за масою 1000 зерен, ступінь яких сягав 10,4 %. Характерно, що і в інших інконгруентних схрещуваннях спостерігались трансгресії за крупністю зерна, при цьому їх частота і ступінь виявились ще вищими. Також, у всіх трьох комбінаціях виявились високі показники трансгресії за кількістю колосків в колосі, однак за кількістю зерен в колосі та масою зерна з головного колосу трансгресії зустрічались лише в комбінації F_2 *T. petropavlovskiy* / *T. turanicum*, що ми пояснюємо низькою озерненістю колосу через стерильність колосків, яка може бути викликана геномною незбалансованістю в ранніх поколіннях віддалених гібридів.

В 2018 та 2019 рр. вивчались гібридні комбінації F_2 , а також BC_1 за участі озимих малопоширених пшениць.

При структурному аналізі гібридної комбінації F_2 *T. aestivum* / *T. spelta* cv. ‘Зоря України’ трансгресій за масою зерна з колосу не виявлено, проте за її елементами: маса 1000 зерен та кількість зерен в колосі ступінь трансгресій сягав 13 %. Не велика частота трансгресій спостерігалась і за ознаками довжина колосового стрижню, та кількість колосків в колосі.

Дуже перспективною, на наш погляд, для селекції видається гібридна комбінація F₂ Щедрість Одеська / *T. compactum* 783, яка мала частоту трансгресій за кількістю зерен в колосі на рівні 7,1 % та ступенем до 43,4 %, які, як видно з результатів досліджень, сформувались, перед усім, за рахунок збільшення кількості зерен в головному колосі.

За участі м'якої пшениці та компактної в 2018 році отримана комбінація F₂ *T. sphaerococcum* 'Шарада' / *T. aestivum* 1292, а також бекрос цього схрещування BC₁ (*T. sphaerococcum* 'Шарада' / *T. aestivum* 1292) / 'Шарада'. За масою зерна з колосу відмічена незначна трансгресія, до 2,3 %, та частотою менше одного відсотка, що спостерігалась лише в бекросній комбінації. Проте, в обох цих комбінаціях спостерігались трансгресії за кількістю зерен з колосу з частотою 13,5 і 14,3 % та ступенем до 44,7 %, що свідчить про перспективність використання кулястозерних озимих форм на підвищену озерненість колосу. Подібні закономірності появи трансгресій ми спостерігали і в 2019 році при схрещуванні кулястозерного сорту 'Шарада' і з іншим сортом пшениці м'якої. Так, в обох бекросних комбінаціях, не залежно від рекурентної батьківської форми, за кількістю зерен спостерігались високі показники трансгресії. Гібридна комбінація, в якій рекурентною батьківською формою виступала пшениця м'яка 'Фермерка', переважала за рівнем трансгресивної мінливості ознак довжина колосового стрижню та кількість колосків в колосі гібридну комбінацію, де рекурентною батьківською формою була пшениця кулястозерна 'Шарада'.

При схрещуванні іншого сорту пшениці кулястозерної 'Єремеевна' з штучно створеною формою пшениці Петропавлівського нами отримано гібридну комбінацію F₂ *T. petropavlovskiyi* / *T. sphaerococcum* 'Єремеевна' та дві комбінації BC₁, при створенні яких використано обидві рекурентні батьківські форми. При цьому, трансгресії за масою зерна з колосу спостерігались лише в комбінації BC₁ ('Єремеевна' / *T. petropavlovskiyi*) / 'Єремеевна', з частотою 7,0 % та ступенем 41,7 %. Однак, за таким компонентом, як маса 1000 зерен частота трансгресії в залежності від комбінації коливалась в межах 6,5-9,3 %, а ступінь

трансгресії коливався від 15,0 до 23,8 %. За іншим компонентом: кількість зерен з колосу, в комбінації F₂ *T. petropavlovskiyi* / *T. sphaerococcum* ‘Єрмеєвна’ частота трансгресії була на рівні 3,4 %, ступінь 13,8 %, більш високою трансгресивна мінливість за цією ознакою була комбінація, де рекурентною батьківською формою виступав кулястозерний сорт ‘Єрмеєвна’, а в бекросній комбінації, де рекурентною батьківською формою виступав *T. petropavlovskiyi* трансгресії за кількістю зерен були відсутні. Характерно також, що в усіх цих комбінаціях були відсутні трансгресії за кількістю колосків в колосі, а частота трансгресій за довжиною колосового стрижню, в залежності від комбінації, коливалась від 1,7 % до 6,5 %, максимальний ступінь трансгресії від 4,5 до 9,8 %.

В гібридній комбінації BC₁ (*T. spelta* ‘Frankenkorn’ / *T. petropavlovskiyi*) / *T. petropavlovskiyi* спостерігався не значний рівень трансгресій за кількістю зерен з колосу (частота 2,0 %; ступінь 4,0 %) та за довжиною колосового стрижню (частота 3,7 %; ступінь 2,0 %), за рештою ознак трансгресій в цій комбінації не відмічено.

Від схрещування зразка *T. compactum* із сортом спельти ‘Frankenkorn’ ми отримали гібридну комбінацію F₂ та два зворотні схрещування, в яких батьківськими рекурентними формами слугували обидва зразки. Трансгресії за масою зерна з колосу та масою 1000 зерен в цих комбінаціях відсутні. Незначні трансгресії за кількістю зерен в колосі (частота 3,8 %, ступінь 1,1 %) спостерігалась лише в бекросній комбінації, де рекурентною батьківською формою була пшениця компактум. Рівень трансгресій від незначних до середніх спостерігався в усіх цих комбінаціях за кількістю колосків в колосі. За довжиною колосу трансгресії спостерігались лише в комбінації BC₁ (*T. compactum* 783 / ‘Frankenkorn’) / ‘Frankenkorn’, тобто коли рекурентною батьківською формою виступала довгоколоса спельта, при цьому ген компактності *C* в інших комбінаціях пригнічує довжину колосового стрижню, що супроводжується появою значної кількості рослин з негативною трансгресією за цією ознакою.

При гібридизації зразка *T. compactum* 783 з штучно створеною формою *T. petropavlovskiyi* були отримані дві бекросні комбінації з обома батьківськими формами. При насичуючих схрещуваннях з використанням компактної пшениці отримано 10 рослин, серед яких не виявлено жодної трансгресивної рослини за будь-якою з ознак продуктивності колосу. При бекросуванні гібридів пшеницею Петропавлівського спостерігались трансгресії за масою зерна з колосу з частотою 3,8 % та з максимальним ступенем 8,4 %, на появу яких, як видно з результатів, вплинули трансгресії за кількістю зерен з головного колосу. Як і в комбінаціях між пшеницею компактум і спельтою при насичувальних схрещуваннях довгоколосими пшеницями з'являються позитивні трансгресії і за довжиною колосового стрижню, а при насичувальних схрещуваннях пшеницею компактум спостерігається вищеплення форм з негативною трансгресією за вказаною ознакою.

1.4.2. Напрями створення перспективних ліній та сортів з використанням видового різноманіття роду *Triticum* L.

1.4.2.1. Селекція полби (*T. dicoccum*)

Однією з головних причин зростання інтересу до полби (*T. dicoccum*) за останні два-три десятиріччя в багатьох країнах світу, є її придатність до вирощування за технологією для органічного землеробства. Ця пшениця характеризується значною витривалістю до несприятливих чинників середовища, що дозволяє вирощувати її без застосування засобів захисту рослин, чи інших хімічних речовин, саме за цю особливість полбу називають “екологічно дружньою” культурою. Другою, не менш важливою ознакою плівчастих пшениць є високі поживні властивості цих видів. Полба вирізняється високим вмістом білку у зерні, в півтора рази вище, ніж у сортів голозерних пшениць (до 25 %), містить більше незамінних амінокислот, зокрема лізину; багатша на вміст вітамінів, зольних і фенольних сполук. Полби – переважно ярі, зрідка справжні озими однорічні рослини (Zaharieva et al., 2010; Рожков та ін., 2023).

На разі, в результаті міжвидової гібридизації нами отримана низка ліній, що за фенотипом відносяться до *T. dicoccum* та за продуктивністю чи окремими її елементами наближаються до існуючих стандартів твердої пшениці, або й випереджають їх (табл. 1.4.2).

В своїй роботі ми приділяємо увагу селекції полби не лише ярого, але й озимого типу розвитку. В умовах помірного клімату з огляду на урожайність, більш перспективними є саме озимі форми.

Як наслідок створено серію високопродуктивних ліній полби адаптованих до умов вирощування. Зокрема, лінія *RRV 28-21*, опис якої надаємо нижче.

RRV 28-21 (F₅ *T. dicoccum* (USA) / *T. durum* cv. Афіна) тип *dicoccum* (winter)



Рис.1.4.1. *T. dicoccum* RRV 28-21

При схрещуванні темноколосої двозернянки (var. *atratum* Hochst.) озимого типу розвитку із США з місцевим озимим сортом *T. durum* “Афіна” нами була отримана лінія **RRV 28-21** (F₅ *T. dicoccum* (USA) / *T. durum* cv. Афіна), що мала світлий колір і переважала вихідну полбу за продуктивністю.

Висота 120-130 см, стійкість проти вилягання на рівні 7 б.

Стійкість до септоріозу – 7 б.

Довжина колосового стрижню – 7,2-8,0 см; щільність колосу – D=33.

Маса зерна з колосу 2,20-2,30 г.; маса 1000 зерен – 41-45 г, кількість колосків в колосі 23-27 шт., кількість зерен в колосі 48-55 шт.

1.4.2.2. Селекція *T. sphaerococcum*

Зважаючи на цілий ряд господарсько-цінних ознак ця пшениця неодноразово використовувалась у селекції м'якої пшениці. Останнім часом увага до цього підвиду стрімко зростає, так, в Росії і Україні створені сорти озимої кулястозерної пшениці: Шарада, Прасковья, Єремеевна, Донор Київський, що відзначаються високими хлібопекарськими властивостями і відносяться до надсильних пшениць; переважають за морозо- і посухостійкістю сорти м'якої пшениці та за потенціалом продуктивності перевищують 90 ц/га (Боровик, 2016; St. register, 2023).

Нами також створена низка ліній озимої і ярої кулястозерної пшениці, адаптованих до умов вирощування в Україні, та за продуктивністю колосу на рівні зареєстрованих сортів *T. sphaerococcum*. Ці лінії за показниками продуктивності наближались до зареєстрованих в Україні сортів м'якої пшениці, але при цьому значно переважали останні за вмістом білка в зерні (до 18 %). Прикладом таких перспективних ліній може слугувати лінія RRV 214-21, опис якої наводимо нижче.

RRV 214-21 (F₄ Шарада х Л 1292 б/о) тип *sphaerococcum*, б/о (winter)

Лінія RRV 214-21 відзначається короткостеблістю, висота 45-58 см та стійкістю проти вилягання на рівні 8-9 б. Колос світлий, безостий. Довжина колосового стрижню – 5,0-5,8 см; щільність колосу – $D=31$. Маса зерна з колосу 1,36 г.; маса 1000 зерен – 33,0 г, кількість зерен з колосу 41 шт., зерно округлої форми.



Рис. 1.4.2. Зовнішній вигляд лінії кулястозерної пшениці RRV 214-21

1.4.2.3. Селекція *T. compactum*

Поширення пшениці компактної в США та виготовлення з неї низки видів хлібобулочних і кондитерських виробів вказує на актуальність селекції в напрямку збільшення її продуктивності та адаптивності до умов вирощування (Garland-Campbell, 2022).

Серед ярих і озимих міжвидових гібридних комбінацій за участі зразків пшениці компактної особливо перспективними виявились лінії отримані від схрещувань сорту озимої пшениці м'якої Щедрість Одеська з озимим зразком *T. compactum* 783. В цій комбінації було виділено цілу низку високопродуктивних ліній як типу *T. aestivum* так і типу *T. compactum*.

Одна із створених нами ліній компактної пшениці RRV 216-21 характеризується низькорослістю і високою продуктивністю колосу може стати альтернативною сортам м'якої пшениці, особливо для виготовлення кондитерських виробів. Опис лінії представляємо нижче.

RRV 216-21 (F₄ Щедрість Одеська x *T. compactum* 783) тип *compactum*,



(winter)

Колос світлий, остистий.

Висота рослин 65-75 см., вилягання 8-9 б. Довжина колосового стрижню – 2,8-3,5 см; щільність колосу – D=60-65,0. Маса зерна з колосу 1,80-2,80 г; маса 1000 зерен – 37,0-40,0 г, кількість зерен з колосу 50-80 шт.

Рис.1.4.4. *T. compactum* RRV 216-21

1.4.2.4. Селекція *T. polonicum*

T. polonicum тетраплоїдна пшениця, що вирізняється серед інших пшениць дуже довгими колосковими і зовнішніми квітковими лусками та великими зернівками (маса 1000 зерен до 80 г). Зерно пшениці польської характеризується скловидністю, високим вмістом білку та добрими фізичними властивостями клейковини (Rozhkov, 2006). В Японії, де споживання локшини

є частиною культурної традиції, вважається що найкращу локшину можна отримати саме з борошна *T. polonicum* L. Ген *p*, що міститься в довгому плечі хромосоми 7 AL і відповідає за надзвичайно довгі луски у видів-полоноїдів, має значний вплив і на пік густини крохмалю пшениці при нагріванні, що сприяє створенню унікальних показників якості локшини. Вченими Японії було показано, що якість локшини успадковується разом з геном *p* (швидше за все тісно зчеплена) (Рибалка, 2011).

В наших дослідженнях ми приділяємо багато уваги використанню гену *p* в селекційних дослідженнях. Створена серія унікальних ліній, що поєднують цей ген з генами інших видів і підвидів пшениці, та є рекомбінантами, що мають як практичний, так і теоретичний інтерес. Зокрема, в результаті міжвидової гібридизації були створені і виділені морфотипи польської пшениці з гіллястим колосом; з багатоквітковістю колосу; з додатковими остями на колосових лусках (тетраості форми *T. polonicum*); з лусками, що за довжиною значно перевищують польську пшеницю (суперполонікуми); форми польської пшениці з рихлим і довгим колосом, тощо. Від схрещування пшениці Петропавлівського (носіє гену *p* на гексаплоїному рівні) із спельтою з Італії (UA0300074) створені високопродуктивні, але дуже пізньостиглі лінії з дуже потужним, довгим (понад 16 см) і рихлим (D=12,2) колосом, з довгими лусками (15,5 мм) та масою зерна з колосу 2,45 г. Всі ці результати вказують на перспективність роботи з видами носіями ознак полонікумності.

Останнім часом проведена робота з інтрогресії полонікумності в генотипи озимих пшениць. Новостворена лінія пшениці польської RRV 121-22 – має озимий тип розвитку, що відкриває широкі можливості використання її як вихідного матеріалу для створення високопродуктивних, адаптованих до умов вирощування озимих сортів *T. polonicum*, зокрема і для виробництва з неї високоякісної локшини.

RRV 121-22 (F₄ *T. dicoccum* (UA0300214, USA) / *T. polonicum* (UA0300384, SYR)) тип *polonicum* (winter)



Рис.1.4.5. *T. polonicum* RRV 121-22

Лінія польської пшениці **RRV 121/22** окрім довгих колосових лусок (21 мм) притаманних для *T. polonicum* характеризується опушеністю колосу, колір колосу буро-зелений.

Від озимої полби успадкована пізньостиглість та високорослість (127-135 см), стійкість до вилягання - 7 б. Маса 1000 зерен – 49 г; маса зерна з колосу 1,88 г; кількість зерен з колосу 39 шт.

Щільність колосу $D=21,9$.

1.4.2.5. Селекція *T. spelta*

Спельта, ще один стародавній вид пшениці відродження якого ми сьогодні спостерігаємо. Вперше в 2012 р. в Державному реєстрі сортів України з'явився сорт спельти “Зоря України” створений у приватній селекційній установі ТОВ “ВНІС”. З того часу реєстр сортів поповнився новими сортами, що створені як селекціонерами України так і зарубіжного походження. На разі, в Україні зареєстровано шість сортів спельти, серед яких крім вище згаданого сорту “Зоря України”, сорт Європа (2015 р.), Attergauer Dinkel (2019 р.), Вишиванка білоцерківська (2020 р.), Евріка (2020) та Mv Martongold (2022) (St. register, 2023). Таким чином, ми бачимо, що інтерес до спельти неухильно зростає, і все більше виробників займаються вирощуванням цієї культури. Як вже відмічалось, однією з головних причин, що спричинили відродження стародавніх малопоширених видів пшениці, і спельти, зокрема, є висока якість зерна. Зерно спельти має вищу порівнянно з м'якою пшеницею енергетичну цінність, містить багато білка збалансованого за амінокислотним складом, характеризується високим вмістом вітамінів та каротинів, тощо. Саме з цих причин спельта високо цінується серед шанувальників здорового та дієтичного

харчування (Liubych et al., 2017; Vabenko, L. M., 2018). Зважаючи на якісні показники зерна спельти, ми вважаємо, що перспективним шляхом його поліпшення є створення фіолетовозерних форм спельти. Фіолетовозерна спельта може представляти інтерес, оскільки підвищений вміст в зерні фенольних сполук, про що свідчить забарвлення зерна, вказує на її антиоксидантні властивості, тобто сприяє в профілактиці виникнення онкологічних захворювань та справляє загальний лікувальний вплив на організм людини. В своїй роботі при створенні фіолетовозерної спельти ми використали фіолетовозерну пшеницю яру м'яку, як донора цієї ознаки та створили кілька ліній спельти, серед яких кращою за продуктивністю виявилась лінія RRV 200-21, опис додається.

**RRV 200-21 (F₅ яра м'яка фіолетовозерна
(Канада) x *T. spelta* «Зоря України») тип *spelta*
(winter)**



Рис.1.4.6. *T. spelta* RRV 200-21

Колос світлий, безостий, зерно темнофіолетове. Висота рослин 105-120 см., продуктивна кущистість 2,1. Стійкість до вилягання 5-7 б.

Довжина колосового стрижню – 11,8 см; маса зерна з колосу 1,91; маса 1000 зерен – 45,3 г, кількість зерен з колосу – 42 шт., щільність колосу – D=14,0.



Рис.1.4.7. Колоски та зернівки *T. spelta*
RRV 200-21

Окрім селекційних досліджень, щодо відродження різноманіття малопоширених пшениць, як самостійних культур велика увага приділяється нами використанню цих видів, як донорів господарсько-цінних ознак для генетичного поліпшення існуючих сортів пшениці м'якої та твердої. В рамках цих дослідження створена низка перспективних ліній і навіть сортів, описи деяких з них наводимо нижче. Як вже зазначалось серію високопродуктивних ліній пшениці м'якої озимої одержано в комбінації схрещувань 'Щедрість Одеська' / *T. compactum* 783 (табл.1.4.3)

Сорт Реліквія (F₄ *T. aestivum* cv. Kharkivska 26 / *T. polonicum*) тип *aestivum*, (spring)

Новий, перспективний сорт пшениці м'якої ярої **Реліквія**, створений шляхом віддаленої гібридизації з пшеницею польською *T. polonicum*.

Сорт характеризується потенціальною урожайністю на рівні 70 ц/га. та приданий до вирощування в усіх кліматичних зонах України (Степ, Лісостеп, Полісся). За результатами сортовипробування в 2021 році сорт істотно перевищив наявні стандарти.

Висота рослин 85-95 см, стійкість до посухи 7-9 б, маса 1000 зерен – 32-37 г., тривалість вегетації 84-88 діб, стійкість до борошнистої роси 6-9 балів, стійкість до бурої іржі 7-9 балів, фузаріозу 8-9 б, вміст білка в зерні – 13,0-14 %.



Рис.1.4.8. Розмноження сорту Реліквія

Таблиця 1.4.3.

Продуктивність селекційних ліній м'якої озимої пшениці з контрольного розсадника в 2023 р., створених в результаті міжвидової гібридизації, в порівнянні з існуючими стандартами

Назва зразка або ролювід лінії	Прод. кущ.	Довж. колос. стрижню, см		Кіл-ть колоск. в колосі, шт		Кіл-ть зерен в колосі, шт		Маса зерна з колосу, г		Маса 1000 зерен, г		Примітки
		\bar{x}	S	\bar{x}	S	\bar{x}	S	\bar{x}	S	\bar{x}	S	
<i>T. aestivum</i> cv. Щедристь Одеська	1,36	6,09	0,67	16,9	1,66	47,5	6,60	1,80	0,28	37,9	3,03	
<i>T. aestivum</i> cv. Досконала	1,08	7,32	1,03	17,4	1,90	44,1	9,36	1,97	0,49	44,5	3,20	
<i>T. aestivum</i> cv. Подольянка	1,73	6,40	0,31	16,4	1,35	35,9	3,78	1,48	0,18	41,4	3,55	
F ₄ 'Щедристь Одес.' / <i>T. comarastum</i> 783	1,40	8,71	0,79	20,8	1,69	84,5	7,53	3,39	0,29	40,3	3,58	14_23
F ₄ 'Щедристь Одес.' / <i>T. comarastum</i> 783	1,00	7,76	0,81	16,8	1,93	61,9	9,39	2,30	0,52	36,8	3,02	18_23
F ₄ 'Щедристь Одес.' / <i>T. comarastum</i> 783	1,75	7,67	0,60	18,4	2,12	59,1	11,0	2,17	0,71	36,4	7,13	31_23
F ₄ 'Щедристь Одес.' / <i>T. comarastum</i> 783	1,31	8,79	0,71	20,9	1,79	70,3	13,0	3,16	0,64	44,8	1,52	35_23
F ₄ 'Щедристь Одес.' / <i>T. comarastum</i> 783	1,40	7,43	0,78	19,3	1,89	66,8	8,05	2,52	0,31	38,0	4,91	40_23
F ₅ (<i>T. comarastum</i> / <i>T. petropavlovskii</i>) / <i>T. aestivum</i> 1292	1,12	9,76	1,30	20,0	2,31	49,0	12,2	2,30	0,59	46,9	2,18	16_23
F ₄ <i>T. sphaerococcum</i> cv. Шарادا / <i>T. aestivum</i> 1292	1,35	6,86	0,86	18,5	1,90	52,3	10,6	2,15	0,57	40,8	4,20	21_23
F ₄ <i>T. sphaerococcum</i> cv. Шарادا / <i>T. aestivum</i> 1292	1,36	6,88	0,86	17,4	2,07	47,7	5,40	1,99	0,33	41,6	4,68	30_23

Сорт Мулатка (F₄ *T. carthlicum* / *T. durum* cv. Kharkivska 46) тип *carthlicum* (spring)

Шляхом гібридизації *T. carthlicum* з твердою пшеницею створено ряд перспективних ліній, які поряд з позитивними ознаками карталінської пшениці, мають продуктивність на рівні сучасних сортів твердої пшениці. Одна з таких ліній під робочою назвою Мулатка (назва дана через темний колір колосу після дозрівання) передавалась на державне сортопробування в

2016 році, проте з невідомих для нас причин включена в реєстр не була.

Сорт має вміст білка в зерні понад 16 %, дозріває на 2-4 дні раніше за стандарт. Має високу стійкість проти борошнистої роси та іржі, стійкий до вилягання. При продуктивній кущистості понад 2,5 продуктивних стебел на рослині має близько 60 зерен в колосі, з масою 1000 в межах 40-49 г, а маса головного колоса до 2,6 г. Проте сорт має недостатню стійкість до посухи, тому рекомендований до вирощування в умовах достатнього зволоження.



Рис. 1.4.9. Колосся сорту Мулатка

Сорт пшениці твердої тип *durum* (spring) Альжбета (F₆ Kharkivska 15

/ *T. ispahanicum*) тип *durum* (spring)



Рис. 1.4.10. Сорт Альжбета

Сорт Альжбета внесений в державний реєстр в 2020 році. Зона вирощування: Степ, Лісостеп. Тривалість періоду вегетації складає 90–91 діб. Висота рослини – 94,5–99,1 см.

Вміст білка – 15,1–15,3 %. Стійкість до вилягання 6–8 балів. Стійкість до обсипання 8–9 балів.

Стійкість до посухи 5–6 балів. Стійкість проти борошнистої роси 7 балів. Стійкість проти бурої іржі 8 балів. Стійкість проти фузаріозу колоса 7–9 балів. Стійкість проти мухи шведської 9 балів. Стійкість проти клопа-черепашки 9 балів. Стійкість проти твердої сажки 9 балів. Стійкість до летючої сажки 9 балів

Пшениця тверда cv. Remarka (F₆ *T. ispahanicum* / Kharkivska 19) тип *durum* (spring)

Сорт Ремарка внесений в державний реєстр в 2020 році.

Від попереднього сорту відрізняється більш видовженими (12,5–13 мм) колосовими лусками успадкованими від ісафанської полби. Рекомендована зона вирощування: Лісостеп.

Тривалість періоду вегетації складає 88–89 діб. Висота рослини – 83,4–97,8 см. Вміст білка – 15–15,2 %. Стійкість до вилягання 8 балів. Стійкість до обсипання 8–9 балів. Стійкість до посухи 7–8 балів. Стійкість проти борошнистої роси 8–9 балів. Стійкість проти бурої іржі 8–9 балів. Стійкість проти фузаріозу колоса 8–9 балів. Стійкість проти мухи шведської 8–9 балів. Стійкість проти клопа-черепашки 9 балів. Стійкість проти твердої сажки 9

балів. Стійкість до летючої сажки 9 балів.

Висновки

Міжвидова гібридизація представників роду *Triticum* дозволила створити низку форм пшениці з покращеними показниками господарсько-цінних ознак, що свідчить про перспективність залучення видового різноманіття в селекційний процес та на основі отриманих результатів дає нам підстави зробити наступні висновки:

1. Незважаючи на те, що в більшості випадків, серед міжвидових гібридних комбінацій, за основним показником продуктивності колосу – масою зерна з колосу, трансгресії не спостерігались, або виявились не значними, разом з тим, в різних комбінаціях схрещувань спостерігались трансгресії за окремими елементами продуктивності колосу, що відкриває широкі можливості для селекції за цими ознаками.

2. Найбільш цінними комбінаціями за масою зерна з колосу виявились схрещування ярих пшениць за участі *T. spelta* та *T. petropavlovskiyi*, при схрещуванні яких частота та ступінь трансгресії виявились найвищими. На зростання маси зерна з колосу в цих комбінаціях вплинули як збільшення кількості зерен в колоссях трансгресивних нащадків, так і збільшення маси самого зерна.

3. Серед гібридних комбінацій озимого типу розвитку найвищими показниками трансгресивної мінливості відзначались комбінації F₂ Щедрість Одеська / *T. compactum* 783 та BC₁ ('Єремєєвна' / *T. petropavlovskiyi*) / 'Єремєєвна', виділені сім'ї яких активно використовуються в селекційних розсадниках.

4. В комбінації F₂ *T. turanicum* / *T. polonicum* відмічено вищеплення трансгресивних надкрупнозерних форм з масою 1000 зерен понад 80 г, натомість частота і ступінь трансгресій за цією ознакою в комбінації F₂ *T. polonicum* / *T. turanicum*, що може свідчити про позитивний ефект цитоплазми пшениці туранської на цю ознаку.

5. Поява серед гібридних нащадків в комбінаціях схрещування за участі *T. spelta* та *T. petropavlovskiyi* рослин пшениці з позитивними і негативними трансгресіями за довжиною колосового стрижню свідчить про те, що вказана ознака у цих найбільш довгоколосих пшениць контролюється різними генами.

6. В комбінаціях схрещування за участі озимої форми *T. compactum* 783 спостерігалось вищеплення трансгресивних рослин, що за довжиною колосового стрижню значно поступались вихідній формі пшениці компактум, це може вказувати на те, що домінантний ген *C* в цитоплазмі інших пшениць здатен посилювати свою дію.

7. За результатами досліджень вдалось створити цінні перспективні лінії з унікальним поєднанням ознак, які плануються для передачі в Державне сортовипробування та для реєстрації в банку генетичних ресурсів України. Серед таких унікальних ліній пшениці ми виділили: озиму світлоколосу і високопродуктивну лінію полби *RRV 28-21*; високобілкову лінію кулястозерної пшениці *RRV 214-21* з продуктивністю колосу на рівні зареєстрованих сортів *T. sphaerococcum*; високопродуктивну лінію компактної пшениці *RRV 216-21*; лінію пшениці польської *RRV 121-22* з озимим типом розвитку; фіолетовозерну, високопродуктивну лінію спельти *RRV 200-21* та низку ліній з озимим та ярим типом розвитку, що відносяться до видів *T. durum* та *T. aestivum*.

8. На основі кращих за продуктивністю ліній, отриманих в результаті міжвидової гібридизації, створені сорти, що передані у державне сортовипробування та внесені у Державний реєстр сортів України. До таких сортів належать: новий високоурожайний та високоадаптований до всіх природно-кліматичних зон України сорт м'якої ярої пшениці 'Реліквія'; сорт з чорним кольором колосу 'Мулатка', що належить до карталінської пшениці; два сорти ярої твердої пшениці 'Альжбета' та 'Ремарка', що вже пройшли державне сортовипробування і внесені в реєстр в 2020 році.

Список використаних джерел

Бабенко Л. М., Рожков Р. В., Парій Я. Ф., Парій М. Ф., Водка М. В., Косаківська І. В. (2017). *Triticum dicoccum* (Shrank) Schuebl.: походження, біологічна характеристика і перспективи використання в селекції і сільському господарстві. Вісник ХНАУ ім. В. В. Докучаєва. Серія «Біологія». 2017: 2 (41), 92–102. <https://doi.org/10.35550/vbio2017.02.092>

Боровик А. Н. (2016) Селекция и возвращение в культуру исчезающих и редких видов пшеницы: шарозёрной (*Triticum sphaerococcum* Perc.), полбы (*Triticum dicoccum* (Shrank.) Schuebl.), твёрдой (*Triticum durum* Desf.) и создание тритикале шарозёрной (*Triticale sphaerococcum*) для диверсификации производства высококачественного зерна / Диссертация на соискание степени доктора с.-х. наук по специальности 06.01.05 “селекция растений”. 518 с.

Голік В. С., Голік О. В. (2008). Селекція *Triticum durum* Desf. / Ін-тут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва. – Харків: Магда ЛТД, 2008, 519 с.

Васильківський С. П., Кочмарський В. С. (2016). Селекція і насінництво польових культур: підручник. ПрАТ “Миронівська друкарня”, 2016, 376 с.

Ермантраунт, Е. Р., Гопцій, Т. І., Каленська, С. М., Криворученко, Р. В., Турчинова, Н. П., & Присяжнюк, О. І. (2014). Методика селекційного експерименту (у рослинництві).

Лихочвор В. В., Проць Р. Р. (2006). Озима пшениця. Львів: НВФ “Українські технології”, 2006, 216 с.

Лозінський М. В., Устинова Г. Л. (2022). Вплив генотипу та умов року на успадкування продуктивної куцистості за гібридизації різних за скоростиглістю сортів пшениці м'якої озимої. Агробіологія, 2022: 1, 95-106. [doi: 10.33245/2310-9270-2022-171-1-95-106](https://doi.org/10.33245/2310-9270-2022-171-1-95-106)

Лозінська Т. П. (2019). Успадкування та трансгресивна мінливість маси зерна колоса у F₁ і F₂ пшениці ярої. Логос. Мистецтво наукової думки. 2019: 4, 129-131.

Моргун В. В., Січкач С. М., Починок В. М., Голік О. В., Чугункова Т. В. (2015). Аналіз структури продуктивності колекційних зразків малопоширених видів пшениці. Фактори експериментальної еволюції організмів. 2015: (16), 136-140. <http://dspace.nbuu.gov.ua/handle/123456789/177374>

Моргун В. В., Дубровна О. В., Моргун Б. В. (2016) Сучасні біотехнології отримання стійких до стресів рослин пшениці. Физиология растений и генетика. 2016: 48 (3), 196-214. <https://doi.org/10.15407/frg2016.03.196>

Рибалка О. І. (2011). Якість пшениці та її поліпшення. К.: Логос, 2011, 496 с.

Рожков Р. В. (2006). Успадкування ознак полонікумності у міжвидових гібридів *T. petropavlovskiyi* з сортом м'якої пшениці Харківська 28. Вісник Харківського національного університету ім. В. Н. Каразіна. Серія: Біологія. 2006 729 (3), 130-135.

Рожков Р. В., Нінієва А. К. (2007). Використання малопоширених гексаплоїдних видів пшениці з метою селекційного покращення сучасних сортів м'якої пшениці / Біологія: від молекули до біосфери: матеріали II міжнародної конференції молодих учених 19-21 листопада 2007 р., Харків, 2007, 155-156.

Рожков Р. В. (2009). Успадкування полоноїдності у гібридів *Triticum polonicum* та *T. israhanicum* Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія: Біологія. Харків, 2009, 3 (18), 75-83.

Рожков Р. В., Твердохліб О. В., Парій М. Ф., Парій Я. Ф., Бабенко Л. М., Попов В. М., Долгова Т. А., Палачова Н. Є., Турчинова Н. П. (2020) Генетичний потенціал зразків полби ярої з робочої колекції Всеукраїнського наукового інституту селекції / Вісник Харківського Національного аграрного університету. Серія Біологія. 2020, 1 (49), 79-88. <https://doi.org/10.35550/vbio2020.01.079>

Рожков Р. В., Бабенко Л. М., Криворученко Р. В., Турчинова Н. П., Іванов О. В., Турчинов О. О. (2023). Полба звичайна: походження, поширення, біологія та перспективи відродження в сучасному сільськогосподарському виробництві України. Вісник Сумського аграрного університету. Серія: Агрономія та Біологія. 2023: 51(1), 90-103. <https://doi.org/10.32782/agrobio.2023.1.11>

Твердохліб О. В., Богуславський Р. Л. (2012). Видове різноманіття пшениці, напрямки і перспективи його використання. Збірник наукових праць Уманського НУС. 80 (1), 37-47.

Шелепов В. В., Чебаков Н. П., Вергунов В. А., Кочмарський В. С. Пшеница: история, морфология, биология, селекция. Научное издание. Мироновка: Мироновская типография, 2009, 580 с.

Babenko, L. M., Hospodarenko, H. M., Rozhkov, R. V., Pariy, Y. F., Pariy, M. F., Babenko, A. V., Kosakivska, I. V. (2018). *Triticum spelta*: Origin, biological characteristics and perspectives for use in breeding and agriculture. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 9(2), 250-257 <https://doi:10.15421/021837>

Bhatta, M., Morgounov, A., Belamkar, V., Poland, J., Baenziger, P. S. (2018) Unlocking the novel genetic diversity and population structure of synthetic Hexaploid wheat. *BMC Genomics*, 19 (1): 591 <https://doi.org/10.1186/s12864-018-4969-2>

Cao, S., Xu, D., Hanif, M., Xia, X., He, Z. (2020). Genetic architecture underpinning yield component traits in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 133, 1811–1823. <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03562-8>

Garland-Campbell, K.A. (2022). Club Wheat – A Review of Club Wheat History, Improvement, and Spike Characteristics in Wheat. In *Plant Breeding Reviews*, I. Goldman (Ed.). <https://doi.org/10.1002/9781119874157.ch7>

Kilian, B., Martin, W., and Salamini, F. (2010). Genetic Diversity, Evolution and Domestication of Wheat and Barley in the Fertile Crescent. *Evolution in Action*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 137-166 pp. https://doi:10.1007/978-3-642-12425-9_8

Korkhova, M., Kovalenko, O., Khonenko, L., Markova, N. (2018). Productivity of soft winter wheat sort depending on terms length of sowing and weather in spring-summer period. *Agrobiology*, 2018: 1, 5–10.

Koutis K., (2015) Selection and evaluation of emmer, eincorn and spelta germplasm in Greece for organic farming adaptability and bakery-nutritional quality. *Acta fytotechn. zootechn.*, 18, (Special Issue): 81-82. <http://dx.doi.org/10.15414/afz.2015.18.si.81-82>

Liubych V. V., Hospodarenko H. M., Poltoretskyi S. P. (2017). Quality features of spelt wheat grain. Saarbrücken, Germany: LAP LAMBERT Academic Publishing. 2017, 108 p.

Rozhkov R. V. (2006) Inheritance of glume length and grain length in hybridisation of *Triticum polonicum* with hard wheat. *Cytology and Genetics*. 2006: 40 (1), 21-26.

Saini, D. K., Srivastava, P., Pal, N., Gupta, P. K. (2022). Meta-QTLs, ortho-meta-QTLs and candidate genes for grain yield and associated traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 135, 1049–1081. <https://doi:10.1007/s00122-021-04018-3>

State Register of Plant Varieties Suitable for Distribution in Ukraine 10.03.2023 (minagro.gov.ua) <https://www.profihort.com/wp-content/uploads/2018/07/5b488e7b71efe.pdf>

Takenaka, S., Nitta, M., Nasuda, S. (2018) Population structure and association analyses of the core collection of hexaploid accessions conserved ex situ in the Japanese gene bank NBRP-Wheat. *Genes Genet. Syst.* 93, 237–254 pp. <https://doi.org/10.1266/ggs.18-00041>

Vavilova, V., Konopatskaja, I., Kuznetsova, A. E., Blinov, A. and Goncharov, N. P. (2017). DEP1 gene in wheat species with normal, compactoid and compact spikes. *BMC Genetics.* 18 (Suppl 1): 106 <https://doi.org/10.1186/s12863-017-0583-6>

Vavilova, V., Konopatskaja I., Blinov A., Kondratenko E. Y, Kruchinina Y. V., Goncharov N. P. (2020) Genetic variability of spelt factor gene in *Triticum* and *Aegilops* species. *BMC Plant Biology.* 20–310 <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02536-8>

Yoshioka, M., Takenaka, S., Nitta, M., Li, J., Mizuno, N. and Nasuda, S. (2019). Genetic dissection of grain morphology in hexaploid wheat by analysis of the NBRP-Wheat core collection. *Genes Genet. Syst.* 94, 35–49 pp. <https://doi:10.1266/ggs.18-00045>

Zaharieva M., Ayana N. G., Al Hakimi A., Misra S. C., Monneveux P. (2010) Cultivated emmer wheat (*Triticum dicoccon* Schrank), an old crop with promising future: a review // *Genet Resour Crop Evol.* 57:937–962. <https://doi:10.1007/s10722-010-9572-6>

1.5. Селекційно-генетичні особливості продуктивності волоті вівса голозерного

1.5.1. Проблеми і перспективи селекції вівса голозерного

До переліку найбільш цінних зернових культур впевнено можна віднести овес голозерний, який має низку потенційних переваг, які ще до кінця не вивчені, однак, вже зараз має значний потенціал використання (Кравченко, 2023). Впровадження у виробництво голозерних сортів є значним селекційним досягненням (Leszczyńska, 2002; Лісова, 2015).

Кліматичні трансформації сприяють вирощуванню вівса голозерного майже по всій Україні і, необхідно зазначити, що останніми роками досягнуто значних успіхів у селекції культури. Завдяки активній селекційній роботі вітчизняними вченими створено нові сорти вівса голозерного – Скарб України, Дієтичний, Діоскурій, Родоніт і Тембр – харчового та кормового призначення. Селекцією вівса голозерного в Україні займаються на Носівській селекційно-дослідній станції Чернігівського інституту агропромислового виробництва УААН, ДУ «Інститут зернових культур» НААН України, ТОВ «Всеукраїнський науковий інститут селекції» (ВНІС), Верхняцькій дослідно-селекційній станції Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН України, Інституті біоенергетичних культур і цукрового буряка НААН України, Носівській селекційно-дослідній станції Миронівського інституту пшениці ім. В.М. Ремесла НААН України та в Інституті землеробства і тваринництва західного регіону УААН (Кравченко, 2021).

Цікавість до цієї поліфункціональної культури обумовлена рядом позитивних господарсько цінних характеристик. Зерно є цінним джерелом сировини для виробництва харчових, дієтичних, профілактичних продуктів, лікувальних та косметичних засобів, а також, для кормової галузі (Köse et al., 2021; Tinker et al., 2022; Kravchenko, 2023; Marin et al., 2016).

Продукти із вівса голозерного мають високу поживну цінність, порівняно з іншими круп'яними продуктами, багаті на вітаміни і мікро- та макроелементи

та легко засвоюються організмом людини (Соц et all., 2011). Крім того, зерно вівса відрізняється від інших зернових культур високим вмістом білка, який більшою мірою, складається з авеланіну та містить β -глюкани та антиоксиданти, які покращують роботу шлунково-кишкового тракту, а систематичне вживання вівса в їжу сприяє покращенню кровообігу людини, попереджає серцево-судинні захворювання шляхом зниження холестерину в крові (Moudry, 1998; Mathews et.all., 2020).

Необхідно зазначити, що овес голозерний є однією із основних безглютенових культур, вживання яких потребують діти, вагітні жінки, спортсмени, хворі на цукровий діабет, целиакію (Іваницький et all., 2021). Тому, враховуючи переваги використання вівса голозерного, його вирощування в Україні набуває актуальності.

Однак, ґрунтово-кліматичні умови нашої країни досить різноманітні і мінливість умов вирощування призводить до зниження продуктивності рослин вівса голозерного у виробництві (Буняк, 2019). Основною причиною, що визначає низьку врожайність вівса є недостатня адаптація до умов навколишнього середовища (Гопцій & Кравченко, 2023). В таких умовах найбільший інтерес мають сорти, які могли б протистояти зовнішнім чинникам та ефективно використовувати сприятливі умови і реалізувати свій продуктивний потенціал в повній мірі (Кравченко, 2023).

Вирішення даної проблеми можливе саме за допомогою селекції, успіх якої залежить від наявності вихідного матеріалу з бажаними ознаками та його генетичного вивчення, а також від ефективності добору рослин за комплексом господарсько цінних ознак в ранніх поколіннях (Манзюк, 2008; Кравченко, 2023). Тому, важливим є дослідження селекційно-генетичних особливостей продуктивності рослин та її окремих елементів, які використовуються для добору вихідного селекційного матеріалу.

Найбільший обсяг вихідного матеріалу для добору цінних генотипів можна одержати методом гібридизації. В селекції вівса голозерного в якості вихідного матеріалу доцільно використовувати еколого-географічно віддалені

сорти та селекційні лінії, які є джерелами селекційно цінних ознак (Кравченко, 2023).

Нині в світі існують декілька достатньо чисельних генетичних колекцій вівса, які зосереджені у різних лабораторіях Європи та Америки. Найчисельнішими є колекція Канадського національного генбанку насіння і Всеросійського інституту генетичних ресурсів рослин ім. М.І. Вавилова.

1.5.2. Особливості мінливості ознак продуктивності волоті та урожайності вівса голозерного залежно від генотипу та умов років вирощування

Впровадження у виробництво нових безплівкових сортів вівса в Україні зростає з кожним роком (Кравченко, 2023). Сучасні голозерні сорти вівса за урожайністю не поступаються кращим плівчастим.

При створенні перспективних сортів, значну увагу приділяють поєднанню в генотипі рослин як високої врожайності, так і адаптивності до умов навколишнього середовища. Та все ж, урожайність стоїть на першому місці, тому першочерговою задачею селекції є її підвищення. Урожайність – комплексна ознака, яка залежить від продуктивності та всіх її структурних елементів. Тому, їх дослідження та вплив на врожайність є головною задачею селекціонера (Нечепоренко & Орлов, 2019; Кравченко, 2023). Селекційна робота повинна проводитись цілеспрямовано, з доббором і комбінуванням в генотипі тих алелів, які забезпечують формування елементів продуктивності і врожайності в цілому. Елементи продуктивності успадковуються залежно від взаємодії генотипу й середовища і проявляються залежно від ефекту цієї взаємодії.

1.5.2.1. Виділення зразків вівса голозерного за продуктивністю волоті

Метою дослідження було вивчення колекційних генотипів вівса голозерного різного еколого-географічного походження за ознаками продуктивності волоті і врожайністю та виділення найбільш перспективних зразків для подальшого їх залучення до селекційної роботи.

Дослідження проводили протягом 2019–2021 рр. в умовах науково-навчального виробничого центру «Дослідне поле Докучаєвське» Державного біотехнологічного університету. Схема досліджень передбачала вивчення 45 зразків вівса голозерного (*A. sativa subsp. nudisativa*) вітчизняної та зарубіжної селекції, одержаних з Національного центру генетичних ресурсів рослин України та з Всеросійського інституту генетичних ресурсів рослин ім. М.І. Вавилова (табл. 1.5.1).

Таблиця 1.5.1

Походження колекційних зразків вівса голозерного

№	Зразок	Різновид	Походження
1	Скарб України, ОМ 2803, ОМ 11-3007/3, ТР 12-115, Б/н РЕН nuda	<i>A. sativa</i> var. <i>inermis</i>	Україна
2	Abel, Jakub, Saul	<i>A. sativa</i> var. <i>inermis</i>	Чехія
3	Litovskij Nadij	<i>A. sativa</i> var. <i>inermis</i>	Литва
4	Соломон, Самуель	<i>A. sativa</i> var. <i>inermis</i>	Німеччина
5	Rhianon	<i>A. sativa</i> var. <i>inermis</i>	Великобританія
6	Bai Jan 2	<i>A. sativa</i> var. <i>chinensis</i>	Китай
	Hua Zao №2	<i>A. sativa</i> var. <i>inermis</i>	Китай
7	AC Percy, Boudrais, AC Ernie	<i>A. sativa</i> var. <i>inermis</i>	Канада
8	Белорусский, Гольз, Вандроуник, Марафон, Владыка, Королёк	<i>A. sativa</i> var. <i>inermis</i>	Білорусь
9	Валдин 765, Аграмак, Першерон, Бекас, Левша, Сибирский голозерный, Инермис, Пушкинский, Вятский, Тюменский голозерный, Багет, Вировец, Муром, Помор, Тайдон, Гаврош, Офеня, Прогресс, Голец, Самсон 57, Тарский голозерный	<i>A. sativa</i> var. <i>inermis</i>	Росія
	Алдан	<i>A. sativa</i> var. <i>inermis abbinis</i>	

Дослідження проведено згідно методики Державного сорто випробування сільськогосподарських культур (Волкодав, 2000). Колекційний розсадник був закладений на ділянках 1 м², розміщення ділянок – систематичне, кількість повторень – чотириразова. Попередник – чорний пар. Насіння вівса голозерного

висівали вручну, рядковим способом із шириною міжрядь 15 см, глибиною загортання насіння 4 см і нормою висіву 600 насінин на 1м².

Для аналізу колекції вівса голозерного були залучені ознаки: висота рослин, довжина волоті, кількість колосків у волоті, кількість зерен з волоті, маса зерна з волоті, урожайність з 1м², маса 1000 зерен.

Математико-статистичну обробку експериментальних даних робили з використанням пакетів прикладних статистичних програм. Для аналізу використовували середнє значення по роках і повтореннях.

Для визначення морфотипу рослин досліджуваних зразків вівса голозерного нами була визначена висота рослин. Дана ознака, в більшості випадків, залежить від низки метеорологічних і агротехнічних умов та впливає на стійкість до вилягання вівса голозерного, що в свою чергу призводить до зниження врожайності сортів за рахунок зменшення озерненості волоті та маси 1000 зерен. Крім того, при виляганні у вівса збільшується плівчастість та розвиваються хвороби, ускладнюється процес збирання, що призводить до втрат зерна до 50%.

Отже, варіювання висоти рослин було низьким: коефіцієнт варіації у 2019 р. склав 8,4 %, у 2020 р. – 6,3 % і у 2021 р. – 6,9 % (табл. 1.5.2).

Найвищими рослинами характеризувався зразок Тарский голозерный (96,2 см). Низькорослими рослинами був представлений зразок Валдин 765 (69,4 см). У решти сортів середній показник висоти рослин варіював від 73,5 см до 94.9 см (табл.1.5.2).

Таблиця 1.5.2

Висота рослин колекційних зразків вівса голозерного різного еколого-географічного походження, см

№ п/п	Зразок	2019	2020	2021	Середнє
1	Скарб України	75,4	69,5	88,3	77,7
2	OM 2803 inermis	77,3	75,0	92,8	81,7
3	OM 11-3007/3 inermis	79,8	78,3	102,3	86,8

Продовження таблиці 1.5.2

4	TP 12-115	81,5	76,1	95,8	84,5
5	Б/н PEH nuda 039605	75,9	73,6	89,3	79,6
6	Abel	77,2	76,3	83,3	78,9
7	Jakub (Avenuda)	84,2	69,8	88,5	80,8
8	Saul	91,1	72,3	96,8	86,7
9	Самуель	84,3	75,4	95,8	85,2
10	Соломон	81,1	82,4	83,3	82,3
11	Litovskij Nadij	100,8	76,6	103,8	93,7
12	Rhianon	79,6	67,3	81,1	76,0
13	Bai Jan 2 (v. chinensis)	97,1	80,2	94,6	90,6
14	Hua Zao №2	87,3	77,4	88,0	84,2
15	AC Percy	88,1	89,6	103,4	93,7
16	Boudrais	72,8	67,4	87,6	75,9
17	AC Ernie	85,9	72,5	86,0	81,5
18	Белорусский	68,3	77,9	94,8	80,3
19	Вандроуник	78,8	71,3	88,8	79,6
20	Марафон	71,3	72,1	84,8	76,1
21	Владыка	86,8	68,1	87,0	80,6
22	Королек	76,7	65,2	78,5	73,5
23	Гольз	79,5	78,9	91,5	83,3
24	Сибирский голозёрный	82,0	77,4	101,5	87,0
25	Инермис	75,6	73,5	99,1	82,7
26	Пушкинский	83,0	76,5	94,3	84,6
27	Вятский	66,8	78,9	91,0	78,9
28	Валдин 765	72,5	59,4	76,4	69,4
29	Аграмак	87,4	74,5	92,0	84,6
30	Тюменский голозёрный	85,6	71,2	88,6	81,8
31	Першерон	78,5	65,7	82,2	75,5
32	Бекас	78,3	65,7	82,9	75,6
33	Багет	88,7	69,1	95,1	84,3
34	Вировец	92,8	80,6	103,4	92,3
35	Левша	85,9	66,2	85,8	79,3
36	Алдан	94,8	80,5	98,8	91,4
37	Муром	96,0	84,7	103,9	94,9
38	Помор	92,4	76,8	95,4	88,2
39	Тайдон	92,0	78,7	95,0	88,6
40	Гаврош	93,3	79,4	102,5	91,7
41	Офеня	89,0	75,1	94,1	86,1
42	Прогресс	89,6	77,1	103,2	90,0
43	Тарский голозёрный	102,4	83,0	103,1	96,2
44	Голец	98,0	75,7	103,7	92,5
45	Самсон 57	90,7	80,7	100,2	90,5
Середнє по досліді		84,4	74,7	92,9	84,0
NIP ₀₅		5,3	4,7	6,1	-
V%		8,4	6,3	6,9	-

У підвищенні продуктивності рослин важливу роль відіграє прямий добір за довжиною волоті та кількістю зерен в ній, так як виділені сортові ознаки є відносно сталими. За довжиною волоті колекційні зразки Так, за довжиною волоті (табл. 1.3.3) коефіцієнт варіації був незначним протягом трьох років ($V = 7,8 \%$, $8,4 \%$ і $9,6 \%$, відповідно). Довжина волоті окремих зразків змінювалась від 13,6 см до 21,5 см. Максимальну довжину волоті мав зразок Алдан (21,5 см).

Генетично зумовленою ознакою є кількість колосків у волоті. Дана ознака характеризується значною константністю в порівнянні з структурними елементами продуктивності, однак під впливом метеорологічних чинників може змінюватися.

Таблиця 1.5.3

Довжина волоті колекційних зразків вівса голозерного різного еколого-географічного походження, см

№ п/п	Зразок	2019	2020	2021	Середнє
1	Скарб України	17,0	19,6	19,5	18,7
2	OM 2803 inermis	18,5	17,8	19,7	18,7
3	OM 11-3007/3 inermis	19,3	20,2	18,2	19,2
4	TP 12-115	17,8	17,0	17,2	17,3
5	Б/н РЕН nuda 039605	16,0	17,0	16,2	16,4
6	Abel	19,7	18,6	21,5	19,9
7	Jakub (Avenuda)	19,2	17,3	19,6	18,7
8	Saul	18,7	17,0	18,9	18,2
9	Самуель	18,8	20,1	19,5	19,5
10	Соломон	20,9	18,6	20,3	19,9
11	Litovskij Nadij	15,1	15,4	15,2	15,2
12	Rhianon	20,1	19,3	19,8	19,7
13	Bai Jan 2 (v. chinensis)	16,8	15,5	15,9	16,1
14	Hua Zao №2	19,3	19,2	21,0	19,8
15	AC Percy	17,7	17,6	16,3	17,2
16	Boudrais	18,9	17,9	19,7	18,8
17	AC Ernie	18,6	18,9	17,9	18,5
18	Белорусский	15,8	16,6	17,7	16,7
19	Вандроуник	16,1	16,3	15,6	16,0
20	Марафон	17,0	14,2	16,8	16,0
21	Владыка	15,4	14,7	15,6	15,2
22	Королек	18,4	19,2	18,5	18,7
23	Гольз	19,6	18,9	19,9	19,5
24	Сибирский голозерный	18,8	19,4	19,8	19,3
25	Инермис	19,1	18,6	19,2	19,0
26	Пушкинский	18,4	19,1	19,7	19,1
27	Вятский	13,9	12,0	14,9	13,6

Продовження таблиці 1.5.3

28	Валдин 765	16,8	14,9	16,2	16,0
29	Аграмак	18,2	17,2	18,4	17,9
30	Тюменский голозёрный	18,1	14,0	17,9	16,7
31	Першерон	17,5	15,3	17,0	16,6
32	Бекас	20,9	18,5	23,0	20,8
33	Багет	19,3	16,5	19,3	18,4
34	Вировец	16,3	14,6	16,2	15,7
35	Левша	21,9	19,7	23,0	21,5
36	Алдан	20,9	18,8	21,1	20,3
37	Муром	21,2	18,2	22,0	20,5
38	Помор	19,4	16,7	18,4	18,2
39	Тайдон	19,7	18,1	21,3	19,7
40	Гаврош	20,1	18,6	21,7	20,1
41	Офена	19,7	18,5	20,0	19,4
42	Прогресс	22,1	18,2	23,5	21,3
43	Тарский голозёрный	20,4	17,8	21,6	19,9
44	Голец	19,2	18,1	20,4	19,2
45	Самсон 57	18,6	17,5	19,0	18,3
Середнє по досліді		13,9	12,0	14,9	13,6
НІР ₀₅		0,4	0,7	0,5	-
V%		7,8	8,4	9,6	-

За середньою кількістю сформованих колосків у волоті слід відзначити зразки Bai Jan 2 (46,1 шт.), Бекас (45,6 шт.), Багет (45,0 шт.), Тюменский голозёрный (45,0 шт.). Мінімальну кількість колосків у волоті було сформовано у зразку TP 12–115 (29,1 шт.). У решти досліджуваних зразків цей показник був на рівні 31,2–44,5 шт (табл. 1.5.4). Варіювання ознаки кількість колосків у волоті було середнім (10,1 %, 9,5 % і 11,5 %, відповідно).

Таблиця 1.5.4

Кількість колосків у волоті у колекційних зразків вівса голозерного різного еколого-географічного походження, шт

№ п/п	Зразок	2019	2020	2021	Середнє
1	Скарб України	36,1	35,6	35,8	35,8
2	OM 2803 inermis	31,7	31,8	31,6	31,7
3	OM 11-3007/3 inermis	35,1	35,5	42,0	37,5
4	TP 12-115	29,8	30,9	26,7	29,1
5	Б/н PEH nuda 039605	35,6	29,2	28,8	31,2
6	Abel	45,9	38,3	32,7	39,0
7	Jakub (Avenida)	39,0	34,5	39,4	37,6
8	Saul	37,7	34,1	38,9	36,9
9	Самуель	38,8	37,8	36,9	37,8

Продовження таблиці 1.5.4

10	Соломон	39,0	40,8	34,9	38,2
11	Litovskij Nadij	38,7	33,8	34,9	35,8
12	Rhianon	34,5	28,7	32,8	32,0
13	Bai Jan 2 (v. chinensis)	48,8	43,1	46,4	46,1
14	Hua Zao №2	37,3	32,2	36,2	35,2
15	АС Percy	32,5	40,7	38,0	37,1
16	Boudrais	35,3	39,0	36,4	36,9
17	АС Ernie	39,5	37,2	38,0	38,2
18	Белорусский	37,7	37,7	29,9	35,1
19	Вандроуник	33,1	32,9	33,3	33,1
20	Марафон	35,1	33,8	29,2	32,7
21	Владыка	36,8	26,9	31,2	31,6
22	Королек	35,3	32,5	35,7	34,5
23	Гольз	38,7	40,8	32,8	37,4
24	Сибирский голозёрный	33,8	35,2	36,5	35,2
25	Инермис	34,4	38,1	37,9	36,8
26	Пушкинский	40,3	39,7	37,8	39,3
27	Вятский	33,7	33,0	35,5	34,1
28	Валдин 765	37,8	31,3	34,3	34,5
29	Аграмак	39,8	36,6	42,6	39,7
30	Тюменский голозёрный	48,4	42,2	44,5	45,0
31	Першерон	37,8	26,6	34,2	32,9
32	Бекас	46,7	43,0	47,1	45,6
33	Багет	49,8	37,9	47,2	45,0
34	Вировец	46,6	34,3	42,6	41,2
35	Левша	36,1	32,3	34,8	34,4
36	Алдан	46,1	43,1	43,6	44,3
37	Муром	40,2	33,5	38,8	37,5
38	Помор	45,5	37,2	45,5	42,7
39	Тайдон	41,7	30,0	40,6	37,4
40	Гаврош	40,8	35,5	39,5	38,6
41	Офеня	41,0	33,6	43,8	39,5
42	Прогресс	40,6	31,7	35,1	35,8
43	Тарский голозёрный	44,5	34,5	46,1	41,7
44	Голец	47,5	37,5	48,6	44,5
45	Самсон 57	41,2	34,3	38,7	38,1
Середнє по досліді		39,2	35,3	37,7	37,4
НІР ₀₅		2,7	3,1	2,9	-
V%		10,1	9,5	11,5	-

Варіювання за ознакою кількість зерен у волоті було в 2019 р. $V = 17,4 \%$, в 2020 р. $V = 12,5 \%$ і в 2021 р. $V = 13,4 \%$ (табл. 1.5.5). Найбільша кількість зерна з волоті в середньому за три роки була сформована у зразку Пушкинський (60,4 шт.), Abel (58,9 шт.), Марафон (58,5 шт.), OM 11-3007/3 inermis (56,4 шт.), тоді як найменша – у зразку Litovskij Nadij (34,4 шт.). У решти досліджуваних зразків цей показник варіював від 35,4 шт. до 53,8 шт.

Таблиця 1.5.5

Кількість зерен у волоті у колекційних зразків вівса голозерного різного еколого-географічного походження, шт

№ п/п	Зразок	2019	2020	2021	Середнє
1	Скарб України	60,4	36,5	40,8	45,9
2	OM 2803 inermis	53,0	31,0	46,6	43,5
3	OM 11-3007/3 inermis	63,5	44,2	61,6	56,4
4	TP 12-115	60,8	35,0	41,6	45,8
5	Б/н PEH nuda 039605	71,1	33,7	56,1	53,6
6	Abel	71,4	42,3	62,9	58,9
7	Jakub (Avenida)	37,3	28,4	42,8	36,2
8	Saul	41,6	42,8	44,0	42,8
9	Самуель	71,0	33,0	52,8	52,3
10	Соломон	63,8	36,2	60,0	53,3
11	Litovskij Nadij	34,8	31,2	37,2	34,4
12	Rhianon	35,8	31,3	39,0	35,4
13	Bai Jan 2 (v. chinensis)	45,7	47,2	43,1	45,3
14	Hua Zao №2	45,2	40,1	43,8	43,0
15	AC Percy	61,5	34,8	38,8	45,0
16	Boudrais	67,0	31,0	37,1	45,0
17	AC Ernie	48,0	38,0	46,9	44,3
18	Белорусский	57,0	30,8	47,3	45,0
19	Вандрууник	68,2	30,2	68,6	55,7
20	Марафон	75,1	40,3	60,0	58,5
21	Владька	46,8	46,7	48,4	47,3
22	Королек	44,3	41,1	43,7	43,0
23	Гольз	67,6	36,9	46,9	50,5
24	Сибирский голозерный	54,0	38,0	65,2	52,4
25	Инермис	45,0	36,8	56,6	46,1
26	Пушкинский	79,9	42,5	58,8	60,4
27	Вятский	63,3	32,7	63,0	53,0

Продовження таблиці 1.5.5

28	Валдин 765	51,3	40,4	50,8	47,5
29	Аграмак	53,2	42,9	54,3	50,1
30	Тюменский голозерный	46,4	38,6	45,2	43,4
31	Першерон	46,0	38,4	41,1	41,8
32	Бекас	50,2	48,3	53,3	50,6
33	Багет	47,1	44,4	48,8	46,8
34	Вировец	50,4	46,1	51,2	49,2
35	Левша	41,1	38,8	44,2	41,4
36	Алдан	54,5	51,7	55,3	53,8
37	Муром	51,4	48,7	50,8	50,3
38	Помор	42,2	42,8	46,3	43,8
39	Тайдон	46,1	45,3	46,4	45,9
40	Гаврош	45,4	43,8	42,3	43,8
41	Офеня	50,8	45,7	54,3	50,3
42	Прогресс	44,2	39,1	46,4	43,2
43	Тарский голозерный	47,3	38,9	44,1	43,4
44	Голец	42,6	48,5	44,4	45,2
45	Самсон 57	46,4	46,2	44,8	45,8
Середнє по досліді		53,1	39,6	49,3	47,3
НІР ₀₅		1,7	1,5	1,9	-
V%		17,4	12,5	13,4	-

Високу масу зерна з волоті мали зразки АС Percy і Алдан (1,5 г), низьку – Б/н РЕН nuda 039605 і Rhianon (0,9 г). Варіювання ознаки маса зерна з волоті у 2019 р. та 2021 р. було не значним – 8,4 % і 7,1 %, а в 2020 р. – середнім – 11,3 %.

Таблиця 1.5.6

Маса зерен у волоті у колекційних зразків вівса голозерного різного еколого-географічного походження, г

№ п/п	Зразок	2019	2020	2021	Середнє
1	Скарб України	1,19	1,04	1,28	1,17
2	OM 2803 inermis	1,26	0,7	1,32	1,09
3	OM 11-3007/3 inermis	1,28	1,14	1,59	1,34
4	TP 12-115	1,21	0,98	1,31	1,17
5	Б/н РЕН nuda 039605	1,04	0,66	1,09	0,93
6	Abel	1,49	1,2	1,49	1,39
7	Jakub (Avenuda)	1,04	0,74	1,17	0,98
8	Saul	1,18	1,11	1,21	1,17
9	Самуель	1,26	1,01	1,36	1,21

Продовження таблиці 1.5.6

10	Соломон	1,31	1,12	1,38	1,27
11	Litovskij Nadij	1,02	0,81	1,08	0,97
12	Rhianon	0,97	0,71	1,08	0,92
13	Bai Jan 2 (v. chinensis)	1,24	1,16	1,26	1,22
14	Hua Zao №2	1,22	1,03	1,26	1,17
15	AC Percy	1,87	1,15	1,61	1,54
16	Boudrais	1,55	1,21	1,33	1,36
17	AC Ernie	1,35	0,95	1,37	1,22
18	Белорусский	1,31	1,06	1,24	1,20
19	Вандроуник	1,39	0,85	1,34	1,19
20	Марафон	1,22	1,08	1,4	1,23
21	Владька	1,28	1,19	1,33	1,27
22	Королек	1,32	1,18	1,28	1,26
23	Гольз	1,23	1,03	1,31	1,19
24	Сибирский голозёрный	1,31	0,81	1,54	1,22
25	Инермис	1,02	0,96	1,52	1,17
26	Пушкинский	1,53	1,05	1,47	1,35
27	Вятский	1,16	1,08	1,38	1,21
28	Валдин 765	1,38	1,01	1,38	1,26
29	Аграмак	1,51	1,11	1,49	1,37
30	Тюменский голозёрный	1,29	1,00	1,31	1,20
31	Першерон	1,28	1,03	1,27	1,19
32	Бекас	1,41	1,24	1,43	1,36
33	Багет	1,29	1,13	1,33	1,25
34	Вировец	1,42	1,24	1,47	1,38
35	Левша	1,22	1,11	1,28	1,20
36	Алдан	1,56	1,36	1,59	1,50
37	Муром	1,36	1,24	1,36	1,32
38	Помор	1,30	1,16	1,31	1,26
39	Тайдон	1,33	1,19	1,33	1,28
40	Гаврош	1,28	1,15	1,25	1,23
41	Офеня	1,38	1,13	1,39	1,30
42	Прогресс	1,28	1,04	1,30	1,21
43	Тарский голозёрный	1,26	1,02	1,19	1,16
44	Голец	1,24	1,18	1,23	1,22
45	Самсон 57	1,31	1,16	1,29	1,25
Середнє по досліду		1,30	1,06	1,34	1,23
НІР		0,21	0,18	0,23	-
V%		8,42	11,31	7,09	-

До селекційно цінних ознак належить маса 1000 зерен. Встановлено, що маса 1000 зерен змінювалася залежно від генетичної природи зразка. Так, найбільш виповнене насіння було сформовано у зразків AC Percy, Королек і Левша (31,1 г, 29,3 і 29,1 г, відповідно). Найменш виповнене насіння у рослин зразків Б/н РЕН nuda 039605, Офеня і Rhianon (21,2 г, 25,8 г і 25,8 г, відповідно).

Таблиця 1.5.7

Маса 1000 зерен у колекційних зразків вівса голозерного різного еколого-географічного походження, г

№ п/п	Зразок	2019	2020	2021	Середнє
1	Скарб України	27,3	25,8	27,8	27,0
2	ОМ 2803 inermis	26,9	22,6	29,6	26,4
3	ОМ 11-3007/3 inermis	28,1	26,8	29,8	28,2
4	TP 12-115	26,1	26,3	29,5	27,3
5	Б/н РЕН nuda 039605	21,7	19,3	22,6	21,2
6	Abel	30,0	27,2	26,4	27,9
7	Jakub (Avenuda)	27,9	26,1	27,3	27,1
8	Saul	28,4	25,9	27,5	27,3
9	Самуель	27,9	25,8	28,9	27,5
10	Соломон	28,7	24,9	27,7	27,1
11	Litovskij Nadij	29,3	26,0	29,0	28,1
12	Rhianon	27,1	22,7	27,7	25,8
13	Bai Jan 2 (v. chinensis)	27,1	24,6	29,2	27,0
14	Hua Zao №2	27,0	25,7	28,8	27,1
15	АС Percy	31,9	28,1	33,3	31,1
16	Boudrais	28,8	27,8	27,3	28,0
17	АС Ernie	27,3	25,1	28,2	26,9
18	Белорусский	27,0	26,4	26,6	26,7
19	Вандроуник	28,8	26,9	28,4	28,0
20	Марафон	27,6	25,9	28,6	27,4
21	Владыка	27,4	25,5	27,5	26,8
22	Королек	29,8	28,7	29,3	29,3
23	Гольз	28,8	24,6	27,9	27,1
24	Сибирский голозерный	28,1	21,3	25,8	25,1
25	Инермис	27,8	25,1	29,5	27,5
26	Пушкинский	26,4	24,7	26,1	25,7
27	Вятский	27,3	21,4	27,9	25,5
28	Валдин 765	26,9	25,0	27,2	26,4
29	Аграмак	28,4	25,9	27,4	27,2
30	Тюменский голозерный	27,8	25,9	29,0	27,6
31	Першерон	27,8	26,8	30,9	28,5
32	Бекас	28,1	25,7	26,8	26,9
33	Багет	27,4	25,5	27,3	26,7
34	Вировец	28,2	26,9	28,7	27,9

Продовження таблиці 1.5.7

35	Левша	29,7	28,6	29,0	29,1
36	Алдан	28,6	26,3	28,8	27,9
37	Муром	26,5	25,5	26,8	26,2
38	Помор	30,8	27,1	28,3	28,7
39	Тайдон	28,9	26,3	28,7	27,9
40	Гаврош	28,2	26,3	29,6	28,0
41	Офеня	27,2	24,7	25,6	25,8
42	Прогресс	29,0	26,6	28,0	27,9
43	Тарский голозёрный	26,6	26,2	27,0	26,6
44	Голец	29,1	24,3	27,7	27,0
45	Самсон 57	28,2	25,1	28,8	27,4
Середнє по досліді		27,9	25,5	28,1	27,2
НІР		0,9	1,3	0,7	-
V%		3,6	4,8	4,1	-

В результаті дослідження виділено зразки, які забезпечили формування високої продуктивності за рахунок різних елементів продуктивності волоті: Валдин 765 (кількість зерен з волоті – 47,5 шт.; маса зерна з волоті – 1,3 г.), Марафон (кількість зерен з волоті – 58,5 шт.; маса 1000 зерен – 27,4 г), Abel (кількість зерен з волоті – 58,9 шт.; маса зерна з волоті – 1,4 г., маса 1000 зерен – 27,9 г.), Соломон (кількість зерен з волоті – 53,3 шт.; маса зерна з волоті – 1,3 г., маса 1000 зерен – 27,1 г.), АС Персу (маса зерна з волоті – 1,5 г., маса 1000 зерен – 31,1 г.), Муром (кількість зерен з волоті – 50,3 шт.; маса зерна з волоті – 1,3 г.), Вировец (кількість колосків у волоті – 41,2 шт., кількість зерен з волоті – 49,2 шт.; маса зерна з волоті – 1,4 г., маса 1000 зерен – 27,9 г.), Бекас (кількість колосків у волоті – 45,6 шт., кількість зерен з волоті – 50,6 шт.; маса зерна з волоті – 1,4 г.), ОМ 11-3007/3 (кількість зерен з волоті – 56,4 шт.; маса зерна з волоті – 1,3 г., маса 1000 зерен – 28,2 г), Аграмак (кількість зерен з волоті – 50,1 шт.; маса зерна з волоті – 1,4 г.), Boudrais (маса зерна з волоті – 1,4 г., маса 1000 зерен – 28,0 г.), Алдан (кількість колосків у волоті – 44,3 шт., кількість зерен з волоті – 53,8 шт.; маса зерна з волоті – 1,5 г., маса 1000 зерен – 27,9 г).

1.5.2.2 Виділення зразків вівса голозерного за врожайністю зерна

До селекційно цінних ознак належить урожайність. Які б вимоги не ставилися до сорту, врожайність залишається вирішальним показником його цінності. При створенні нових сортів з високою урожайністю, враховуючи регіони вирощування, напрям використання, традиції майбутніх споживачів, використовується вихідний матеріал з високим рівнем поєднання ознак продуктивності (Кравченко, 2023). Розщеплення в гібридному потомстві за урожайністю складне й не відповідає манделевським закономірностям, через те, що її рівень залежить від сумарної дії значної кількості генів, а розподіл рослин за кількісними ознаками залежить і від неспадкових модифікацій, які можуть бути викликані умовами вирощування, вплив яких за окремими ознаками буває сильнішим, ніж генотипу (Козаченко et.al., 2016).

Результати вивчення колекційних зразків в умовах Лівобережного Лісостепу України показали значну мінливість за цим показником (табл. 1.5.8).

Таблиця 1.5.8

Урожайність колекційних зразків вівса голозерного різного еколого-географічного походження, г/м²

№ п/п	Зразок	2019	2020	2021	Середнє
1	Скарб України	234,6	183,4	256,0	224,7
2	OM 2803 inermis	220,4	172,2	296,5	229,7
3	OM 11-3007/3 inermis	337,3	227,0	374,4	312,9
4	TP 12-115	267,5	153,1	279,5	233,4
5	Б/н PEH nuda 039605	146,6	102,3	197,5	148,8
6	Abel	275,7	216,7	334,7	275,7
7	Jakub (Avenida)	147,2	116,5	154,5	139,4
8	Saul	204,4	188,3	211,2	201,3
9	Самуель	272,0	168,1	292,1	244,1
10	Соломон	283,2	242,4	304,8	276,8
11	Litovskij Nadij	136,6	110,3	139,8	128,9
12	Rhianon	141,4	120,2	148,2	136,6
13	Bai Jan 2 (v. chinensis)	276,8	220,6	278,0	258,5
14	Hua Zao №2	211,7	174,6	210,3	198,9
15	AC Percy	299,6	198,6	344,6	280,9
16	Boudrais	389,7	228,3	433,6	350,5
17	AC Ernie	232,1	143,7	234,5	203,4
18	Белорусский	256,1	196,7	326,1	259,6
19	Вандруоник	213,6	193,1	286,6	231,1

Продовження таблиці 1.5.8

20	Марафон	256,6	229,2	332,8	272,9
21	Владыка	237,7	184,4	243,6	221,9
22	Королек	278,9	222,1	266,5	255,8
23	Гольз	230,4	173,9	267,5	223,9
24	Сибирский голозерный	263,4	180,7	289,7	244,6
25	Инермис	290,2	193,6	313,3	265,7
26	Пушкинский	237,7	184,0	276,6	232,8
27	Вятский	289,3	186,5	360,0	278,6
28	Валдин 765	285,2	226,5	302,8	271,5
29	Аграмак	354,4	270,7	348,6	324,6
30	Тюменский голозерный	230,2	198,7	240,2	223,0
31	Першерон	234,7	201,0	224,4	220,0
32	Бекас	330,8	248,3	359,4	312,8
33	Багет	264,3	198,4	266,5	243,1
34	Вировец	342,5	224,8	358,8	308,7
35	Левша	172,8	134,9	184,2	164,0
36	Алдан	390,4	342,8	418,3	383,8
37	Муром	301,4	256,8	292,7	283,6
38	Помор	187,7	147,3	195,8	176,9
39	Тайдон	274,9	220,3	289,7	261,6
40	Гаврош	206,7	164,4	185,1	185,4
41	Офеня	267,8	248,7	292,3	269,6
42	Прогресс	167,1	122,6	153,5	147,7
43	Тарский голозерный	206,7	138,2	197,7	180,9
44	Голец	198,2	167,7	182,4	182,8
45	Самсон 57	210,4	190,3	226,5	209,1
Середнє по дослідю		250,2	191,4	270,5	237,3
НІР		12,4	15,6	11,2	-
V%		24,6	24,6	26,4	-

В середньому по дослідю за три роки досліджень урожайність зразків була 237,3 г/м². Максимальний рівень урожайності спостерігався в 2021 р. – 270,5 г/м², найменший у 2020 р. – 191,4 г/м². В результаті дослідження виділено зразки вівса голозерного, які мали високий рівень урожайності – Валдин 765 (271,5 г/м²), Марафон (272,9 г/м²), Abel (275,7 г/м²), Соломон (276,8 г/м²), Вятский (278,6 г/м²), АС Ресу (280,9 г/м²), Муром (283,6 г/м²), Вировец (308,7 г/м²), Бекас (312,8 г/м²), ОМ 11-3007/3 inermis (312,9 г/м²), Аграмак (324,6 ОМ 11-3007/3 inermis (312,9 г/м²), Boudrais (350,5 г/м²), Алдан (383,8 г/м²). Зразки Litovskij Nadij (128,9 г/м²), Rhianon (136,6 г/м²), Jakub (139,4 г/м²), Б/н РЕН nuda 039605 (148,8 г/м²) мали найменшу врожайність.

За коефіцієнтом варіації встановлено, що варіабельність урожайності була значною в роки дослідження. Так в 2019 р. і в 2020 р. V=24,6 %, а в 2021 р. V=26,4 %.

Для того, щоб установити загальні закономірності у формуванні врожаю зразків вівса голозерного та оцінити ступінь впливу кожного структурного елемента на її прояв, нами було вивчено ступінь кореляційної залежності ознак, що залучаються до селекційного процесу (Кравченко, 2023). Кількісне визначення кореляцій між ознаками дозволяє проводити добір за окремими або за декількома ознаками, що є важливим для успішного проведення селекційної роботи (Лісова, 2015; Буняк, 2019).

Дослідженнями 2019–2021 рр. виявлено достовірну позитивну залежність між урожайністю з масою зерна з волоті – $r = 0,78$ (табл. 1.5.9; 1.5.10; 1.5.11).

Таблиця 1.5.9

Коефіцієнти кореляції між урожайністю та її структурними елементами,
2019 р.

Ознаки	Урожайність	Маса 1000 зерен	Маса зерна з волоті	Кількість зерен у волоті	Кількість колосків у волоті	Довжина волоті	Висота рослини
Урожайність	1,00						
Маса 1000 зерен	0,16	1,00					
Маса зерна з волоті	0,63*	0,42*	1,00				
Кількість зерен у волоті	0,37	-0,19	0,37*	1,00			
Кількість колосків у волоті	0,10	0,13	0,16	-0,26	1,00		
Довжина волоті	0,00	0,05	-0,04	-0,21	0,44*	1,00	
Висота рослини	-0,18	0,20	0,07	-0,51	0,55*	0,68*	1,00

Примітка. * – Достовірно на 5 % рівні значущості

Таблиця 1.5.10

Коефіцієнти кореляції між урожайністю та її структурними елементами,
2020 р.

Ознаки	Урожайність	Маса 1000 зерен	Маса зерна з волоті	Кількість зерен у волоті	Кількість колосків у волоті	Довжина волоті	Висота рослин
Урожайність	1,00						
Маса 1000 зерен	0,23	1,00					
Маса зерна з волоті	0,68*	0,54*	1,00				
Кількість зерен у волоті	0,55*	0,16	0,74*	1,00			
Кількість колосків у волоті	0,39	0,16	0,3*	0,19	1,00		
Довжина волоті	-0,04	-0,20	-0,05	-0,12	0,45*	1,00	
Висота рослин	0,01	-0,06	0,21	0,15	0,31	0,70*	1,00

Примітка. * – Достовірно на 5 % рівні значущості

Таблиця 1.5.11

Коефіцієнти кореляції між урожайністю та її структурними елементами,
2021 р.

Ознаки	Урожайність	Маса 1000 зерен	Маса зерна з волоті	Кількість зерен у волоті	Кількість колосків у волоті	Довжина волоті	Висота рослин
Урожайність	1,00						
Маса 1000 зерен	0,07	1,00					
Маса зерна з волоті	0,76*	0,23	1,00				
Кількість зерен у волоті	0,45*	-0,36	0,55*	1,00			
Кількість колосків у волоті	0,05	0,05	0,18	-0,07	1,00		
Довжина волоті	-0,12	0,08	0,08	-0,05	0,57*	1,00	
Висота рослин	-0,04	0,16	0,15	-0,05	0,36	0,73*	1,00

Примітка. * – Достовірно на 5 % рівні значущості

Середня кореляцію спостерігали між урожайністю і кількістю зерен з волоті – $r = 0,57$ і слабку залежність виявлено між урожайністю та масою 1000 зерен та кількістю колосків у волоті – $r = 0,18$ і $0,26$, відповідно.

Кореляція урожайності з довжиною волоті та висотою рослин була негативною і близькою до нуля ($r = -0,08; -0,03$), тобто, залежність не простежувалася

Таким чином, встановлено, що урожайність досліджуваних зразків вівса голозерного найбільше корелює з масою зерна з волоті і кількістю зерен з волоті, тому при доборі зразків на високу продуктивність слід звертати увагу на дані показники першочергово (Кравченко, 2023).

1.5.2.3 Комплексна оцінка колекційних зразків вівса голозерного за сукупністю ознак

Для всебічного оцінювання селекційного матеріалу за комплексом ознак вченими доведена доцільність застосування методів багатомірної статистики, а саме факторного кластерного аналізу (Гищенко et.all., 2008; Літун et.all., 2009; Білявська & Рибальченко, 2020).

Кластерний аналіз набув широкого використання під час вивчення вихідного матеріалу. Його використання в селекційній практиці, окрім вирішення класифікаційних завдань, дозволяє отримати чітке уявлення про характер відмінностей між різними кластерами (групами) і на основі цього виявити різні морфо-біологічні типи сортозразків (Клімова, 2014; Коханюк et.all., 2019; Марухняк et all., 2019). Використання саме багатомірних методів аналізу в селекційному процесі допомагає селекціонеру значно скоротити його тривалість, за рахунок надання більш повної і комплексної оцінки факторів, що впливають на реалізацію генетичного потенціалу рослин (Пушак et all., 2021; Клімова, 2014).

При використанні кластерного аналізу К-середніх нами був використаний метод Головних-компонент (РСА). Для встановлення відмінностей між зразками вівса голозерного нами до аналізу були включені кількісні ознаки, а

саме: висота рослин, довжина волоті, кількість колосків у волоті, кількість зерен з волоті, маса зерна з волоті та масу 1000 зерен.

За результатами кластерного аналізу методом К-середніх усю сукупність колекційних зразків вівса голозерного за досліджуваними ознаками було розділено на чотири кластери. Кожен із цих кластерів являє собою окремий морфобіологічний тип і характеризується специфічністю рівня розвитку окремих елементів продуктивності (рис.1.5.1) (Кравченко, 2023).

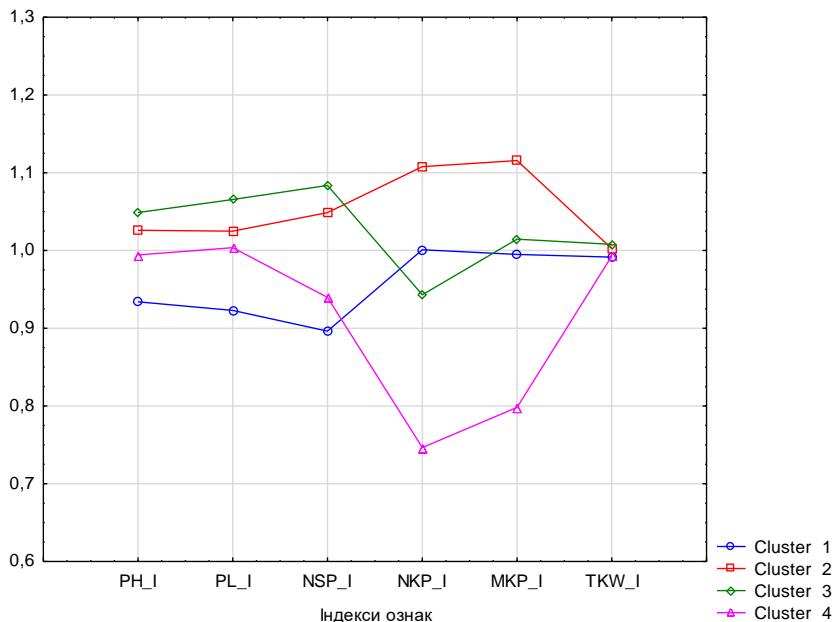


Рис.1.5.1. Середні для кластерів значення індексів ознак продуктивності волоті у колекційних зразків вівса голозерного, (2019–2021 рр.): PH_I – висота рослин, PL_I – довжина волоті, NSP_I – кількість колосків у волоті, NKP_I – кількість зерен з волоті, MKP_I – маса зерна з волоті, TKW_I – маса 1000 зерен.

До першого кластеру увійшла найбільша кількість зразків (15), з них – Скарб України, OM 2803, TP 12-115, Б/н РЕН nuda 039605 (Україна), Hua Zao №2 (Китай), Vougrais (Канада), Белорусский, Вандроуник, Марафон, Владька, Королёк (Білорусь) та Вятский, Валдин 765, Першерон, Левша (Росія).

Генотипи, які увійшли до першого кластеру, характеризувались як: середньонизькі (82,5 см), з довгою волоттю (18,5 см) та з високим проявом

ознак продуктивності волоті (кількість колосків у волоті – 40,9 шт.; кількість зерен з волоті – 47,8 шт.; масою зерна з волоті – 1,3 г.) і середнім значенням ознаки маса 1000 зерен (27,0 г) (табл. 1.5.12).

Другий кластер був представлений 14 зразками. З них: OM 11-3007/3 (Україна), Abel (Чехія), Соломон, Самуель (Німеччина), AC Percu (Канада), Гольз (Білорусь) і Сибирський голозерний, Пушкінський, Аграмак, Бекас, Вировец, Алдан, Муром, Офеня (Росія).

Зразки другого кластеру відзначаються як низькорослі (78,4 см.) з найменшим значенням ознак: довжина волоті – 16,9 см., кількість колосків у волоті – 34,0 шт., кількість зерен з волоті – 43,1 шт., масою зерна з волоті – 1,2 г. та середнім значенням маси 1000 зерен – 27,3 г (див. табл. 1.3.12).

До третього кластеру увійшли 13 зразків: Saul (Чехія), AC Ernie (Канада), Bai Jan 2 (Китай), Інєрміс, Тюменський голозерний, Багет, Помор, Тайдон, Гаврош, Прогресс, Тарський голозерний, Голец, Самсон 57 (Росія). В межах третього кластеру об'єдналися зразки з високим значенням маси зерна з волоті і маси 1000 зерен – 1,3 г. і 27,8 г., відповідно, однак, зразки мають високорослий тип розвитку – 91,5 см. та довгу волоть – 19,8 см (див. табл. 1.5.12).

Четвертий кластер був представлений найменшою кількістю зразків, а саме: Jakub (Чехія), Litovskij Nadij (Литва) та Rhianon (Великобританія). Зразки характеризувались середнім типом розвитку висоти рослин – 81,9 см., довжини волоті – 18,0 см., з високим значенням кількості зерен з волоті – 55,4 шт., але при цьому мали низький рівень реалізації інших ознак продуктивності (див. табл. 1.5.12).

Отже, результати кластерного аналізу показали, що за продуктивністю волоті кожен із цих кластерів відрізняється як за її рівнем, так і за проявом окремих елементів продуктивності. Особливий інтерес становлять генотипи першого і другого кластерів, у яких кращі зразки мали високий рівень прояву таких елементів продуктивності як маса зерна з волоті, маса 1000 зерен при середній висоті рослин, що є важливо при створенні сортів стійких до вилягання (Кравченко, 2023).

Середні для кластерів значення ознак продуктивності колекційних зразків
вівса голозерного

Ознаки	Кластери			
	1	2	3	4
Висота рослини (PH)	82,5	78,4	91,5	81,9
Довжина волоті (PL)	18,5	16,9	19,8	18,0
Кількість колосків волоті (NSP)	40,9	34,0	39,8	35,8
Кількість зерен з волоті (NKP)	47,8	43,1	45,2	55,4
Маса зерна з волоті (МКР)	1,3	1,2	1,3	1,2
Маса 1000 зерен (ТКВ)	27,0	27,3	27,8	26,4

1.5.3. Закономірності фенотипової мінливості і успадкованості ознак продуктивності волоті в F₁ і F₂

У селекції вівса голозерного важливим завданням є встановлення селекційно-генетичних особливостей вихідного матеріалу за комплексом селекційно цінних ознак, які визначають продуктивність рослин. (Кравченко, 2023).

Отже, метою нашого дослідження була селекційно-генетична оцінка гібридів F₁ і F₂ вівса голозерного, отриманих в результаті схрещувань колекційних зразків різного еколого-географічного походження, за ознаками продуктивності волоті та визначення закономірностей їх успадкування і трансгресивної мінливості для вдосконалення селекційної роботи (Кравченко, 2023).

Протягом 2020–2021 рр. вивчали 15 міжсортних гібридів F₁ і F₂ вівса голозерного. Аналізували по 30 гібридних рослин F₁ і F₂ та батьківських форм за висотою рослин та ознаками продуктивності – довжина волоті, кількість колосків у волоті, кількість зерен з волоті, маса зерна з волоті. Створений гібридний матеріал в залежності від еколого-географічного походження батьківських форм був розділений на 3 групи: 1) гібриди, отримані від

схрещувань зразків вітчизняного походження між собою; 2) гібриди, отримані від схрещувань зразків вітчизняного походження із зразками іноземного походження; 3) гібриди, отримані від схрещувань зразків іноземного походження між собою (Кравченко, 2023).

Сівбу гібридів F₁ і F₂ проводили вручну з включенням батьківських і гібридних форм. Площа ділянки для батьківських компонентів становила 1 м², площа ділянок гібридних популяцій залежала від кількості насіння.

Для вивчення рівня прояву гетерозису у F₁ визначали істинний (*Hbt*) та гіпотетичний (*Ht*) гетерозис за формулами Matzinger (1962) і Fonseca & Patterson (1968). Для встановлення характеру успадкування кількісних ознак продуктивності в F₁ проводили визначення коефіцієнту фенотипового домінування за формулою Griffing (1950). Групування отриманих даних проводили відповідно до класифікації G. M. Veil., R. E. Atkins (1965).

Коефіцієнт успадкованості в «широкому сенсі» (*H²*) у F₂ визначали за формулою А.А. Жученко (1980). Коефіцієнти успадкованості, згідно з градацією О. Я. Ала (1976), поділяли на: високі – $H^2=0,66-1,00$; середні – $0,33-0,65$; низькі – $0,00-0,32$. Ступінь (*Tc*) і частоту (*Tc*) трансгресії розраховували за методикою Воскресенської-Шпота (1967).

1.5.3.1. Успадкування ознак продуктивності волоті у гібридів F₁ вівса голозерного

У формуванні продуктивності волоті вівса голозерного значну роль відіграють її структурні елементи: довжина волоті, кількість колосків у волоті, кількість зерен та маса зерна з волоті. Знаючи механізм успадкування цих ознак, їх генетичну обумовленість, можна створити цінний вихідний матеріал для створення нових сортів (Kravchenko et.al., 2023).

Незважаючи на стрімкий розвиток сучасних методів селекції основним залишається метод гібридизації (Компанець & Козаченко, 2017; Кравченко, 2023). Добір батьківських компонентів для схрещування досить складний процес, метою якого є об'єднання батьківських ознак, які мають значну генетичну дивергенцію. Саме в результаті таких поєднань в їх потомстві

спостерігається більша кількість трансгресій (Кравченко, 2023). Оцінити ефективність добору та отримати повну інформацію про генетичні особливості батьківських компонентів можливо вивчивши характер успадкування ознак у гібридів F_1 (Mahmud & Kramer, 1951; Компанець & Козаченко, 2017). Вивчення закономірностей успадкування ознак у системі «батьки – потомство», які діють у гібридних потомствах, дає змогу більш ефективно провести добір, вибравку малоцінних форм і зберігти при цьому перспективні генотипи (Hale et al., 2014).

Одним із основних методів, за допомогою якого можливо визначити характер успадкування є гетерозис (Люта & Кобиліна, 2016). В селекції цінність мають форми зі спадково закріпленим перевищенням кращої батьківської форми за ознаками, пов'язаними з продуктивністю (Волощук & Лісова, 2021). Щодо ефективності використання в селекції методу гетерозису не існує єдиної думки серед вчених (Mazer & Dzhinks, 1985; Singh et al., 2004).

В результаті вивчення характеру успадкування у гібридів F_1 виявлено різний внесок окремих елементів продуктивності волоті в загальну продуктивність зразків вівса голозерного. Необхідно зазначити, що характер успадкування кількісних ознак досить специфічний, а тому, їх успадкування може відбуватися по-різному – від депресії ознаки до її наддомінування. Ступінь домінування гібридів першого покоління характеризує цінність даної комбінації для подальшої селекційної роботи та дозволяє зробити висновок про можливість ефективного відбору у популяції на дану ознаку в майбутньому (Кравченко, 2023).

В результаті проведеного нами аналізу батьківських компонентів і створених за їх участю гібридних комбінацій F_1 відмічалася значна диференціація за характером успадкування досліджуваних ознак. Проміжне успадкування встановлено у 33,3 % гібридних комбінацій, гетерозис та часткове позитивне домінування – у 26,7 % гібридних комбінацій. Тоді як, у 13,3 % отриманих комбінацій спостерігалася депресія (рис. 1.5.2).

В результаті аналізу гібридів F_1 за ознакою довжина волоті в комбінаціях

ОМ 11-3007 / Abel, ОМ 2803 / Марафон, Самуель / Percy Can встановлений позитивний рівень як істинного, так і гіпотетичного гетерозису (2,98 % і 1,06 %; 9,70 % і 4,02%; 4,74 % та 1,62 %, відповідно), крім того, успадкування відбувалося за типом наддомінування (тобто, $h_r \geq 1$). Депресія спостерігалась у двох комбінацій – Гольз / ТР 12–115 та Percy Can / Іннермис (табл. 1.5.13).

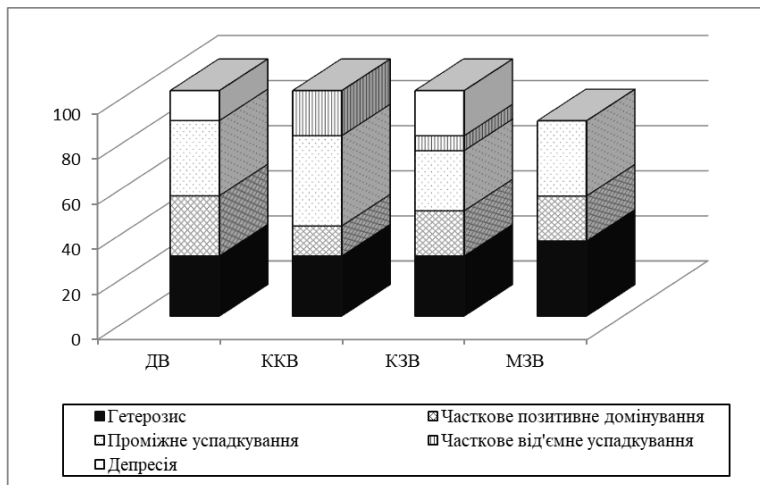


Рис. 1.5.2. Характер успадкування ознак продуктивності волоті у гібридів F_1 вівса голозерного, %. ДВ-довжина волоті; ККВ-кількість колосків у волоті; КЗВ-кількість зерен з волоті; МЗВ- маса зерна з волоті.

Характер успадкування ознаки кількість колосків у волоті в більшій мірі залежить від генотипу батьківських форм. Позитивне домінування буде спостерігатися при схрещуванні близьких за цією ознакою компонентів (Marshall & Wadsworth, 1994). В результаті наших досліджень при схрещуванні різних генотипів ми отримали широкий розмах різних типів успадкування.

Таким чином, у 40 % гібридних комбінацій був встановлений проміжний тип успадкування, часткове позитивне домінування було у 13,3 % та часткове негативне домінування мало прояв у 20,0 % комбінацій (див. рис.1.5.2).

Успадкування довжини волоті у гібридів F₁ вівса голозерного, 2020 р.

Гібридні комбінації	P♀	F ₁	P♂	Ht, %	Hbt, %	hp
Скарб України/ Б/н Рен Nuda	17,3±0,12	17,0±0,35	16,9±0,24	-1,73	-0,58	-0,50
ОМ 11-3007/ ТР 12-115	20,9±0,23	19,5±0,19	18,2±0,14	-6,70	-0,26	-0,04
ОМ 11-3007/ Гольз	20,9±0,23	20,6±0,21	18,8±0,27	-1,44	3,78	0,71
ОМ 11-3007/ Пушкінський	18,1±0,18	19,1±0,17	19,4±0,11	-1,55	1,87	0,54
Скарб України / Abel	17,3±0,12	17,0±0,22	16,1±0,16	-1,73	1,80	0,50
ОМ 11-3007/ Самуель	18,1±0,18	18,2±0,15	17,4±0,24	0,55	2,54	1,29
ОМ 11-3007 / Abel	18,1±0,18	19,0±0,11	18,8±0,12	1,06	2,98	1,57
ОМ 2803 / Марафон	17,4±0,26	18,1±0,22	15,6±0,22	4,02	9,70	1,78
ОМ 2803 / Abel	17,4±0,26	17,5±0,31	16,1±0,16	-2,78	2,64	0,47
ТР 12-115 / Вандроуник	18,2±0,14	17,5±0,18	16,4±0,27	-3,85	1,16	0,22
Гольз / ТР 12-115	19,7±0,32	19,4±0,24	19,9±0,17	-2,51	-2,02	-4,00
Марафон / Abel	18,3±0,34	18,1±0,16	17,2±0,32	-1,09	1,97	0,64
Самуель / Percy Can	17,4±0,24	18,8±0,24	18,5±0,21	1,62	4,74	1,55
Percy Can / Інєрмис	19,2±0,28	18,7±0,11	19,5±0,12	-4,10	-3,36	-4,33
Percy Can / Abel	19,2±0,28	18,9±0,16	17,2±0,32	-2,07	3,56	0,62

Гетерозисний ефект був відмічений у 26,7 % гібридів F₁, в комбінаціях Скарб України/ Б/н Рен Nuda, ОМ 11-3007 / Abel, ОМ 2803 / Марафон. За проявом гіпотетичного і істинного гетерозису кращою була комбінація ОМ 2803 / Марафон (7,25 % і 14, 73 %, відповідно) (табл. 1.5.14) (Кравченко, 2023).

У більшості гібридів першого покоління за ознакою кількість зерен з волоті успадкування проходило в рівних частках за проміжним типом та позитивним наддомінуванням (26,7 %). Часткове позитивне домінування та часткове від'ємне успадкування спостерігалось у 20,0 % і 6,6 % гібридів F₁. Депресія відмічена у 20,0 % гібридів першого покоління, в комбінаціях: Скарб України / Б/н Рен Nuda, ТР 12-115 / Вандроуник, Percy Can / Інєрмис (див. рис. 1.5.2).

Таблиця 1.5.14

Успадкування кількості колосків у волоті у гібридів F₁
вівса голозерного, 2020 р.

Гібридні комбінації	P♀	F ₁	P♂	Ht, %	Hbt, %	hp
Скарб України / Б/н Рен Nuda	35,8±0,14	36,3±0,36	32,9±0,24	1,40	5,68	1,34
ОМ 11-3007 / ТР 12-115	48,6±0,11	38,5±0,28	27,8±0,19	-20,78	0,79	0,03
ОМ 11-3007 / Гольз	48,6±0,11	33,0±0,24	31,1±0,12	-32,10	-17,19	-0,78
ОМ 11-3007 / Пушкінський	37,2±0,27	40,4±0,17	42,2±0,24	-4,27	1,76	0,28
Скарб України / Abel	35,8±0,13	34,2±0,33	34,1±0,34	-4,47	-2,15	-0,88
ОМ 11-3007 / Самуель	37,2±0,27	37,6±0,18	38,3±0,29	-1,83	-0,40	-0,27
ОМ 11-3007 / Abel	30,0±0,16	39,3±0,34	34,5±0,24	2,08	3,83	2,23
ОМ 2803 / Марафон	35,4±0,23	37,0±0,27	34,1±0,21	7,25	14,73	2,11
ОМ 2803 / Abel	25,6±0,32	34,4±0,36	32,1±0,26	-2,82	-1,01	-0,54
ТР 12-115 / Вандроуник	25,6±0,32	30,0±0,18	32,1±0,18	-6,54	3,99	0,35
Гольз / ТР 12-115	39,9±0,44	38,7±0,27	30,6±0,16	-3,01	9,79	0,74
Марафон / Abel	37,9±0,37	41,0±0,28	40,7±0,22	0,74	4,33	1,21
Самуель / Percy Can	38,3±0,24	38,0±0,26	30,0±0,34	-0,78	11,27	0,93
Percy Can / Інєрмис	33,4±0,34	38,6±0,21	41,3±0,27	-6,54	3,35	0,32
Percy Can / Abel	45,2±0,26	43,1±0,34	40,7±0,18	-4,65	0,35	0,07

За рівнем прояву істинного та гіпотетичного гетерозису виділено гібридні комбінації – ОМ 11-3007 / Abel (2,24 % і 9,04 %), ОМ 2803 / Abel (1,27 % і 10,47 %) та Percy Can / Abel (6,27 % і 7,73 %) (табл. 1.5.15).

Успадкування за ознакою маса зерна з волоті відбувалося в рівних частках за типом наддомінування та проміжного успадкування (див. рис. 1.5.2). Гетерозис встановлено у 33,3 % гібридів першого покоління, при цьому позитивні значення як істинного, так і гіпотетичного гетерозису відзначалися в комбінаціях – ОМ 11-3007 / Самуель (1,59 % і 3,23 %), ОМ 11-3007 / Abel (3,23 % і 2,40 %), ТР 12-115 / Вандроуник (1,69 % і 3,27 %), Марафон / Abel (1,61 % і 2,44 %) (табл. 1.5.16).

В інших гібридних комбінаціях спостерігалось часткове позитивне домінування (20,0 %).

Таблиця 1.5.15

Успадкування кількості зерен з волоті у гібридів F₁
вівса голозерного, 2020 р.

Гібридні комбінації	P♀	F ₁	P♂	Ht, %	Hbt, %	hp
Скарб України / Б/н Рен Nuda	43,1±0,27	37,6±0,29	45,0±0,28	-16,44	-14,64	-6,79
ОМ 11-3007 / ТР 12-115	44,5±0,39	40,5±0,37	36,3±0,41	-8,99	0,25	0,02
ОМ 11-3007 / Гольз	48,6±0,14	47,0±0,28	46,4±0,27	-3,29	-1,05	-0,45
ОМ 11-3007 / Пушкинский	35,1±0,34	31,0±0,24	27,7±0,39	-11,68	-1,27	0,11
Скарб України / Abel	43,1±0,28	46,4±0,39	47,4±0,28	-2,11	2,54	0,53
ОМ 11-3007 / Самуель	35,1±0,19	36,5±0,27	36,9±0,18	-1,08	1,39	0,56
ОМ 11-3007 / Abel	35,1±0,37	41,0±0,21	40,1±0,29	2,24	9,04	1,36
ОМ 2803 / Марафон	39,5±0,28	41,0±0,26	44,8±0,48	-8,48	-2,73	-0,43
ОМ 2803 / Abel	39,5±0,16	48,0±0,34	47,4±0,34	1,27	10,47	1,15
ТР 12-115 / Вандроуник	42,3±0,27	38,5±0,25	39,9±0,38	-8,98	-6,33	-2,17
Гольз / ТР 12-115	37,3±0,27	41,2±0,31	42,2±0,27	-2,37	3,65	0,59
Марафон / Abel	32,7±0,24	33,0±0,37	35,7±0,12	-7,56	-3,51	-0,80
Самуель / Персу Сан	36,9±0,39	37,0±0,29	31,2±0,24	0,27	8,66	1,04
Персу Сан / Інєрмис	35,7±0,21	34,7±0,21	38,5±0,34	-9,87	-6,47	-1,71
Персу Сан / Abel	36,7±0,29	39,0±0,19	35,7±0,24	6,27	7,73	5,60

Таблиця 1.5.16

Успадкування маса зерна з волоті у гібридів F₁
вівса голозерного, 2020 р.

Гібридні комбінації	♀	F ₁	♂	Ht, %	Hbt, %	hp
Скарб України / Б/н Рен Nuda	1,14±0,12	1,10±0,19	0,90±0,18	-3,51	7,84	0,67
ОМ 11-3007 / ТР 12-115	1,22±0,21	1,22±0,16	1,18±0,12	0,00	1,84	1,00
ОМ 11-3007 / Гольз	1,22±0,18	1,19±0,12	1,12±0,16	-2,46	1,71	0,40
ОМ 11-3007 / Пушкинский	1,26±0,19	1,27±0,16	1,21±0,17	0,79	2,83	1,40
Скарб України / Abel	1,14±0,12	1,18±0,21	1,22±0,14	-3,28	0,13	0,04
ОМ 11-3007 / Самуель	1,26±0,19	1,28±0,14	1,22±0,17	1,59	3,23	2,00
ОМ 11-3007 / Abel	1,26±0,19	1,28±0,14	1,24±0,22	3,23	2,40	3,00
ОМ 2803 / Марафон	1,20±0,16	1,22±0,19	1,24±0,18	-1,61	0,00	0,00
ОМ 2803 / Abel	1,20±0,16	1,21±0,11	1,22±0,12	0,83	0,00	0,00
ТР 12-115 / Вандроуник	1,18±0,16	1,20±0,18	1,14±0,17	1,69	3,27	2,11
Гольз / ТР 12-115	1,18±0,14	1,21±0,19	1,23±0,14	-1,63	0,41	0,20
Марафон / Abel	1,22±0,19	1,26±0,17	1,24±0,12	1,61	2,44	3,00
Самуель / Персу Сан	1,22±0,12	1,28±0,19	1,31±0,18	-2,29	1,19	0,33
Персу Сан / Інєрмис	1,31±0,14	1,30±0,17	1,25±0,19	-0,76	1,56	0,67
Персу Сан / Abel	1,31±0,13	1,29±0,18	1,24±0,14	-1,53	1,18	0,43

Таким чином, за більшістю ознак продуктивності в гібридному поколінні F₁ встановлено, що проміжний тип успадкування мали 34,5 % від усіх досліджених комбінацій, у 29,3 % гібридних комбінацій було відмічено

позитивне наддомінування, 20,7 % – позитивне домінування, 8,6 % – негативне наддомінування і у 6,9 % було часткове від'ємне успадкування у з усіх досліджуваних ознак (Кравченко, 2023).

1.5.3.2 Прояв трансгресивної мінливості елементів продуктивності волоті у гібридів F₂ вівса голозерного

В науковій літературі накопичено багато досліджень з вивчення характеру успадкування та трансгресивної мінливості кількісних ознак пшениці, ячменю та жита (Нечепоренко & Орлов, 2019; Лозінський, 2021; Al-Bakry., 2021).

Так, Л.П Нечепоренко та С.Д. Орлов (2019), в своїх дослідженнях наголошували, що на перших етапах селекції особливу увагу необхідно зосередити на гібридних поколіннях, починаючи з F₂. Польські вчені А. Королюк та ін. (2022) встановили високий рівень мінливості ознак продуктивності волоті досліджуючи гібридні популяції F₂. В їх дослідженнях одержано селекційні лінії та сорти, які характеризувалися більш вираженими, в порівнянні з батьківськими компонентами, кількісними ознаками (Кравченко, 2023).

Проведений нами селекційно-генетичний аналіз характеру успадкованості, частоти та ступеня трансгресивної мінливості ознак продуктивності волоті F₂ вівса голозерного, дозволив виділити трансгресивні форми, в яких елементи продуктивності варіюють в широких межах Кравченко, 2023).

В наших дослідженнях за довжиною волоті прояв позитивної трансгресії виявлено у 80 % комбінацій F₂ (табл.1.5.16). Частота трансгресії варіювала від 4,55 % до 59,09 %, а ступінь трансгресії від 1,41 % до 15,49 %. В комбінаціях ОМ 11-3007 / Пушкинский, ТР 12-115 / Вандроуник і Гольз / ТР 12-115 – трансгресія була відсутня.

Виділено кращі гібридні популяції за проявом частоти і ступеня трансгресії – Самуель / Percy Can (Тч – 59,09 %, Тс –15,49 %), Скарб України / Abel (Тч – 40,91 %, Тс –10,53 %), Скарб України / Б/н Рен Nuda (Тч – 36,36 %, Тс –10,53 %).

Тс –8,95 %), ОМ 11-3007 / ТР 12-115 (Тч – 27,27 %, Тс –9,85 %), ОМ 2803 /Аbel (Тч – 31,82 %, Тс –8,37 %), Марафон /Аbel (Тч – 45,45 %, Тс –7,53 %), у яких коефіцієнт успадкованості в «широкому сенсі» становив від 0, 01 (Марафон /Аbel) до 0,51 (Самуель / Percy Can) (див. табл. 1.5.16).

За кількістю колосків у волоті позитивні трансгресії встановлено в усіх популяціях F₂ (табл. 1.5.17). Гібридна популяція Гольз / ТР 12-115 характеризувалась високим ступенем прояву коефіцієнту успадкованості (0,69), тоді як одинадцять популяцій – середнім ступенем (0,34–0,60) і три популяції – ОМ 11-3007 / Пушкинский, Скарб України / Б/н Рен Nuda, ОМ 2803 / Марафон – мали низький коефіцієнт успадкованості (0,14– 0,26). Частота прояву трансгресії варіювала в межах 4,50 % до 54,50%, а ступінь трансгресії – від 5,67 % до 26,49 %.

Таблиця 1.5.16

Коефіцієнт успадкованості, частота і ступінь трансгресії
за довжиною волоті у F₂ вівса голозерного, 2021 р.

Комбінації схрещування	♀	$\bar{X} \pm S_x$	♂	H ²	Тч, %	Тс, %
Скарб України /Б/н Рен Nuda	17,7	18,9±0,5	17,0	0,18	36,36	8,95
Скарб України / Аbel	17,7	18,6±0,7	17,2	0,42	36,36	10,53
ОМ 11-3007 / ТР 12-115	18,9	19,4±0,7	17,7	0,37	27,27	9,85
ОМ 11-3007 / Гольз	18,9	19,3±0,6	18,5	0,15	18,18	8,95
ОМ 11-3007/Пушкинский	18,9	18,88±0,5	18,6	0,00	-	-
ОМ 11-3007 /Самуель	18,9	19,8±0,5	19,1	0,15	31,82	1,48
ОМ 11-3007 / Аbel	18,0	19,6±0,6	17,2	0,28	40,91	6,90
ОМ 2803 / Марафон	18,1	18,9±0,7	15,6	0,28	22,73	4,93
ОМ 2803 /Аbel	18,1	20,0±0,6	17,2	0,24	31,82	8,37
ТР 12-115 / Вандроуник	17,7	17,6±0,4	17,1	0,00	-	-
Гольз / ТР 12-115	18,5	18,5±0,6	17,7	0,00	-	-
Марафон /Аbel	15,6	18,6±0,4	17,2	0,01	36,36	7,53
Самуель / Percy Can	19,1	21,4±0,9	19,7	0,51	54,55	15,49
Percy Can / Инермис	19,7	20,0±0,5	18,4	0,24	13,64	1,88
Percy Can / Аbel	19,7	19,7±0,5	17,2	0,08	4,55	0,00

За проявом частоти та ступеня трансгресії виділено кращі популяції: ОМ 2803 /Abel (Тч – 54,50 %, Тс – 24,88 %), Марафон /Abel (Тч – 50,0 %, Тс – 8,85 %), Самуель / Percy Can (Тч – 31,80 %, Тс – 26,49 %), ОМ 11-3007 / Пушкинский (Тч – 31,80 %, Тс – 13,33 %), ОМ 11-3007 /Самуель (Тч – 27,3 %, Тс – 20,75 %), Скарб України / Abel (Тч – 27,30 %, Тс – 15,84 %) (див. табл. 1.3.18).

Кількість зерен у кращих батьківських рослин коливалась в межах 37,5–52,5 шт. У гібридів F₂ даний показник був 49,5 – 64,0 зерен (табл. 1.5.18).

Таблиця 1.5.17

Коефіцієнт успадкованості, частота і ступінь трансгресії за кількістю колосків у волоті у F₂ вівса голозерного, 2021 р.

Комбінації схрещування	♀	F ₂ X±Sx	♂	H ²	Тч, %	Тс, %
Скарб України/Б/н Рен Nuda	37,8	41,0±1,8	33,6	0,18	18,20	4,46
Скарб України / Abel	37,8	39,2±2,3	36,7	0,48	27,30	15,84
ОМ 11-3007 / TP 12-115	37,8	38,4±1,8	31,3	0,36	22,75	6,09
ОМ 11-3007 / Гольз	37,8	38,5±2,5	37,1	0,38	27,30	12,68
ОМ 11-3007/Пушкинский	37,8	42,9±2,3	38,0	0,26	31,80	13,33
ОМ 11-3007 /Самуель	37,8	38,2±4,0	37,8	0,60	27,30	20,75
ОМ 11-3007 / Abel	37,8	39,3±1,8	36,7	0,34	22,30	8,43
ОМ 2803 / Марафон	36,2	39,7±2,1	34,4	0,14	18,20	10,07
ОМ 2803 /Abel	36,2	42,3±2,5	36,7	0,47	54,50	24,88
TP 12-115 / Вандроуник	31,3	39,7±1,8	36,4	0,39	13,60	5,67
Гольз / TP 12-115	37,1	38,3±4,1	31,3	0,69	22,70	23,17
Марафон /Abel	34,4	38,3±1,8	36,7	0,41	50,0	8,85
Самуель / Percy Can	37,8	40,8±4,6	32,8	0,54	31,80	26,49
Percy Can / Инермис	32,8	39,9±3,5	37,7	0,37	22,70	17,90
Percy Can / Abel	32,8	39,8±2,3	36,7	0,34	4,50	19,66

Позитивні трансгресії виявлено у всіх гібридних популяціях F₂. Коефіцієнт успадкованості в 67,6 %гібридів F₂ був середнім, з варіюванням від 0,34 до 0,64, інші – характеризувалися низьким значенням. Частота трансгресій коливалася в від 18,2 % в популяції Марафон /Abel до 77,27 % в популяції ОМ 2803 /Abel. Ступінь трансгресії за даною ознакою був 4,63–

40,15 %. Найвищий ступінь трансгресії спостерігався в популяціях: ОМ 11-3007 / Самуель (40,15 %), Гольз / ТР 12-115 (29,42), ОМ 2803 / Марафон (27,62 %), Скарб України / Б/н Рен Nuda (25,25 %), ОМ 2803 / Abel (22,85 %) (див. табл. 1.3.19).

Виділено гібридні популяції, які мають високий ступінь і частоту трансгресій за кількістю зерен з волоті – ОМ 2803 / Abel (Тч – 77,27 %, Тс – 22,85 %), Скарб України / Б/н Рен Nuda (Тч – 59,10 %, Тс – 25,25 %), ОМ 11-3007 / Гольз (Тч – 45,50 %, Тс – 17,15 %), ОМ 2803 / Марафон (Тч – 50,00 %, Тс – 27,62 %), ОМ 11-3007 / Abel (Тч – 50,00 %, Тс – 16,63 %), (Тч – 77,27 %, Тс – 22,85 %), (Тч – 77,27 %, Тс – 22,85 %) (див. табл. 1.5.18).

Таблиця 1.5.18

Коефіцієнт успадкованості, частота і ступінь трансгресії за кількістю зерен з волоті у F₂ вівса голозерного, 2021 р.

Комбінації схрещування	♀	F ₂ X±Sx	♂	H ²	Тч, %	Тс, %
Скарб України/Б/н Рен Nuda	41,6	54,2±2,8	46,2	0,52	59,10	25,25
Скарб України / Abel	41,6	54,9±2,2	52,5	0,39	27,30	5,66
ОМ 11-3007 / ТР 12-115	48,4	51,8±1,4	41,2	0,12	40,91	7,65
ОМ 11-3007 / Гольз	48,4	54,2±1,8	46,0	0,18	50,00	16,63
ОМ 11-3007/Пушкинский	48,4	53,33±2,4	46,2	0,51	54,60	18,55
ОМ 11-3007 /Самуель	48,4	58,3±3,7	46,7	0,64	50,00	40,15
ОМ 11-3007 / Abel	48,4	62,6±1,7	52,5	0,17	45,50	17,15
ОМ 2803 / Марафон	45,3	58,1±1,5	40,2	0,09	50,00	27,62
ОМ 2803 /Abel	45,3	62,6±1,6	52,5	0,28	77,27	22,85
ТР 12-115 / Вандроуник	41,2	49,5±2,3	47,8	0,40	40,90	8,07
Гольз / ТР 12-115	46,0	52,2±3,9	41,2	0,63	22,73	29,42
Марафон /Abel	40,2	48,6±2,7	52,5	0,44	18,20	4,63
Самуель / Percy Can	46,7	51,4±2,8	37,5	0,49	41,00	19,81
Percy Can / Инермис	37,5	54,1±25	50,5	0,50	36,40	17,64
Percy Can / Abel	37,5	56,2±28	52,5	0,46	31,80	14,24

Показник маса зерна з волоті у кращих батьківських компонентів варіював в межах 1,11 – 1,33 г. В гібридному поколінні F₂ цей показник був в межах 1,24

– 1,52 г. Аналіз середніх значень батьківських форм і популяцій F₂ показав наявність позитивної трансгресивної мінливості в усіх гібридних комбінаціях F₂ (табл. 1.5.19).

Таблиця 1.5.19

Коефіцієнт успадковуваності, частота і ступінь трансгресії за масою зерна з волоті у F₂ вівса голозерного, 2021 р.

Комбінації схрещування	F ₂		H ²	Tч, %	Tс, %	
	♀	X±Sx				♂
Скарб України/Б/н Рен Nuda	1,20	1,24±0,02	1,11	0,31	22,73	2,31
Скарб України / Abel	1,20	1,31±0,01	1,31	0,55	27,30	4,62
ОМ 11-3007 / TP 12-115	1,31	1,33±0,02	1,28	0,66	18,20	4,41
ОМ 11-3007 / Гольз	1,31	1,31±0,02	1,25	0,20	40,90	2,94
ОМ 11-3007/Пушкинский	1,31	1,32±0,02	1,25	0,65	31,80	2,94
ОМ 11-3007 /Самуель	1,31	1,40±0,03	1,30	0,72	54,55	11,76
ОМ 11-3007 / Abel	1,31	1,38±0,03	1,31	0,81	59,10	10,29
ОМ 2803 / Марафон	1,29	1,36±0,03	1,25	0,69	45,45	8,89
ОМ 2803 /Abel	1,29	1,39±0,04	1,31	0,88	36,40	11,76
TP 12-115 / Вандроуник	1,28	1,30±0,03	1,27	0,69	40,90	5,93
Гольз / TP 12-115	1,25	1,28±0,05	1,28	0,55	31,82	9,63
Марафон /Abel	1,25	1,42±0,04	1,31	0,76	63,64	19,97
Самуель / Percy Can	1,30	1,52±0,05	1,33	0,72	81,80	20,30
Percy Can / Инермис	1,33	1,38±0,05	1,25	0,81	72,73	18,12
Percy Can / Abel	1,33	1,49±0,06	1,31	0,88	68,20	25,36

В 10 гібридних популяціях коефіцієнт успадковуваності був високим – від 0,66 в популяції ОМ 11-3007 / TP 12-115 до 0,88 в популяціях ОМ 2803 /Abel, Percy Can / Abel. Високі значення коефіцієнта успадковуваності можуть свідчити про високу генотипову варіабельність за даною ознакою, що і обумовило досить високі значення коефіцієнту успадковуваності, частоти і ступеня трансгресії (див. табл. 1.3.20) (Кравченко, 2023).

Частота трансгресії становила від 18,20 % до 81,80 %. Ступінь трансгресії від 2,31 % до 25,36 %. Найбільш цінними для добору за масою зерна з волоті є популяції Самуель / Percy Can (Tч – 81,80 %, Tс – 20,30 %), Percy Can / Инермис

(Тч – 72,73 %, Тс – 18,12 %), Percy Can / Abel (Тч – 68,20 %, Тс – 25,36 %), Марафон /Abel (Тч – 63,64 %, Тс – 19,97 %) та ін. (див. табл. 1.3.20).

В результаті проведеного нами дослідження встановлено, що коефіцієнт успадкованості залежно від генотипу варіював від низького до високого, але за більшістю досліджуваних ознак вісва переважав середній показник. За всіма досліджуваними ознаками у гібридів вісва голозерного F₂ було виділено трансресії. За ступенем і частотою прояву позитивної трансресії виділено кращі гібридні популяції F₂: за довжиною волоті гібридні комбінації –Самуель / Percy Can, Скарб України / Abel, Скарб України / Б/н Рен Nuda, ОМ 11-3007 / TP 12-115, ОМ 2803 /Abel та Марафон /Abel; за кількістю колосків в волоті – ОМ 2803 /Abel, Марафон /Abel, Самуель / Percy Can, ОМ 11-3007 / Пушкінський, ОМ 11-3007 /Самуель та Скарб України / Abel; за ознакою кількості зерен з волоті – ОМ 2803 /Abel, Скарб України / Б/н Рен Nuda, ОМ 11-3007 / Гольз, ОМ 2803 / Марафон та ОМ 11-3007 / Abel; за масою зерна з волоті – Самуель / Percy Can, Percy Can / Інермис, Percy Can / Abel та Марафон /Abel (Кравченко, 2023).

1.5.3.3 Добір трансресивних форм вісва голозерного в F₂ з використанням багатомірної статистики

З метою виділення кращих рослин з гібридів F₂ нами було проведено кластерний аналіз методом К-середніх. До аналізу залучено батьківські форми вісва голозерного та гібридні рослини F₂, які характеризувались проявом трансресій за окремими ознаками продуктивності або їх комплексом (Кравченко, 2023).

В результаті проведеного аналізу було виділено п'ять кластерів гібридів F₂ та батьківських компонентів, які відрізнялися за рівнем прояву досліджуваних ознак продуктивності волоті (табл. 1.5.20).

За продуктивністю, яку можна оцінити за масою зерна з волоті, трансресивні рослини F₂ та батьківські форми всіх виділених кластерів практично не мали різниці (маса зерна з волоті становила 1,32–1,98 г). В перший і другий кластери увійшли зразки, які мали висоту рослин 86,3 см та

83,2 см, і нами розцінювались як низькорослі, мали довгу волоть – 19,5 см і 18,0 см та середній рівень кількості сформованих колосків у волоті – 43,5шт і 35,6 шт. При цьому, між даними кластерами спостерігалась суттєва різниця за показниками кількості зерен з волоті та масою 1000 зерен. Рослини першого кластеру мали високу кількість зерен з волоті – 61,0 шт, але низьку масу 1000 зерен – 22,6 г, тоді як гібридні рослини F₂ і батьківські зразки другого кластеру, навпаки, характеризувались меншою кількістю зерен з волоті – 47,9 шт і високою масою 1000 зерен – 27,6 г (див. табл. 1.5.20).

Таблиця 1.5.20

Середні значення ознак продуктивності для кластерів гібридів F₂ та батьківських форм вівса голозерного, 2021 р.

Ознаки	Кластери				
	1	2	3	4	5
Висота рослини, см	86,3	83,2	102,1	96,6	66,9
Довжина волоті, см	19,5	18,0	21,3	19,4	17,3
К-ть колосків у волоті, шт	43,5	35,6	50,4	34,7	34,9
К-ть зерен з волоті, шт	61,0	47,9	65,3	48,4	51,7
Маса зерна з волоті, г	1,37	1,32	1,37	1,38	1,36
Маса 1000 зерен, г	22,6	27,6	21,3	28,8	26,5

Рослини F₂, які об'єдналися у третьому кластері можна охарактеризувати як високорослі з довгою, добре озерненою волоттю, але з дуже дрібним зерном. Висота рослин становила 102,1 см, довжини волоті – 21,3 см, кількість колосків та зерен з волоті – 50,4 й 65,3 шт, маса зерна з волоті – 1,37 г та масу 1000 зерен – 21,3 г (див. табл. 1.5.20).

Батьківські форми та гібридні рослини F₂, що увійшли до четвертого і п'ятого кластерів мали подібний рівень розвитку ознак продуктивності волоті – довжини волоті, кількості колосків й зерен з волоті, маси зерна з волоті та його крупності, але суттєво відрізняються за висотою рослини. Таким чином, четвертий кластер можна умовно віднести до високорослого типу, а п'ятий до короткостеблового (висота рослини в середньому становила 96,6 та 66,9 см, відповідно) (див. табл. 1.5.20).

Висновки

1. На основі структурного аналізу нами встановлено відмінності між різними генотипами вівса голозерного за основними ознаками продуктивності та виділено джерела цінних селекційних ознак для селекції вівса голозерного на продуктивність:

– за довжиною волоті – зразки TP 12-115, Jakub, Соломон, Litovskij Nadij, Bai Jan 2, AC Percy, Сибирский голозерный, Инермис, Пушкинский, Вятский, Баге, Алдан, Муром, Помор, Гаврош, Офеня, Тарский голозерный, Голец;

– за кількістю сформованих колосків у волоті – Abel, Bai Jan 2, Тюменский голозерный, Бекас, Багет, Вировец, Алдан, Тарский голозерный, Помор, Голец;

– за кількістю зерен з волоті – OM 11-3007/3, Б/н РЕН nuda 039605, Abel, Самуель, Соломон, Вандроуник, Марафон, Гольз, Сибирский голозерный, Пушкинский, Вятский, Аграмак, Бекас, Алдан, Муром, Офеня;

– за масою зерна з волоті – Abel, AC Percy, Boudrais, Пушкинский, Аграмак, Бекас, Вировец, Алдан;

– за масою 1000 зерен – AC Percy, Королёк, Левша.

2. Виділено високоурожайні зразки – OM 11-3007/3, Abel, Соломон, AC Percy і Boudrais, Марафон, Валдин 765, Вятский, Муром, Вировец, Бекас, Аграмак, Алдан.

3. Аналіз кореляційних зв'язків врожайності з ознаками продуктивності волоті виявив достовірний сильний зв'язок залежності з масою зерна з волоті і середній – з кількістю зерна з волоті, тому при селекції на високу продуктивність слід звертати увагу на дані ознаки.

4. За результатами кластерного аналізу К-середніх зразки було розподілено на чотири кластери. Виділено зразки, які належали до другого кластеру: OM 11-3007/3, Abel, Соломон, Самуель, AC Percy, Гольз, Сибирский голозерный, Пушкинский, Аграмак, Бекас, Вировец, Алдан, Муром, Офеня, які характеризувались високими показниками елементів продуктивності, таких як: кількість зерен з волоті, маса зерна з волоті і маса 1000 зерен.

5. На основі проведеного селекційно-генетичного аналізу в гібридному поколінні F1 за ознаками «довжина волоті» (33,3 % досліджуваних гібридних комбінацій) та «кількість колосків у волоті» (40 % досліджуваних гібридних комбінацій) встановлено переважно проміжне успадкування. Тоді як, за ознаками «кількість зерен з волоті» (26,7 %) та «маса зерна з волоті» (33,3 %) – в рівних частках спостерігалось, як позитивне наддомінування, так і проміжний тип успадкування.

6. Виділено гібридні комбінації, в яких за окремими ознаками продуктивності та за їх комплексом спостерігався позитивний істинний і гіпотетичний гетерозис:

- ОМ 11-3007 / Abel – за всіма досліджуваними ознаками;
- ОМ 2803 / Abel – за ознаками «довжина волоті» та «кількість колосків у волоті»;
- Самуель / Percy Cap – за ознакою «довжина волоті»;
- Скарб України / Б/н Рен Nuda – за ознакою «кількість колосків у волоті»;
- ОМ 2803 / Марафон Percy Cap / Abel – за ознакою «кількість зерен з волоті»;
- ОМ 11-3007 / Самуель, Марафон / Abel, TP 12-115 / Вандроуник – за ознакою «маса зерна з волоті»;

7. В результаті дослідження у поколінні F2 за ознаками продуктивності волоті спостерігаються відмінності за величиною коефіцієнта успадкованості в «широкому сенсі», що дає можливість подальшого індивідуального добору в розщеплюваних поколіннях трансгресивних генотипів.

За ознакою «довжина волоті» в 9 комбінаціях спостерігалось низьке значення коефіцієнта успадкованості H^2 (0,01–0,28) і в 3 комбінаціях – середнє (0,37–0,50).

За ознакою «кількість колосків у волоті» в 3 комбінаціях спостерігалось низьке значення коефіцієнта успадкованості H^2 (0,14–0,26) і в 12 комбінаціях – середнє (0,34–0,60).

За ознакою «кількість зерен з волоті» в 5 комбінаціях спостерігалось низьке значення коефіцієнта успадкованості H^2 (0,09–0,28) і в 7 комбінаціях – середнє (0,39–0,64).

Найбільшою успадкованістю характеризувався ознака «маса зерна з волоті». Так, за даною ознакою в 2 гібридних популяціях спостерігалось низьке значення коефіцієнта успадкованості H^2 (0,20–0,31), в 1 комбінації – середнє (0,55) і в 10 – високе (0,66–0,88). Це дає можливість прогнозувати, що у виділених гібридних популяціях можливий відбір трансгресивних генотипів з високою продуктивністю вже в F3.

8. Виділено кращі гібридні популяції F2 за ступенем і частотою прояву позитивної трансгресії:

– Самуель / Percy Cap та Марафон /Abel – за довжиною волоті, кількістю колосків у волоті та масою зерна з волоті;

– OM 2803 /Abel – за довжиною волоті, кількістю колосків у волоті та кількістю зерен з волоті;

– Скарб України / Abel, Марафон /Abel – за довжиною волоті та за кількістю колосків у волоті;

– Скарб України / Б/н Рен Nuda – за довжиною волоті та кількістю зерен з волоті.

9. З метою добору кращих рослин з гібридних популяцій F₂ нами був проведений кластерний аналіз методом К-середніх. В результаті було виділено п'ять кластерів гібридів F2 та батьківських форм, які суттєво відрізнялися за рівнем прояву ознак продуктивності волоті.

Список використаних джерел

Білявська, Л.Г., Рибальченко, А.М. (2018). Формування насіннєвої продуктивності у колекційних зразків сої в умовах Лісостепу України. *Вісник Полтавської державної аграрної академії*. 3. С. 87–94.

Білявська, Л.Г., Рибальченко, А.М. (2020). Класифікація сортів сої за господарськими ознаками з допомогою кластерного аналізу. *Збірник наукових праць «Агробіологія»*. 2. С. 7–15.

Буняк, О.І. (2019). Адаптивність голозерних сортів вівса носівської селекції за основними цінними господарськими ознаками. *Миронівський вісник*. 9. 5–10. DOI: <https://doi.org/10.31073/mvis201909-01>

Волкодав, В. В. (2000). Методика державного сортовипробування сільськогосподарських культур. Київ : Державна комісія України по випробуванню та охороні сортів рослин. 100 с

Волощук, О.П., & Лісова, Ю.А. (2021). Особливості голозерних і плівчастих генотипів в селекції на підвищення продуктивності та адаптивного потенціалу вівса. *Sciences of Europe*. 66. 3–12.

Генетичні закономірності селекції ячменю ярого: наукове видання / [М. Р. Козаченко (глави I-V), О. Є. Важеніна (глава II, IV, V), О. Г. Наумов (глава III, V), Н. І. Васько (глави I, V), П. М. Солонечний (глава I, V)], О. В. Солонечна (глава V): за ред. М. Р. Козаченка / НААН України, Ін-т рослинництва ім. В. Я. Юр'єва. Х., 2016. 458 с.

Гопцій, Т.І. & Кравченко, А.І. (2023). Генетичний потенціал та рівень його реалізації у сортів і ліній вівса голозерного в східній частині лівобережного Лісостепу України. *Таврійський науковий вісник. Серія «Землеробство, рослинництво, овочівництво та багтанництво»*. 129. 38–46. DOI <https://doi.org/10.32851/2226-0099.2023.129.6>

Іваницький, Г., Целень, Б., Ганзенко, В., & Радченко, Н. (2021). Перспективність використання голозерного вівса в дієтичних продуктах без глютену. Експериментальне дослідження зміни структури зерна в процесі

екструзійної обробки. Scientific Works, 85(1), 21-27. DOI: <https://doi.org/10.15673/swonaft.v85i1.2063>

Клімова, О. Є. (2014). Кластерний аналіз рекомбінантних ліній кукурудзи цукрової за сукупністю селекційних ознак. *Бюлетень Інституту сільського господарства степової зони НААН України*. (7). 56-62.

Компанець, К.В., & Козаченко, М.Р. (2017). Успадкування продуктивності та її структурних елементів у F1 гібридів ячменю ярого. *Генетичні ресурси рослин*. 43–55.

Кравченко, А.І. (2021). Вирощування та перспективи селекційного поліпшення вівса голозерного в Україні. *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія «Агрономія і біологія»*. 4 (46). 16–24. DOI: <https://doi.org/10.32845/agrobio.2021.4>

Кравченко, А.І. (2023). Вихідний матеріал в селекції вівса голозерного напродуктивність волоті в східній частині Лівобережного Лісостепу України. Дис. на здобуття ступеня доктора філософії. Харків. 2023. 195 с.

Кравченко, А.І. (2023). Мінливість елементів продуктивності та врожайності вівса голозерного в умовах Лісостепу України. *Таврійський науковий вісник. Серія «Землеробство, рослинництво, овочівництво та баштанництво»*. 126. 60–67. DOI <https://doi.org/10.32851/2226-0099.2022.126.9>

Кравченко, А.І. (2023). Особливості успадкування ознак продуктивності волоті гібридами F1 вівса голозерного. *Зрошуване землеробство*. 79. 93–99. DOI <https://doi.org/10.32848/0135-2369.2023.79.13>

Кравченко, А.І. (2023). Характеристика колекційних зразків вівса голозерного в східній частині лівобережного Лісостепу України. *Подільський вісник: «Сільське господарство, техніка, економіка»*. 1 (38). 78–83. DOI: <https://doi.org/10.37406/2706-9052-2023-1.11>

Лісова, Ю.А. (2015). Мінливість і кореляція компонентних ознак продуктивності та якості зерна у голозерних генотипів вівса. *Передгірне та гірське землеробство і тваринництво*. 58. 70–78. <https://doi.org/10.31867/2523-4544/0152>

Літун, П. П., Кириченко, В. В., Петренкова, В. П., & Коломацька, В. П. (2009). Системний аналіз в селекції польових культур. Харків.: Магда. 351 с.

Лозінський, М.В., Устинова, Г.Л., Гуцалюк, Н.В., Крицька, М.О., Прелипов, Р.А., & Бакуменко, О.М. (2021). Трансгресивна мінливість кількості зерен головного колосу у популяціях F2 за гібридизації різних за скоростиглістю сортів пшениці м'якої озимої. *Агробіологія*. 2. 95–105. DOI: 10.33245/2310-9270-2021-167-2-95-105

Люта, Ю.О., & Кобиліна, Н.О. (2016). Успадкування основних кількісних ознак гібридів томата першого покоління. *Зрошуване землеробство*. 65. 148–151.

Манзюк, В.Т., Козаченко, М.Р., Васько, О.В., Білинська, Н.І., Наумов, О.Г. & Весна, С.В. (2008). Напрями і результати досліджень з селекції ярого ячменю. *Селекція польових культур: Збірник наукових праць*. –Х., IP ім. В. Я. Юр'єва. 151–192.

Марухняк, А. Я., Терлецька, М. І. & Пурдяк, Л. С. (2019). Кластерний розподіл генотипів вівса за екологічною адаптивністю кількісних ознак продуктивності. *Передгірне та гірське землеробство і тваринництво*. 65. 77–90.

Нечепоренко, Л.П. & Орлов, С.Д. (2019). Селекційна цінність ліній і сортозразків вівса посівного (*Avena sativa* L.). *Зернові культури*. 3(1), 18–25. DOI <https://doi.org/10.31867/2523-4544/0055>

Пушак, В. І., Ільчук, Р. В., & Марухняк, Г. І. (2021). Кластерний аналіз зразків ярих зернових культур (овес, ярий ячмінь) за ознакою «врожайність зерна». *Передгірне та гірське землеробство і тваринництво*. 89–103. DOI: 10.32636/01308521.2021-(69)-6

Соц, С.М., Шутенко, Є. І., & Кустов, І.О. (2011). Голозерний овес–перспективна сировина для круп'яної промисловості. *Зернові продукти і комбікорми*. (4). 7–8.

Тищенко, В. Н., & Панченко, П. М. (2008). Использование кластерного анализа для идентификации и отбора высокопродуктивных генотипов озимой

пшеницы в процессе селекции. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2. 270-278.

Ala, A.Ya. (1976). Genetics of quantitative traits of soy. *Scientific and Technical Bulletin*. 5. 6-23

Al-Bakry, M.R.I. (2021). Novel transgressive segregation in bread wheat. *Egyptian Journal of Genetics And Cytology*. 50 (2). 11–138

Beil, G. M., & Atkins, R. E. (1965). Inheritance of quantitative characters in grain sorgum. *Iowa State Journal*. 39. 3.

Fonseca, S., & Patterson, F.L. (1968). Hybrid vigor in a seven parent diallel cross in common winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Crop Science*. 8 (1), 85–88.

Griffing, B. (1950). Analysis of quantitative gene-action by constant parent regression and related techniques. *Genetics*. 35. 303–321.

Hale, R., Reich, P., Daniel, T., Lake, P.S. & Cavagnaro, T.R. (2014). Scales that matter: guiding effective monitoring of soil properties in restored riparian zones. *Geoderma*, 228–229, 173–181. Doi: 10.1016/j.geoderma.2013.09.019.

Köse, Ö. E., Mut, Z., & Akay, H. (2021). Assessment of grain yield and quality traits of diverse oat (*Avena sativa* L.) *Genotypes. Annali Di Botanica*. 55–66.

Koroluk, A., Sowa, S., & Paczos-Grzęda, E. (2022). Characteristics of progenies derived from bidirectional *Avena sativa* L. and *Avena fatua* L. *Crosses. Agriculture*. 12(11). 1758. doi: 10.3390/agriculture12111758.

Kravchenko, A., Hoptsii, T., Kyrychenko, V., Hudym, O., & Chuiko, D. (2023). Transgressive variation in productivity traits in F₂ naked oat hybrids. *Scientific Horizons*. 26 (8). 23–32.

Leszczyńska, D. (2002). Uprawa owsa nieoplewionego – stan obecny i przyszłość. *Pam. Pul.* 130. P. 463–469.

Mahmud, V.S., & Kramer, H.H. (1951). Segregation for yield, height and maturity following soybean cross. *Agronomy journal*. 12. 303–321.

Marin, D. I., Bolohan, C., Oprea, C. A., & Leonard, I. L. I. E. (2016). Influence of sowing period and fertilization on the naked oat crop grown in the Ilfov county. *Agrolife Scientific Journal*. 5(1). 127–130.

Marshall, W. E., & Wadsworth, J. I. (1994). Rice science and technology. *Food Science and Technology*. 59. 121.

Mathews, R., Kamil, A., & Chu, Y.F. (2020). Global review of heart health claims for oat beta-glucan products, *Nutrition Reviews*. 78. 78–97. <https://doi.org/10.1093/nutrit/nuz069>

Matzinger, D.F., Mannand, T.J., & Cockerham, C.C. (1962). Diallel cross in *Nicotiana tabacum*. *Crop Science*. 2. 228–286.

Mazer, K., & Dzinks, Dzh. Biometricheskaja genetika [Biometric genetics]. Moskva. 1985.

Moudry, J. (1998). The quality of naked oat. *Cereals for human health and preventive nutrition*. Session I. 91–95.

Singh, H., Sharma, S. N., & Sain, R. S. (2004). Heterosis studies for yield and its components in bread wheat over environments. *Hereditas*. 141. 106–114.

Tinker, N. A., Wight, C. P., Bekele, W. A., Yan, W., Jellen, E. N., Renhuldt, N. T. & Mascher, M. (2022). Genome analysis in *Avena sativa* reveals hidden breeding barriers and opportunities for oat improvement. *Communications Biology*, 5(1). 474. DOI: <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03256-5>

Voskresenskaia, G.S., & Shpota, V.I. (1967). Transgression of Brassica traits and a method for quantifying this phenomenon. Reports of VASKHNIL. 7. 18-20.

Zhuchenko, A.A. (1980). Ecological genetics of cultivated plants (adaptation, recombination, agrobiocenosis). Kishinev: Shtiintsa

РОЗДІЛ 2

ГЕНЕТИКА, СЕЛЕКЦІЯ І НАСІННИЦТВО СОНЯШНИКУ

Д. В. Чуйко доктор філософії, В. О. Михайленко к.с-г.н., доцент

Сільське господарство має важливе значення для економічного розвитку України та забезпечує продовольчу безпеку населення багатьох європейських країн. Соняшник є важливою сільськогосподарською олійною культурою для Європи, Азії, Південної та Північної Америки, а також Австралії. Селекція соняшника, як і будь-якої іншої культури постійно розвивається і не може зупинитися через зміни клімату, утворення більш агресивних рас хвороб та шкідників (Чуйко, 2021).

Реалізація та перероблювання продукції насіння соняшнику відіграє важливу роль для розвитку економіки та продовольчої безпеки усього світу, а його олія є основою раціону багатьох людей (Ören & Çelik, 2019; Kazemi Afshar & Çelen, 2021; Kutishcheva et al., 2021). Згідно з даними міжнародної організації Food and Agriculture Organization (FAO) виробництво насіння соняшнику за останні 30 років виросло більше ніж у двічі з 22,0 млн.т. у 1992 році, до 56,7 млн.т. у 2023 році. Можливістю такого стрімкого зростання виробництва насіння соняшнику у більшості стало збільшення саме посівних площ під даною культурою. Втім, розвиток світової селекції соняшнику в останні десятиріччя дозволив створити і впровадити у виробництво високопродуктивні гетерозисні гібриди та суттєво підвищити вміст олії в насінні майже на 10 %.

Helianthus annuus L. є одним з 67 видів з роду *Helianthus*, який культивують у світі для потреб людини, інший вид *H. tuberosus* L. вирощується на обмеженій території для виготовлення кормів тваринам та рідше – для продовольства. Всі представники виду *Helianthus annuus* L. демонструють геліотропізм, тобто здатність рослин приймати певне положення під впливом сонячного світла. Цей щоденний рух соняшника виникає в результаті моторних клітин у гнучкому сегменті стебла, розташованому під кошиком. Ці клітини

збільшуються або стискаються відповідно до тургорного тиску води проти клітинних стінок. *H. annuus* має диплоїдний набір хромосом ($2n=34$), також відомі тетраплоїдні та гексаплоїдні представники даного роду (Чуйко, 2021).

Проблеми селекції соняшнику характеризуються, з одного боку, високою економічною ефективністю його вирощування, з іншого, – сильною сприйнятливістю культури до ураження різними хворобами та шкідниками. Саме названі розбіжності протягом довгого періоду роботи з цією культурою стимулювали розробку ефективних селекційних програм, що передбачають, перш за все, селекцію на групову стійкість до основних захворювань та шкідників, а також на підвищення урожайності та олійності насіння (Петренко та ін., 2012)

Селекція соняшнику ведеться більше ніж за 30 напрямками. Серед них найважливіші: урожайність, скоростиглість, стійкість до збудників хвороб та шкідників, високий вміст жиру, якість жиру, технологічність та адаптивність (Кириченко та ін., 2010; Чуйко, 2021).

Для успішної селекційної роботи зі створення високопродуктивних гібридів соняшнику необхідно чітко вивчити вплив інбредної депресії на продуктивність самозапилених ліній у кожному інбредному поколінні. Вивчення цієї проблеми стає ще більш важливим на фоні збільшення кількості гібридів соняшнику, впроваджених у виробництво (Чуйко, 2021).

Важливим методом при створенні нових батьківських компонентів є використання штучного мутагенезу, як основного фактора збільшення прояву генетичної мінливості, за допомогою якого було отримано нові генотипи рослин зі зміненими кількісними та якісними ознаками (Dimitrijevic & Horn, 2018). Зокрема успішним виявилось застосування даного методу для покращення якісного складу олії соняшнику з підвищення олеїнової кислоти з отриманням мутації FAD2-1 (Zambelli et al., 2015), лінії Первенець, що стала основою у подальшому розвитку високоолеїнового соняшнику та створення нового вихідного матеріалу з новими морфологічними особливостями (Alberio et al., 2018; Soldatov, 1976; Vasko & Kyrychenko, 2019).

2.1. Індукований мутагенез у селекції соняшнику

Століттями люди спостерігали за спонтанною появою нових форм у живій природі. Однак вперше думку про природу різких змін організмів висловив французький біолог Saint-Hilaire (1830). Через певний час Darwin (1859) пояснив різкі зміни квіткових форм троянд і хризантем, опушеність персика, Kölliker (1864) розвинув гіпотезу гетерогенного розмноження, Mivart (1871) висловив припущення про стрибкоподібне видоутворення, а Korzhinskii (1899) розвинув гіпотезу гетерогенезису. Нарешті, De Vries, H. (1910) розробив мутаційну теорію.

Фактично, Korzhinskii (1899) вважається основним творцем теорії мутаційної мінливості. У своїй книзі «Гетерогенезис та еволюція» він висловлював схожі погляди, які раніше висунув Kölliker (1864). Однак, історично утвердився факт, що автором мутаційної теорії вважається голландський ботанік De Vries (1910). У своїй книзі «Мутаційна теорія», опублікованій у 1901 р., він посилається на Korzhinskii (1899) та детально розглядає його теорію. Також, De Vries (1910) вперше запропонував термін «мутація» під час опису явища спадкової мінливості.

Мутації – зміни у генах та хромосомах, що спричиняють появу нових корисних ознак та особливостей організму, які раніше не були характерними для нього. Організми, які з'являються у результаті мутацій, називаються мутанти. Гени, що природним чином існують у вихідних формах організмів, називаються дикими типами, у той час, як ті, що виникають внаслідок мутацій, вважаються мутантними. Фактори, які спричиняють мутації, називаються мутагенами, а процес появи мутацій, якщо це відбувається під впливом природних факторів – спонтанним мутагенезом, під дією штучних чинників – індукованим мутагенезом.

Мутації вважаються основним джерелом спадкової мінливості та є одним із факторів, що сприяють еволюції організмів. Більшість мутацій можуть бути шкідливими для рослин, оскільки зменшують адаптивність до умов середовища. Однак, під впливом певних змін у середовищі існування нейтральні мутації можуть стати корисними.

Види мутагенезу. Природний (спонтанний) мутагенез відбувається у результаті впливу зовнішніх чинників середовища або фізіолого-біохімічних змін у живому організмі без активного втручання людини. Цей процес має значний вплив на створення цінних сучасних сортів та гібридів культурних рослин, однак через низьку частоту спонтанного мутування та труднощі ідентифікації змінених форм, він не може служити основою сучасної селекції. Штучний (індукований) мутагенез виникає під дією різних фізичних або хімічних чинників з метою цілеспрямованого отримання мутацій. Цей метод підвищує частоту мутаційних змін у сотні разів та збільшує можливості виявлення та добору мутантів з цінними господарськими ознаками та властивостями (Кириченко et al., 2017).

Зазвичай, хімічні та фізичні мутагенні чинники, навіть при високій частоті, мають низьку специфічність. Індукований мутагенез залежить від дози та концентрації чинника (мутагенна), тривалості його дії, наявності систем репарації пошкодження у генетичному матеріалі (ДНК), а також відповідності мутацій конкретним умовам середовища (адаптивні мутації). Мутагенез може проявлятися відразу після дії чинника або із затримкою у часі, що може тривати навіть кілька поколінь (рис. 2.1.1).

Експериментальне, контрольоване людиною, індукування спадкових змін у рослин відкриває широкі перспективи для створення та розширення вихідного матеріалу у селекції сільськогосподарських культур.

Відтоді, як Watson & Crick (1953) розшифрували будову молекули ДНК, описали механізм реплікації та систему запису генетичної інформації та тим самим висвітлили генетичну природу мутацій, стало очевидним, що першопричиною виникнення будь-якої мутації є порушення структури ДНК, які в процесі клітинного метаболізму можуть переростати в істинні мутації або репаруватися і відновлюватися до початкового стану.

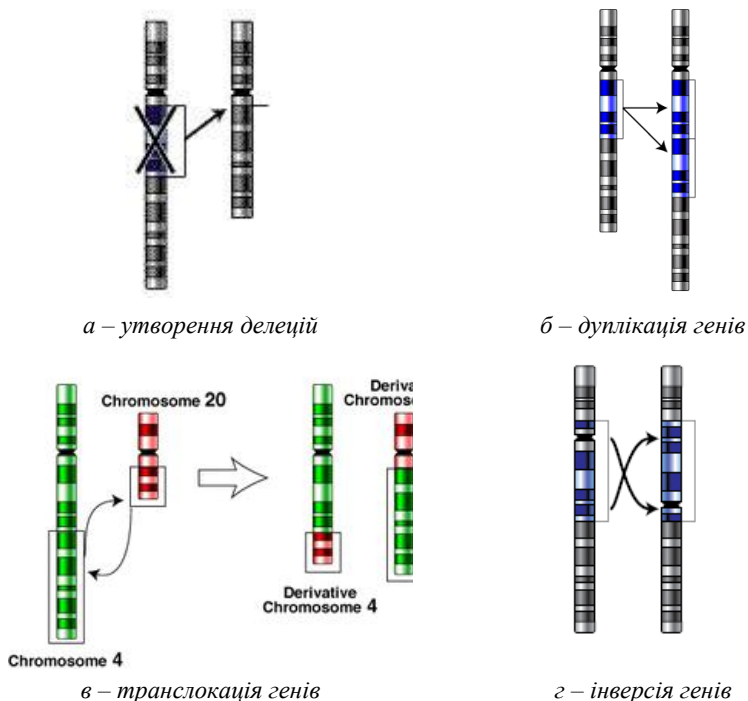


Рис. 2.1.1 Схеми виникнення мутацій

Первинні порушення індуковані у спадкових механізмах організму, впливом природних або штучних факторів, можуть обумовлювати появу двох типів мутацій – точкових (порушення у вихідних структурах молекули ДНК) і хромосомних (якісні або кількісні зміни у хромосомних системах клітин) (Olsen et al., 1993).

У випадку якщо первинні порушення структури молекули ДНК не репаруються до вихідного стану, ініціюється процес виникнення генних (точкових) мутацій. До таких порушень відносять: заміну пар азотистих основ (трансверсії); включення додаткових комплементарних пар нуклеотидів (дуплікації); випадання пар нуклеотидів із будови молекули ДНК (делеції); поворот пар нуклеотидів на 180° (інверсії) тощо.

Первинні порушення цілісності ДНК можуть закінчуватися розривом хромосоми, у такому випадку відкриті кінці хромосомних ниток здатні об'єднуватися до вихідного стану, або утворювати нові комбінації. За таким механізмом, виникають хромосомні мутації, для яких характерний широкий морфологічний та структурний прояв (Малюта, 2007).

Мутації можуть зачіпати будь-який структурний елемент нуклеотиду: молекулу дезоксирибози, фосфат або азотисту основу. Наприклад, дезоксирибоза – єдина група цукрів у ДНК, проте не варто виключати можливість випадкового приєднання окремих молекул рибози до складу ДНК. У таких випадках фосфат та азотиста основа, що входять до складу рибонуклеотиду можуть не відрізнитися від тих, що входять до складу дидоксирибонуклеотидів. Фосфорна кислота, що входить до складу ДНК і РНК, може містити замість нормального атома фосфору радіоактивний ³²P.

Порушення структури молекули ДНК, індуковані різними видами опромінення, можуть зачіпати фосфодієфірні, цукрово-фосфатні, глікозильні та ін. хімічні зв'язки, що призводить до виникнення одно- або двониткових розривів, а також руйнування азотистих основ. Наприклад, при опроміненні сухого насіння, азотисті основи молекули ДНК, можуть трансформуватися у радикали тиміну, гуаніну, які виявляються досить стабільними у сухому стані та досить реактивними при зволоженні насіння (Berezina & Kaushanskiy, 1964).

Алкілюючі сполуки (типу ДМС), є джерелом для введення у молекули реагуючих з ними радикалів метилу (CH₃), етилу (C₂H₅) та ін., тим самим забезпечуючи реакцію алкілювання. Для них характерний широкий спектр мутагенної дії та здатність індукувати прості й складні заміщення, розриви у молекулі ДНК. Алкілюванню піддаються всі азотисті основи, залишок фосфорної кислоти й навіть залишок дезоксирибози. Найчастішим наслідком алкілювання є випадання із ланцюга молекули ДНК пуринових основ, що призводить до утворення пустот у відповідних точках молекули. Очевидно, що механізм мутагенезу при алкілюванні основ ДНК, пов'язаний з порушенням точності авторепродукції молекули ДНК (Soldatov, 1976).

Всі ці процеси, врешті рещт, призводять до зміни структури молекули ДНК, що проявляється у вигляді мутацій, частина з яких може мати летальний характер. При цьому багато мутаційних змін виявляються життєздатними та надалі інтегруються у процес генної перекомбінації, проявляючись у вигляді функціональних або морфологічних змін організму у складі якого вони виникли (Lacombe & Bervillé, 2001).

Індукований мутагенез поряд з гібридизацією, на сьогодні є провідним методом швидкого одержання нових форм сільськогосподарських культур. Успішне застосування цих методів здебільшого залежить від наявності та різноманіття вихідного селекційного матеріалу, а індукування мутацій є одним зі швидких та ефективних методів його створення (Сорока, 2013).

Головне значення індукованого мутагенезу визначається розв'язання задач, які неможливо або складно реалізувати за допомогою традиційних методів селекції. Ключовим моментом успішного застосування цього методу є вибір виду та способу мутагенного впливу, а також ефективної концентрації (дозы) та експозиції, оскільки ці фактори мають прямиий вплив на частоту та спектр виникнення мутацій. Крім того, актуальним є пошук нових мутагенів, які б мали меншу шкодочинну дію на летальність рослинного організму у комбінації з високим рівнем мутабільності (Cvejić & Vado, 2009).

Ключовим методом ідентифікації та оцінки ступеню мутагенного впливу на організм є цитологічний аналіз хромосомних аберацій, ефективність використання якого не втрачає актуальності поряд із відкриттям нових хімічних та фізичних мутагенів, ефективність яких потребує підтвердження на клітинному рівні. У даному розділі узагальнено дослідження із застосування хімічного та фізичного мутагенезу, на прикладі нових гомозиготних самозапилених ліній створених на кафедрі генетики, селекції та насінництва, викладено методичні рекомендації, одержані на основі власних досліджень, щодо особливостей застосування індукованого мутагенезу у селекції соняшнику, обґрунтовано методику індукування, виявлення та класифікації

мутацій, а також перспективи подальшого використання одержаного вихідного матеріалу.

Індукований мутагенез дає змогу, за короткий термін, створити новий вихідний матеріал для селекції з модифікованими морфологічними і фізіологічними ознаками та біохімічними показниками, а також штучно збільшити частоту і розширити спектр виникнення оригінальних мутацій.

Отже, штучне індукування мутацій є ефективним способом розширення генотипового різноманіття соняшнику, яке, своєю чергою служить вихідним матеріалом у селекційній практиці цієї культури. Для отримання штучних мутацій у соняшнику використовують радіаційне опромінення та хімічні мутагени (Vasko & Kurychenko, 2019).

До найбільш сильних хімічних мутагенів (супермутагенів), що підвищують частоту мутацій у сотні разів, належать етиленамін, діетилсульфат, диметилсульфат, нітрозоетилсе-човина, нітрозометил-сечовина, пероксид водню, іприт тощо (Cvejić et al., 2014).

Велика кількість сучасних ліній та гібридів соняшнику було створено на основі вихідного матеріалу, одержаного за допомогою класичних методів селекції, які певною мірою себе вичерпали, тому питання розробки нових способів розширення генетичної мінливості цієї культури потребують постійної уваги дослідників (Vasko & Kurychenko, 2016).

Починаючи від перших спроб обробки насіння соняшнику гамма-променями у 1911 р. Ветерером, 1933 р. – Шеллом та Мітчелом (Vasko, Kurychenko, 2016), досягнень К.І. Солдатова (Soldatov, 1976), сучасних вчених S. Lacombe (2001), А.І. Сороки (2013), S. Cvejić (2009), В.О. Ляха (2015), В.А. Васіна (2005, 2006), В.В. Кириченка (1988, 2002), Д. Шкорича (2012) та багатьох інших було досягнуто значних успіхів збагачення генофонду соняшнику методом індукованого мутагенезу. Попри значну кількість досягнень, у зв'язку із невинним прогресом у галузі агрономії, проблемами голоду, урбанізацією міст, зміною ґрунтово-кліматичних умов та виникненням нових рас патогенів, індукований мутагенез був і залишається одним із

провідних методів розширення генотипового різноманіття сільськогосподарських культур (у т. ч. і соняшнику) та ефективного ведення селекції (Encheva et. al., 2012).

Вихід олії з насіння соняшнику становить 750 кг/га, у середньому по Україні, що дає право вважати його однією з основних традиційних олійних культур у світі. У сучасних районованих гібридів вміст олії в насінні становить 50–52 %, у селекційних – до 60 % (Fernández-Martínez et. al., 1997).

Харчова цінність олії соняшнику обумовлена високим вмістом (55–60%) поліненасиченої жирної лінолевої кислоти, яка прискорює метаболізування ефірів холестерину в організмі, що позитивно впливає на стан здоров'я людини. Також, до складу соняшникової олії входять цінні для організму людини компоненти – фосфатиди, стерини, вітаміни (А, D, Е, К). Поживна цінність насіння соняшнику становить 2445 кДж, білків – 20,8 г, жирів – 51,5 г (з яких насичені жири – 4,5 г, мононенасичені – 18,5г, поліненасичені – 23,1 г), вуглеводів – 20 г. Усі перелічені фактори характеризують соняшник як цінний продукт харчування (Schuppert et. al., 2006).

Мета досліджень полягала в одержанні самозапилених ліній соняшнику з стабільними, якісними генетичними мутаціями, у результаті застосування хімічних та фізичних мутагенів, як нового цінного вихідного матеріалу для подальшого створення гетерозисних гібридів соняшнику, а також розробка методичних підходів у дослідженні мутантних поколінь та виявленні мутацій.

2.1.1. Методика досліджень. Підбір вихідного матеріалу

Особливості генотипу значною мірою визначають специфічність та рівень мутабельності організму. Зміни у генетичному матеріалі, можуть мати різноманітні наслідки, включаючи поліпшення чи погіршення конкретних властивостей організму. Доведено суттєвий вплив генотипу на те, які саме мутації можуть виникати. У контексті індукування цінних мутантів, важливу роль відіграє підбір вихідного матеріалу. Добір форм з певним генотипом є

ключовим етапом в одержанні вихідного матеріалу з бажаними характеристиками (Jamdhade & Kashid, 2016).

Як правило, у якості вихідного матеріалу використовують кращі районовані форми, які потребують покращення за окремими ознаками та властивостями. Для ефективного ведення мутаційної селекції краще використовувати константні самозапилени форми, з яких можна легко і з великою вірогідністю виділити мутації. З метою запобігання біологічного засмічення та появи небажаних рекомбінацій, у роботі з мутагенезом рекомендовано застосовувати різні способи ізоляції розсадників та окремих мутантних рослин.

Вихідним об'єктом досліджень слугували 12 гомозиготних самозапилених ліній соняшнику з генетичної колекції Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва, які представляють селекційну цінність для сучасної селекції соняшнику, а також відрізняються одна від одної за морфологічними, цінними господарськими та біохімічними ознаками.

Для індукування мутацій у досліджуваних ліній соняшнику, використовували обробку насіння хімічним супермутагеном диметилсульфат (ДМС) та гамма-променями. Кожен варіант для обробки включав пробу із 250 насінин.

Під час ведення мутаційної селекції, при виборі мутагену значна увага приділяється концентрації (дозі) мутагенів, від яких залежить кількість і якість мутацій. Тому у своїх дослідженнях ми використовували найбільш ефективні концентрації мутагенів (за результатами аналізу літературних джерел) ДМС – 0,01, 0,05 % концентрації та дози гамма-променів – 120, 150 Гр.

Диметилсульфат (ДМС) – хімічний супермутаген з групи алкілюючих сполук, який викликає розриви хромосом, що призводить до утворення великої кількості хромосомних інверсій.

Під час обробки зразків хімічним мутагеном, насіння в капронових мішечках замочували у розчині ДМС у концентрації 0,01 і 0,05 % (приготованому на основі дистильованої води, оскільки деякі мутагени мають

схильність до швидкого розпаду у водопровідній воді). Розчин готували у гумових рукавичках під витяжкою, ампулу з мутагеном роздавлювали у воді. Залежно від об'єкта час обробки коливається у межах 2-24 години, експозиція під час обробки насіння досліджуваних ліній сояшнику становила 18 годин з періодичним перемішуванням. Розчин мутагену перевищував за об'ємом вагу оброблюваного насіння у 10 разів. Для прискорення процесу проникнення розчину крізь оболонку насіння, деякі вчені застосовують короткочасний (1-7 хв.) вплив ультразвуком. Після обробки, з метою зниження пошкоджуючого ефекту мутагенів, насіння промивали протягом 1 години у проточній водопровідній воді, зразки у той же день висівали в ґрунт (Артемчук & Логвиненко, 2003).

У якості фактора фізичного мутагенезу використовували гамма-промені радіоактивних ізотопів Co^{60} , які відрізняються порівняно великою рівномірністю опромінення. Згідно з методики, сухе насіння досліджуваних самозаплених ліній сояшнику одноразово опромінювали на спеціальній дистанційній кобальтовій гама-установці Theratron-Elit-80 у Харківському обласному онкологічному диспансері.

У якості контролю використовували насіння 12 досліджуваних ліній сояшнику, перед висівом замочених у дистильованій воді.

Важливо, при роботі з мутагенами, серед яких є отруйні та летючі речовини, слід дотримуватися правил техніки безпеки, мати відповідне приміщення та лабораторне обладнання (Zoz, 1968).

2.1.2. Індукування, оцінка та перспективи використання мутацій.

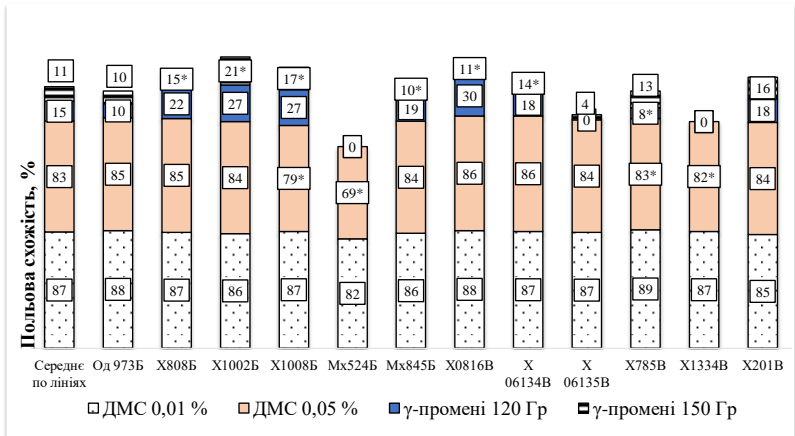
Покоління M_1

Кожен варіант обробленого мутагенами насіння висівали у мутантному розсаднику: розсадник M_1 – площа 30 м^2 (однорядкові ділянки по 250 рослин); M_2 – 40 м^2 (однорядкові ділянки по 25 рослин); M_3 – 50 м^2 (однорядкові ділянки по 25 рослин). Схема посіву стандартна: 70×25 см. Сівбу проводили ручними саджалками в оптимальні строки (2-3-тя декада травня), попередник – пшениця

озима. Збирання мутантних рослин на дослідних ділянках проводили шляхом зрізування і ручного обмолоту.

Покоління M_1 . Встановлено, цілком характерне для першого мутантного покоління, зниження польової схожості насіння, яке корелювало прямопропорційно збільшенню концентрації та дози мутагенного фактора.

Аналіз польової схожості насіння самозапилених ліній соняшнику, обробленого ДМС і гамма-променями, дозволив установити ступінь впливу мутагенів на рослини, який залежав від виду і концентрації/дози мутагену. У результаті дослідження доведено, що вплив гамма-променів в дозах 120 і 150 Гр на польову схожість рослин був негативним порівняно з дією ДМС у концентрації 0,01 і 0,05 % та контролем (за контроль брали 85 %). Зокрема, схожість насіння M_1 , обробленого ДМС, у середньому коливалася від 83 до 87 % (контроль – 85 %), а схожість насіння, опроміненого гамма-променями, у середньому становила лише 11–15 % (НІР₀₅) (2.1.2).



* Достовірно відрізняється (НІР₀₅).

Рис. 2.1.2 Польова схожість насіння самозапилених ліній соняшнику у розсаднику M_1 під дією ДМС та гамма-променів (%) (середнє)

Отримані дані свідчать, що фенотиповий ефект від впливу гамма-променів вищий порівняно з впливом ДМС.

Найвищу частоту виникнення фенотипових змін виявлено у досліді із застосування гамма-променів у дозі 150 Гр – 42,9 %, тоді як за дії ДМС – 27-28 %. Для рослин M₁, після обробки гамма-променями, характерним було гальмування росту та розвитку з подальшим відмиранням. Серед рослин, оброблених ДМС, такий ефект не спостерігався, а отже використані концентрації цього хімічного чинника не є летальними (табл. 2.1.1).

Таблиця 2.1.1

Фенотиповий ефект в M₁ поколінні соняшнику (середнє по лініях)

Мутаген	Концентрація (%) / доза (Гр)	Кількість обробленого насіння (шт)	Кількість отриманих з насіння рослин (шт)	Кількість рослин без фенотипових змін (шт)	Кількість рослин із змінами у фенотипі (шт)	Фенотиповий ефект, (%)
Контроль	Без обробки	250	220	220	0	0,0
ДМС	0,01	250	218	157	61	28,0
	0,05	250	208	152	56	27,0
Гамма-промені	120	250	38	22	16	42,1
	150	250	28	16	12	42,9

Мутагени впливають на біохімічні процеси у насінні, що призводить до порушення обміну речовин, виникнення невластивих організму ознак та властивостей, які у свою чергу, можуть відобразитися на життєздатності рослин. Первинний скринінг мутаційних змін, розпочинають із дослідження процесу формування мікроспор (мейоз), що вважається одним із надійних маркерів генетичної мінливості організму на клітинному рівні, а саме установити вплив мутагенів на хромосоми материнських клітин пилку (МКП).

Мікроспори у пиляках квіткових рослин є кінцевим результатом мейозу, протікання якого досліджують на тимчасових і постійних давлених мікропрепаратах, приготованих із незрілих пиляків.

Для встановлення факту мутаційних змін у генотипі досліджуваних ліній соняшнику, було взято самозапилені лінії-закріплювачі стерильності – X1002Б,

X1008Б та лінії-відновники фертильності пилку X06134В, X201В, попередньо оброблені хімічним мутагеном ДМС у концентрації 0,01; 0,05 % та гамма-променями у дозах 120; 150 Гр.

Методика приготування мікропрепаратів для виявлення порушень мейозу у самозапиленних ліній соняшнику, індукованих дією мутагенних чинників:

1. збір зразків у полі: коли кошики досягають діаметру 2–3 см (фаза зірочки), скальпелем або лезом відокремлюють сегменти суцвіття з пиляками.

2. фіксування зразків у розчині Кларка: з метою зупинення процесів життєдіяльності у клітинах, відібрані зразки поміщають у фіксуючий розчин: оцтовий алкоголь (3 частини абсолютного спирту + 1 частина крижаної оцтової кислоти) на 24 години;

3. промивання матеріалу у 70 % -вому спирті до зникнення запаху оцтової кислоти;

4. зберігання матеріалу у 70 % -вому спирті, до потреби використання;

5. приготування мікропрепарату: фарбування зразків у 2 % розчині ацетоорсеїну протягом 12-24 годин, приготованим наступним чином: 1 г барвника розчинити у 45 мл крижаної оцтової кислоти та 55 мл дистильованої води у колбі зі зворотним холодильником на водяній бані протягом 30-60 хвилин, після охолодження розчин ацетоорсеїну фільтрується і поміщається у посуд з притертою пробкою. У ході досліджень встановлено, що для фарбування хромосом соняшнику ефективнішим є ацетоорсеїн, ніж ацетокармін.

6. забарвлений об'єкт поміщається на предметне скло у краплю 45%-вої оцтової кислоти або краплю 0,5 % розчину ацетоорсеїну, накривається покривним склом та підігрівається над спиртівкою до початку кипіння;

7. препарат обережно роздавлюють сірником з метою розміщення клітин під склом в один шар та досліджують під мікроскопом.

Мейоз вивчали під збільшенням мікроскопа у $\times 40$ та $\times 100$ разів, для дослідження препаратів під збільшенням $\times 100$ разів, використовували масляну імерсію (спеціальну імерсійну олію, кедрову олію або гліцерин). Для

документування порушень у мейозі та їх ілюстрації використовували мікрофотографії зроблені за допомогою фотоапарата Nikon, обладнаного спеціальним адаптером Asian Micro Skope Adapter.

Облік клітин з порушеннями мейозу проводили за метафазно-анафазним методом – вираховували відсоток клітин з порушеннями відносно загальної кількості оглянутих клітин.

У ході первинного скринінгу мутаційних змін у мейозі покоління M_1 , встановлено суттєвий вплив ДМС та гамма-променів на хромосоми, що мав прояв у виникненні значної кількості хромосомних аберацій, порівняно з контролем ($P < 0,99$). Інтенсивність та спектр хромосомних порушень залежали від концентрації та виду мутагену.

Так, за дії ДМС, частка клітин зі змінами у мейозі коливалася у межах 7–14 % (концентрація 0,01 %) та 12–20 % (концентрація 0,05 %), що суттєво перевищувало контроль. За дії гамма-променів частка клітин зі змінами коливалася у межах 16–19 % (за дози 120 Гр) і 20–25 % (за дози 150 Гр), що суттєво перевищувало контроль (табл. 2.1.2).

Встановлено, що гамма-промені індукували більшу кількість порушень мейозу в M_1 досліджуваних ліній соняшнику, порівняно з дією ДМС ($P < 0,99$), а саме – виникнення великої кількості тетрад мікроспор з порушеннями. За опромінення частка тетрад з порушеннями коливалася від 16 % у лінії X1008Б (доза 120 Гр) до 27,10 % у лінії X201В (доза 150 Гр), тоді як у ліній, оброблених ДМС, частка виникнення тетрад з порушеннями становила від 1,55 % у лінії X201В (ДМС, 0,01 %) до 21,65 % у лінії X1008Б (ДМС, 0,05 %).

Під час дослідження мейозу у наступних мутантних поколіннях (M_2 , M_3) встановлено тенденцію відновлення нормального протікання процесу формування МКП та зменшення відсотку клітин з порушеннями.

У лінії X06134В відсоток клітин з порушеннями у різних фазах мейозу в M_2 коливалася у межах 8,09–8,69 % (ДМС 0,01 і 0,05 %) та 5,96–8,16 % (гамма-промені 120 і 150 Гр), в M_3 частка порушень коливалася у межах 3,36–4,09 % за

Таблиця 2.1.2

Частота МКП з порушеннями на різних стадіях мейозу у M₁ соняшнику у результаті дії гамма-променів.

Доза гамма-опромінення, Гр	Вивчено клітин на різних стадіях мейозу			Метафаза I			Анафаза I			Метафаза II			Анафаза II			Телоза		
	Всього	% поруше нням P±Sp	Всього	% поруше нням P±Sp	Всього	% поруше нням P±Sp	Всього	% поруше нням P±Sp	Всього	% поруше нням P±Sp	Всього	% поруше нням P±Sp	Всього	% поруше нням P±Sp	Всього	% поруше нням P±Sp	Всього	% поруше нням P±Sp
<i>Контроль</i>	1413	0,07±0,07	302	0	219	0	163	0	226	0	503	0,39±0,28*						
120	1130	15,84±1,09*	486	10,70±1,40*	99	27,27±4,47*	142	26,06±3,68*	93	30,11±4,76*	486	7,16±1,17*						
150	1251	20,38±1,14*	126	12,70±2,97*	104	25,04±2,25*	232	42,24±3,24*	119	20,17±3,68*	670	13,58±1,32*						
<i>Контроль</i>	1219	0,16±0,11	213	0	112	0	119	0	66	0	719	0,14±0,14*						
120	1559	16,81±0,95*	675	13,48±1,31*	234	21,37±2,68*	120	50,04±4,56*	90	36,67±5,08*	440	10,91±1,49*						
150	1472	24,52±1,12*	550	22,91±1,79*	177	37,29±3,63*	147	43,54±4,09*	190	25,79±3,17*	408	13,73±1,70*						
<i>Контроль</i>	1592	0,19±0,11	421	0	164	0,61±0,61*	192	0,52±0,52*	108	0	707	0,14±0,14*						
120	1583	15,79±0,92*	404	13,12±1,68*	58	16,46±2,95*	200	37,03±3,41*	111	12,61±3,15*	710	11,69±1,21*						
150	1611	21,42±1,02*	342	22,81±2,27*	148	27,70±3,68*	274	35,77±2,90*	97	24,74±4,38*	750	16,03±1,34*						
<i>Контроль</i>	1298	0	315	0	232	0	57	0	25	0	669	0						
120	1267	18,78±1,10*	376	18,88±2,02*	111	27,93±4,23*	177	21,47±3,09*	264	15,53±2,23*	339	16,81±2,03*						
150	1168	25,26±1,27*	392	15,56±1,83*	144	32,64±3,91*	127	44,09±4,41*	88	20,45±4,30*	417	27,10±2,18*						

Примітка * – достовірно відрізняється від контролю при рівні достовірності P<0,09

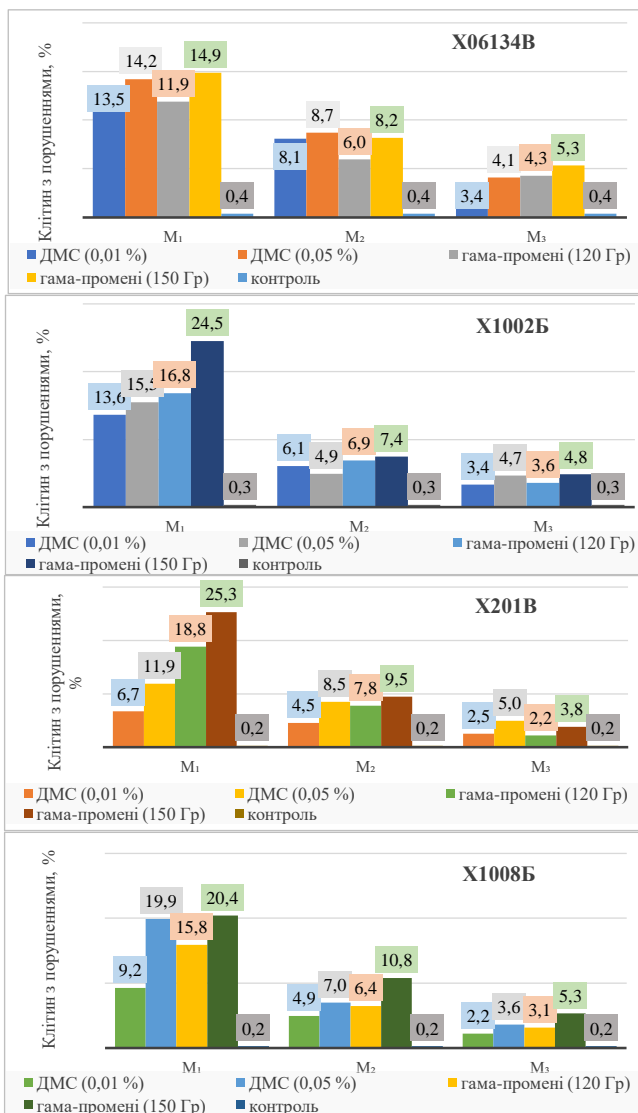


Рис. 2.1.3 Репарация мейозу та поступове згасання ефекту мутагенної дії ДМС і гамма-променів в M₁ – M₃ соняшнику, (%).

обробки ДМС (0,01 і 0,05 %) та 4,29–5,34 % в результаті дії гамма-променів (120 і 150 Гр).

У лінії X201В у різних фазах мейозу частка клітин з порушеннями в M_2 становила 4,53–8,45 % за обробки ДМС та 7,79–9,48 % за обробки гамма-променями, в M_3 – 2,54–4,96 та 2,15–3,48 % відповідно.

У лінії X1002Б частка клітин з порушеннями в M_2 варіювала у межах 6,06–4,89 % за обробки ДМС та – 6,91–7,44 % за обробки гамма-променями, в M_3 у межах 3,35–4,66 % та 3,60–4,83 % відповідно.

У лінії X1008Б в M_2 виявлено 4,92–6,95 % клітин з порушеннями за обробки ДМС та 6,42–10,77 % – за гамма-опромінення, у M_3 – 2,15–3,57 % та 3,09–5,26 % відповідно (рис. 2.1.3).

Порушення мейозу здебільшого, проявлялися вибиванням хромосом із метафазної пластинки, порушенні розподілу хромосом у метафазі II, деформації метафазної пластинки, нерівномірному розподілі хромосом в анафазі, порушеннях у другому етапі мейозу, утворенні пентад, триад, діад тощо (рис. 2.1.4, 2.1.5).

Під час другого етапу ідентифікації впливу мутагенних чинників на самозапилені лінії соняшнику було проведено облік прояву морфозів у процесі росту та розвитку мутантних рослин та виявлено характерні фенотипові зміни: деформація стебла, листків та генеративних органів, карликовість, відсутність генеративних органів, хлорофільна недостатність, пігментні плями, зміна забарвлення листків тощо (рис. 2.1.6).

З метою уникнення небажаного переzapилення, між мутантними рослинами, за день до розкриття язичкових квіток, проводили ізолювання окремих суцвіть рослин M_1 , насіння яких має селекційний інтерес для подальшого вивчення у наступному році, як покоління M_2 . Паралельно ізолювали контроль – лінії які не піддавалися дії мутагенів.

Під час вегетації, проведено фенологічні спостереження за ростом та розвитком мутантних рослин, встановлено вплив мутагенів на польову схожість, досліджено процес формування МКП (мейоз), зроблено

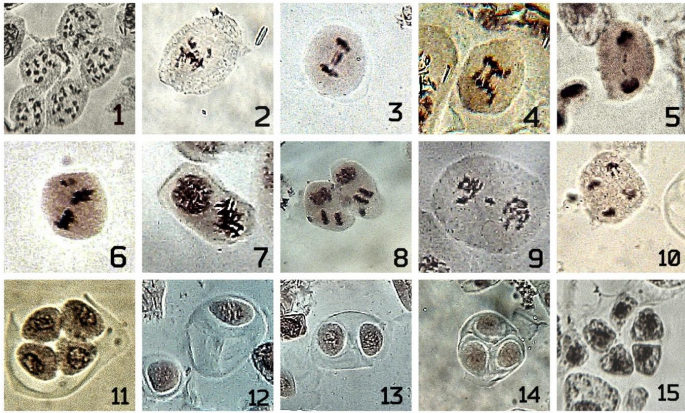


Рис. 2.1.4. Порушення мейозу у M_1 самозапилених ліній соняшнику, індуковані ДМС (0,01 та 0,05%)

Примітка. 1 – 17 бівалентів у діакінезі, 2, – хромосоми поза метафазною пластинкою, 3, 4 – мости з хромосомами, що відстають, в анафазі I, 5 – хромосоми, що відстають, у анафазі I, 6 – хромосома поза метафазною пластинкою у метафазі II, 7, 8 – несиметричне розходження хромосом у другому поділі мейозу, 9 – відставання (злипання) хромосом та утворення мультивалентів в метафазі II; 10 – відставання хромосом у анафазі II, 11 – нормальна тетрада, 12 – монада, 13 – діада, 14 – тріада, 15 – пентада.

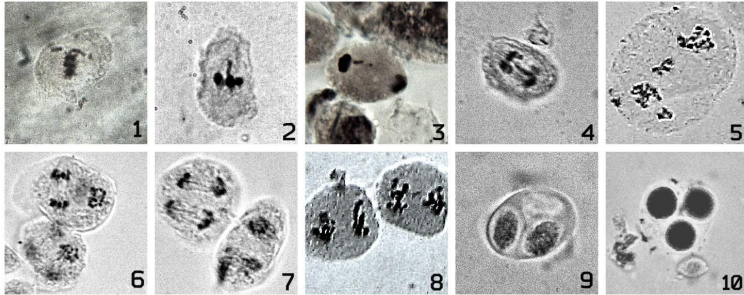


Рис. 2.1.5. Порушення мейозу у M_1 самозапилених соняшнику внаслідок обробки насіння гамма-променями (120 Гр та 150 Гр)

Примітка. 1, 2 – окремі фрагменти хромосом в метафазі I; 3 – хромосоми аутсайтери в анафазі I; 4 – мости в анафазі I; 5 – відставання (злипання) хромосом та утворення мультивалентів в метафазі II; 6 – несинхронне розходження хромосом до полюсів в анафазі II; 7 – мости з хромосом в анафазі II; 8 – деформації при розходженні хромосом до полюсів в анафазі II; 9 – діада; 10 – тріада

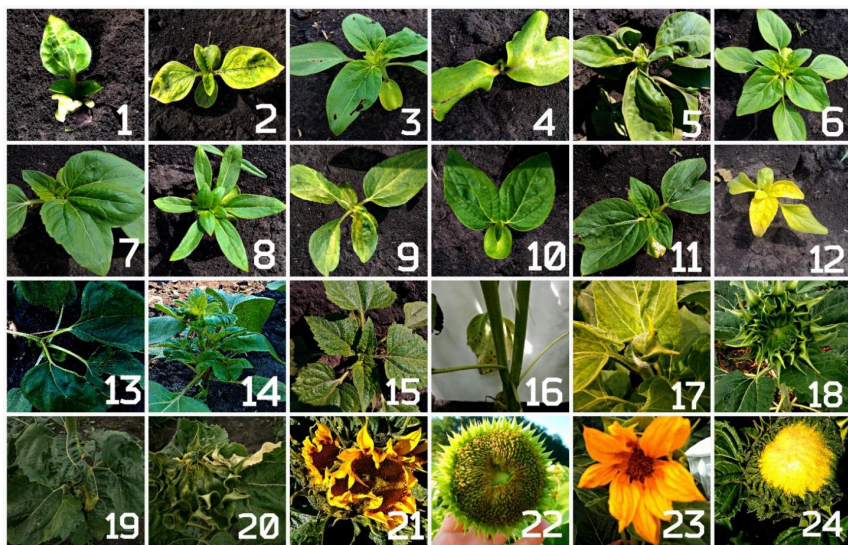


Рис. 2.1.6. Фенотипові зміни викликані ДМС та гамма-променями в M_1 самозапилених ліній соняшнику на різних етапах онтогенезу

1–17, 21, 23 – морфози спричинені дією ДМС 0,01%, 0,05 %;

18-20; 22, 24 – морфози індуковані гамма-променями у дозі 120 Гр, та 150 Гр.

біометричні заміри: висота рослин (заміряли через 20 днів після закінчення цвітіння), діаметр кошику, кількість листків на рослині (штук), проведено оцінку якісних ознак: вміст олії в насінні (%), маса 1000 насінин, характеристика олії жирнокислотним складом.

В M_1 виявлено велику кількість рослин з різними фенотиповими змінами під час росту та розвитку, порівняно із контролем. Проте більшість з них виявилися так званими морфозами, що є проявом фенотипової мінливості під дією мутагенних чинників у першому мутантному поколінні, такі зміни як правило не є спадковими та зникають в поколінні M_2 .

Виявити та відфільтрувати рецесивні мутації в M_1 неможливо, оскільки з двох алелів одного гена, як правило мутує лише один, поряд зі зміненим рецесивним алелем завжди є незмінений домінантний (AA–Aa), тому добір

мутацій починають проводити з M_2 , коли відсіюється відсоток нестабільних морфозів.

Так звані, домінантні (стабільні) мутації, які ряд авторів виділяють у деяких культур вже у першому мутантному поколінні, як правило після впливу хімічних супермутагенів, зазвичай у пшениці. В M_1 самозапиленої лінії Х06134В нами було виділено морфологічні зміни – хлорофільна недостатність типу *Xantha*, під назвою «золота верхівка» (дія ДМС 0,01 % концентрації), та багрянний відтінок листків (дія ДМС 0,05 % концентрації), які мали стабільний прояв у наступних мутантних поколіннях та можуть ідентифікуватися як домінантні мутації (рис. 2.1.7).



Рис. 2.1.7. Домінантні мутації індуковані в M_1 самозапиленої лінії Х06134В:

1 – хлорофільна мутація *Xantha* «золота верхівка» (дія ДМС 0,05%); 2 – мутація багрянний відтінок листків (дія ДМС 0,01 %).

2.1.3. Покоління M_2 та M_3 . Оцінка, класифікація та використання мутацій

Мутантний розсадник M_2 закладають по родинах, окремими рослинами або суцільним посівом відповідно до варіанту мутагенної обробки, з оптимальною густиною розміщення.

У другому мутантному поколінні здійснювали добір окремих груп рослин: з видимими морфологічними та фізіологічними змінами для виділення

макромутацій, добре розвинених рослин без видимих змін, з метою виділення біохімічних мутацій та мікромутацій кількісних ознак, а також добір середніх проб насіння з родин у яких не виявлено змін, для подальшого дослідження прояву мутацій в M_3 .

На етапі оцінки покоління M_2 встановлено, що гамма-промені (120 та 150 Гр) індукували більшу кількість рослин зі змінами, порівняно з дією ДМС (0,01 та 0,05 %). Частка рослин зі змінами під дією гамма-променів коливалася на рівні 36 %, тоді як під дією ДМС – у межах 9,6–9,8 %. Також, виявлено індивідуальну генотипову реакцію самозапилених ліній на концентрацію та дозу мутагену, що відображалось у збільшенні кількості мутантних рослин прямопропорційно до збільшення концентрації ДМС та дози гамма-променів (табл. 2.1.2).

Зокрема у лінії X1002B загальна частота порушень становила 3,2 % (дія ДМС 0,01%) та 3,5 % (дія ДМС 0,05 %), тоді як дія гамма-променів стимулювала появу істотно більшої кількості мутантних рослин: 22,6 % (доза 120 Гр) та 27,8 % (доза 150 Гр) (табл. 2.1.2).

У лінії X06134В загальна кількість мутантних рослин становила 14,7% (ДМС 0,01 %) та 10,0 % (ДМС 0,05 %). Дія гамма-променів стимулювала вихід істотно більшої кількості рослин зі змінами: 36,6 % (доза 120 Гр), та 47,5 % (доза 150 Гр) (табл. 2.1.2).

У лінії X1334В, загальний вихід рослин зі змінами становив 3,4 % (ДМС 0,01 %), та 3,3 % (ДМС 0,05 %). У лінії X201В, ДМС індукував 8,9 % (концентрація 0,01 %) та 13,1 % (концентрація 0,05 %) рослин зі змінами. При цьому, загальна кількість рослин зі змінами, індукована гамма-променями, складала 32,1 % (доза 120 Гр) та 37,5 % (доза 150 Гр), що суттєво перевищувало вихід мутантних рослин під дією ДМС (табл. 2.1.3).

У розсаднику M_2 було виявлено мутації різних типів як у зразків, оброблених гамма-променями, так і зразків, оброблених ДМС. Серед них: пігментні мутації, такі як *Xantha*, *Viridis*, *Virescent*, *Whitish*, а також наявність

Таблиця 2.1.3

Відносна частота основних типів мутацій, індукованих ДМС та гамма-променями в М₂ ліній соняшнику, % (на прикладі 4 ліній)

Вихідна лінія	Концентрація/ доза мутагену	Загальна частота мутацій, %	Хлорофільні мутації, %	Морфологічні мутації, %	Цінні господарські мутації, %
X1002B	ДМС 0,01 %	3,2	0,6	1,5	1,13
	ДМС 0,05 %	3,5	0,9	2,1	0,6
	γ-промені 120 Гр	22,6	10,7*	7,1*	4,8
	γ-промені 150 Гр	27,8*	2,8	13,9	11,1*
	НІР ₀₅	1,5	0,8	1,0	0,8
X06134В	ДМС 0,01 %	10,0	1,9	3,3	4,7
	ДМС 0,05 %	14,7*	3,5	5,9	5,3
	γ-промені 120 Гр	36,6	3,3	20,0	13,3*
	γ-промені 150 Гр	47,5*	16,4*	21,3	9,8
	НІР ₀₅	4,6	2,6	3,3	3,0
X1334В	ДМС 0,01 %	3,4	0,6	1,5	1,3
	ДМС 0,05 %	3,3	1,7*	0,7	0,9
	НІР ₀₅	1,4	0,8	0,8	0,8
X201В	ДМС 0,01 %	8,9	2,0	4,1	2,9
	ДМС 0,05 %	13,1*	4,4*	5,0	3,7
	γ-промені 120 Гр	32,1	5,2	18,7	8,2
	γ-промені 150 Гр	37,5*	8,6*	18,4	10,5*
	НІР ₀₅	4,1	2,2	3,1	1,6
Середнє по 12 лініях					
ДМС	0,01%	9,6	3,1	3,7	2,8
	0,05%	9,8	3,2	3,8	2,8
гамма-промені	120 Гр	36,0	11,3	16,3	8,3
	150 Гр	36,4	8,2	18,9	9,3

багряного відтінку листків (див. рис. 2.1.7). Також спостерігалися мутації, що призвели до зміни забарвлення язичкових квіток, зокрема виявлено мутант з лимонним забарвленням язичкових квіток, індукований гамма-променями у дозі 150 Гр у лінії X201В. Крім того, спостерігалися зміни форми та розміру кошика, габітусу рослини, жилкування листків (мутант з дихотомічним типом жилкування листків та видозміненим кошиком, індукований гамма-променями у

дозі 120 Гр), а також зміни їх форми та кількості, висоти рослин, фасціації стебла і листків (рис. 2.1.8 – 2.1.11).

Проте, більшість морфологічних змін у розсаднику M_2 , індукованих гамма-променями, виявилися неконстантними неспадковими модифікаціями, що зникали під час вегетації. При цьому, більшість модифікацій, індукованих ДМС на різних етапах розвитку рослин, виявилася константними та успадковувалися у наступних поколіннях. Мутантну природу змін M_2 остаточно було встановлено за успадкуванням у розсаднику M_3 .

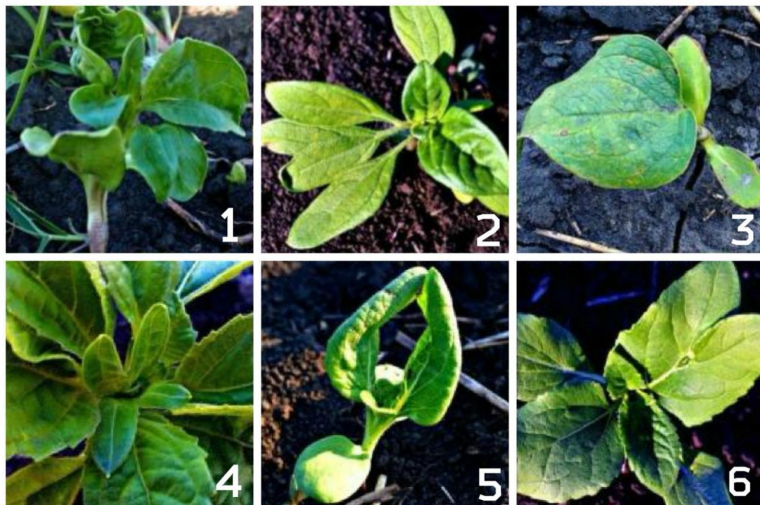


Рис. 2.1.8. Морфологічні відхилення індуковані диметилсульфатом та гамма-променями на ранніх етапах розвитку, виявлені у розсаднику M_2



Рис. 2.1.9. Хлорофільні мутації індуковані ДМС у розсаднику M_2

1 – хлорофільна мутація типу *Whitish* (ДМС 0,05%);
 2 – хлорофільна мутація *Virescent* (ДМС 0,01%).



Рис. 2.1.10. Видозміни кошика індуковані гамма-променями та диметилсульфатом у M_2 соняшнику



Рис. 2.1.11. Мутант з дихотомічним жилкуванням листків та видозміненим кошиком, індукований гамма-променями, 120 Гр

Також у розсаднику M_2 виділено високорослі, багатолісткові форми зі зміненим розміром та формою кошика, які принципово відрізняються від вихідної форми за морфологічними та кількісними ознаками (рис. 2.1.12).



Рис. 2.1.12. Багатолістковий мутант індукований ДМС 0,05 % у розсаднику M_2

Третім етапом дослідження, було встановлення константності виділених мутантних ознак у розсаднику M_3 . У рамках цього етапу проведено селекційну оцінку та випробування нових мутантних ліній за цінними господарськими та якісними ознаками, з подальшим залученням константних цінних форм до гібридизації та гетерозисної селекції, з метою одержання нових гібридів соняшнику.

У розсаднику М₃ виділено групи константних мутантних родин із різними характеристиками: підвищеним вмістом олії у насінні, зміненим жирнокислотним складом олії, збільшеною масою тисячі насінин, стійкістю до збудника НБР та іншими цінними господарськими ознаками.

Індивідуальною була реакція генотипів самозапилених ліній на дію мутагенів, що проявлялася зміною маси 1000 насінин та вмісту олії у насінні. Так, у розсаднику М₃ виявлено диференціацію генотипів на ті у яких після дії ДМС та гамма-променів підвищився вміст олії у насінні (Од973Б, Х1002Б, Мх845Б, Х0816В, Х06135В, Х1334В, Х201В) та генотипи зі збільшеною масою 1000 насінин (Х808Б, Х1002Б, Мх845Б, Х0816В, Х785В, Х1334В, Х201В). Варіювання маси 1000 насінин М₃ в цілому по лініях було незначним (від 2 до 10 %) (Vasko et. al., 2015).

Виділено мутантні родини з підвищеним вмістом олії у насінні: № 224 (ДМС, 0,05 %) – 50,3 %, № 876 (гама-промені, 150 Гр) – 47,8 % (45,8 % у вихідної лінії Х1002Б); № 422 (ДМС, 0,01 %) – 48,1 % (42,6 % у вихідної лінії Х0816В); № 609 (ДМС, 0,01 %) – 54,4 %, № 658 (ДМС, 0,05 %) – 51,7 % (47,6 % у вихідної лінії Х1334В); № 685 (ДМС, 0,01 %) – 52,1 %, № 1143 (гама-промені, 150 Гр) – 48,6 % (46,0 % у вихідної лінії Х201В) (Рис. 2.1.13).

Виділено мутантні родини зі збільшеною масою 1000 насінин: № 385 (ДМС, 0,05 %) – 65 г, № 987 (гама-промені, 120 Гр) – 61 г, № 996 (гама-промені, 150 Гр) – 67 г (48 г у вихідної лінії Мх845Б); № 507 з (ДМС, 0,05 %) – 37 г, № 1029 (гама-промені, 120 Гр) – 40 г (32 г у вихідної лінії Х06134В); № 596 (ДМС, 0,05 %) – 51 г (34 г у вихідної лінії Х785В); № 628 (ДМС, 0,01 %) – 74 г, № 645 (ДМС, 0,05 %) – 75 г (53 г у вихідної лінії Х1334В); № 1132 (гама-промені, 120 Гр) – 54 г, № 1146 (гама-промені, 150 Гр) – 63 г (47,1 г у вихідної лінії Х201В) (Рис. 2.1.14).

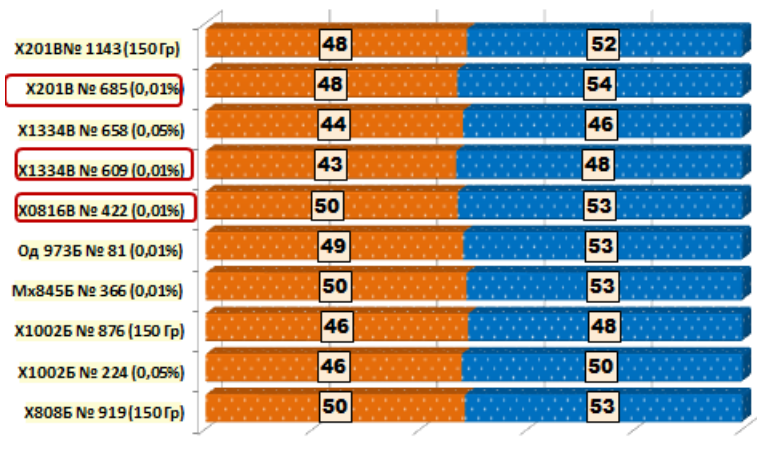


Рис. 2.1.13. Характеристика мутантних родин за вмістом олії у насінні, розсадник М₃ (%)

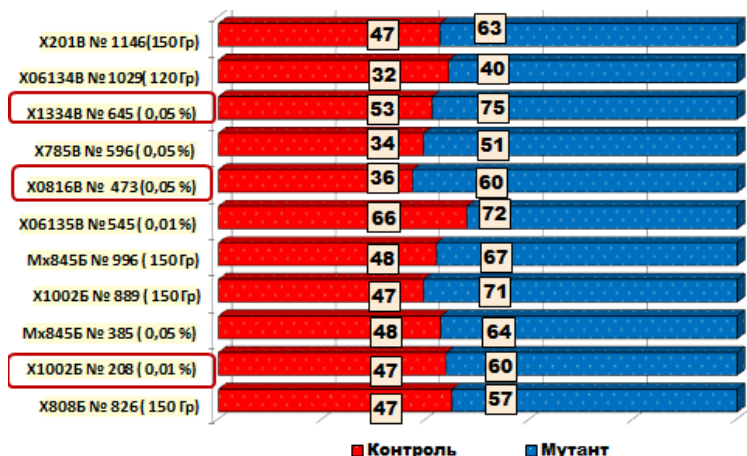


Рис. 2.1.14. Характеристика мутантних родин за масою тисячі насінні (г), розсадник М₃

На етапі оцінки мутантних родин у розсаднику М₃, виділено зразки зі зміненим біохімічним складом олії: лінія X201В мутантна родина з підвищеним вмістом лінолевої кислоти до 70 % (при 63 % на контролі), у лінії X1334В – мутантну родину з високим вмістом олеїнової кислоти у поєднанні з підвищеним вмістом бегенової, а саме 0,85 % (при 0,64 % на контролі), така комбінація у біохімічному складі олії є цінною для селекції (табл. 2.1.4).

Таблиця 2.1.4

Жирнокислотний склад олії із насіння мутантних ліній соняшнику, розсадник М₃

Вихідна лінія, М ₃	Мутаген (концентрація /доза)	Пальмітинова		Пальмітолеїнова		Стеаринова		Олеїнова		Лінолева		Ліноленова		Лікозенова (Арахідова)		Лікозенова		Бегенова	
		С16:0 1	С16:1 2	С18:0 3	С18:1 4	С18:2 5	С18:3 6	С20:0 7	С20:1 8	С22:0 9									
Х06134В	контроль	7.23	0.44	5.11	26.50	59.65	0.20	0.17	0.12	0.58									
Х06134В (ч. 488)	ДМС 0,01%	7.65	0.48	5.20	30.05	55.75	0.25	0.20	0.15	0.27									
Х06134В (з. 505)	ДМС 0,05%	8.03	0.57	6.24	25.44	58.55	0.34	0.15	0.15	0.53									
Х201В	контроль	6.67	0.47	3.87	25.34	62.75	0.28	0.28	0.10	0.24									
Х201В (б. л. 742)	ДМС 0,05%	6.40	0.41	4.95	16.72	70.79	0.15	0.14	0.07	0.37									
Х201В (694)	ДМС 0,01%	6.71	0.56	4.00	25.34	62.85	0.13	0.10	0.10	0.21									
Х201В (лімон 1133)	Гамма 120Гр	7.25	0.80	3.47	17.55	70.54	0.12	0.10	0.06	0.11									
Х1334В	контроль	3.43	0.11	3.78	87.28	3.51	0.35	0.27	0.63	0.64									
Х1334В (659)	ДМС 0,05%	3.29	0.11	3.54	89.10	2.00	0.30	0.16	0.65	0.85									
Х1334В (642)	ДМС 0,05%	3.71	0.12	3.52	88.48	2.15	0.30	0.24	0.63	0.85									
Х1334В (628)	ДМС 0,01%	3.83	0.17	3.85	87.25	2.75	0.47	0.32	0.52	0.84									
Х1334В (609)	ДМС 0,01%	3.54	0.15	3.40	86.90	3.92	0.35	0.27	0.64	0.83									
Од973Б	контроль	8.85	0.42	5.62	34.93	49.33	0.17	0.10	0.20	0.38									
Од973Б (1e)	ДМС 0,05%	6.02	0.33	5.83	32.54	54.32	0.15	0.14	0.20	0.47									
Од973Б (93)	ДМС 0,01%	5.93	0.17	8.00	37.22	47.71	0.20	0.17	0.25	0.35									
Х06135В	контроль	6.83	0.40	5.47	30.18	56.45	0.15	0.12	0.10	0.30									
Х06135В (1077)	Гамма 120Гр	7.75	0.71	5.08	25.70	59.95	0.15	0.14	0.12	0.40									
Х06135В (553)	ДМС 0,05%	6.38	0.40	5.38	31.58	54.72	0.28	0.26	0.20	0.80									
Х06135В (525)	ДМС 0,01%	7.00	0.43	5.02	29.25	57.33	0.15	0.12	0.17	0.53									
Х1002Б (227)	контроль	7.95	0.68	5.35	35.65	49.60	0.15	0.10	0.23	0.29									
	ДМС 0,05%	7.62	0.51	4.85	25.78	60.57	0.15	0.13	0.20	0.20									

Примітка. Вміст метилових ефірів жирних кислот, % до суми.

Висновки

За результатами дослідження мутантних поколінь M_1 – M_3 сояшнику наведено теоретичне узагальнення та рішення важливого наукового завдання стосовно розширення генетичного різноманіття та мінливості кількісних і якісних ознак під впливом мутагенів (концентрації ДМС 0,01 та 0,05 %, а також гамма-променів (дози 120 та 150 Гр). Установлено частоту та спектр мутаційної мінливості у розсаднику M_2 , доведено успадкування мутантних ознак у наступних поколіннях M_3 – M_4 , проаналізовано особливості хромосомних аномалій у мейозі, визначено селекційно-генетичну цінність індукованих новоутворень та доведено перспективність їх використання у практичній селекції. Визначено методичні особливості мутаційної селекції сояшнику, як перехреснозапильної культури. А також, в результаті досліджень, встановлено, що для індукування цінних селекційних мутацій у гомозиготних самозапилених лініях сояшнику більш ефективним є ДМС, порівняно з гамма-променями.

Таким чином, індукований мутагенез був і залишається одним із головних компонентів складного селекційного процесу зі створення нових батьківських ліній та гібридів сояшнику з цінними господарськими ознаками.

Список використаних джерел

Afshar, S. K., & Çelen, A. E. (2021). Ауçiçeği (*Helianthus annuus* L.) tohumluklarına yapılan bazı uygulamaların bitki gelişimi ve tohum verimine etkisi. *Ege Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi*, 58(1), 55-61.

Alberio, C., Aguirrezábal, L. A., Izquierdo, N. G., Reid, R., Zuil, S., Zambelli, A. 2018. Effect of genetic background on the stability of sunflower fatty acid composition in different high oleic mutations. *J. Sci. Food Agric.* 98 (11), 4074-4084. DOI: <https://doi.org/10.1002/jsfa.8924>

Çelik, H., & Gürcan, Ö. R. E. N. (2019). Responses of Linoleic and High Oleic Type Sunflower Varieties (*Helianthus Annuus* L.) to Nitrogen and Potassium Applications. *Ege Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi*, 56(2), 169-179.

Cvejic, S., & Bado, S. (2009). Radio sensitivity of sunflower restorer lines to different mutagenic treatments. *Proceed*, 5, 255-259.

Cvejić, S., Miladinović, D., & Jocić, S. (2014). Mutation breeding for changed oil quality in sunflower. In *Mutagenesis: exploring genetic diversity of crops* (pp. 77-96). Wageningen Academic.

Darwin, C. (1859). On the origin of species: facsimile of the first edition, 608 p.

De Vries, H. (1910). *The mutation theory: Experiments and observations on the origin of species in the vegetable kingdom* (Vol. 2). Kraus Reprint Company.

Dimitrijevic, A., & Horn, R. (2018). Sunflower hybrid breeding: from markers to genomic selection. *Frontiers in Plant Science*, 8, 2238. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02238>

Encheva, J., Shindrova, P., Encheva, V., & Valkova, D. (2012). Mutant sunflower line R 12003, produced through in vitro mutagenesis. *Helia*, 35(56), 19-30.

Fernández-Martínez, J. M., Mancha, M., Osorio, J., & Garcés, R. (1997). Sunflower mutant containing high levels of palmitic acid in high oleic background. *Euphytica*, 97, 113-116.

Jamdhade, V. P., & Kashid, N. G. (2016). Effect of physical and chemical mutagenesis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) on seed germination through induced mutation. *Int J Sci Res*, 5(6), 1762-1764.

Kölliker, A. (1864). Über die Darwin'sche schöpfungstheorie. W. *Engelmann*, 110-114 p.

Korzhinskii, S. (1899). Geterogenezis i evolyutsiya. K teorii proiskhozhdeniya vidov, Part 1. pp. 1–94.

Kyrychenko, V.V., (2002). Teoreticheskie osnovy selektsii podsolnechnika i prakticheskoe ispol'zovanie efekta geterozisa. Kyrychenko Viktor Vasil'evich: avtoref. dis.... d-ra s.-kh. nauk-Dnepropetrovsk.

Lacombe, S., & Bervillé, A. (2001). A dominant mutation for high oleic acid content in sunflower (*Helianthus annuus* L.) seed oil is genetically linked to a single oleate-desaturase RFLP locus. *Molecular Breeding*, 8(2), 129-137.

Lyakh, V., Soroka, A., & Vasin, V. (2005). Influence of mature and immature sunflower seed treatment with ethylmethanesulphonate on mutation spectrum and frequency. *Helia*, 28(43), 87-98.

Mykhailenko, V., Kyrychenko, V., Bragin, A., & Chuiko, D. (2019). Generation, Evaluation, and Prospects of Further Use of Mutations Based on New Homozygous Self-Pollinated Sunflower Lines. *In Genotoxicity and Mutagenicity-Mechanisms and Test Methods. IntechOpen*.

Olsen, O., Wang, X., & von Wettstein, D. (1993). Sodium azide mutagenesis: preferential generation of AT--> GC transitions in the barley Ant18 gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90(17), 8043-8047.

Saint-Hilaire, É.G. (1830). Principes de philosophie zoologique. Pichon et Didier, 205.

Schuppert, G. F., Tang, S., Slabaugh, M. B., & Knapp, S. J. (2006). The sunflower high-oleic mutant Ol carries variable tandem repeats of FAD2-1, a seed-specific oleoyl-phosphatidyl choline desaturase. *Molecular Breeding*, 17, 241-256.

- Škorić, D., Seiler, G. J., Zhao, L., Jan, C. C., Miller, J. F., & Charlet, L. D. (2012). Sunflower genetics and breeding: international monography. *Novi Sad: Graphics*, 520.
- Soldatov K.I. (1976). Chemical mutagenesis in sunflower breeding. Pro-ceeding 7th Internat. *Sunflower Conf*, 352-357.
- Soldatov, K. I, 1976. “*Chemical mutagenesis in sunflower breeding,*” in Proc. 7th Int. Sunfl. Conf., Krasnodar, USSR. Int. Sunfl. Assoc, Paris, France. 27, 352–357. Vlaardingen, the Netherlands: Int. Sunflower Assoc.
- St. George Mivart, F. R. S., & TON, D. A. (1871). On the genesis of species. *D. Appleton. London*, 1871. 70 p.
- Vasin, V.A., Soroka, A. I. & Lyakh, V.A. (2006). Vliyanie obrabotki etilmetansulfonom zrelykh i nezrelykh semyan podsolnechnika na chastotu i spektr mutatsiy v M₂. *Fiziologiya i biokhimiya kulturnykh rasteniy*, 38(1), 34-44.
- Vasko, V. O., & Kyrychenko, V. V. (2019). Induced mutagenesis for the creation of new starting material in sunflower breeding. *Helia*, 42(70), 17-36.
- Vasko, V., & Kyrychenko, V. (2016). Variability of valuable economic traits in M₁ and M₂ sunflower generations influenced by dimethyl sulfate and γ -rays. *Žemės ūkio mokslai*, 23(4).
- Vasko, V.O., Gudym, O.V., & Rozhak, O.G. (2015). Application of experimental mutagenesis in plant breeding. *Selektsiia i nasinnystvo*, 107, 8-18.
- Watson, J. D., & Crick, F. H. (1953, January). The structure of DNA. In Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology (Vol. 18, pp. 123-131). *Cold Spring Harbor Laboratory Press*.
- Zambelli, A., Leon, A., and Garcés, R. (2015). “Mutagenesis in sunflower,” in Sunflower Oilseed, Chemistry, Production, Processing and Utilization, eds E. Martínez Force. *N. T. Dunford, and J. J. Salsa (Urbana, IL: AOCS)*, 27-52.
- Zoz, N.N. (1968). Metodika ispol'zovaniya khimicheskikh mutagenov v selektsii selskokhozyaystvennykh kultur. *Mutatsionnaya selektsiya. – M.: Nauka*, 217-230.

Артемчук, І. П., & Логвиненко, В. Ф. (2003). Вплив експозиції дії мутагенів на частоту мутацій озимої пшениці. *Физиология и биохимия культ. растений*, 35(3), 222-228.

Березина, Н. М., & Каушанский, Д. А. (1964). Предпосевное облучение семян сельскохозяйственных растений. *М.: Атомиздат*.

Васін, В.А. & Лях, В.О. (2005). Особливості жилкування листка мутанта, отриманого під дією етилметансульфонату на насіння соняшника. *Вісник Одеського національного університету. Біологія*, 10 (5), 67-72.

Кириченко, В. В., & Пов'якало, В. І. (1998). Хімічні мутагени та поліпшення лій соняшнику. Селекція і насінництво, 80(1), 19-20.

Кириченко, В. В., Васько, В. О., & Брагін, О. М. (2017). Індукований мутагенез в селекції соняшнику. Харків: ХНАУ, 157 с.

Кириченко, В. В., Петренкова, В. П., & Черняєва, І. М. (2012). Основи селекції польових культур на стійкість до шкідливих організмів. *Харків: Інститут рослинництва*.

Кутіщева, Н. М., Шугурова, Н. О., & Макляк, К. М. (2021). Resistance of sunflower lines and hybrids to major pathogenes in the Northern Steppe of Ukraine. *Селекція і насінництво*, (120), 23-33.

Малюта, С. С. (2007). Мутагенез//Екологічна енциклопедія: У 3-х т./АВ Толстоухов (гол. ред.). *К.: ТОВ «Центр екологічної освіти та інформації*, 2, 321.

Сорока, А. І. (2013). Мутаційна мінливість у соняшнику при дії мутагеном на незрілі зародки. *Науково-технічний бюлетень Інституту олійних культур НААН*, 18(18), 19-24.

2.2. Використання регуляторів росту рослин в насінництві соняшнику.

Відкриття у другій половині XX століття цитоплазматичної чоловічої стерильності дозволило сільському господарству перейти від вирощування сортів популяцій до гетерозиготних гібридів соняшнику (Leclercq 1969; Vear 2016). Це дозволило суттєво збільшити (до 30 %) урожайність, якість насіння та стійкість до основних хвороб соняшнику й одночасно отримувати вирівняні посіви (Bohra et al., 2016) (рис. 2.2.1). Для успішного створення гетерозисних гібридів основним фактором є правильно підібрані батьківські компоненти та методи селекції по їх створенню, що можуть ґрунтуватися на комбінативній селекції, мутагенезі, індивідуальних доборах або ж з використанням сучасних методів геномної селекції (Ullah et al., 2024; Dimitrijevic & Horn, 2018).



Рис. 2.2.1. Одноманітність посівів гетерозиготних гібридів F_1 соняшнику.

Разом з підвищенням урожайності та покращенням основних господарсько-цінних ознак селекційний процес перехреснозапилюваних культур у яких було відкрито явище ЦЧС стикнувся з проблемою появи інцухт-депресії у поколіннях рослин, що самозапилювалися. Таким чином, було встановлено при контрольованому самозапиленні рослини чіткий прояв інцухт-депресії, що водночас дозволяє за відносно короткий проміжок часу виокремити гомозиготне потомство рослин з корисними селекційними ознаками, а з іншого боку призводить до суттєвого зниження насінневої продуктивності самозапилюваних ліній (Рябчун et al., 2011; Головчанська & Кузьмишина, 2013; Міщенко, 2013; Кириченко, 2002).

Забезпечення посівних площ гетерозиготними гібридами соняшнику в достатній кількості якісним посівним матеріалом потребує удосконалення загально прийнятих технологій у насінництві. Основна проблема, це низька продуктивність батьківських самозапилюваних ліній соняшнику, які є компонентами гібридів. Самозапилені лінії мають виражені прояви інбредної депресії, що часто знижує основні господарсько-цінні ознаки та адаптивні властивості ліній. Серед одних з можливих варіантів вирішення даної проблеми є застосування регуляторів росту рослин (Чуйко, 2021).

Регулятори росту рослин сьогодні широко застосовуються в сільському господарстві. Основним завданням регуляторів росту рослин є зокрема зміна гормонального стану рослини. Сучасні регулятори росту рослин представлені природними гормонами або їх синтетичними аналогами, інгібіторами біосинтезу або транслокації гормонів і блокаторами гормональних рецепторів (Rademacher, 2015; Chuiko, 2021).

Регулятори росту рослин це ефективний метод для підвищення схожості та енергії проростання насіння, вони здатні підвищувати імунітет рослин, стійкість до несприятливих умов і стресових ситуацій, регулювати процес цвітіння,

підвищувати продуктивність та забезпечувати екологічну чистоту врожаю (Ткачук, 2014; Чуйко, 2021).

З огляду на аналіз наукових досліджень, погодні умови східної частини Лісостепу України, щорічне підвищення середнього показника температури і відсутність опадів в період цвітіння-налив насіння, безумовно залишається актуальним питання вивчення нових регуляторів росту рослин на різних генотипах соняшнику, як одного з варіантів зниження впливу інбредної депресії ліній.

Дослідження з вивчення впливу регуляторів росту рослин Фульвітал Плюс, Екостим та Квадростим на різних генотипах самозапилених ліній соняшнику проведені у період 2018–2020 рр. на базі Харківського національного аграрного університету ім. В. В. Докучаєва (*нині – Державний біотехнологічний університет*). Згідно з результатами польових та лабораторних досліджень було встановлено наступні індивідуальні реакції генотипів самозапилених ліній соняшнику на досліджувані регулятори росту рослин за основними селекційними та господарсько-корисними ознаками.

Регулятори росту рослин Фульвітал Плюс (150 г/га), Екостим (25 мл/га) та Квадростим (500 мл/га) застосовували на самозапилених лініях, що представлені генотипами стерильних аналогів самозапилених ліній, закріплювачами та відновниками фертильності пилку соняшнику шляхом обприскування в період фази ВВСН – 17–18 (2–5 пар справжніх листків) й повторно у фазі ВВСН – 51 (формування зірочки). Обробку ділянок регуляторами росту рослин проводили ручним оприскувачем у період, коли температурні режими навколишнього середовища варіювали у межах 10–20°C. Польовий дослід та інші умови дослідження проведені згідно з методики Державного сорто випробування сільськогосподарських культур та методики селекційного експерименту (Волкодав, 2000; Ермантраунт et al., 2014; Гощій & Проскурнін, 2003).

2.2.1. Вплив регуляторів росту рослин на фотосинтетичну поверхню самозапиленних ліній соняшнику

Процес фотосинтезу у соняшнику відбувається по всій вегетативній поверхні, але найбільш інтенсивне його протікання відбувається у листках. Формування урожаю та якісних показників насіння насамперед відбувається завдяки накопиченню асимілянтів протягом періоду вегетації рослини (Коломацька & Кириченко, 2011; Чуйко, 2021).

Шляхом проведення біометричних замірів та подальшого обчислення було встановлено, що суттєвий вплив регуляторів росту рослин Фульвітал Плюс, Екоцим та Квадростим зі збільшенням листової поверхні на рослині встановлено у стерильного аналога самозапиленних ліній соняшнику Сх808А у межах $0,56 \pm 0,09 - 0,67 \pm 0,06$ м²/рос. (контроль $0,52 \pm 0,02$ м²/рос.). Водночас вплив досліджуваних регуляторів росту рослин на простий міжлінійний стерильний гібрид Сх808А/Х1002Б у середньому за роки дослідження спричинив зменшення листової поверхні під дією Екоциму та Квадростиму на рівні $0,46 \pm 0,19 - 0,48 \pm 0,21$ м²/рос. відповідно (контроль $0,53 \pm 0,18$ м²/рос.). Зменшення листової поверхні спостерігали під дією усіх досліджуваних регуляторів росту на генотипах ліній Сх1010А та Сх1002А у межах $0,26 \pm 0,08 - 0,28 \pm 0,11$ м²/рос. і $0,34 \pm 0,15 - 0,40 \pm 0,15$ м²/рос. (контроль $0,31 \pm 0,09$ м² та $0,42 \pm 0,12$ м² відповідно). Під впливом регуляторів росту рослин Фульвітал Плюс та Екоцим на стерильному аналогу самозапиленої лінії Сх1012А було встановлено суттєве збільшення площі листової поверхні рослини у межах $0,38 \pm 0,13 - 0,39 \pm 0,09$ м²/рос. (контроль $0,33 \pm 0,13$ м²/рос.) (рис. 2.2.2).

Інтенсивність фотосинтезу та накопичення асимілянтів у рослинах суттєво знижується, а процеси метаболізму сповільнюються при підвищенні температури повітря вище 30–33°C або ж зниженні нижче 13–15°C. Тому, регулювання поверхні рослини за допомогою регуляторів росту має відбуватися виключно в умовах, що є добре вивченими. Зокрема збільшення листової поверхні у першу

чергу може призвести до збільшення коефіцієнта транспірації води з рослини та її перегріванню.

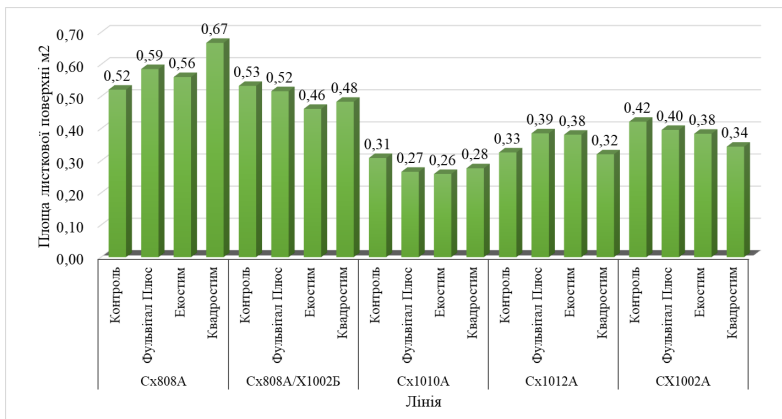


Рис. 2.2.2.2. Особливості формування листової поверхні стерильних аналогів ліній соняшнику, середнє 2018–2020 рр. м²/рос.

Проаналізувавши вплив регуляторів росту на стерильні лінії соняшнику можна відзначити, що в роки (2018–19 рр.) з низьким рівнем ГТК (0,3) вплив Квадростиму, був істотним і характеризувався зниженням площі листка та ЛПП. Серед вивчених генотипів стерильних ліній відзначено низькі показники у лінії Cx1010A. Так, ЛПП даної лінії варіював за роками в межах ЛПП 0,90–2,24 м² на контрольній ділянці і суттєво зменшувався при дії Квадростиму (ЛПП 0,87–1,58 м²) за винятком 2020 року ЛПП 2,31 м² (контроль 2,24 м²) з достатньою кількістю опадів у період розвитку рослин сходи-цвітіння. Специфічний вплив регулятора росту Квадростим в роки з низьким рівнем ГТК найімовірніше є властивостями поліетиленгліколю та бурштинової кислоти, що містяться у його складі активізувати захисні функції рослин і прискорювати накопичення асимілянтів, а зменшення ЛПП допомагає знижувати вплив високих температур на рослину.

Вплив регулятора росту Фульвітал Плюс мав індивідуальну властивість і залежав від генотипу стерильних аналогів ліній. При цьому відзначено, що вплив

регулятора росту був більш ефективним в роки з низьким коефіцієнтом ГТК (2018–19 рр.). Так, у лінії Сх1010А протягом 2018–2020 рр. спостерігалось зниження ІЛП (1,08–1,83 м²) порівняно з контролем (1,11–2,24 м²).

При обробці Екостимом відзначено, що найбільш суттєвим вплив його застосування був у 2019 р. і проявився зниженням ІЛП та площі листа у більшості вивчених ліній, що зокрема підтверджується проведенням двофакторним дисперсійним аналізом при середньому значенні за фактором В – 1,67 м² (контроль 1,84 м²) та їх статистичній вірогідності (табл. 2.2.1).

Таблиця 2.2.1

Індекс листової поверхні стерильних аналогів ліній соняшнику залежно від регуляторів росту рослин, 2018–2020 рр.

Рік	Лінія (фактор А)	Індекс листової поверхні, м ²				Середнє по фактору А
		Варіант обробки (фактор В)				
		Контроль	Фульвітал Плюс	Екостим	Квадрости м	
2018	Сх808А	2,64	3,34	3,79	4,02	3,45
	Сх808А/Х1002Б	2,32	2,52	1,90	1,95	2,17
	Сх1010А	1,99	1,73	1,77	1,58	1,77
	Сх1012А	2,26	2,26	2,22	1,92	2,16
	Сх1002А	2,17	1,64	1,59	1,44	1,71
	Середнє по фактору В	2,28	2,30	2,25	2,18	
НІР ₀₅ по фактору АВ – 0,20; А – 0,10; В – 0,09						
2019	Сх808А	2,95	3,22	2,49	3,33	3,00
	Сх808А/Х1002Б	2,48	2,41	1,95	2,04	2,22
	Сх1010А	1,11	1,08	0,85	0,91	0,99
	Сх1012А	0,90	1,56	1,33	0,87	1,16
	Сх1002А	1,74	1,81	1,70	1,43	1,67
	Середнє по фактору В	1,84	2,02	1,67	1,71	
НІР ₀₅ по фактору АВ – 0,15; А – 0,08; В – 0,07						
2020	Сх808А	3,18	3,46	3,46	4,16	3,57
	Сх808А/Х1002Б	4,17	3,83	3,82	4,14	3,99
	Сх1010А	2,24	1,83	1,87	2,31	2,06
	Сх1012А	2,49	2,68	2,99	2,75	2,73
	Сх1002А	3,10	3,24	3,16	2,95	3,11
	Середнє по фактору В	3,04	3,01	3,06	3,26	
НІР ₀₅ по фактору АВ – 0,47; А – 0,23; В – 0,21						

Вплив регуляторів росту на фертильні лінії соняшнику супроводжувався зниженням площі та індексу листової поверхні у більшості вивчених ліній, що на

нашу думку може бути спричинено зниження фітогормонів групи ауксинів та цитокинінів. Фотосинтетична поверхня досліджуваних ліній відновників фертильності та закріплювачів стерильності пилку варіювала залежно від ґрунтово-кліматичних умов року, генотипу лінії та регулятора росту. Так, у лінії X06135В в період 2018–2019 рр., з низьким показником ГТК (0,3) під впливом регулятора росту Фульвітал Плюс нами встановлено збільшення ЛПП (2,87–3,28 м²) але при цьому площа листової поверхні рослини у середньому за роки знижувалася (0,46±0,11–0,54±0,03 м²/рос.) або залишалася на рівні контролю (0,54±0,09 м²/рос.)

Листкова поверхня рослини більшості досліджуваних ліній-відновників фертильності пилку та закріплювачів стерильності соняшнику під впливом регуляторів росту рослин Фульвітал Плюс, Екостим та Квадростим мала тенденцію до зниження або залишалася у межах контролю. Суттєве зниження листової поверхні рослини встановлено у лінії X06134В на рівні 0,28±0,08–0,31±0,10 м²/рос. (контроль 0,34±0,13 м²/рос.) та лінії X1012Б у межах 0,33±0,25–0,36±0,12 м²/рос. (контроль 0,40±0,19 м²/рос.).

На лінії відновнику фертильності пилку мутантного походження ХНАУ1133В встановлено суттєве зниження листової поверхні рослини під впливом регулятора росту рослин Фульвітал Плюс 0,30±0,12 м²/рос. та Квадростиму 0,36±0,05 м²/рос. (контроль 0,43±0,06 м²/рос.)

За роки дослідження встановлено більш суттєвий вплив регуляторів росту на фертильні лінії у порівнянні зі стерильними, за винятком препарату Екостим, який відзначався незначним впливом в умовах 2020 року, який характеризувався несприятливими умовами у вигляді низьких температур в період першої обробки.

Серед досліджуваних нами регуляторів росту відмічено, що обробка фертильних ліній соняшнику Квадростимом мала більш виражену дію, що проявлялася зменшенням вегетативної площі листової поверхні (Чуйко, 2021) (табл. 2.2.2, рис. 2.2.3).

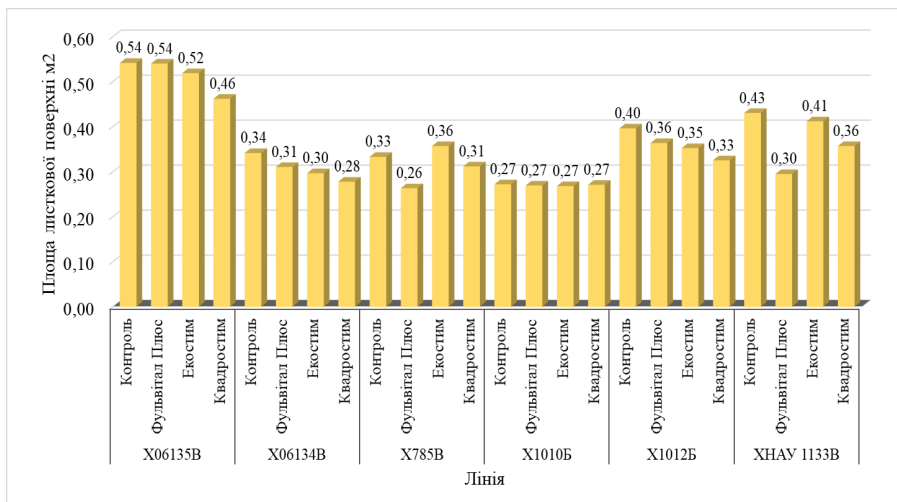


Рис. 2.2.3. Особливості формування листкової поверхні ліній-відновників фертильності пилку та закріплювачів стерильності соняшнику, середнє за 2018–2020 рр., м²/рос.

За результатами двофакторного дисперсійного аналізу було встановлено, що протягом 2018–2020 рр. вплив регуляторів росту рослин на лінії-відновники фертильності пилку та закріплювачі стерильності соняшнику сприяв зменшував ЛПП рослин за груповим аналізом ліній. Так, середній показник ЛПП під впливом Фульвітал Плюс варіював у межах від найменшого показника 1,50 м² у 2019 році, до 2,52 м² у 2020 році, ЛПП ліній під впливом Екостиму залежно від року дослідження варіював у межах 1,69–2,76 м², а Квадростиму на рівні 1,30–2,58 м² (контроль у 1,74–2,77 м²) (табл. 2.2.2, рис. 2.2.4).

Висота рослин соняшнику є важливою господарсько-цінною ознакою, що має прямий вплив на формування урожайності. Дана ознака контролюється великою кількістю рецесивних генів, що обумовлюють її прояв (Кириченко, 2010).

Таблиця 2.2.2

Формування індексу листової поверхні ліній відновників фертильності пилку та закріплювачів стерильності соняшнику під впливом регуляторів росту рослин, 2018–2020 рр.

Рік	Лінія (фактор А)	Індекс листової поверхні, м ²				Середнє по фактору А
		Варіант обробки (фактор В)				
		Контроль	Фульвітал Плюс	Екостим	Квадрости м	
2018	X06135В	3,23	3,28	2,59	2,91	3,00
	X06134В	1,25	1,26	0,96	1,00	1,12
	X785В	1,65	1,20	1,74	1,89	1,62
	X1010Б	2,01	1,91	1,84	1,84	1,90
	X1012Б	1,99	1,93	1,79	1,56	1,82
	XНАУ1133В	2,12	1,47	2,08	1,88	1,89
	Середнє по фактору В	2,04	1,84	1,83	1,85	
НІР ₀₅ по фактору АВ – 0,15; А – 0,08 В – 0,06						
2019	X06135В	2,40	2,87	2,84	1,73	2,46
	X06134В	1,81	1,59	1,86	1,76	1,75
	X785В	1,33	1,15	1,72	1,26	1,37
	X1010Б	0,74	0,82	0,73	0,57	0,71
	X1012Б	1,83	1,45	0,91	0,64	1,21
	XНАУ1133В	2,35	1,10	2,06	1,86	1,84
	Середнє по фактору В	1,74	1,50	1,69	1,30	
НІР ₀₅ по фактору АВ – 0,12; А – 0,06; В – 0,05						
2020	X06135В	3,50	3,14	3,21	3,16	3,25
	X06134В	2,66	2,41	2,27	1,92	2,32
	X785В	2,58	2,14	2,50	2,16	2,34
	X1010Б	2,03	1,97	2,13	2,29	2,10
	X1012Б	2,83	2,84	3,47	3,47	3,15
	XНАУ1133В	3,00	2,61	2,97	2,51	2,77
	Середнє по фактору В	2,77	2,52	2,76	2,58	
НІР ₀₅ по фактору АВ – 0,38; А – 0,19; В – 0,15						



Рис 2.2.4. Дослідні ділянки з вивчення впливу регуляторів росту рослин на насінневу продуктивність самозапилених ліній соняшнику

Найбільш активний процес росту стебла соняшнику відмічається в період формування фази ВВСН-51–57 (зірочки) та самого процесу цвітіння ВВСН-59–69. Проте поряд з генетичним контролем даної ознаки значний вплив мають умови вирощування, стан ґрунту, ґрунтово-кліматичні умови та звичайно густота стояння. Втім думки вчених різняться, та не мають до цього часу якоїсь конкретики (Троценко et al., 2014; Мельник, 2013; Деменко & Жатов, 1997).

Між висотою та продуктивністю рослин є тісна кореляційна залежність ($r \approx 0,80$), що також встановлено у наших дослідженнях на ділянках контролю в межах $r = 0,73 - 0,80$ залежно від представлених генотипів. Тобто, високорослі форми формують більшу вегетативну поверхню рослини, мають більший діаметр кошика,

що підвищує показники фотосинтетичної активності. Втім для селекційних форм карликового типу є характерним більш інтенсивне засвоєння сонячної радіації та менший виніс поживних речовин з ґрунту (Кудріна, 2021).

Під час проведення польових досліджень у 2018–2020 рр. по вивченню регуляторів Фульвітал Плюс, Екостим та Квадростим в середньому за роки не встановлено суттєвого впливу на висоту досліджуваних генотипів соняшнику, за винятком деяких випадків.

Так для стерильної лінії Сх1002А та материнського аналога самозапильної лінії простого міжлінійного гібриду Сх808А/Х1002Б характерним було збільшення висоти в середньому за роки при застосуванні регуляторів Фульвітал Плюс та Екостим в межах 4–6 см відповідно до контролю. Застосування Квадростиму не мало суттєвого впливу, показники знаходились на рівні контролю для даних ліній 182 та 150 см відповідно. Для стерильних ліній Сх808А, Сх1010А та Сх1012А суттєвих змін за ознакою висоти при застосуванні регуляторів росту рослин в середньому за роки не спостерігали. Показники знаходились у межах контролю ± 1 –2 см (рис. 2.2.5).

На відміну від стерильних ліній, у яких спостерігалась стабільність даної ознаки, відновники фертильності пилку та закріплювачі стерильності характеризувалися більш суттєвим варіюванням за висотою, залежно від регулятора росту рослин. Так для сестринських ліній-відновників фертильності пилку Х06134В та Х06135В характерним було зменшення висоти рослин під впливом регуляторів росту (за винятком лінії Х06135В при застосуванні Екостиму) в межах 2–6 см відповідно до контролю у середньому за роки дослідження (рис. 2.2.6).

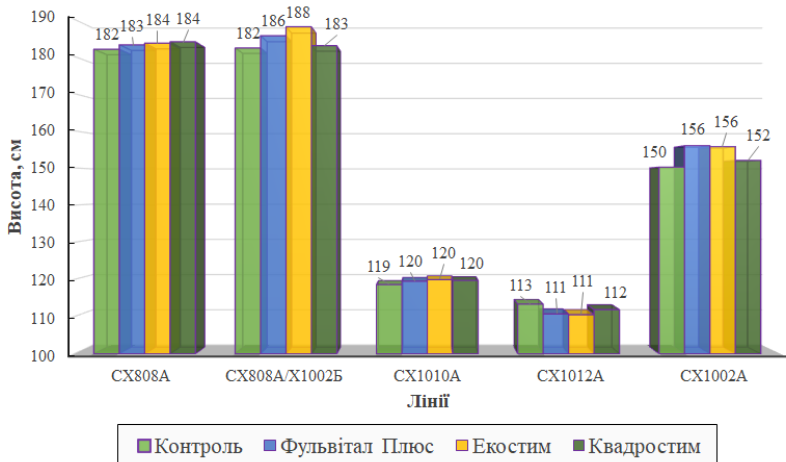


Рис. 2.2.5. Вплив регуляторів росту рослин на ознаку висоти аналогів стерильних самозапильних ліній соняшнику, середнє за 2018–2020 рр., см.

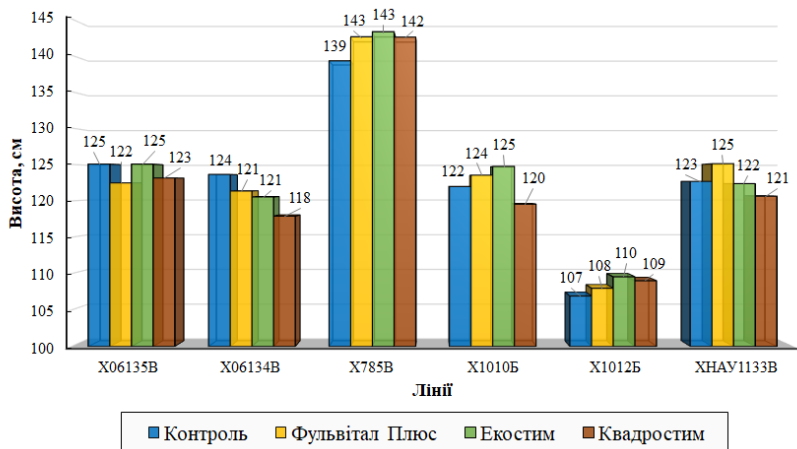


Рис. 2.2.6. Вплив регуляторів росту рослин на ознаку висоти рослин ліній-відновників фертильності пилку та ліній-закріплювачів стерильності соняшнику, середнє за 2018–2020 рр.,

см

На лінії відновнику фертильності пилку X785B застосування регуляторів росту рослин Фульвітал Плюс, Екоцим та Квадростим дозволило підвищити висоту рослин в межах від 3 см до 4 см відповідно до необробленого контролю (139 см). Лінії-закріплювачі стерильності X1010B та X1012B у середньому за роки досліджень зберігали показники висоти рослин на рівні контролю незалежно від застосованого регулятора росту рослин та залежно від року не суттєво варіювали від збільшення до зменшення висоти стебла.

У самозапильної лінії ХНАУ1133В відзначено збільшення висоти головного стебла при застосуванні Фульвітал Плюс у середньому на 2 см (125 ± 22 см) за роки досліджень (контроль 123 ± 21 см), водночас при застосуванні Екоциму та Квадростиму вона залишалася на рівні контролю та варіювала залежно від року не суттєво (Чуйко, 2021).

2.2.2. Особливості впливу регуляторів росту рослин на відмирання листкової поверхні різних генотипів соняшнику

Відмирання листкової поверхні є природним незворотним біологічним процесом, що відбувається, як протягом вегетації рослини і прискорюється після закінчення цвітіння соняшнику. На 20 день після закінчення цвітіння рослини втрачають до 40 % вегетативної поверхні (Чуйко, 2021). Встановлено, що площа вегетативної поверхні має тісний кореляційний зв'язок із продуктивністю, а відмирання листкової поверхні, згідно з дослідженнями К. М. Макляк, не залежить від висоти рослин та має слабку позитивну кореляційну залежність між періодом сходи – цвітіння (Макляк, 2016; Marinković & Škorić, 1984). Процес формування кількості листків та надалі їх відмирання залежить від умов року вирощування та генотипу соняшнику.

Для стерильного аналога лінії Сх808А, при застосуванні регуляторів росту характерним було збільшення кількості листків (29–30 шт.), у порівнянні з контролем

– 27 шт, при цьому співвідношення вегетуючих та сухих листків, на момент замірів було на одному рівні з контролем. Для материнської лінії стерильного гібрида Сх808А/Х1002В встановлено формування загальної кількості листя на одному рівні з контролем (28 ±1 шт.) та суттєвого зменшення їх кількості сухого при застосуванні Квадростиму по роках досліджень та в середньому за роки 14 ±1 шт (контроль 16 ±2 шт.). Стерильна лінія Сх1010А мала одні з найвищих показників відмирання листя на контролі 73 % від загальної кількості (27 шт.) та підвищення даного показника при застосуванні регуляторів росту у межах 77–83 % до їх загальної кількості листя на рослині (26–28 шт.).

Зменшення загальної кількості листків, при застосуванні регуляторів росту виявлено у лінії Сх1012А (23–24 шт.) та Сх1002А (24–26 шт.), у якій встановлено високу інтенсивність відмирання листків на рівні 71–74 %, залежно від регулятора росту (контроль 65 %) (в середньому за роки дослідження) (Рис.2.2.7).

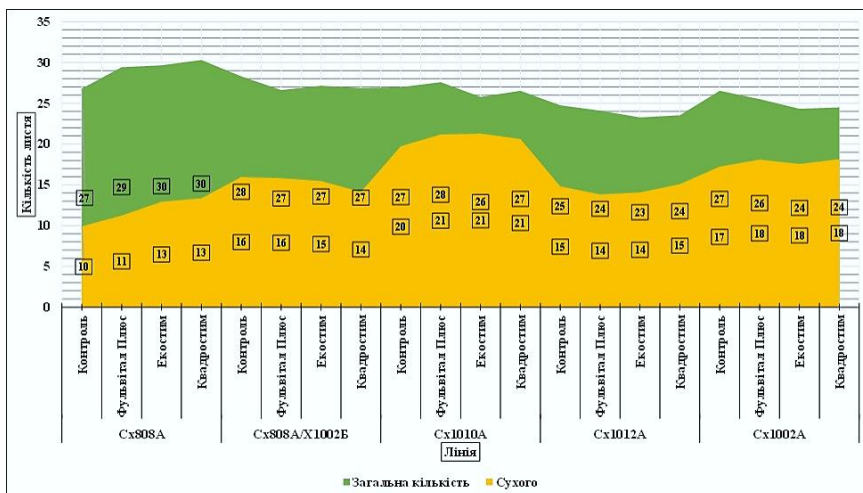


Рис. 2.2.7. Співвідношення сухого до загальної кількості листя на стерильних лініях соняшнику, середнє 2018–2020 рр., шт.

Вплив регуляторів росту рослин серед ліній-відновників фертильності пилку та ліній-закріплювачів стерильності пилку залежав як від регулятора росту, генотипу лінії, року вирощування та взаємодії цих факторів між собою. Зокрема найвищими показниками облистяності характеризувалася лінія мутантного походження ХНАУ1133В, а найменшими лінії Х06134В та Х1012Б.

Встановлено, що при застосуванні Фульвітал Плюс, на всіх досліджуваних лініях співвідношення кількості сухих листків до зелених збільшувалося і становило в межах 53–74 %, залежно від генотипу (контроль 47–70 %). Загальна кількість листків при Фульвітал Плюс зменшувалась (23–29 шт) або могла залишатися на рівні контролю (24–32 шт.). Зокрема прискорення відмирання листя при застосуванні Фульвітал Плюс може бути наслідком підвищення концентрації етилену в листі рослин, фітогормону який відповідає за процес старіння листя.

При застосуванні регулятора росту Екоцим з ауксиновим комплексом суттєвих змін на лініях-відновниках фертильності пилку та лініях-закріплювачах фертильності пилку в облистяності та відмиранні листкової поверхні не було встановлено. Загальна кількість листя та його відмирання залежно від лінії і варіювали в межах контролю.

Застосування Квадростиму сприяло зменшенню в середньому за роки загальної кількості листя на 1–2 листки та разом з цим підвищувався відсоток сухого листя (49–73 %) на рослині у співвідношенні до загальної його кількості, порівняно з контролем майже на 3 % (Чуйко, 2021) (рис. 2.2.8).

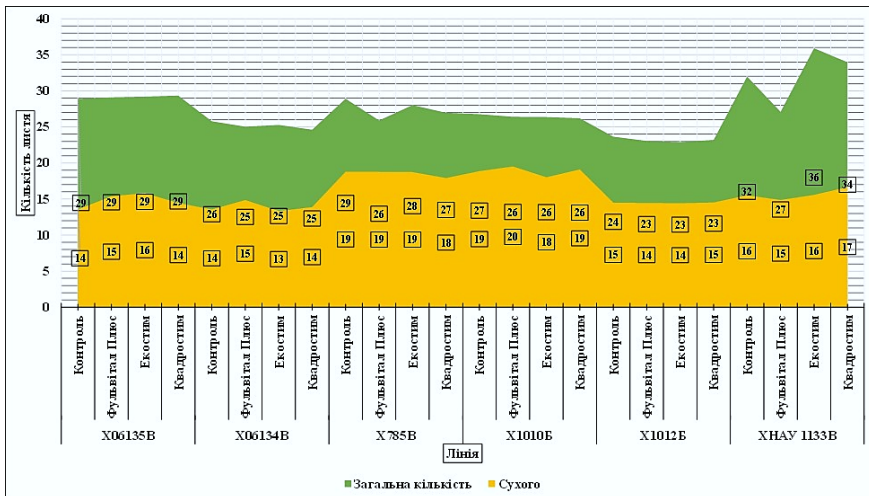


Рис. 2.2.8. Співвідношення сухого до загальної кількості листя на лініях-відновниках фертильності пилку та лініях-закріплювачах стерильності, середнє 2018–2020 рр., шт.

2.2.3. Мінливість життєздатності пилку фертильних ліній сояшнику під дією регуляторів росту рослин

Процес утворення пилку, його життєздатності та самого запилення є складним біологічним процесом, що обумовлює у цілому урожайність культури. Життєздатність пилку обумовлюється різними біо- та абіотичними факторами такими як: живлення рослини, погодні умови й різними змінами протікання фізіологічних процесів у рослині.

Недостатнє запилення часто є серйозною причиною в першу чергу для селекції та насінництва, що обмежує виробництво насіння у достатній кількості або ж розмноженні селекційно цінних генотипів сояшнику й інших культур (Burd, 1994; Ashman et al., 2004; Чуйко, 2022).

Сьогодні пилок соняшнику є уже достатньо вивченою біологічною структурою за морфологічними ознаками та його біохімічним складом. Описано понад 50 морфологічних ознак пилку для усієї родини *Helianthus*. У тому числі виділені генотипи культурного соняшнику з білим забарвленням пилкових зерен та встановлено їх рецесивні гени (Kovacic & Skaloud, 1980; Толмачев et al., 1998; Ведмедева & Толмачев, 2002).

Пилкові зерна соняшнику, що повністю дозріли мають чітко виражену округлу форму, які вкриті шиповидними наростами спорополленіну. Така особливість морфології пилкових зерен є характерною для всієї родини Айстрових (*Asteraceae*) (рис. 2.2.9, рис. 2.2.10).

За біохімічним складом пилок соняшнику складається в основному з ліпідів, білків, вуглеводів та їх оксигенованих похідних, а також деяких інших маловивчених структур таких як, наприклад «жовта речовина» (Bertoli et al., 2011; Vear et al., 1990; Totsky & Lyakh, 2015).

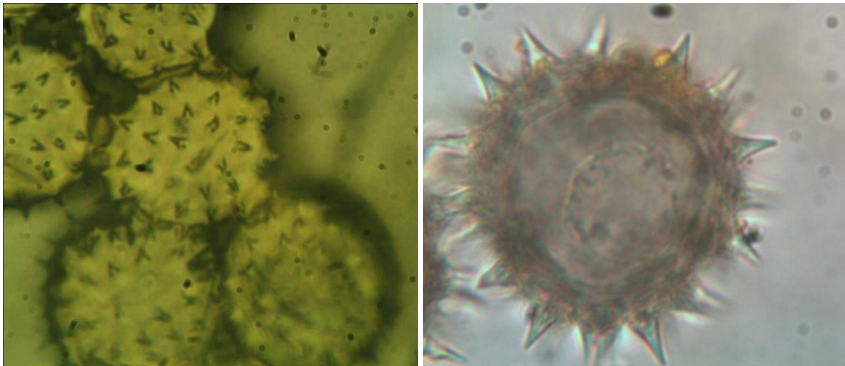


Рис. 2.2.9. Пилкові зерна *Echinacea pallida* (зліва) та *Helianthus annuus* (справа) при 1000× кратному збільшенні мікроскопа



Рис. 2.2.10 Будова та градація забарвлення пилку соняшнику забарвленого 1 % розчином тетразолу при 1000× кратному збільненні мікроскопа

У родини *Helianthus* також, сильно виражене явище самонесумісності, яке у XX столітті мало вагомий вплив на розвиток селекції соняшнику. Основною біологічною функцією явища самонесумісності є запобігання самозапиленню перехреснозапильних рослин, яка у соняшнику проявляється пилковою несумісністю. Оскільки вид культурного соняшнику (*Helianthus annuus* L) по своїй природі є алогамним, то чужорідний пилок проростає на декілька днів раніше ніж його власний. Сам генетичний контроль даного явища у соняшника є складним і водночас сильно залежить від погодних умов (Goud et al., 2000; Luciano et al., 1965).

На сьогодні селекціонерами явище самонесумісності частково вирішене завдяки відкриттю ЦЧС та добору генотипів соняшнику з високим показником генетичної сумісності, а нові напрямки селекційного процесу передбачають створення ліній відновників фертильності пилку соняшнику з підвищеними

показниками продуктивності, жаростійкості та життєздатності пилку (Минець et al., 2020; Минець et al., 2018;).

Вивченням життєздатності пилку, його жаростійкості на самозапилених лініях та гетерозисних гібридах соняшнику займалися науковці України та світу, а їх практичні результати дозволили встановити генотипи з підвищеними показниками фертильності та вивчити оптимальні умови пилкоутворення (Вопсіц, 2013; Макляк, 2015; Минець et al., 2020).

Для того, щоб зрозуміти ефект впливу досліджуваних регуляторів росту Фульвітал Плюс, Екостим та Квадростим слід більш детально розібрати їх діючі речовини. Так, в препаратах Фульвітал Плюс та Квадростим наявні фульвові кислоти та лігногумат калію, що входять до переліку гумінових сполук. Основною функцією яких є підвищення засвоєння мікроелементів, вони є сильними антиоксидантами, які підвищують адаптивність рослин та приймають участь в процесі дихання клітин (Knapowski et al., 2018; Брагін & Чуйко, 2019; Сендецький, 2018).

Вплив умов вирощування на життєздатність пилку є основним фактором що впливає на цей процес (Hsu et al., 1988; Harsant et al., 2013). Встановлено, що найкращі показники життєздатності пилку соняшнику проявляються за умовно низької вологості повітря (до 57 %) та температурних режимів у межах 26 °C (Astiz & Hernández, 2013; Чуйко, 2021). У цілому встановлено, що оптимальні умови для розвитку пилку рослини будь-якого є температура повітря у межах 24–28 °C і відносною вологістю повітря 50–70 % (Pavlov et al., 2019; Čalić et al., 2020).

Визначення життєздатності пилку соняшнику проводили за методикою П.І. Діакону, що більш детально описана в інших наших працях (Чуйко, 2021). Відбір зразків для проведення аналізу проводили у ранкові години (6⁰⁰–7⁰⁰). Для аналізу використовували пиляки, розташовані у квітках другої та третьої зони цвітіння з чотирьох діаметрально протилежних частин кошику. Зберігання та транспортування зразків проводили у простерилізованих алюмінієвих бюксах.

Для оцінки життєздатності пилкових зерен проводили фарбування 1 % розчином трифенілтетразола. Фотографування препаратів проводили при $\times 100$ кратному (об'єктив та окуляр $10\times$) збільшенні біологічного мікроскопа MICRO-med XS-3330 LED та цифрової фотокамери (рис. 2.2.11).



Рис. 2.2.11. Мікроскоп MICRO-med XS-3330 LED

За результатами дослідження встановлено індивідуальні особливості впливу регуляторів росту Фульвітал Плюс, Екостим і Квадростим на формування та розвиток пилку залежно від генетичних особливостей досліджуваних ліній соняшнику. Результати дослідження щодо обробки лінії X06135В регулятором Екостим вказують на суттєве підвищення життєздатності пилку на 9,2% та зменшення кількості нежиттєздатного пилку до 19,0% (порівняно з контролем, де цей показник становив 27,4%).

У лінії-відновника фертильності пилку соняшника X06134В суттєвих змін життєздатності пилку нами не було виявлено. При обробці регуляторами росту рослин Фульвітал Плюс й Квадростим, життєздатність пилку варіювала у межах 65,9 % та 68,6 % відповідно, порівняно з контролем 68,1 % у середньому за роки

дослідження. Застосування Екостиму мало суттєвий ефект впливу на зменшення життєздатного пилку – 51,7 % та його збільшення нежиттєздатного – 33,0 % (контроль 68,1 % та 16,3 % відповідно). Фракція слабожиттєздатного пилку (15,4 %) варіювала на рівні необробленого контролю 15,6 %. Така кількість нежиттєздатного пилку, яку ми встановили у даної лінії під впливом регулятора росту Екостим є найбільшою у порівняно з іншими лініями.

Лінія X785B мала тенденцію до підвищення життєздатності пилку соняшнику при обробці регулятором росту рослин Фульвітал Плюс 67,6 %, (контроль 64,6 %). Також, у даної лінії встановлено найнижчі показники нежиттєздатного пилку (11,7 %) серед досліджуваних ліній. При використанні регуляторів росту Екостим та Квадростим відзначено зменшення життєздатності пилку соняшнику на 4,0–9,1%, залежно від конкретного регулятора росту, порівняно з контрольною групою. (рис. 2.2.12).

Висока життєздатність пилку інбредних ліній соняшнику дозволить підвищувати пилкове навантаження на ділянках гібридизації та водночас покращити зав'язуваність насіння (Чуйко, 2021).

У лінії закріплювача стерильності X1010B обробка регулятором росту Фульвітал Плюс та Квадростим сприяла зниженню життєздатності пилку (51,6–53,4 % відповідно), що менше контролю у межах 5,6–7,4 %. При цьому показники нежиттєздатного пилку для даної лінії варіювали в межах контролю 23,6–25,5 %.

Відповідно до проведеного кореляційного аналізу нами встановлено істотний вплив середньодобових температур (мінімальних і максимальних) та вологості повітря на утворення нежиттєздатного пилку.

Так, нами було встановлено, що вплив вологості повітря даного регіону вирощування фертильних ліній соняшнику залежно від року має кореляційні показники, що змінюються залежно від року й регулятора росту.

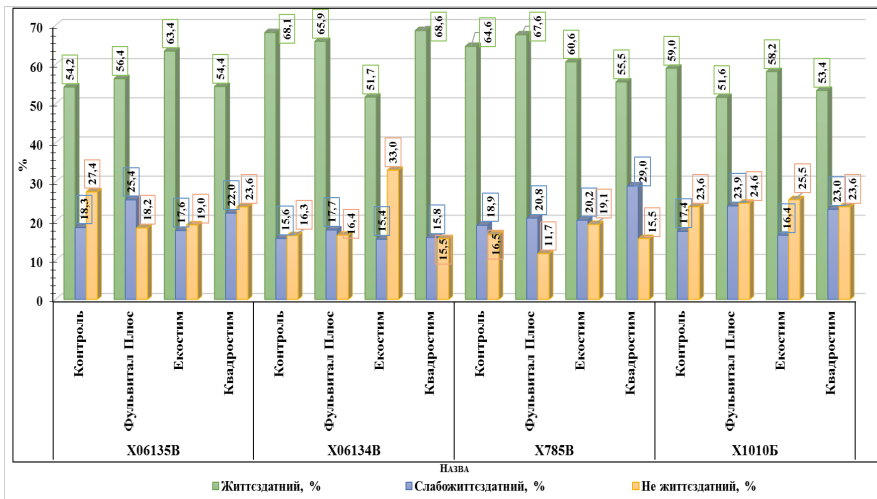


Рис. 2.2.12. Зміни життєздатності пілку соняшнику під впливом регуляторів росту рослин, середнє за 2019–2020 рр., %

Встановлено, що підвищення вологості має позитивну кореляційну залежність для утворення нежиттєздатного пілку на ділянці контролю за всі роки досліджень ($r = 0,27$ та $r = 0,61$). В той час, як при застосуванні регуляторів росту гумінового походження Фульвітал Плюс та Квадростим у більш засушливий 2019 рік кореляційні взаємозв'язки суттєво підвищувались ($r = 0,48$ – $0,49$ при вірогідності $P_{0,05}$). Разом з цим відмічено, що підвищення середньодобових температур повітря сприяє зменшенню нежиттєздатного пілку з даними регуляторами росту в межах кореляції від $r = -0,49$ до $r = -0,60$ (контроль $r = -0,15$).

У 2020 році суттєвою від'ємною кореляційною залежністю на рівні $r = -0,58$ встановлено взаємозалежність мінімальних температур повітря в момент спорогенезу на утворення нежиттєздатного пілку під впливом регулятора росту рослин Квадростим. Такі зміни на нашу думку могли відбутися зокрема у наслідок зміни гормонально стану рослини за рахунок групи фітогормонів, наприклад як, жасмонати та брасиностероїди.

Таблиця 2.2.3

Кореляційна залежність впливу вологості, максимальних та мінімальних температур повітря на утворення нежиттєздатного пилку

Варіант обробки	Вплив умов навколишнього середовища					
	2019			2020		
	Вологість повітря	t°C, min	t°C, max	Вологість повітря	t°C, min	t°C, max
Контроль	0,27	0,00	-0,15	0,61**	-0,16	-0,56**
Фульвітал Плюс	0,49*	-0,29	-0,49*	-0,05	-0,18	-0,32
Екостим	-0,17	-0,29	-0,05	-0,11	-0,22	-0,04
Квадростим	0,48*	-0,16	-0,60**	0,29	-0,58**	-0,18

* кореляційна залежність статистично вірогідна при $P_{0,05}$; ** вірогідно при $P_{0,01}$

За умов більш знижених температур повітря та високій його вологості у 2020 році вологість повітря суттєво впливала на позитивну кореляційну залежність на контролі ($r = 0,61$). Підвищення кількості максимальних середньодобових температур стало наслідком зменшення не життєздатного пилку. Серед інших досліджуваних показників в тому числі й при застосуванні регуляторів росту кореляційні зв'язки проявлялися несуттєво та були у межах від $r = -0,32$ до $r = 0,29$ (табл. 2.2.3) (Чуйко, 2021).

2.2.4. Мінливість ознак продуктивності, елементів структури урожаю та якості самозапилених ліній соняшнику під впливом регуляторів росту рослин

Регулятори росту рослин відіграють важливу роль у процесі розвитку рослин і таким чином модулюють відповіді рослин на абіотичні стреси. Встановлено, що вони зменшують шкоду, спричинену абіотичним стресом. Ріст рослини та її реакція на сигнали навколишнього середовища в основному регулюється рослинними гормонами, так званими фітогормонами. Фітогормони діють у просторі та часі як ендогенні сигнали в дуже низькій дозі для регулювання

різноманітних фізіологічних функцій. Втім, через високу вартість та складність отримання природних гормонів у достатній кількості для забезпечення ними сільського господарства, нині перевага надається саме їх синтетичним аналогам (Khan et al., 2020; Коо et al., 2020; Брагін & Чуйко, 2019).

За результатами польових досліджень проведених у період 2018–2020 рр., досліджувані регулятори росту рослин Фульвітал Плюс, Екостим та Квадростим мали варіабельність впливу генотипи соняшнику, що досліджувалися. Ефективність застосування досліджуваних препаратів у першу чергу залежала генетичної складової лінії, умов навколишнього середовища у період обробки та вегетації, екологічної пластичності досліджуваних ліній до несприятливих умов й діючих речовин регуляторів росту рослин.

Встановлено, що досліджувані регулятори росту рослин суттєво впливали на ознаку продуктивності кошика, натури та масу 1000 насінин всіх стерильних ліній соняшнику, за винятком самозапиленої лінії Сх1010А, продуктивність кошика якої була меншою (16,2 г) при застосуванні Квадростиму (контроль 17,0 г) та простого стерильного гібрида Сх808А/Х1002Б – 48,8 г, порівняно з контролем 53,5 г в середньому за роки досліджень. Істотний позитивний вплив регуляторів росту Екостим та Квадростим встановлено на продуктивність лінії Сх808А за ознакою продуктивності кошика – 65,6 г та 66,4 г відповідно, що на 13,5–14,9 % перевищує контроль 57,7 г, масу 1000 насінин – 66,5–66,7 г (контроль 58,3 г) та натури насіння – 392–397 г/л (контроль 378 г/л) відповідно, що водночас підтверджується проведеним багатофакторним дисперсійним аналізом (табл. 2.2.4).

Спираючись на результати багатофакторного дисперсійного аналізу встановлено суттєвий вплив Фульвітал Плюс та Квадростиму на формування натури насіння у простого стерильного гібрида Сх808А/Х1002Б, яка коливалася у межах 393–394 г/л для даних регуляторів росту, що на 5,6–5,9 % відповідно більше контролю (372 г/л). Встановлено позитивний вплив препаратів Екостим і

Квадростим на масу 1000 насінин у лінії Сх1010А у межах 59,4–60,1 г (контроль 51,8 г) відповідно серед досліджуваних регуляторів росту рослин.

Позитивний вплив серед досліджуваних регуляторів росту встановлено на лінію Сх1002А за ознаками продуктивності – 19,7–21,4 г, що більше на 27,1–38,1 % за контроль – 15,5 г, маси 1000 насінин у межах 40,0–47,1 г (контроль 37,8 г), натуре насіння у межах 288–293 г/л (контроль 254 г/л). Кореляційно-регресійним аналізом встановлено високу залежність показників продуктивності/натуре насіння $r = 0,88$ (коефіцієнт детермінації $r^2 = 0,77$), продуктивності/маси 1000 насінин $r = 0,79$ (коефіцієнт детермінації $r^2 = 0,62$), при цьому взаємозв'язок між ознаками натура й маса 1000 насінин знаходився на середньому рівні $r = 0,62$ (коефіцієнт детермінації $r^2 = 0,38$) та підвищувався для всіх досліджуваних ознак до $r = 0,99$ при обробці регуляторами росту рослин.

В цілому регулятори росту рослин мали вплив на формування та підвищення продуктивності у межах 0,7–38,1 % порівняно з контролем та залежно від регулятора росту та генотипу лінії. Слід зазначити, що найбільшого впливу досягнуто на лініях Сх808А та Сх1002А. Дані лінії характеризуються високою посухостійкістю, адаптивністю до несприятливих умов у цілому та комплексною стійкістю до основних захворювань. Саме ці фактори були одними з ключових, від яких залежало формування продуктивного потенціалу рослин.

За результатами дисперсійного аналізу встановлено, що вплив генотипу (фактор А) на стерильні лінії соняшнику є ключовим при формуванні продуктивності з рослини (82,9 %), маси 1000 насінин (70,6 %) та натуре насіння (65,4 %), що вірогідно при F_{05} . Вплив року вирощування на формування даних досліджуваних показників (фактор В) був в межах 2,5–3,0 % для продуктивності та маси 1000 насінин й 9,1 % при формуванні натуре насіння стерильних самозаплених ліній (вірогідно при F_{05}) (рис. 2.2.13).

Таблиця 2.2.4

Продуктивність, маса 1000 насінин та нагура насіння стерильних аналогів самозапилених ліній соняшнику, середнє за 2018–2020 рр.

Лінії	Варіант обробки	Продуктивність, г		Маса 1000 насінин, г		Нагура, г/л	
		Середнє за роки	Середнє по фактору А	Середнє за роки	Середнє по фактору А	Середнє за роки	Середнє по фактору А
Сх808А	Контроль	57,8	63,2	58,3	63,3	378	389
	Фульвігал Плюс	62,9		61,8		387	
	Екостим	66,4		66,7		397	
	Квадростим	65,6		66,5		392	
Сх1010А	Контроль	17,0	17,5	51,8	56,7	339	347
	Фульвігал Плюс	18,1		55,5		351	
	Екостим	19,0		59,4		347	
	Квадростим	16,2		60,1		352	
Сх1012А	Контроль	20,1	23,8	39,2	42,4	337	336
	Фульвігал Плюс	25,2		42,0		332	
	Екостим	25,6		44,4		325	
	Квадростим	24,3		43,8		349	
Сх1002А	Контроль	15,5	19,3	37,8	42,1	254	283
	Фульвігал Плюс	20,7		47,1		293	
	Екостим	21,4		43,6		288	
	Квадростим	19,7		40,0		298	

<i>Продовження табл. 2.4</i>											
Cx808A/ X1002B	Контроль	53,5				54,6				372	
	Фульвігал Плюс	53,9				54,7				393	
	Екостим	48,8	52,9			56,6	57,7			377	
	Квадростим	55,6				64,7				394	
Середнє по фактору В											
		2018 рік	34,1							49,7	369
		2019 рік	27,8							50,4	327
		2020 рік	31,0							57,2	347
Середнє по фактору С											
		Контроль	32,8							48,3	336
		Фульвігал Плюс	36,2							52,2	351
		Екостим	36,2							54,1	347
		Квадростим	36,3							55,0	357
		НІР ₀₅ А	1,0							1,2	4,0
		НІР ₀₅ В	0,8							1,1	3,5
		НІР ₀₅ С	1,0							1,2	4,0

Примітка: фактор А – генотип; фактор В – рік вирощування; фактор С – регулятор росту рослин

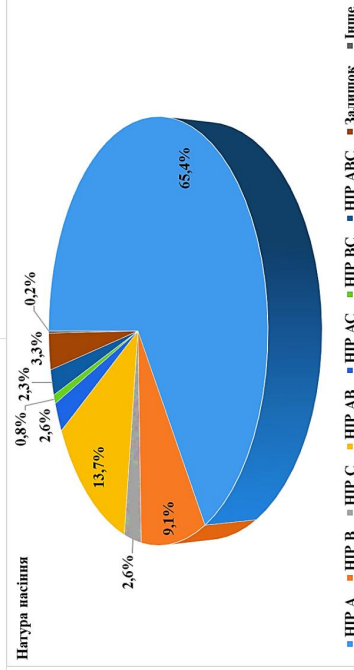
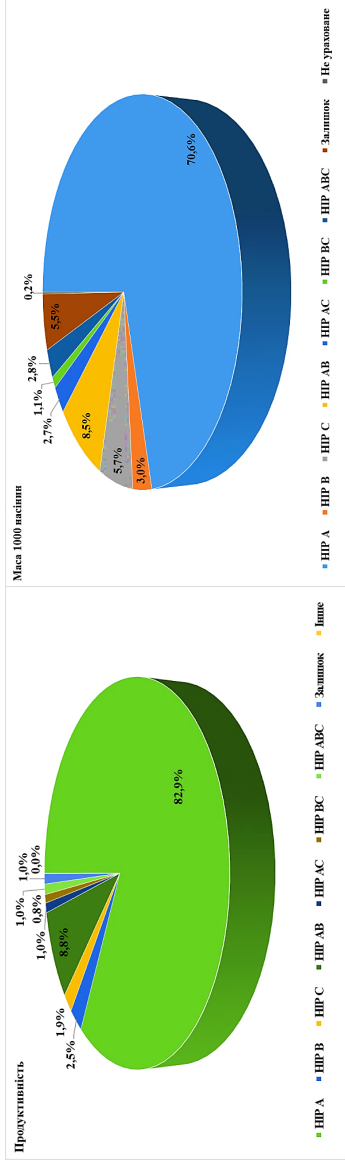


Рис. 2.2.13. Багатофакторний дисперсійний аналіз формування ознак продуктивності кошика, маси 1000 та натурї насіння

стерильних аналогів самозапилених ліній соняшнику, середнє 2018–2020 рр., %

Примітка: фактор А – лінія; фактор В – рік вирощування; фактор С – регулятори росту рослин (всі значення вірогідні при F₀₅)

Вплив регуляторів росту Фульвітал Плюс, Екостим та Квадростим на формування елементів структури урожаю становив 1,9 % для показника продуктивності кошика, 5,7 % – маси 1000 насінин та 2,6 % – натура насіння (всі значення статистично вірогідні при F_{05}).

Взаємозв'язок факторів АВ (лінія – рік вирощування) мав досить суттєвий вплив на формування ознак та варіював в межах 8,5–13,7 %. Взаємозв'язок між факторами ВС, АС та АВС варіював залежно від ознаки в межах 0,8–2,8 %, що є достовірним при F_{05} (Чуйко, 2021).

Вплив регуляторів росту рослин на лінії-закріплювачі стерильності сояшнику варіював від генотипу рослини. Суттєвий ефект впливу регуляторів росту на продуктивність з кошику встановлено у лінії Х1012Б при застосуванні Фульвітал Плюс – 21,9 г, Екостиму – 19,3 г та Квадростиму – 23,5 г (контроль 18,9 г), що становило прибавку у межах 3,0–24,4 % відповідно. Слід відмітити індивідуальну реакцію на дію регулятора Квадростим на лінії Х1010Б та її стерильного аналога Сх1010А (табл. 2.2.4). Продуктивність кошику зменшувалась на 2,1–4,6 % порівняно з контролем (в обох випадках) але при цьому збільшувалась маса 1000 насінин на 1,5–16 % та натура насіння на 4,0–9,2 %. Для даної лінії встановлено позитивний вплив регуляторів росту Фульвітал Плюс за ознакою продуктивності кошика – 17,1 г та Екостиму – 16,7 г відповідно до контролю.

Ознака маса 1000 насінин збільшувалася при застосуванні усіх досліджуваних регуляторів росту у лінії Х1012Б у межах 39,5–44,4 г (контроль 34,0 г. Натура насіння даної лінії мала суттєве збільшення лише при застосуванні Квадростиму – 337 г/л (контроль 323 г/л), що підтверджується проведеним дисперсійним аналізом (HP_{05}).

Маса 1000 насінин лінії-закріплювача стерильності сояшнику Х1010Б суттєво збільшувалася при застосуванні регулятора Фульвітал Плюс 53,6 г, порівняно з контролем 50,8 г (вірогідно при HP_{05}). Натура насіння

Таблиця 2.2.5

Продуктивність, маса 1000 насінин та натура ліній закріплювачів стерильності соняшнику,
середнє за 2018–2020 рр.

Лінії	Варіант обробки	Продуктивність, г		Маса 1000 насінин, г		Натура, г/л	
		Середнє за роки	Середнє по фактору А	Середнє за роки	Середнє по фактору А	Середнє за роки	Середнє по фактору А
X10125	Контроль	18,9		34,0		323	
	Фульвітал Плюс	21,9	20,9	39,5	40,1	329	326
	Екостим	19,3		42,3		316	
	Квадростим	23,5		44,4		337	
X10105	Контроль	14,7		50,8		326	
	Фульвітал Плюс	17,1	15,7	53,6	50,7	315	333
	Екостим	16,7		46,9		337	
	Квадростим	14,4		51,6		356	
Середнє по фактору В	2018 рік		23,0		46,7		355
	2019 рік		14,4		42,2		319
	2020 рік		17,5		47,2		316
Середнє по фактору С	Контроль		16,8		42,4		325
	Фульвітал Плюс		19,5		46,5		322
	Екостим		18,0		44,6		327
	Квадростим		19,0		48,0		347
	НР ⁰⁵ А		0,7		1,3		3,7
	НР ⁰⁵ В		0,9		1,6		4,6
	НР ⁰⁵ С		1,1		1,8		5,3

Примітка: фактор А – генотип; фактор В – рік вирощування; фактор С – регулятор росту рослин

характеризувалася її зменшенням при застосуванні Фульвітал Плюс 315 г/л та збільшення на ділянках застосування Екостиму та Квадростиму в межах 337–356 г/л в середньому за роки, порівняно з контролем 326 г/л (вірогідно при HP_{05}) (табл. 2.2.5) (Чуйко, 2021; Чуйко, 2020).

Встановлено, що для ліній закріплювачів стерильності соняшнику (X1010Б та X1012Б) при формуванні продуктивності важливим фактором впливу є рік вирощування 46,4 %, за результатами багатофакторного дисперсійного аналізу. В той час, як реакція генотипу мала менший вплив – 24,8 %, а вплив регуляторів росту Фульвітал Плюс, Екостим та Квадростим знаходився в межах 4,0 % (вірогідно при F_{05}). Взаємодія факторів АВ, АС, ВС та їх вплив на продуктивність була в межах від 3,0 % до 5,7 %, тоді як взаємодія факторів АВС становила 1,7 % та була статистично не суттєвою (рис. 2.2.14).

При формуванні маса 1000 насінин генотип рослин відіграє суттєву роль, а фактор впливу становив 42,7 %, тоді як, рік вирощування та вплив регуляторів росту рослин мали вплив в межах 6,5–7,7 % відповідно. Взаємодія між факторами АВ, АС, ВС та АВС та їх вплив на масу 1000 насінин коливалася на рівні 5,5–9,3 % (вірогідно при F_{05}).

Установлено, що процес формування натуре насіння у досліджуваних ліній-закріплювачів стерильності на 50,4 % залежав від умов року вирощування, на 15,5 % від впливу регуляторів росту і лише на 1,9 % від генотипу (вірогідно при F_{05}). Вплив факторів АВ, АС, ВС та АВС на натуре насіння становив 2,5–7,9 % (вірогідно при F_{05}).

Установлено, що регулятори росту рослин мали позитивну дію на масу 1000 насінин, яка варіювала залежно від генотипу лінії X06135В при обробці Фульвітал Плюс 53,1 г (контроль 46,1 г), лінії X785В при обробці Екостимом та Квадростимом у межах 51,9–52,4 г, порівняно з контролем 45,8 г, у лінії X1012Б збільшення маси 1000 насінин спостерігалось поміж усіх варіантах обробки і

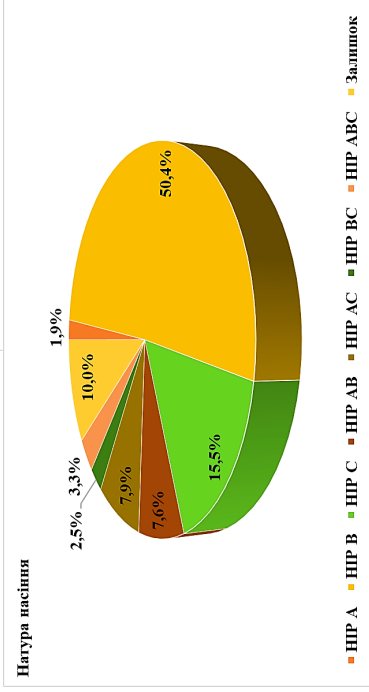
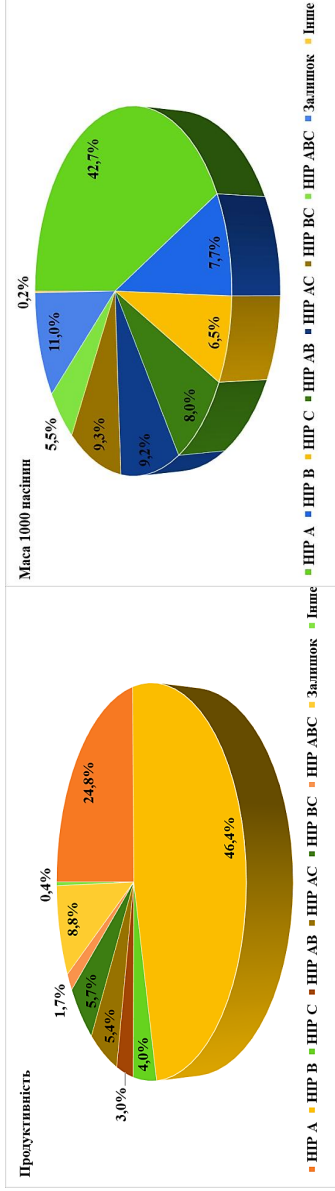


Рис. 2.2.14. Багатофакторний дисперсійний аналіз формування ознак продуктивності кошика, маси 1000 та нагури насіння ліній соняшнику закріплювачів стерильності, середнє 2018–2020 рр., %

Примітка: фактор А – лінія; фактор В – рік вирощування; фактор С – регулятори росту рослин (всі значення вірогідні при F₀₅)

Таблиця 2.2.6.

Продуктивність, маса 1000 насінин та натура ліній відновників фертильності пилку соняшнику,
середнє за 2018–2020 рр.

Лінії	Варіант обробки	Продуктивність, г		Маса 1000 насінин, г		Натура, г/л	
		Середнє за роки	Середнє по фактору А	Середнє за роки	Середнє по фактору А	Середнє за роки	Середнє по фактору А
X06135В	Контроль	38,8	37,4	46,1	48,6	321	332
	Фульвітал Плюс	36,8		45,7		327	
	Екостим	37,5		49,3		334	
	Квадростим	36,5		53,1		344	
X06134В	Контроль	13,9	13,9	31,9	32,6	394	400
	Фульвітал Плюс	14,3		33,3		402	
	Екостим	14,2		33,7		394	
	Квадростим	13,2		31,5		408	
X785В	Контроль	30,0	32,0	45,8	47,7	310	318
	Фульвітал Плюс	34,8		48,8		312	
	Екостим	33,7		51,9		319	
	Квадростим	29,4		52,4		329	
XНAУ1133В	Контроль	9,0	8,3	35,1	36,1	275	279
	Фульвітал Плюс	8,3		37,0		297	
	Екостим	7,8		35,2		262	
	Квадростим	8,1		36,9		280	

Продовження табл. 2.6					
Середнє по фактору В					
2018 рік	27,7		43,7		383
2019 рік	16,7		37,1		294
2020 рік	24,3		44,5		318
Середнє по фактору С					
Контроль	22,9		39,7		325
Фульвігал Плюс	23,5		41,2		335
Екостим	23,3		42,5		327
Квадростим	21,8		43,5		340
НР ⁰⁵ А	0,81		1,27		4,3
НР ⁰⁵ В	0,70		1,10		3,8
НР ⁰⁵ С	0,80		1,30		4,4

Примітка: фактор А – генотип; фактор В – рік вирощування; фактор С – регулятор росту

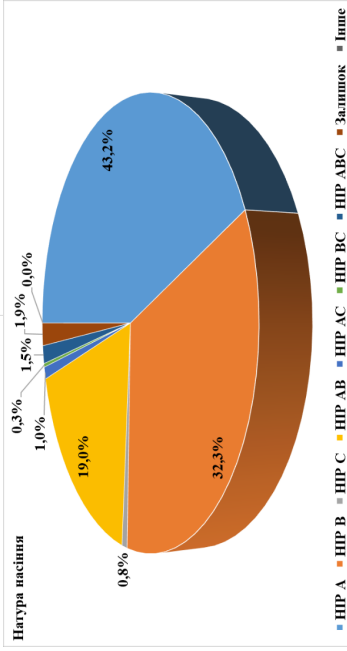
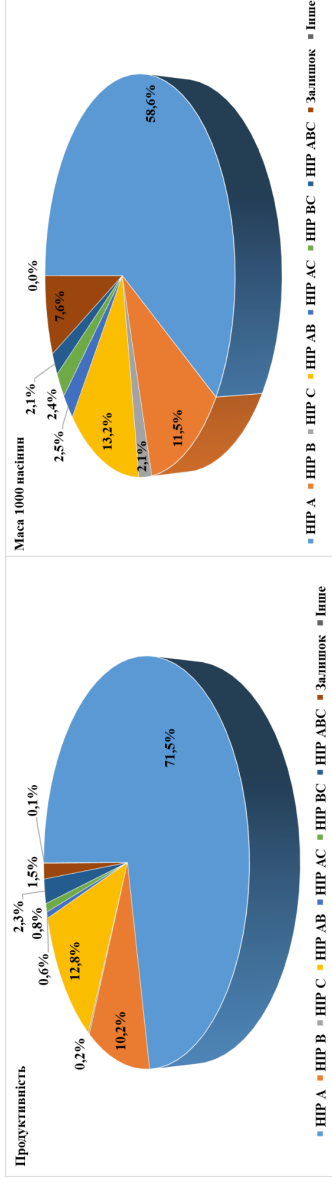


Рис. 2.2.15. Дисперсійний аналіз впливу факторів на формування показників продуктивності, маси 1000 та нагури насіння ліній соняшнику відночників фертильності пилку, середнє 2018–2020 рр., %

Примітка: фактор А – лінія; фактор В – рік вирощування; фактор С – регулятори росту рослини (всі значення вірогідні при F₀₅)

становила у межах 16,0–30,3 %. Середнє збільшення за роки дослідження ознаки маси 1000 насінин варіювало у межах 0,8–9,2 %, порівняно з наведеним контролем (табл. 2.2.6).

Для ліній-відновників фертильності пилку фактор впливу регуляторів росту Фульвітал Плюс, Екостим та Квадростим за ознаками продуктивності з кошика, маса 1000 насінин та натура насіння був мінімальним, порівняно з іншими генотипами та становив лише 0,2 %, 2,1 % та 0,8 % відповідно (вірогідно при F_{05}). А процес формування ознак продуктивності на 43,2–71,5 % залежав від генотипу лінії та умов року вирощування і становив для продуктивності з кошика та маси 1000 насінин 10,2 % і 11,5 % відповідно, для натури насіння – 32,3 % (рис. 2.2.15).

У досліджуваних ліній, за ознаками продуктивності, встановлено високий показник взаємодії між факторами АВ (лінія та рік вирощування) – в межах 12,8–19,0 %, тоді як вплив взаємодії факторів АС, ВС та АВС не перевищував 2,5 % (вірогідності F_{05}) (Chuuko, 2020; Чуйко, 2021).

2.2.5. Вплив регуляторів росту рослин на формування діаметру кошику

Діаметр кошика є одним з важливих елементів формування структури урожаю рослини та важливою селекційною ознакою під час створення нових ліній та гібридів соняшнику. Розмір кошика, форма, положення та інші особливості у першу чергу залежать від генетичних особливостей рослини, але при цьому вони можуть змінюватися під впливом умов навколишнього середовища, технології вирощування, густоти стояння та живлення рослин (Піньковський & Танчик, 2018; Жуйков & Бурдюг, 2019; Chuuko et al., 2020).

За результатами польових досліджень у період 2018–2020 рр. встановлено, що вплив досліджуваних регуляторів росту рослин, за даною ознакою був суттєвим на стерильну лінію Сх808А. У середньому прибавка за даною ознакою варіювала у межах 0,5–0,8 см залежно від регулятора росту

(контроль 16,8 см) (рис. 2.2.16 А). В той час як, у материнського аналога простого стерильного гібрида соняшнику Сх808А/Х1002Б встановлена зменшення діаметру кошику під впливом Фульвітал Плюс та Квадростим у середньому за роки у межах 0,5–0,8 см.

Для лінії Сх1010А встановлено зменшення діаметру кошику у всіх варіантах обробки регуляторами росту рослин, зокрема при обробці Екостимом до 0,7 см у середньому за роки, порівняно з контролем. Стерильна лінія Сх1012А суттєвих змін за даною ознакою не мала (15,4–16,0 см), показники знаходилися на рівні контролю 15,6 см. Найбільшу прибавку встановлено у лінії Сх1002А при застосуванні регулятора росту Квадростим на 1,5 см та Екостиму –1,1 см у середньому за роки польових досліджень (контроль 13,8 см) (рис. 2.2.17).

Вплив регулятора росту Квадростим на лінію відновник-фертильності пилку Х06135В сприяв зменшенню діаметру кошика на 1,5 см, порівняно з контролем (15,5 см). Зокрема зменшення досліджуваної ознаки відмічено і при застосуванні регулятора росту Екостим на 0,8 см та незначного його зменшення при застосуванні Фульвітал Плюс на рівні 0,4 см у середньому за роки (рис. 2.2.16. Б).

У лінії Х06134В ХНАУ1133В та Х1012Б не встановлено характерного негативного впливу на діаметр кошика при обробці регуляторами росту. Лінійні показники знаходились в межах контролю 10,0 см для лінії Х06134В та 9,8 см для лінії ХНАУ1133В в середньому за роки досліджень. Для лінії закріплювача стерильності пилку Х1012Б при застосуванні регуляторів Фульвітал Плюс та Екостим діаметр кошика не змінювався і знаходився в межах контролю 15,6 см. В той час, як застосування Квадростиму сприяло збільшення діаметра кошика на 0,6 см відповідно до наведеного контролю в середньому за роки (Чуйко, 2021).

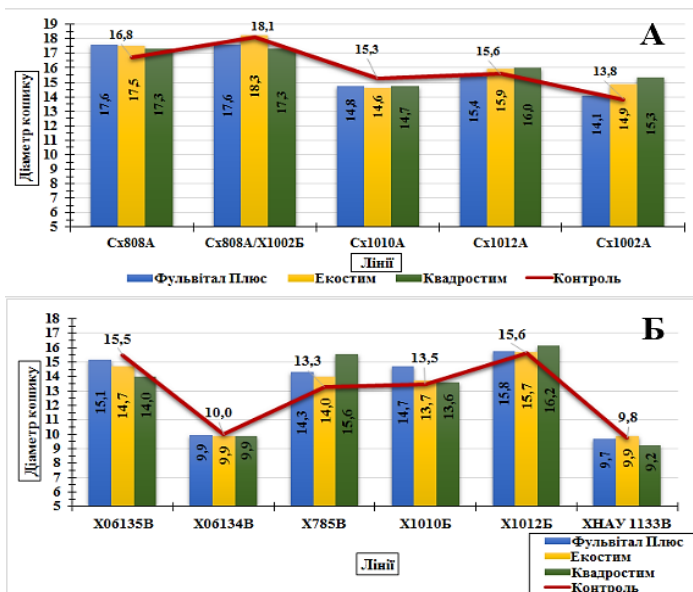


Рис. 2.2.16. Вплив регуляторів росту рослин на ознаку діаметр кошику соняшнику. А – стерильні аналоги ліній, Б – лінії відновники фертильності пилку та закріплювачі стерильності, середнє за 2018–2020 рр., см.



Рис. 2.2.17. Збільшення діаметру кошику стерильної лінії Cx1002A під впливом регулятора росту рослин Квадростим, 2020 р.

У лінії-відновника фертильності пилку Х785В встановлено збільшення діаметра кошика в усіх варіантах обробки регуляторами росту (Фульвітал Плюс, Екостим та Квадростим), в середньому за роки досліджень прибавка склала 0,7–2,3 см порівняно з контролем (13,3 см) та залежно від регулятора росту рослин.

Для лінії закріплювача стерильності пилку Х1010Б, в середньому за роки дослідження, характерною була прибавка у розмірі діаметра кошика на 1,2 см порівняно з контролем 13,5 см. Встановлено, що обробка регуляторами Екостим та Квадростим не мала суттєвого впливу на дану ознаку і лінійні показники знаходились в межах контролю (Чуйко, 2021).

2.2.6. Вплив регуляторів росту рослин на вміст олії у насінні

Вирощування соняшнику, як основної олійної культури України передбачає використання різних варіантів добрив для можливості ефективного накопичення ліпідів у насінні (Nanhu, 2021). Формування олійності будь-якої культури у першу чергу залежить від різного роду факторів біотичного та абіотичного впливу, що своєю чергою спонукає до розробки різних технологій вирощування сільськогосподарських культур (Шеремет et al., 2014; Ляльчук et al., 2023).

Проведеними нами польовими дослідженнями встановлено, що вплив регуляторів росту рослин на вміст олії у насінні самозапилених ліній соняшнику варіював залежно від генотипу та препарату. Слід відмітити, що у ліній Х06135В, Х06134В, Сх808А, Х785В та Х1010Б при застосуванні Фульвітал Плюс в середньому за роки зменшувався вміст олії в насінні. Відсоток олії в насінні був меншим на 0,4–1,2 % відповідно до контролю. Найбільш ефективний вплив за показником збільшення відсотку олії в насінні відмічено у лінії закріплювача стерильності Х1012Б при обробці Квадростимом 39,9 %, що на 4,2 % перевищує контроль (35,7 %). Зокрема підвищення вмісту олії в насінні встановлено у ліній Сх1010А, Х1012Б та Сх1002А у межах 1,5–

2,8 % відповідно до контролю при застосуванні регулятора росту рослин Екостим. У даних ліній підвищення вмісту олії відбулося і при застосуванні гумінового препарату Фульвітал Плюс у межах 35,4–36,3 %, що на 0,6–2,6 % більше контролю (Чуйко, 2021).

Серед досліджуваних генотипів самозапилених ліній слід відзначити стерильну лінію Сх1010А та лінію закріплювача стерильності пилку Х1012Б. При застосуванні усіх досліджуваних регуляторів росту рослин відмічені суттєві збільшення відсотку олії в насінні. Накопичення олії в насінні безпосередньо залежить від фотосинтетичного потенціалу рослин за рахунок якого накопичуються продукти фотосинтезу (асимілянти), і які є основою для утворення жирів. Позитивна динаміка від застосування регуляторів росту рослин на даних лініях може характеризувати їх кращі адаптивні можливості та підвищення їх при застосуванні регуляторів росту рослин (Нестерчук, 2015) (табл. 2.2.7).

Таблиця 2.2.7

Вплив регуляторів росту рослин на вміст олії в насінні самозапилених ліній соняшнику, середнє за 2018–2019 рр., %

Назва	Контроль	Фульвітал Плюс	Екостим	Квадростим
Стерильні аналоги самозапилених ліній				
Сх808А	51,3	50,2	51,0	51,4
Сх1010А	34,1	35,4	36,8*	35,7*
Сх1012А	40,9	42,4	41,1	40,6
Сх1002А	33,8	36,3*	36,5*	32,6
Лінії відновники фертильності пилку				
Х06135В	39,0	37,8	38,5	39,9
Х06134В	43,6	43,2	43,9	43,9
Х785В	43,2	42,0	43,3	43,0
ХНАУ 1133В	40,4	41,2	39,8	41,5
Лінії закріплювачі стерильності пилку				
Х1010Б	34,0	33,1	33,6	33,7
Х1012Б	35,7	36,3	37,2*	39,9*

* – вірогідно при $P < 0,05$

Висновки

За результатами проведених польових досліджень з вивчення особливостей впливу регуляторів росту рослин Фульвітал Плюс, Екостим та Квадростим на самозапилени лінії соняшнику за умов їх застосування в східній частині Лісостепу України було встановлено наступне:

1. Площа вегетативної поверхні самозапилених ліній соняшнику залежно від регулятора росту рослин, року та генотипу. Зменшення індексу листової поверхні встановлено при застосуванні регулятора росту рослин Фульвітал Плюс на лінії X785B у межах 1,15–2,14 м² (контроль 1,33–2,58 м²), лінії ХНАУ1133В 1,10–2,61 м² (контроль 2,12–3,00 м²).

2. Встановлено збільшення висоти рослин при застосуванні регулятора росту Фульвітал Плюс на стерильному аналогу самозапиленої лінії Сх1002А у межах 2–6 см в середньому за роки досліджень відповідно до контролю.

3. Застосування регулятора росту рослин Фульвітал Плюс позитивно впливало на особливості життєздатності пилку у лінії-відновника фертильності Х06135В з підвищенням її життєздатності у середньому за роки досліджень на 9,2 % (відповідно до контролю 54,2 %).

4. За результатами багатофакторного дисперсійного аналізу встановлено, що генотип лінії є основним фактором продуктивності кошика на який припадає від 71,5 % до 82,9 %. Водночас вплив регуляторів росту рослин на ознаку продуктивності кошика варіював до 4,0 %, а на інші структурні елементи врожаю (маса 1000 насінин та натура) до – 15,5 % відповідно.

5. Серед досліджуваних ліній виявлені генотипи, які найкраще реагували на застосування регуляторів росту рослин. Зокрема, встановлено стерильні аналоги самозапилених ліній Сх1002А та Сх808А, серед яких підвищувалася продуктивність з кошика (на 5,9 г та 7,8 г відповідно) порівняно з контролем в усі роки досліджень, при урожайності у межах 3,58–3,78 т/га (контроль 3,29 т/га) і 1,12–1,22 т/га (контроль 0,88 т/га) відповідно.

6. Регулятори росту позитивно впливали на ознаку маси 1000 насінин, залежно від генотипу лінії збільшення варіювало у межах від 0,3 % до 30,3 %.

7. Встановлено, що діаметр кошика є генетично стабільною ознакою, зміни якої під впливом регуляторів росту Фульвітал Плюс, Екостим та Квадростим майже не відбувалися у більшості генотипів, за винятком збільшення лінії – Сх1002А до 1,5 см та Х785В до 2,3 см.

8. Застосування регуляторів росту Екостим та Квадростим сприяло підвищенню олійності насіння у ліній Сх1010А та Х1012Б на 2,7–4,2 % відповідно.

Список використаних джерел

Брагін, О. М., & Чуйко, Д. В. (2019). Способи підвищення продуктивності ліній соняшника та інших сільськогосподарських культур з використанням регуляторів росту. *Вісник ХНАУ. Серія: Рослинництво, селекція і насінництво, плодовоовочівництво і зберігання*, (1), 107-117.

Ведмедева, Е. В., & Толмачев, В. В. (2002). Успадкування білого та світлого забарвлення пилку соняшнику. *Вісник Запорізького державного університету*, (1), 1-3.

Волкодав, В. В. (2000). Методика державного сортовипробування сільськогосподарських культур. *Державна комісія України по випробуванню та охороні сортів рослин*, Т. 1, 100.

Головчанська, І. О., & Кузьмишина, Н. В. (2013). Нові самозапилені лінії кукурудзи як носії цінних ознак, успадкованих при інцухті. *Селекція і насінництво*, (104), 20-25. DOI: <https://doi.org/10.30835/2413-7510.2013.41999>

Гопцій, Т. І., & Проскурнін, М. В. (2003). Генетико-статистичні методи в селекції. *Харків: ХНАУ*.

Деменко, В. М., & Жатов, О. Г. (1997). Продуктивність соняшнику в залежності від площі живлення. *Вісник Сумського сільськогосподарського інституту*, (1), 18-19.

Ермантраунт, Е. Р., Гопцій, Т. І., Каленська, С. М., Криворученко, Р. В., Турчинова, Н. П., & Присяжнюк, О. І. (2014). Методика селекційного експерименту (у рослинництві). *Харків: ХНАУ*.

Жуйков, О. Г., & Бурдюг, О. О. (2019). Дослідження продуктивності та якісних показників гібридів соняшнику середньоранньої групи за різних технологій вирощування в умовах Південного Степу України. *Таврійський науковий вісник*, 109(1), 42-48.

Кириченко, В. В. (2002). Теоретичні основи селекції соняшнику і практичне використання ефекту гетерозису (Doctoral dissertation, –06.01. 05–селекція рослин.–Дніпропетровськ, 2002.–33с).

Коломацька, В. П., & Кириченко, В. В. (2011). Особливості формування морфологічних і господарських ознак у гібридів соняшнику. *Селекція і насінництво*, (99), 17-22.

Кудріна, В. С. (2021). *Формування продуктивності соняшнику залежно від елементів технології вирощування в умовах Південного Степу України* (дис. ... канд. с.-г. наук: 06.01.09. Миколаїв).

Ляльчук, П. П., Бахмат, М. І., & Макарчук, Б. М. (2023). Формування врожайності та якості насіння сортів льону олійного (*Linum humile* Mill.) в умовах Західного Лісостепу України. *Plant varieties studying and protection*, 19(4), 254-261.

Макляк, К. М. (2015). Теплостійкість інбредних ліній соняшнику різних етапах онтогенезу. *Вісник БДСА*, (4), 76-80.

Макляк, К. М. (2016). Особливості впливу температури повітря на відмирання листової поверхні гібридів соняшнику. *Вісник Білоруської державної сільськогосподарської академії*, (3), 100-103.

Мельник, А. В. (2013). *Агробіологічні основи формування врожаю соняшнику та ріпаку ярого в лівобережному лісостепу України* (Doctoral dissertation, автореф. дис. на здобуття наукового ступеня д-ра с.-г. наук: 06.01.09/НУБІП. Київ).

Минець, Т. В., Кириченко, В. В., & Удовіченко, А. Ю. (2020). Оцінка ліній-відновників фертильності соняшнику за пилкоутворювальною здатністю та автофертильністю. *Наукові доповіді Національного університету біоресурсів і природокористування України*, (2).

Минець, Т., Кириченко, В., & Брагін, О. (2018). Різноманіття ліній-відновників фертильності пилку соняшнику за життєздатністю й теплостійкістю. *Вісник Львівського національного аграрного університету. Агрономія*, (22 (1)), 27-32.

Мищенко, С. В. (2013). Залежність схожості насіння самозапилених ліній конопель від покоління та тривалості зберігання. *Вісник Полтавської державної аграрної академії*, (2), 36-39.

Нестерчук, В. В. (2015). Продуктивність гібридів соняшнику залежно від густоти стояння рослин та удобрення при вирощуванні в умовах півдня України. *Зрошуване землеробство*, (64), 125-127.

Піньковський, Г. В., & Танчик, С. П. (2018). Вплив строків сівби та густоти стояння на урожайність рослин соняшника у Правобережному Степу України. *Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України. Серія: Агрономія*, (294), 75-82.

Рябчун, В. К., Мельник, В. С., & Зимогляд, О. В. (2011). Особливості запилення колекційних зразків тритикале ярого в умовах східного Лісостепу України. *Генетичні ресурси рослин*, (9), 197-206.

Рябчун, Н. І., Єльніков, М. І., & Звягін, А. Ф. (2010). Спеціальна селекція і насінництво польових культур. *за ред. ВВ Кириченка.–Харків: ІР ім. ВЯ Юр'єва НААН України*.

Сендецький, В. М. (2018). Вплив гумінових препаратів на врожайність і якісні показники насіння соняшнику в умовах Лісостепу Західного. *Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України. Серія: Агрономія*, (294), 32-41.

Ткачук, О. О. (2014). Екологічна безпека та перспективи застосування регуляторів росту рослин. *Вісник Вінницького політехнічного інституту*, (3), 41-44.

Толмачев, В. В., Лебедь, З. И., Бочкарев, Н. И., & Толмачева, Н. Н. (1998). Нові спонтанні мутації ознак кошика соняшнику та їх успадкування. *Науково-технічний бюлетень Інституту олійних культур УААН*, (3), 82-92.

Троценко, В. І., Кабанець, В. М., & Троценко, В. І. (2014). Адаптивна модель генотипу соняшнику для північно-східного лісостепу та полісся України. *Наук.-практ. збірник «Посібник українського хлібороба*, (2), 41-45.

Чуйко, Д. В. (2021). Формування підвищеної продуктивності генотипів соняшнику залежно від регуляторів росту рослин в східній частині Лісостепу України: дис. на здобуття наук. ступеня д-ра філософії: 201–Агрономія.

Чуйко, Д. В. (2022). Evaluation of sunflower starting material for breeding-valuable traits. *Селекція і насінництво*, (121), 6-14.

Шеремет, Ю. В., Дербон, І. Ю., & Дідора, В. Г. (2014). Факторний аналіз польового досліду на прикладі льону олійного. *Вісник аграрної науки*, 4, 19-23.

Ashman, T. L., Knight, T. M., Steets, J. A., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D. R., ... & Wilson, W. G. (2004). Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 85(9), 2408-2421.

Astiz, V., & Hernández, L. F. (2013). Pollen production in sunflower (*Helianthus annuus* L.) is affected by air temperature and relative humidity during early reproductive growth. *Phyton*, 82, 297-302.

Bertoli, A., Fambrini, M., Doveri, S., Leonardi, M., Pugliesi, C., & Pistelli, L. (2011). Pollen aroma fingerprint of two sunflower (*Helianthus annuus* L.) genotypes characterized by different pollen colors. *Chemistry & Biodiversity*, 8(9), 1766-1775.

Bohra, A., Jha, U. C., Adhimoolam, P., Bisht, D., and Singh, N. P. (2016). Cytoplasmic male sterility (CMS) in hybrid breeding in field crops. *Plant Cell Rep*, 35, 967-993.

Bonciu, E. (2013). Aspects of the pollen grains diameter variability and the pollen viability to some sunflower genotypes. *Journal of Horticulture, Forestry and Biotechnology*. 17(1), 161-165.

Burd, M. (1994). Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *The Botanical Review*, 60, 83-139.

Ćalić, D., Milojević, J., Belić, M., Miletić, R., & Zdravković-Korać, S. (2021). Impact of storage temperature on pollen viability and germinability of four Serbian autochthon apple cultivars. *Frontiers in Plant Science*, 12, 709231.

Chuiko, D. (2021). Plant growth regulator effects on sunflower parents and F1 hybrids. *Žemės ūkio mokslai*, 28(2), 10-20.

Chuyko, D. V., Bragin, O. M., Mykhailenko, V. O., Romanova, T. A., & Romanov, O. V. (2020). Вплив регуляторів росту рослин на продуктивність ліній соняшнику. *Селекція і насінництво*, (117), 215-226.

Dimitrijevic, A., & Horn, R. (2018). Sunflower hybrid breeding: from markers to genomic selection. *Frontiers in Plant Science*, 8, 2238.

Goud, S. I., Giriraj, K., & Vijayakumar, S. (2000). Studies on immediate effect of foreign pollen (xenia) on resulting F0 seed characteristics in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Helia*, 23(32), 59-64.

Hanhur, V. V., Kosminskyi, O. O., & Mishchenko, O. V. (2021). Influence of mineral fertilizers on the content of nutrients in the soil and the yield of sunflower hybrids of different maturity groups. *Bulletin of Poltava State Agrarian Academy*, 1, 116-121.

Harsant, J., Pavlovic, L., Chiu, G., Sultmanis, S., & Sage, T. L. (2013). High temperature stress and its effect on pollen development and morphological components of harvest index in the C3 model grass *Brachypodium distachyon*. *Journal of Experimental Botany*, 64(10), 2971-2983.

Hsu, S. Y., Huang, Y. C., & Peterson, P. A. (1988). Development pattern of microspores in *Zea mays* L. the maturation of upper and lower florets of spikelets among an assortment of genotypes. *Maydica*, 33(2), 77-98.

Khan, N., Bano, A. M., & Babar, A. (2020). Impacts of plant growth promoters and plant growth regulators on rainfed agriculture. *PLoS one*, 15(4), e0231426.

Knapowski, T., Szczepanek, M., Wilczewski, E., & Pobereźny, J. (2018). Response of Wheat to Seed Dressing with Humus and Foliar Potassium Fertilization. *Journal of agricultural science and technology*, 17(6), 1559-1569.

Koo, Y. M., Heo, A. Y., & Choi, H. W. (2020). Salicylic acid as a safe plant protector and growth regulator. *The plant pathology journal*, 36(1), 1-10.

Kovacik, A., & Skaloud, V. (1980). Collection of sunflower marker genes available for genetic studies. *Helia*, 3, 27-28.

Leclercq, P. (1969). Une sterilité male cytoplasmique chez le tournesol. *In Annales de l'Amélioration des Plantes*, 2, 99-106.

Luciano, A., Kinman, M. L., & Smith, J. D. (1965). Heritability of self-incompatibility in the sunflower *Helianthus annuus*. *Crop Science*, 5(6), 529-532.

Marinković, R., & Škorić, D. (1984). Examination of heritability of certain quantitative traits of sunflower (*H. annuus* L.). *Production and processing of cultivars*, 1, 161-167.

Pavlov, A. V., Verzhuk, V. G., Sitnikov, M. N., & Shlyavas, A. V. (2019). The influence of phytohormones on the germination of Apple pollen in the process of low-temperature storage. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 2018. 179(3), 293-300.

Rademacher, W. (2015). Plant growth regulators: backgrounds and uses in plant production. *Journal of plant growth regulation*, 34, 845-872.

Totsky, I. V., & Lyakh, V. A. (2015). Pollen selection for drought tolerance in sunflower. *Helia*, 38(63), 211-220.

Ullah, I., Khan, M. A., Nawaz, N., Shah, H., Saleem, A., Khan, M. A., ... & KHAN, M. A. K. (2024). Breeding of elite local sunflower hybrids with high genetic yield potential and wide adaptability. *Pak. J. Bot*, 56(1), 179-184.

Vear, F. (2016). Changes in sunflower breeding over the last fifty years. *OCL* 23: D202, DOI: <https://doi.org/10.1051/occl/2016006>

Vear, F., Pham-Delegue, M., de Labrouhe, D. D. T., Marilleau, R., Loublier, Y., Le Metayer, M., ... & Philippon, J. P. (1990). Genetical studies of nectar and pollen production in sunflower. *Agronomie*, 10(3), 219-231.

РОЗДІЛ 3.

ГЕНЕТИКА ТА СЕЛЕКЦІЯ АМАРАНТУ

*Т. І. Гонцій д.с.-г.н., професор, С. В. Лиманська к.б.н., доцент,
О. В. Гудим к.с.-г.н., доцент., О.М. Дуда к.с.-г.н.*

3.1. Селекційне поліпшення амаранту з використанням методів аналітичної та комбінативної селекції.

3.1.1. Морфологічні, біологічні, господарські та адаптивні властивості сортів амаранту селекції кафедри генетики, селекції та насінництва ДБТУ

В зв'язку з глобальними змінами клімату, які потребують підвищення стійкості рослин до посухи, пошуку рослин, здатних протистояти негативним умовам середовища, забезпечити людство продуктами харчування, інтерес до амаранту постійно зростає.

Амарант в перекладі з грецької означає «вічний». Історія цієї рослини тісно пов'язана з історією народів американського континенту майя і ацтеків, які використовували її як зернову культуру поряд з пшеницею та кукурудзою. В Південній та Центральній Америці зустрічається найбільше різноманіття видів, різновидів та форм цієї рослини. Після приходу на континент іспанців культура майя і ацтеків занепала, а з нею забули на чотири століття і про амарант.



Рис. 3.1.1. Збирання амаранту на гравюрі індіанців

Джерело: <https://plantfreak.wordpress.com/2012/04/02/amaranthus-king-of-grains/>

З давніх давен амарант відомий також як овочева рослина, яка з успіхом продовжує вирощуватись і сьогодні. Овочевий амарант поширений у США, Китаї, Індії, Африці, Непалі, на Карибських островах, Греції, Італії.

Відродження амаранту як перспективної рослини розпочалося в другій половині XX століття, коли стало відомо, що амарант має C₄ тип фотосинтезу, який обумовлює інтенсивний ріст та розвиток рослини і швидке накопичення органічної речовини.

Чим же приваблює амарант вчених та виробників? Перш за все, як зазначає більшість дослідників, амаранту характерний високий рівень продуктивності, значна стійкість до несприятливих умов середовища. Врожайність амаранту коливається залежно від виду та умов вирощування від 20 до 60 ц/га зерна і до 2000 ц/га зеленої маси, в той же час він має невисоку норму висіву – всього 0,5-1,5 кг/га, що дає можливість заощадити на придбанні насіннєвого матеріалу. Маючи високий коефіцієнт розмноження (одна рослина може утворювати до 500 тис. насінин.), амарант стає надзвичайно економічно вигідним. Зерно та зелена маса амаранту містить значну кількість біологічно активних речовин необхідних для споживання та лікування людей і тварин.

Високий вміст білка в зерні – від 12 до 21 % і до 24% в зеленій масі, збалансованість за амінокислотним складом: триптофан до 2,2%; лізин – до 9%, метіонін – до 7,5 %, що у 2-3 рази вище, ніж у інших зернових культур.

В зерні амаранту міститься до 8-12 % олії, унікальність якої полягає у високому вмісті сквалену (до 8 %), фосфоліпідів (10 %) та токоферолів (вітамін E – 2 %). Це робить амарантову олію дуже цінною при лікуванні деяких онкозахворювань, виразок, серцево-судинних захворювань.

На світовий ринок амарантова олія в середньому за п'ять останніх років надходить у кількості 550 млн. л, при цьому щорічні темпи зростання дорівнюють 12%.

Як зазначають Янюк Т.І., Грюнвальд Н.В. (2022) собівартість амарантової олії в Україні становить менше \$40 за літр, в той час, як в Європі і Америці вона дорівнює \$150-200 за літр, а в африканських та азійських країнах – \$80–

100. Це свідчить про перспективи виходу українських виробників на міжнародний рівень.

Серед вуглеводів найбільш поширеним у зерні амаранту є крохмаль, вміст якого становить 69 % (Stankevich G. et. al., 2021). Вітаміни в зерні амаранту зосереджені, в основному, у зародку (Гопцій Т.І., 1999). Зерно, залежно від виду амаранту містить біологічно цінні токофероли (вітамін Е), каротиноїди, вітамін В1 (тіамін), вітамін РР (ніацин) (Mekonnen G. al.,2018). Мінеральні речовини в зерні амаранту представлені макро- та мікроелементами (Iftikhar M., Khan M., 2019; Guardianelli L.M. et. al., 2019; Sindhu R., Khatkar B., 2018).

Амарант можна використовувати в харчуванні людини (Tang Y., Tsao R., 2017., Фурманова Ю.П. та ін., 2017; Guardianelli L.M. et. al., 2021).

Сьогодні в Україні із зерна амаранту виробляють не тільки олію, а й борошно, крупу, попкорн, пластівці, мікрогрін, які користуються попитом у населення.

Амарантове борошно застосовують для виготовлення хліба з підвищеними поживними властивостями, його також використовують в дієтичному та дитячому харчуванні. Вважається, що амарантова продукція захищає від появи мутацій в людському організмі, а для людей похилого віку корисна тим, що зменшує ризики атеросклерозу (Гопцій Т.І., 1999) (рис.3.1.2.).

Все більше на полицях магазинів з'являється продуктів, виготовлених з амаранту, або з його додаванням, а в аптеках - ліків та біологічно активних добавок на його основі (рис.3.1.3.; рис.3.1.4; рис.3.1.5.).

Зелена маса амаранту за поживністю не поступається зерну і містить білок, вуглеводи, вітаміни (В, С, Е, каротиноїди), макро- (К, Са, Р) і мікроелементів (Fe, Si, Mn, Ti, Zn), до 3% рутин. У червонолистих форм в листі міститься алкалоїд амарантин – до 3%, який використовується як харчовий барвник.



Рис. 3.1.2. Амарантовий хліб

Завдяки поживним властивостям зелена маса та зерно амаранту широко використовується в кормовиробництві для виготовлення силосів, паст, концентратів, трав'яного борошна.



Рис.3.1.3. Продукти харчування з зерна амаранту

Форми амаранту з різним забарвленням та типом волоті, листя становлять інтерес для ландшафтного дизайну (3.1.6).

Крім того, коренева система амаранту здатна накопичувати в ґрунті азот завдяки взаємодії з неасоціативними азотфіксуючими бактеріями, що робить амарант гарним попередником.

На сьогодні амарант може вирощуватись в будь-якій ґрунтово-кліматичній зоні України, на будь-яких ґрунтах, за виключенням кислих.

В останні роки на ринку Європи збільшився відсоток продукції з амаранту. В значній мірі це пов'язане з зростанням кількості людей, які прагнуть до здорового харчування, використання органічної продукції. Як свідчать останні прогнози європейського ринку до 2028 року щорічне зростання амарантової продукції на ньому буде збільшуватися в середньому на 10,8%. Для поповнення ринку залучатимуться продукція з американських та азійських країн (Europe Amaranth Market Size, 2020).



Рис.3.1.4. Лікарські препарати з амаранту

Виробництву потрібна конкурентоспроможна, економічно вигідна, з високим рівнем адаптивного потенціалу культура. Для того, щоб амарант став такою культурою, необхідно вирішити ряд питань.

До питань, які вимагають першочергового вивчення належить: визначення сприятливих умов для росту і розвитку амаранту, відповідність технологій вирощування амаранту з врахуванням таких його недоліків як:

дрібнонасінність, уповільнений тип розвитку в перші три тижні після появи сходів, розтягнутість періоду дозрівання. Це потребує аналізу видового складу, вивченню біологічних, генетичних і адаптивних властивостей культури, створення сортів, які були б адаптовані до певних ґрунтово – кліматичних зон вирощування.



Рис.3.1.5. Проростки амаранту сорту Сем (мікрогран)



Рис.3.1.6. Декоративні сорти амаранту: Вогняна кулька, Роганський, Надія

Для успішного ведення селекційної роботи обов'язковою умовою є наявність вихідного матеріалу, особливості якого також визначають напрям і методи селекції.

Вихідними матеріалом в селекції амаранту можуть слугувати доместиковані і дикорослі види, а також вже створені сорти, гібриди, мутантні й інбредні лінії вітчизняної та зарубіжної селекції.

Що стосується видової різноманітності амаранту то серед ботаніків не існує одностайної думки.

Відомо, що родина *Amaranthaceae* (дводольні, порядок *Caryophyllales*) налічує близько 60 родів і майже 800 видів однорічних та багаторічних трав'янистих рослин (Saunders R.M., Becker R., 1984). Рід *Amaranthus* включає близько 80 видів. На сьогодні через наявність перехресного запилення, появу проміжних форм, питання внутрішньовидової класифікації роду залишається відкритим.

На основі проведення багаторічних досліджень і визначення практичної значимості видів амаранту можна говорити про види, з якими можна вести селекційну роботу в умовах Лівобережного Лісостепу України. До таких видів відносяться: *A. hypochondriacus*, *A. hybridus* і *A. cruentus*. Інші ж види можуть бути використані як джерела певних цінних господарських та біологічних ознак.

Однак, враховуючи той факт, що амарант привернув увагу вчених зовсім недавно, то і підхід до його селекційного поліпшення в більшості своїй залишається поки що на рівні аналітичної селекції, тобто розкладанні існуючих популяцій на біотиби і добору кращих з них.

Проведені нами дослідження з деякими зерновими і кормовими видами амаранту довели, що їх популяції є поліморфними і складаються з різних біотипів.

Вилучення цих біотипів можливо при застосуванні масового, індивідуально - родинного і родинно - групового доборів (Бугуйов В.Д., Бабич А.О., Каправий В.В., 1995). Проведення масового добору в популяції амаранту аргентинського дозволило нам одержати форму, яка достигала на 7 - 10 днів раніше вихідної популяції і відрізнялась більш високим вмістом протеїну.

Саме за допомогою аналітичної селекції були створені наші зернові сорти Сем, Лера, Харківський 1, Студентський та декоративні сорти Надія, Роганський.

Застосовуючи індивідуально - родинний і родинно - груповий добори, в Інституті кормів УААН створили сорти амаранту: Атлант, Легінь, Котигорошок, Орхідея (Бугойов В.Д., Бабич А.О., Каправий В.В., 1995).

В той же час при селекції амаранту більш ефективним вважається метод добору елітних рослин з подальшою оцінкою за потомством, з вибраковою малопродуктивних рослин до цвітіння. Це дає можливість одержати популяцію, однорідну за господарськими та біологічними ознаками. При необхідності такий цикл добору можна повторювати.

Під час добору селекціонер орієнтується на присутність комерційно вигідних ознак у відібраних форм (Гопцій Т.І., 2004; Гопцій Т.І., Воронков М.Ф., Бобро М.А. та ін., 2018).

Виходячи з перспектив використання амаранту, на сьогодні можна говорити про такі напрями селекції цієї рослини: створення сортів кормового, зернового, олійного та декоративного типів

Вимоги до сортів кормового типу: високорослість, висота рослин може бути до 3 м, високий рівень облистяності та вміст протеїну в зеленій масі до 22-24%. Рослини повинні бути стійкими до вилягання і забезпечувати врожайність зеленої маси в умовах Лівобережного Лісостепу України до 800ц/га. Можливість використання в двоукосній культурі з швидким відростанням після скошування(Гопцій Т. І., 1999; Гопцій Т.І., 2004).

Що стосується зернових сортів амаранту, то вони повинні бути низькорослими, при цьому мати велике пряmostояче компактне суцвіттям з білим, золотистим зерном, масою до 1,0 г, вмістом сирого протеїну до 18,0 – 19,0% та крохмалю до 59,0 %. Рівень врожайності повинен бути до 4,0 т/га, з високою стійкістю до несприятливих абіотичних та біотичних факторів, значною генетично обумовленою адаптивною здатністю, а також бути придатними для механізованого збирання і переробки. Відбираючи кращі лінії,

слід позбавлятися негативних ознак, характерних популяціям амаранту на видовому рівні: розтягнутий період цвітіння і дозрівання, схильність до обсіпання невіривняність за габітусом і т.д. (Гопцій Т. І., 1999; Гопцій Т.І., 2004).

Сорти олійного типу повинні відповідати тим же вимогам, що і зернові, але при цьому містити до 10–11 % олії в зерні.

Декоративні сорти можуть бути як низькорослі, так і високорослі, з волоттю різної форми та забарвлення: червоною, білою, строкатою, звисаючою та прямостоячою з тривалим періодом цвітіння(Гопцій Т. І., 1999; Гопцій Т.І., 2004).

Складність застосування комбінативної селекції, яка є основною при створенні більшості сортів сільськогосподарських культур при створенні сортів амаранту, полягає в особливостях, пов'язаних з біологією цвітіння і системою запилення цієї культури. Дуже дрібні одностатеві квітки, зібрані у складні суцвіття і змішана з різним рівнем само- і перехресного запилення система запилення ускладнює проведення гібридизації.

В той же час в природі відбувається перезапилення між окремими культурними і навіть диким видом *A. retroflexus*, який є поширеним бур'яном у нашій зоні. В більшості випадків гібриди з *A. retroflexus* є стерильними і не становлять загрози доквіллю. А гібриди між культурними видами можуть бути цінним вихідним матеріалом для подальшої селекційної роботи.

Так, в 2013 році нами була виділена така гібридна рослина у посівах сорту Ультра (*A. hybridus*) в наслідок перезапилення її з колекційним зразком (*A. cruentus*). Особливість виділення гібриду полягала в тому, що сорт Ультра має зелене забарвлення листя та волоті і біле зерно, а для зазначеного колекційного зразку характерне червоне забарвлення волоті і чорне забарвлення зерна. Ці ознаки у амаранту є полімерними, тому одержана гібридна рослина мала світло-червоне забарвлення волоті і коричневе забарвлення насіння. Проведене самозапилення і застосування індивідуального добору дозволило одержати сорт Новий, який за більшістю біологічних і

господарських ознак наближається до сорту Ультра, переважає його за продуктивністю, але при цьому має червоне забарвлення волоті і біле насіння, що спрощує ведення насінництва цього сорту.

Мета наших досліджень, які проводили в 2019-2021 рр. на дослідному полі ХНАУ ім. В.В. Докучаєва (з 2021 року ДБТУ), полягала у порівнянні зернових сортів, які належать до видів *A. hybridus* і *A. hypochondriacus*, створених з застосуванням різних методів: аналітичної та комбінативної селекції за біологічними особливостями, продуктивністю, адаптивним потенціалом та реакцією на обробку стимуляторами росту біологічного походження, що важливо при вирощуванні зернового амаранту в органічному землеробстві.

Характеристика зернових сортів амаранту

Лєра (рис. 3.1.7.). Сорт створено методом індивідуального добору з колекційного зразку *A. hypochondriacus* (К-14). Рік занесення до Реєстру сортів рослин, поширених в Україні – 2002. Сорт середньостиглої групи, кормового, зернового напрямів використання. Тривалість вегетаційного періоду становить 105-110 діб. Довжина волоті може бути більше 50см. Волоть компактна, червоного кольору. Зерно біле, маса 1000 зерен - 0,7 г. Висота рослин становить до 2 м. Врожайність зерна - до 3,0т/га. Сорт стійкий до вилягання та обсіпання – 9 і 8 балів відповідно. Вміст білка в зерні - більше 20,0%, олії- до 7,0%. Сорт стійкий до хвороб і шкідників. Але на перших етапах розвитку може ушкоджуватися бобовою попелицею.

Студентський (рис 3.1.8.). Сорт створено методом індивідуального добору із зразку *A. hypochondriacus* (К-1267). Занесено до Реєстру сортів рослин, поширених в Україні в 2009 році. Напрямок використання – кормовий, зерновий. Сорт середньостиглий, тривалість вегетаційного періоду до 120 діб. Рослина зелена, волоть руда, компактна, довжиною до 40 см. Зерно біле, масою 1000 зерен до 0,8 г. Стійкість до вилягання та обсіпання 9 балів. Урожайність зерна до

3,0 т/га. Вміст білка в зерні – 18,6%. До хвороб і шкідників стійкий, але пошкоджується бобовою попелицею.



Рис. 3.1.7. Амарант сорту Лера



Рис. 3.1.8. Амарант сорту Студентський

Ультра (рис. 3.1.9.). Створений шляхом обробки насіння сорту Білонасінний НЕС в концентрації 0,012%. Занесений до Реєстру сортів рослин, поширених в Україні у 1998 році. Відноситься до виду *A. hybridus*. Висота рослин в умовах Лівобережного Лісостепу України становить 105 см. Забарвлення листя салатне. Опушеність листя відсутня. Волоть напіввстигла компактна, світло-зелена. Стигла волоть має жовте забарвлення. Зерно біле. Стійкість до вилягання та обсипання висока. Сорт ультраскоростиглий. Тривалість вегетаційного періоду до 95 діб. Урожайність зерна до 2,0 т/га. В зерні міститься до 5-6% олії, яка відрізняється високим вмістом сквалену – до 11,25 %, токоферолів – 0,28 %.

Сем (рис 3.1.10). Метод створення – індивідуальний добір із популяції *A. hypochondriacus* (Panishmen). Занесений до Реєстру сортів рослин, поширених, в Україні в 2002 році. Тривалість вегетаційного періоду до 110 діб. Висота рослини в умовах Лівобережного Лісостепу України до 150 см, стебло та листя червоні. Волоть розлога, червоного забарвлення, довжиною до 50 см. Зерно біле. Сорт стійкий до вилягання і обсипання – 9 балів. Вміст білка в зерні до

19,5%, олії – до 6,7%. Олія має протизапальну активність, рекомендується при лікуванні виразок. Врожайність зерна до 2,5 т/га.



Рис. 3.1.9. Амарант сорту Ультра



Рис. 3.1.10. Амарант сорту Сем

Харківський-1 (рис 3.1.11.). Створений методом індивідуального добору із популяції *A. hypochondriacus* (К-7). Занесений до Реєстру сортів рослин, поширених в Україні в 2001 році як лікарський. Висота рослин до 160 см. Стебло і листя зелені, волоть біла компактна, довжиною до 60 см. Зерно біле, маса 1000 зерен – 0,65 г, вміст олії – до 8,0 %. За результатами перевірки лікувальних властивостей в інституті проблем ендокринної патології ім. В.Я. Данилевського олія з зерна амаранту сорту Харківський 1 рекомендована для подальшого вивчення у медичних закладах з метою застосування для попередження та лікування діабету другого типу та виразки шлунку.

Також випробовувався новий сорт (рис 3.1.12.), господарсько-цінні ознаки якого необхідно було оцінити в порівнянні з вищенаведеними вже добре вивченими сортами.



Рис. 3.1.11. Амарант сорту Харківський-1.



Рис. 3.1.12. Амарант сорту Новий.

Новий (рис.3.1.12.). Сорт створено шляхом індивідуального добору з гібридної популяції від вільного перезапилення сорту Ультра зі зразком *A. cruentus* невідомого походження. Вид *A. hybridus*. Сорт ранньостиглий. Рослина висотою до 110 см. Стебло і листя темно-зелене з червонуватим відтінком. Волоть червона. Зерно біле. Вміст олії в зерні до 8,0%. Середня врожайність до 3,0т/га. Знаходиться в конкурсному сортовипробуванні.

Розвиток і ріст рослин це єдиний життєвий процес. При цьому ріст – це збільшення розмірів рослини та її органів, а розвиток полягає у морфологічних та фізіологічних змінах організму, що відбуваються протягом усього життя рослини. На протікання процесів росту й розвитку впливають як генетичні чинники, так і умови зовнішнього середовища, де відбувається реалізація генетичного потенціалу рослини.

Проведене нами порівняння сортів амаранту за динамікою лінійного росту протягом вегетаційного періоду свідчить про відмінність їх за темпами розвитку. Вимірювання висоти рослин, яке проводили після формування плантації, дає підстави для ствердження про існуючу диференціацією як між видами, так і сортами в межах виду (рис.3.1.13.).

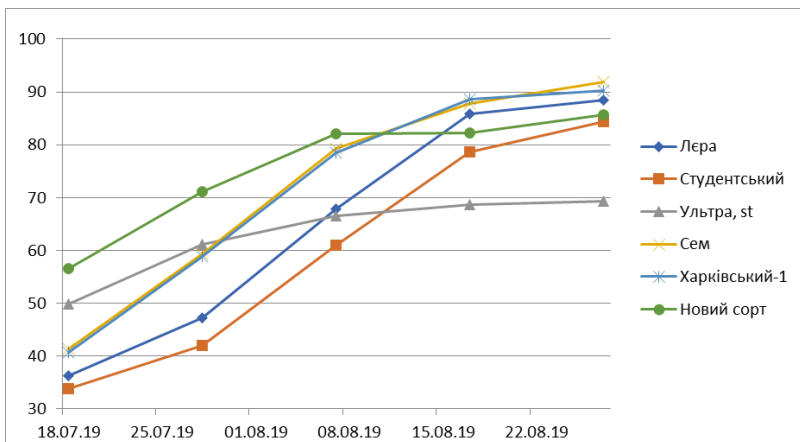


Рис. 3.1.13. Динаміка лінійного росту рослин сортів амаранту протягом вегетаційного періоду

Результати, одержані в другій декаді липня, є свідченням того, що за висотою в цей період перевагу мали сорти ранньостиглої групи (Ультра і сорт Новий). У сорту Новий, висота рослин в другій декаді липня становила більше 50 см, в той час як у більш пізньостиглого сорту Студентський вона дорівнювала всього лише 35см. Проведений аналіз дає підстави вважати, що сорти виду *A. hybridus*, до якого відноситься сорт Новий і мутантний сорт Ультра, за темпами розвитку випереджають більш пізньостиглі сорти виду *A. hypochondriacus*.

Умови вегетаційного періоду 2020 року були сприятливішими для розвитку рослин амаранту, що вплинуло на формування більш високорослих рослин порівняно з 2019 роком досліджень. Максимальну висоту рослин в кінці вегетації мали сорти Лера та Студентський 171,0 та 175,1 см відповідно. Найнижчими були рослини сортів Ультра та сорту Новий – 119,8 та 162,2 см, відповідно.

В середньому за роки досліджень (рис. 3.87) найменшою висота рослин була у сорту Ультра – 94,6 см, а найбільшою у сортів Лера та Студентський – 129,7 та 129,8 см, відповідно. У сорту Новий висота рослин становила 123,9 см (рис.3.1.14.).

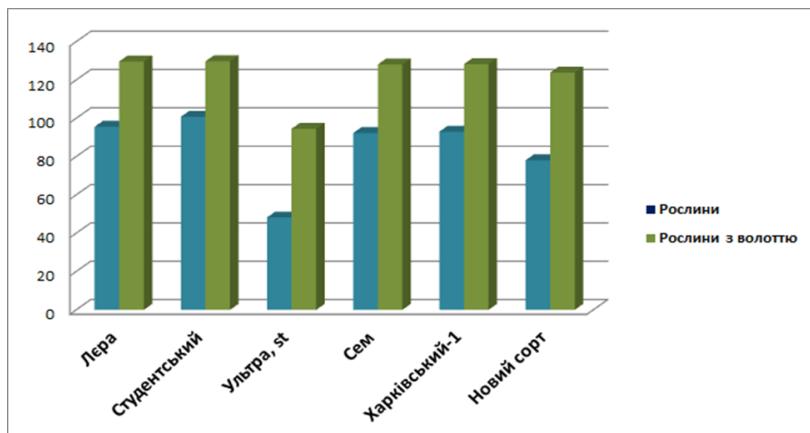


Рис. 3.1.14. Висота рослин амаранту наприкінці вегетації в середньому за 2019-2020 рр.

Проведений аналіз темпів наростання волоті у представлених сортів показав, що залежність за темпами розвитку рослин встановлена для сортів різних груп стиглості за висотою, підтверджується і на темпах наростання волоті протягом вегетаційного періоду. В той час як в другій декаді липня у сортів виду *A.hypochondriacus* волоть тільки починає формуватися, її розміри становили від 0,2 см у сорту Студентський до 2,7см у сорту Харківський 1, у сортів Ультра та сорту Новий виду *A.hybridus* вона досягала майже половини сформованої волоті у сорту Ультра і третю частину сформованої волоті у сорту Новий. Наприкінці вегетації різниця за довжиною волоті між сортами зберігалася. Так, між сортом Новий (*A. hybridus*) з найдовшою волоттю – 31,3см та сортом Студентський (*A.hypochondriacus*) з найкоротшою волоттю – 22,4 см, вона становила 8,9 см. Враховуючи той факт, що дозрівання волоті у амаранту відбувається по мірі її наростання, можна стверджувати, що волоті ранньостиглих форм будуть містити більше насіння повної стиглості ніж волоті пізньостиглих форм.

Таблиця 3.1.1.

Темпи наростання волоті у сортів амаранту

Декада місяця	Довжина волоті, см					
	Лера	Студентський	Ультра. st	Сем	Харківський-1	Новий
Друга декада липня	0,7	0,2	14,6	1,3	2,7	10,1
Третя декада липня	3,8	1,6	25,7	8,5	10,2	19,9
Перша декада серпня	12,4	8,0	29,4	19,1	19,5	30,1
Друга декада серпня	22,9	18,5	30,7	24,5	25,8	30,4
Третя декада серпня	25,4	22,4	30,7	26,9	26,4	31,3

В середньому за три роки досліджень тривалість вегетаційного періоду у даної групи сортів становила: 90-95 діб у сорту Ультра, 95–100 діб у сорту Новий. Тривалість вегетаційного періоду сортів виду *A. hypochondriacus* була в межах 115–120 діб у сорту Харківський 1, до 125–127 діб у сортів Сем, Лера, Студентський.

Можна відзначити, що в 2020 році врожайність більшості сортів амаранту була вищою ніж у 2019 році. Очевидно, що більш сприятливі погодні умови 2020 року сприяли кращому розвитку рослин, а отже і формуванню вищого рівня урожайності (табл.3.1.2.).

Таблиця 3.1.2

Урожайність сортів амаранту, (2019–2020 рр.)

Сорт	Урожайність, г/м ²		
	2019	2020	В середньому за 2019-2020
Лера	153,0	164,2	158,6
Студентський	172,8	264,2	218,5
Ультра	138,3	222,0	180,2
Сем	130,8	136,7	133,7
Харківський-1	241,5	343,5	292,5
Новий сорт	198,0	298,0	248,4
НІР ₀₅	16,1	129,17	

В 2019 р. максимальна врожайність була у сорту Харківський-1 і становила 241,5 г/м², мінімальна – у сорту Сем 130,8 г/м². У 2020 р. урожайність сорту Сем також була найменшою з усіх сортів – 136,7 г/м². Сорти Лера, Студентський та Ультра займали проміжне положення за урожайністю в 2019р.

В умовах 2020 року найбільшу урожайність мав теж сорт Харківський-1 – 343,5 г/м², дещо нижчою урожайністю відзначався сорт Новий – 298,0 г/м². Високий рівень урожайності також був відмічений у сорту Студентський – 264,2 г/м². Інші вивчені сорти мали суттєво нижчу урожайність в порівнянні з ними (табл.3.1.2).

Необхідно відзначити, що в роки досліджень високий рівень урожайності був у сорту Новий - за 2019-2020 рр. – 248,4 г/м². Сорт Новий поступався лише сорту Харківський-1, який мав середню за роками урожайність – 292,5 г/м². За роки досліджень високою урожайністю також відрізнявся сорт Студентський – 218,5 г/м². Всі інші сорти суттєво поступались цим сортам за рівнем урожайності.

З метою визначення особливостей формування урожайності було проведено вивчення окремих елементів продуктивності досліджуваних сортів амаранту та встановлено їх взаємозв'язки з урожайністю.

У 2019 році сорт Харківський-1 мав волоть довжиною 26,4 см і найбільшу її продуктивність (10,98 г) (табл. 3.1.3). У сорту Новий волоть була найдовшою (31,3 см), але він поступався сорту Харківський 1 за продуктивністю. У сорту Ультра продуктивність волоті була на середньому рівні, а за довжиною волоті він поступався сорту Харківський 1.

В 2020 році нами також було проведено вивчення елементів продуктивності сортів амаранту. В результаті досліджень було встановлено, що у сорту Харківський-1 продуктивність волоті в порівнянні з іншими сортами була вищою і становила 31,7 г, йому поступалися сорт Новий – 28,04 г та Студентський – 26,4 г. При цьому для сорту Новий була характерною максимальна маса 1000 зерен – 0,70 г, в той час як у сорту Харківський-1 вона становила 0,64 г (табл. 3.1.3).

Таблиця 3.1.3.

Елементи продуктивності сортів амаранту та кореляційна залежність між довжиною волоті і її продуктивністю, (2019-2020 рр.)

Ознака	Сорт					
	Лера	Студентський	Ультра. st	Сем	Харківський-1	Новий
2019 рік						
Довжина волоті, см	25,4	22,4	30,0	26,9	26,4	31,3
Продуктивність, г	6,95	7,85	6,28	5,95	10,98	9,00
2020 рік						
Маса 1000 зерен	0,65	0,50	0,30	0,20	0,64	0,70
Маса зерна з волоті г	12,1	26,4	22,7	11,3	31,7	28,04
Довжина волоті, см	43,0	35,6	62,7	43,7	44,1	57,4
Коефіцієнт кореляції між продуктивністю волоті та її довжиною (r)	0,31	0,45	0,60	0,54	0,84	0,34

Встановлена між сортами за роки досліджень відмінність за довжиною волоту та її продуктивністю має вплив на сполучену їх залежність. Кореляційний аналіз досліджуваних сортів за цими ознаками дозволив установити, що сорти відрізняються між собою за рівнем зв'язку між довжиною та продуктивністю волоті. Так, у сортів Лера та Новий кореляція була найнижчою – 0,31 і 0,34 відповідно. Висока залежність була характерна для сорту Харківський 1 – 0,84. У сортів Сем, Лера, Студентський залежність між цими ознаками була середньою – від 0,45 у сорту Студентський до 0,60 у сорту Ультра (див. табл. 3.1.3).

Таким чином, у результаті проведених досліджень, нами встановлено існування певної різниці між сортами амаранту за динамікою процесів росту і розвитку, елементами продуктивності та врожайністю. Необхідно відзначити, що насіннева продуктивність сорту Новий була на високому рівні, що свідчить про перспективність його вирощування.

В той же час найважливішою якістю будь-якого сорту є його пристосованість до умов зони вирощування, основана на широкій нормі реакції та високому ступені пластичності і значному рівні адаптивного потенціалу. У зв'язку з цим при створенні сортів, гібридів, адаптованих до різних екологічних умов, селекційний матеріал повинен оцінюватися як за генетичним потенціалом, так і за параметрами стабільності (Hudz, Yu.V., & Lavtynenko, Yu.A., 1997). З цією метою у сортів визначали гомеостатичність (Hom) та коефіцієнт агрономічної стабільності (As) (Khangildin, V.V., Litvinenko, N.A., 1981). Практичну цінність сортів встановлювали за урожайністю (параметрами генетичного потенціалу) і мінливістю (параметрами стабільності), визначивши суму рангів. Вважається, що сорт, у якого найменша сума рангів, є найбільш пристосованим до зони вирощування (Hurev, B.P., Lytun, P.P., & Hureva, Y.A. 1981). На основі аналізу гомеостатичності, агрономічної стабільності, генетичного потенціалу та рівня його реалізації нами була встановлена суттєва відмінність між сортами (рис. 3.1.15.).

Серед досліджуваних сортів в середньому за три роки найнижчою врожайністю була у сорту Сем і дорівнювала 1,38 т/га, а найвищою вона була у сорту Харківський 1 – 3,44 т/га. Якщо аналізувати розмахом варіювання врожайності зерна у сортів амаранту, то найбільшим він був у сорту Ультра – 1,10 т/га, а найменшим – у сортів Сем і Лера – 0,24 і 0,28 т/га відповідно (рис. 3.1.15.).

Важливою характеристикою стійкості рослин до несприятливих умов середовища є його гомеостатичність, тобто здатність генотипу мінімізувати вплив несприятливих умов середовища.

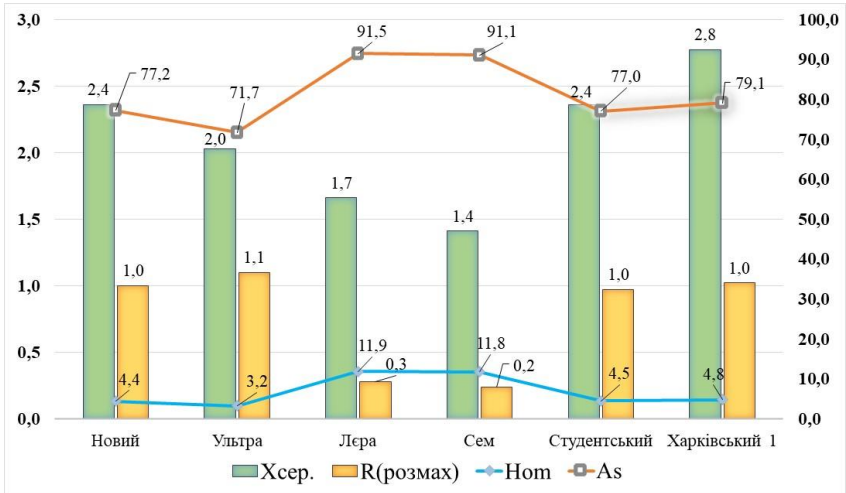


Рис.3.1.15. Параметри адаптивного потенціалу сортів амаранту за врожайністю зерна, (2019-2021рр.)

Це означає, що, чим менша варіабельність врожайності в мінливих умовах середовища, тим вища його гомеостатичності (Hom). Серед сортів, що вивчали в досліді, найвищий рівень гомеостатичності був у сортів Лера і Сем (11,90 і 11,80 відповідно), а найнижчий – у сорту Ультра – 3,24.

Для виробництва цінними є сорти з високим рівнем врожайності, але незначною її мінливістю, тобто ті, що мають високий коефіцієнт стабільності (As), який і характеризує господарську цінність сорту. Вважається, що для сортів, що претендують для вирощування у виробництві, коефіцієнт стабільності не повинен бути нижче 70 %.

Всі досліджувані сорти амаранту мали коефіцієнт стабільності вищий за 70%. Серед них виділилися сорти Лера і Сем, у яких коефіцієнт стабільності був більше 90%, ці ж сорти мали і високий рівень гомеостатичності – 11,9 та 11,8 відповідно (рис. 3.1.15.).

Визначення цінності сортів за адаптивним потенціалом урожайності зерна, проведене на основі показників E_i – генетичний потенціал та R_i

стабільність його реалізації дає, можливість за сумою рангів виділити сорти з низьким та високим адаптивним потенціалом(табл.3.1.5.).

Сорт з найменшою сумою рангів має і найбільшу практичну цінність порівняно з іншим. Серед сортів, які вивчали в досліді, за три роки найбільшу практичну цінність мали сорти Лера, Сем і Харківський 1 , у яких сума рангів була найменшою і дорівнювала чотирьом (табл. 3.1.5).

У сортів Ультра, Новий та Студентський сума рангів була більшою і дорівнювала п'яти, що є свідченням меншої їх практичної цінності.

Проведений аналіз цінності зернових сортів амаранту, створених на кафедрі генетики, селекції та насінництва з використанням методів аналітичної селекції, мутагенезу та комбінативної селекції, які належать до видів *A. hypochondriacus* та *A. hybridus*, дає підстави для висновку, що існує різниця між сортами як за рівень генетичного потенціалу, так і ступенем його реалізації в східній частині Лівобережного Лісостепу України.

3.1.2. Реакція сортів амаранту на обробку стимулятором росту «Агротонік»

«Агротонік» (рис. 3.1.16.) – препарат органічного походження, групи Б. Містить гумінові і фульвокислоти, амінокислоти, вітаміни, селен, вуглець, фітогормони, мікро- і макроелементи. Одержаний з використанням екологічної сировини. Має стимулюючу і антистресорну дію. Не токсичний. Рекомендується для використання в органічному землеробстві.

В 2019 р. вивчали реакцію сортів амаранту Ультра і Харківський-1 на різні способи застосування препарату. Варіанти досліді: без обробки (1); обробка насіння (замочування в розчині 15 год.) з розрахунку 10 г на 10 л води і трикратне обприскування рослини під час вегетації (0,4 л на 300 л води на 1 га). Перше обприскування проводять у фазі 2-4 листків, наступні – через кожні 15 діб (2); обробка насіння (замочування протягом 15 год. в розчині з розрахунку 10 г на 10 л води (3). У варіанті 2 обприскування рослин протягом вегетації у 2019 році проводили тричі: 05.07, 25.07 і 14.08.



Рис. 3.1.16. Стимулятор росту «Агротонік»

Проведений аналіз темпів росту і розвитку рослин амаранту залежно від способу обробки препаратом «Агротонік» свідчить про тенденцію до збільшення лінійних параметрів рослин (висоти та довжини волоті) у варіантах з обробкою насіння та обприскуванням рослин (табл.3.1.6.).

Таблиця 3.1.6

Висота рослин та довжина волоті у сортів амаранту залежно від обробки препаратом «Агротонік» в динаміці*

Варіант	Перша декада липня	Друга декада липня	Третя декада липня	Перша декада серпня	Друга декада серпня
Ультра					
Без обробки(1)	32,5/8,2	56,9/12,1	72,9/115,7	73,7/37,7	74,0/38,0
Обробка насіння(3)	33,0/8,8	58,8/23,6	77,5/39,7	77,9/119,9	78,3/40,3
Обробка насіння+ Рослин (2)	34,2/8,9	60,0/24,5	77,6/39,3	78,9/110,0	79,3/40,5
Харківський 1					
Без обробки(1)	24,7	52,3/13,8	65,6/15,6	72,1/20,2	78,8/26,5
Обробка насіння(3)	30,6	54,1/12,7	72,2/19,5	77,1/23,8	79,3/27,2
Обробка насіння+ Рослин (2)	32,8	54,7/13,8	76,5/23,2	77,8/24,0	82,7/30,0

*висота рослин/довжина волоті

Рослини сорту Ультра за висотою у варіанті з обробкою насіння перевищувала рослини контрольного варіанту протягом вегетаційного періоду від 1,8 см в другій декаді липня до 4,4 см у третій декаді липня. Рослини варіанту з обробкою насіння та обприскуванням рослин протягом вегетаційного періоду перевищували контрольні: від 2,4 см в другій декаді липня до 5,3 см у третій декаді серпня (рис. 3.1.17).

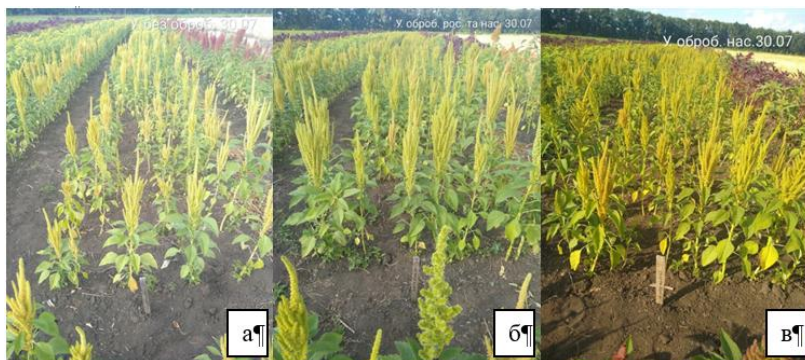


Рис. 3.1.17. Рослини сорту Ультра 30.07:

а – варіант 1, б – варіант 2, в – варіант 3

Що стосується довжини волоті, то обробка насіння та обприскування рослин препаратом не призводила до значного збільшення довжини волоті. Різниця за довжиною волоті у варіантів була несуттєвою.

У сорту Харківський 1 перевищення рослин варіанту з обробкою насіння та обприскування за висотою над контрольними коливалося протягом вегетації від 10,9 см у третій декаді липня до 3,9 см в третій декаді серпня. Тенденція до перевищення за висотою рослин варіанту з обробкою насіння над рослинами контрольного варіанту теж спостерігалася, хоча і в меншій мірі. В той же час за довжиною волоті, яка почала формуватися у сорту Харківський 1 у другій декаді липня на відміну від сорту Ультра, у якого формування волоті

відбувалося, починаючи з першої декади липня, рослини з обробкою та обприскуванням перевищували рослини контрольного варіанту за довжиною волоті в третій декаді липня – на 9,6 см, але в другій декаді серпня різниця становила всього лише 3,5 см. Ця відмінність спостерігалась і до кінця вегетації.

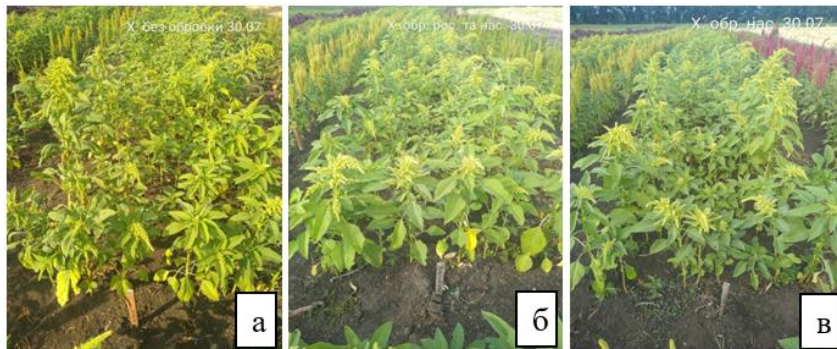


Рис. 3.1.18. Рослини сорту Харківський-1 30.07

а – варіант 1, б – варіант 2, в – варіант 3

Отже сорти Ультра і Харківський-1, які належать до різних груп стиглості по - різному реагують на обробку препаратом «Агротонік». У ранньостиглого сорту Ультра реакція на обробку препаратом виявляється в більшій мірі при комбінованій обробці насіння та обприскування рослин, хоча і в меншій мірі ніж у пізньостиглого сорту Харківський 1. Відмінність між сортами полягає і в темпах наростання волоті, її довжині. У сорту Ультра за довжиною волоті між варіантами ефект дії майже зникає в кінці вегетації, в той час як у пізньостиглого сорту Харківський 1 він зберігається, хоча і в меншій мірі ніж на її початку.

Проведений аналіз урожайності сортів амаранту залежно від способу обробки в котре підтверджує відмінність між сортами за реакцією на препарат.

Так, обробка насіння і обприскування рослин мали позитивний вплив на формування продуктивності у обох сортів. Перевищення становило від 27 % у сорту Ультра до 55% у сорту Харківський 1. Що стосується варіанту з обробкою насіння, то достовірним було перевищення у сорту Ультра і в межах похибки у сорту Харківський 1. В той же час відмінність між варіантами обробка насіння та обробка насіння+обприскування рослин у сорту Ультра була несуттєвою, що свідчить про доцільність застосування у ранньостиглого сорту Ультра тільки обробки насіння, а у пізньостиглого сорту Харківський 1 слід окрім обробки насіння проводити обприскування рослин препаратом, що дає можливість в більшій мірі реалізувати потенційні можливості цього пізньостиглого сорту.

Таблиця 3.1.7.

Урожайність сортів амаранту залежно від способу обробки препаратом «Агротонік»

Сорт	Урожайність г/м ²			
	Види обробки			
	I	II	III	НІР ₀₅
Ультра	118,8	151,3	146,3	16,1
Харківський 1	160,7	249,5	196,6	59,7

Таким чином, для підвищення зернової продуктивності сортів амаранту, представлених сортом ранньостиглої групи (сорт Ультра) і сортом середньостиглої групи (сорт Харківський 1), при вирощуванні їх в органічному землеробстві доцільно застосовувати стимулятори природного походження, до яких відноситься препарат «Агротонік». При цьому для ранньостиглих сортів (сорт Ультра) достатньо проведення обробки тільки насіння, а для сортів середньостиглої групи (Харківський-1) слід поєднувати обробку насіння з обприскуванням по листку.

Висновки

1. Встановлена відмінність між зерновими сортами, представленими видами амаранту *A. hybridus*, *A. hypochondriacus*, що належать до різних груп стиглості.

2. Сорти виду *A. hybridus*, до якого відноситься сорт Новий і мутантний сорт Ультра, за темпами розвитку випереджають більш пізньостиглі сорти виду *A. hypochondriacus* – Сем, Лера, Студентський, Харківський1.

3. Найнижчою врожайність за роки досліджень відрізнявся сорт Сем – 1,38 т/га, а найвищою характеризувався сорт Харківський 1 – 3,44 т/га. Розмах варіювання за врожайністю зерна в більшій мірі був у сорту Ультра – 1,10 т/га, а найменшим – у сортів Сем і Лера – 0,24 і 0,28 т/га відповідно

4. Високою практичною цінністю відрізнялися пізньостиглі сорти: Лера, Сем і Харківський 1, які мали як високий рівень генетичного потенціалу, так і ступінь його реалізації.

5. Для підвищення продуктивності сортів амаранту при вирощуванні в органічному землеробстві доцільним є застосування стимулятора росту біологічного походження «Агротонік», для ранньостиглих сортів достатньо проводити обробку насіння, а для більш пізньостиглих необхідно поєднувати обробку насіння з обприскуванням рослин по листку.

Список використаних джерел

Бугайов, В. Д., Бабич, А. О., & Каправий, В. В. (1995). Результати та методи селекційної роботи з амарантом. *Матеріали першої всеукр. наук.-практ. конф. по проблемі вирощування, переробки і використання амаранта на кормові, харчові і інші цілі.*—Вінниця (pp. 10-13).

Гошцій, Т. І. (1999). Амарант: біологія, вирощування, перспективи використання, селекція. Х.: *Харк. держ. аграр. ун-т ім. ВВ Докучаєва*. 273 с.

Гошцій, Т. І. (2004). Агроєкологічні і агротехнічні основи введення амаранту в культуру в Лівобережному Лісостепу України, 37с.

Гошцій, Т. І., Воронков, М. Ф., Бобро, М. А., Мірошніченко, Л. О., Лиманська, С. В., Гудим, О. В., ... & Дуда, Ю. В. (2018). Амарант: селекція, генетика та перспективи вирощування. *Харків: ХНАУ*, 362с.

Матіяшук, О. В., Фурманова, Ю. П., & П'яних, С. К. (2017). Використання амарантового борошна в технології виробництва бісквітних напівфабрикатів. *Науковий погляд в майбутнє*, 6, 52-58.

Янюк, Т., & Грюнвальд, Н. (2022). Виробництво амаранту в Україні: стан і перспективи. *Продовольчі ресурси*, 10(18), 179-192.

Europe Amaranth Market Size | Industry Report, 2021-2028. (n.d.). Market Research Reports & Consulting | Grand View Research, Inc. <https://www.grandviewresearch.com/industry-analysis/europe-amaranth-market>

Guardianelli, L. M., Salinas, M. V., & Puppo, M. C. (2019). Chemical and thermal properties of flours from germinated amaranth seeds. *Journal of Food Measurement and Characterization*, 13, 1078-1088.

Guardianelli, L. M., Salinas, M. V., & Puppo, M. C. (2022). Quality of wheat breads enriched with flour from germinated amaranth seeds. *Food science and technology international*, 28(5), 388-396.

Hudz, Yu.V., & Lavrynenko, Yu.A. (1997). Theory and practice of adaptive breeding in corn. *Kherson: BORYSFEN-polyhrafservys*, 168 p.

Hurev, B.P., Lytun, P.P., & Hureva, Y.A. (1981). Guidelines for ecological variety testing of corn. *Kharkov : Ukr NYRSyH.*, 27с.

Iftikhar, M., & Khan, M. (2019). Amaranth. Bioactive factors and processing technology for cereal foods, 217-232.

Khangildin, V.V., Litvinenko, N.A. (1981). Homeostasis and adaptability of winter wheat varieties. *Nauchn.-tekhn. byul. VSGI*, 39, 8-14.

Mekonnen, G., Woldeesenbet, M., Teshale, T., & Biru, T. (2018). Amaranthus caudatus production and nutrition contents for food security and healthy living in Menit Shasha, Menit Goldya and Maji Districts of Bench Maji Zone, South Western Ethiopia. *Nutr. Food Sci. Int. J*, 7(3), 23-30.

Saunders, R. M., Becker, R. (1984). *Amaranthus*: a potential food and feed resource. *Advances in cereal science and technology*, 6, 357-386.

Sindhu, R., & Khatkar, B. S. (2018). Thermal, structural and textural properties of amaranth and buckwheat starches. *Journal of food science and technology*, 55, 5153-5160.

Stankevich, G, Valentiuk, N, Ovsianyykova, L, Zhygunov, D. (2021). Changes in quality of amaranth grain in the process of post-harvesting processing and storage. *Food Science and Technology*, 15(1), 80-90.

Tang, Y., & Tsao, R. (2017). Phytochemicals in quinoa and amaranth grains and their antioxidant, anti-inflammatory, and potential health beneficial effects: a review. *Molecular Nutrition & Food Research*, 61(7), 1600767.

3.2. Особливості генетичного контролю деяких цінних господарських ознак у амаранту (*Amaranthus L.*)

3.2.1. Гібридизація у генетико-селекційних програмах амаранту. Особливості і перспективи використання методу.

Одним із трендів сьогодення є здоровий спосіб життя, основою якого є збалансоване харчування. Амарант, зерно якого характеризується високими поживними властивостями, є «суперфудом», придатним для дієтичного, дитячого і функціонального харчування. Зерно амаранту унікальне за нутрицевтичним складом, який обумовлює лікарські властивості амаранту, зокрема його ефективність для підвищення імунітету, а також у лікуванні хвороб шкіри, травної, серцево-судинної і видільної систем організму (Iftikhar M., Khan M., 2019).

Зростаючий попит спонукає до інтенсифікації виробництва продукції з амаранту, що потребує використання якісної рослинної сировини. Отже існує необхідність створення сортів амаранту різних напрямів використання, які б задовольняли запити виробництва.

Гібридизація, важливий метод отримання нового селекційного матеріалу, через ряд морфо-біологічних особливостей культури, для амаранту залишається малодоступною. Актуальним питанням при цьому є розробка підходів, які забезпечать можливість проводити схрещування рослин амаранту з метою одержання гібридів.

Одним із таких методів може бути використання хімічної кастрації рослин гаметоцидними препаратами з подальшим запиленням пишком бажаної батьківської форми. За умови добре підбраної експозиції, хімічна стерилізація дозволить проводити цілеспрямовану гібридизацію, застосовувати метод генетичного аналізу для вивчення генетики, а також сприятиме розвитку гетерозисної селекції амаранта. Для багатьох сільськогосподарських культур гетерозисна селекція з використанням високо гомозиготних інцухт-ліній є перспективним напрямом (Головчанська І.О., Кузьмишина Н.В., 2013; Корнеєва

М.О. та ін., 2007; Міщенко С.В., Лайко І.М., 2013). Самозапилені лінії є важливим джерелом збагачення різноманіття вихідного матеріалу. Їх можна залучати для вивчення генетичної мінливості, встановлення закономірностей успадкування різних морфологічних та господарських ознак, зменшення гетерозиготності сортів та популяцій. Проте інбридинг часто супроводжується виникненням інцухт-депресії, яка проявляється погіршенням господарських ознак, зниженням самофертильності й адаптивності рослин (Івко Ю.О., 2012; Скворцов І.В., 2008). Науковці, які вивчали різні аспекти інцухтування та використання самозапилюючих ліній (Головчанська І.О., Кузьмишина Н.В., 2013; Корнєєва М.О. та ін., 2007), вказують на різний ефект інцухт-депресії на господарські ознаки. Метод хімічної стерилізації рослин також потребує попереднього вивчення для добору ефективних гаметоцидів і розробки методики їх застосування у амаранта.

Амарант характеризується значним генетичним потенціалом, успішне використання якого залежить від можливості залучення відповідних видів-донорів у міжвидову гібридизацію. Розробка методики отримання гібридів у амаранту є важливим завданням, реалізація якого пов'язана із вивченням способів стерилізації материнських рослин, дослідженням прояву інбредної депресії під час самозапилення, а також пошуком форм і створенням самозапилюючих ліній з високою комбінаційною здатністю.

Найкращих успіхів у гетерозисній селекції досягають за умови залучення у схрещування інцухт-ліній, створених шляхом самозапилення (інбридингу). Інбридинг і, зокрема, інцухт широко застосовують в селекції перехреснозапилюючих культур. Шляхом інбридингу можна за короткий проміжок часу отримати генетично вирівняне, гомозиготне потомство, посилити домінуючі ознаки, очистити особини від шкідливих рецесивних генів, виокремити форми з прихованими у панміктичних популяціях бажаними для виробництва рецесивними ознаками.

Інцухтування є важливим методом збагачення різноманіття вихідного матеріалу, а також сприяє зменшенню гетерозиготності сортів та популяцій

(Івко Ю.О., 2012; Скворцов І.В., 2008)., що є важливим для сільськогосподарського виробництва. В генетико-селекційних дослідженнях амаранта інбридинг може бути використаний для дослідження генетичного різноманіття видів, диференціювання популяцій на окремі біотики, формування нового вихідного матеріалу, дослідження закономірностей спадковості тощо.

Водночас інбридинг спричиняє низку негативних ефектів: веде до погіршення господарських ознак, зниження самофертильності й адаптивності рослин (Міщенко С.В., Лайко І.М., 2013; Pandey R.M., 2007). У зв'язку з цим вчені, що займаються розробкою проблем інцухтування та використання самозапильних ліній, вказують на необхідність дослідження особливостей прояву інцухт-депресії та її впливу на господарські ознаки (Головчанська І.О., Кузьмишина Н.В., 2013; Міщенко С.В., Лайко І.М., 2013; Pandey R.M., 2007).

Pandey R.M. (2007) відзначає, що гібридні комбінації амаранту з найвищим проявом гетерозису виявляли найвищий рівень інбредної депресії господарських ознак, максимальний рівень якої проявлявся у другому поколінні гібридів. Rastogi A. et al. (2015) встановили негативний вплив самозапилення, з різним рівнем інбредної депресії, на ознаки елементів продуктивності у ліній овочевого амаранту. При цьому ступінь прояву інбредного ефекту варіював залежно від генотипу.

Железнов А.В. та ін. (2001) також відмітили максимальний рівень пригнічення рослин у другому інбредному поколінні. Вони зафіксували 12–30 % самофертильних рослин у самозапилених популяціях, що, на їх думку, створює передумови для прояву прихованих рецесивних мутацій.

Отже виникає проблема пошуку форм з мінімальним проявом інцухт-депресії та розробки підходів і методів, які дозволять нівелювати її вплив на рослини амаранту.

Детальне вивчення самозаплених поколінь у амаранта дозволить не тільки з'ясувати вплив інбридингу на розвиток рослин, але й опосередковано оцінити схильність тієї чи іншої популяції до само- або перехресного

запилення, що дасть можливість виділити форми і лінії, найбільш перспективні для залучення у гібридизацію.

Це одним підходом до вирішення питання гібридизації у амаранту може бути використання стерильних форм у якості материнського компоненту в схрещуваннях. Стерильні рослини можна одержати або на основі залучення генів стерильності й створення стерильних аналогів, або із застосуванням методу штучної кастрації квіток.

У 1988 р. Gudu S. і Gupta V. K. у сорту Jumla виду *A. hypochondriacus* L. описали ядерний рецисивний ген стерильності пилку *ms*. Проте особливості успадкування цієї ознаки у амаранта досі залишаються вивченими недостатньо, що обмежує розвиток цього напрямку.

Stetter M.G. et. al. (2016) проводили механічну кастрацію амаранту для отримання гібридів і показали високу ефективність методу (вихід гібридного насіння до 100 %). Але метод є складним у реалізації і вимагає значних затрат праці і часу. Альтернативою може бути хімічна стерилізація квіток з використанням гаметоцидів. Передумовою використання цього методу є підбір хімічних речовин, застосування яких забезпечить високий ступінь стерилізації пилку без істотного пригнічення росту і розвитку рослин амаранту.

Також важливою є універсальність у використанні, тобто ефективна дія на різні генотипи, у тому числі на рослини, що відносяться до різних видів. Самі препарати не повинні накопичуватися в ґрунті і органах рослини, бути безпечними для довкілля (Воробйов та ін., 2005).

Гаметоциди, що відповідають зазначеним вимогам і здатні забезпечувати 100 % стерильність пилку знайдені для багатьох культур (кукурудза, жито, ячмінь, овес, просо, льон, баклажан, салат, цукровий буряк). Доведена гаметоцидна дія етрелу (етефон), 1,3-дибромпропану і дибутилфталату (ДБФ) для хімічної кастрації рослин пшениці і тритикале (Скворцов І.В., 2008). Вихід стерильного пилку коливався від 10,2 % до 96,6 % і сильно варіював залежно від умов року.

Ефективність хімічної кастрації для амаранта залишається недослідженою.

3.2.2. Вплив самозапилення на перше інбредне покоління колекційних зразків амаранта.

Гетерозисна селекція є важливим методом отримання селекційного матеріалу перехреснозапильних культур (кукурудзи, соняшника та інших). У амаранта цей напрям майже не використовують через відсутність надійних методик отримання гібридів у культурі. Амарант характеризується змішаною системою запилення та різним рівнем перехресного запилення не лише між різними видами, але й у межах різних популяцій одного виду. Успіх гетерозисної селекції тісно пов'язаний із можливістю проведення гібридизації, яку легше реалізувати для рослин, схильних до перехресного запилення.

Для самозапильних рослин притаманна гомозиготність більшості генів, і за умов інбридингу такі особини не виявляють значного зниження показників продуктивності й життєздатності. У той же час самозапилення у перехреснозапильних рослин веде до інбредної депресії, що спричинена проявом негативних рецесивних генів, і, як наслідок, відбувається зниження продуктивності та життєздатності самозапиленого потомства. Найбільше пригнічення рослин спостерігається у першому інбредному поколінні.

Аналіз першого інбредного покоління у амаранта дозволить оцінити схильність популяцій до само- або перехресного запилення і сприятиме добору форм, придатних для залучення у гетерозисну селекцію.

Нами було проведено самозапилення 32 колекційних зразків амаранта і проаналізовано перше інцухт-покоління. Результати аналізу наведено нижче.

За довжиною волоті встановлено найбільший серед досліджуваних ознак рівень інбредної депресії (ІД), який становив 11,0 % (рис. 3.2.1). Високий рівень депресії рослин відмічено за кількістю листків (9,6 %). Мінімальний вплив інцухту спостерігали за масою 1000 зрен ($I_d=4,9$ %).

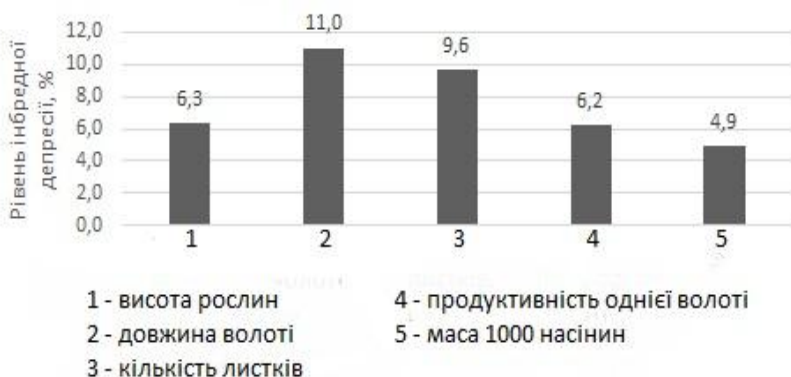


Рис. 3.2.1. Рівень інбредної депресії показників насінневої продуктивності і габітусу рослин у зернових видів амаранта

Відгук колекційних зразків амаранта на самозапилення значно варіював залежно від ознаки й індивідуальних особливостей генотипів (табл. 3.2.1).

Таблиця 3.2.1

Прояв ознак габітусу рослин у амаранта під впливом індухт-депресії

Пор. №	Назва зразка амаранта	Висота рослин, см			Довжина волоті, см			Кількість листків, шт.		
		БІ	І	ІД, %	БІ	І	ІД, %	БІ	І	ІД, %
1	К-160	113	94	16,8	48	47	2,1	24	21	12,5
2	К-212	118	115	2,5	41	37	9,8	23	20	13,0
3	К-216	109	102	6,4	44	40	9,1	32	27	15,6
4	К-218	109	100	8,3	46	42	8,7	27	25	7,4
5	К-219	109	102	6,4	37	32	13,5	20	18	10,0
6	К-221	80	77	3,8	28	25	10,7	20	18	10,0
7	К-222	66	63	4,5	21	19	9,5	21	18	14,3
8	Кармен	114	111	2,6	37	32	13,5	22	19	13,6
9	К-248	99	91	8,1	35	30	14,3	21	19	9,5
10	К-250	89	80	10,1	27	25	7,4	20	19	5,0
11	К-251	81	78	3,7	23	19	17,4	18	16	11,1
12	К-252	95	92	3,2	20	19	5,0	19	18	5,3
13	К-253	71	69	2,8	19	17	10,5	19	18	5,3
14	К-254	90	89	1,1	17	17	0,0	21	20	4,8
15	К-256	93	89	4,3	29	25	13,8	20	19	5,0
16	Багряний	127	120	5,5	37	32	13,5	26	22	15,4
17	Лера	109	100	8,3	34	29	14,7	22	19	13,6

Продовження таблиці 3.2.1

18	Харківський 1	95	90	5,3	29	24	17,2	23	20	13,0
19	К-266	103	94	8,7	37	29	21,6	21	19	9,5
20	К-273	115	110	4,3	47	43	8,5	25	19	24,0
21	Вр 625	107	100	6,5	38	36	5,3	18	16	11,1
22	Вр 629	109	96	11,9	46	41	10,9	30	27	10,0
23	00079	100	98	2,0	32	28	12,5	24	21	12,5
24	00097	95	89	6,3	28	24	14,3	21	18	14,3
25	Вр 649	96	88	8,3	31	26	16,1	19	18	5,3
26	Вр 650	94	88	6,4	28	25	10,7	22	21	4,5
27	Вр 663	95	88	7,4	39	36	7,7	23	22	4,3
28	Вр 719	87	80	8,0	29	26	10,3	21	21	0,0
29	Вр 721	88	81	8,0	30	27	10,0	20	18	10,0
30	Вр 778	90	85	5,6	35	31	11,4	21	19	9,5
31	Вр 779	108	99	8,3	30	27	10,0	21	20	4,8
32	Вр 781	98	91	7,1	26	23	11,5	23	22	4,3
У середньому				6,3			11,0			9,6

Примітка. БІ – без ізоляції, І – з ізоляцією, ІД – інбредна депресія.

За висотою рослин найбільшу інбредну депресію на рівні 16,8, 11,9 і 10,1 % виявлено у популяції К-160, Вр 629 і К-250 відповідно. Мінімальним зменшенням висоти за умов самозапилення відзначалися популяції К-254 (ІД=1,1 %) і 00079 (ІД=2,0 %).

За довжиною волоті показник інбредної депресії варіював у межах від 17,2 (сорт Харківський 1) і 17,4 % (популяція К-251) до відсутності ефекту у популяції К-254 (ІД=0,0 %).

За кількістю листків найчутливішою до самозапилення була популяція К-273 (ІД=24,0 %). Мінімальний ефект відмічено у популяції Вр 719, Вр 663 і Вр 781 (ІД=0,0, 4,3 і 4,3 % відповідно).

На ознаки насіннєвої продуктивності самозапилення вплинуло меншою мірою порівняно з ознаками габітусу рослин (табл. 3.2.2).

Зменшення продуктивності однієї рослини у самозапиєних рослин порівняно із варіантом без ізоляції було максимальним у популяції К-212 (ІД=13,6 %). Найнижчий рівень інбредної депресії за цією ознакою відмічали у популяції Вр 625 (1,3 %) і Вр 629 (2,0 %).

Таблиця 3.2.2

Вплив примусового самозапилення на насінневу продуктивність рослин
амаранта

Пор. №	Назва зразка амаранта	Продуктивність однієї волоті, г			Маса 1000 насінин, г		
		БІ	І	ІД, %	БІ	І	ІД, %
1	К-160	7,1	6,7	5,6	0,61	0,55	9,8
2	К-212	2,2	1,9	13,6	0,56	0,54	3,6
3	К-216	3,5	3,2	8,6	0,58	0,55	5,2
4	К-218	7,6	7,3	3,9	0,53	0,50	5,7
5	К-219	10,6	10,1	4,7	0,73	0,71	2,7
6	К-221	5,7	5,2	8,8	0,47	0,44	6,4
7	К-222	5,4	5,0	7,4	0,53	0,51	3,8
8	Кармен	6,6	6,1	7,6	0,51	0,49	3,9
9	К-248	6,4	5,9	7,8	0,46	0,44	4,3
10	К-250	5,1	4,8	5,9	0,52	0,50	3,8
11	К-251	3,8	3,6	5,3	0,47	0,45	4,3
12	К-252	6,3	6,1	3,2	0,58	0,57	1,7
13	К-253	2,9	2,6	10,3	0,48	0,45	6,3
14	К-254	6,1	5,8	4,9	0,47	0,45	4,3
15	К-256	3,7	3,6	2,7	0,52	0,51	1,9
16	Багрянний	4,6	4,3	6,5	0,57	0,54	5,3
17	Лера	5,7	5,4	5,3	0,51	0,48	5,9
18	Харківський 1	8,1	7,7	4,9	0,63	0,59	6,3
19	К-266	10,4	10,1	2,9	0,72	0,69	4,2
20	К-273	2,1	1,9	9,5	0,47	0,45	4,3
21	Вр 625	7,6	7,5	1,3	0,59	0,58	1,7
22	Вр 629	5,7	5,5	3,5	0,48	0,45	6,3
23	00079	4,9	4,4	10,2	0,55	0,51	7,3
24	00097	3,5	3,1	11,4	0,41	0,38	7,3
25	Вр 649	4,9	4,8	2,0	0,48	0,47	2,1
26	Вр 650	4,1	3,9	4,9	0,49	0,46	6,1
27	Вр 663	4,2	4,1	2,4	0,45	0,44	2,2
28	Вр 719	7,2	6,9	4,2	0,69	0,67	2,9
29	Вр 721	3,8	3,4	10,5	0,49	0,44	10,2
30	Вр 778	3,3	2,9	12,1	0,59	0,53	10,2
31	Вр 779	8,3	8,1	2,4	0,57	0,54	5,3
32	Вр 781	4,4	4,2	4,5	0,51	0,50	2,0
У середньому				6,2			4,9

Примітка. БІ – без ізоляції, І – з ізоляцією, ІД – інbredна депресія.

Як відзначалося вище, найменший вплив інбридингу спостерігали за масою 1000 насінин. Мінімальну інцухт-депресію (1,7 %) встановлено у популяцій К-252 і Вр 625. Найбільше пригнічення ознаки відмічено у популяцій Вр 721 і Вр 778 (ІД=10,2 % у обох сортозразків) (табл. 3.2.2).

Отже досліджувані зразки зернових видів амаранта по-різному реагували на ізоляцію і самозапилення рослин, проте жоден із них не проявляв інцухт-депресії одночасно за усіма ознаками.

Це спонукало нас оцінити загальний рівень інбредної депресії у колекційних зразків за сумарним відгуком по всіх ознаках. Результати наведені на рис. 3.2.2.

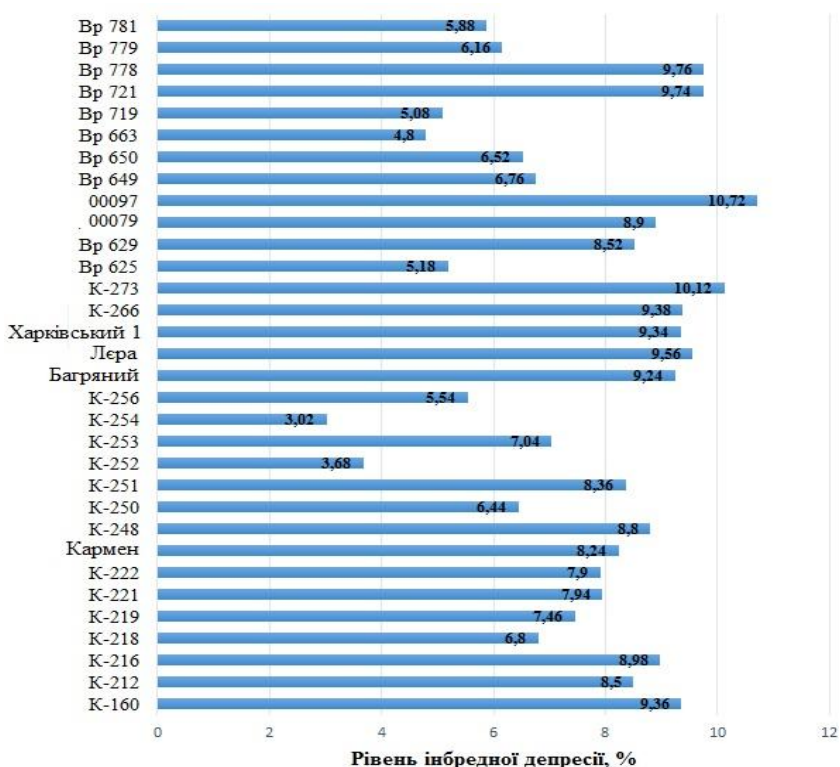


Рис. 3.2.2. Загальний вплив самозапилення на комплекс показників габітусу і насінневої продуктивності рослин сортозразків зернових видів амаранта

Найвищий рівень інбредної депресії відмічено у популяції 00097 і К-273 (ІД = 10,72 і 10,12 % відповідно). Варто зазначити, що у зразка 00097 значний негативний відгук спостерігався за більшістю досліджуваних ознак, а у зразка К-273 – лише за кількістю листків, депресія інших ознак у нього була середньою або низькою.

Найменший рівень пригнічення ознак габітусу рослини і насінневої продуктивності встановлено у популяції К-252 (ІД=3,68 %) і К-254 (ІД=3,02 %). Інбредна депресія у обох зразків була невисокою за усіма досліджуваними ознаками.

3.2.3. Оцінка схильності колекційних зразків зернових видів амаранта до перехресного та самозапилення.

Колекційні зразки з високим рівнем інбредної депресії (див. рис. 3.2.2), імовірно, схильні до перехресного запилення, а з низьким – до самозапилення. Однак залишається нез'ясованою та межа, яка дозволить відокремити форми з різними способами запилення.

З метою розмежування зразків на само- і перехреснозапильні нами було проведено кластерний аналіз за показником інцухт-депресії всіх ознак, які вивчалися. Кластеризацію проводили за допомогою розрахунку евклідових відстаней і подальшого побудування дендрограми, яку наведено на рис. 3.2.3.

Ієрархічний кластерний аналіз дозволив виділити дві основні групи зразків, у межах яких можна додатково виокремити по 3 підкластера.

Перший кластер охоплює колекційні зразки із рівнем інбредної депресії від 3,02 до 8,52 % (див. рис. 3.2.2 і 3.2.3). Імовірно, популяції першого кластера схильні до самозапилення. У межах цієї групи можна виділити підкластер І, який охоплює популяції К-252 (12), К-254 (14) і Вр 625 (21), що характеризуються низьким рівнем інбредної депресії майже за усіма показниками. Зразок Вр 625 на цій гілці розташований окремо, імовірно, через високий рівень депресії (11,1 %) за кількістю листків.

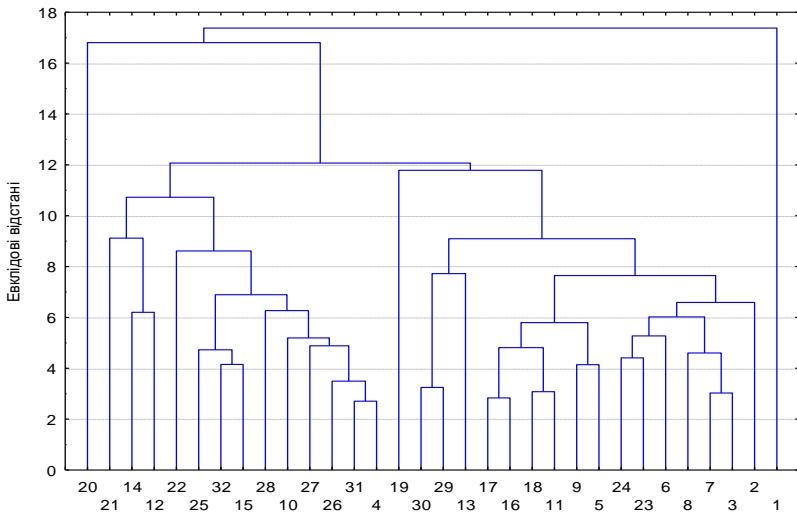


Рис. 3.2.3. Дендрограма мінімального дерева евклідових відстаней між колекційними зразками амаранта за рівнем інцухт-депресії господарко-цінних ознак (номери зразків відповідають даним табл. 3.2.1)

Підкласер II першого кластера охоплює зразки К-256 (№ 15), Вр 649 (№ 25) і Вр 781 (№ 32). Для цієї підгрупи характерна незначна депресія продуктивності волоті, маси 1000 зерен і кількості листків, порівняно високий негативний відгук на самозапилення за ознакою довжина волоті і різний відгук за висотою рослин, збільшення рівня якого визначає розташування зразків від центра до периферії кластера.

Найбільшим у межах першої групи є підкласер III, який об'єднує популяції із переважно низькою інцухт-депресією кількості листків, продуктивності волоті і маси 1000 зерен, а також середнім і високим її значеннями (7,4 – 10,7 %) за висотою рослин і довжиною волоті. До цієї підгрупи належать популяції К-218 (№ 4), К-250 (№ 10), Вр 650 (№ 26), Вр 663 (№ 27), Вр 719 (№ 28) і Вр 779 (№ 31).

Уособлено відносно II і III підгруп знаходиться зразок Вр 629 (№ 22), у якого під впливом самозапилення суттєво погіршилися ознаки габітусу рослин ($ЦД > 10\%$), проте показники насіннєвої продуктивності зазнали значно менше

негативного впливу. Рівень сумарного ефекту на досліджувані ознаки у Вр 629 був вищим порівняно з іншими зразками першого кластера і становив 8,52 % (див. рис. 3.2.2 і 3.2.3).

Другий кластер охоплює зразки із рівнем інбредної депресії за комплексом показників 7,04 – 10,72 %, які, імовірно, схильні до перехресного запилення. Підкластер I цієї групи уміщує популяції Вр 721 (№ 29), Вр 778 (№ 30) і К-253 (№ 13). Два перші зразки відзначаються суттєвою депресією довжини волоті, кількості листків і показників насінневої продуктивності (ІД дорівнює 9,5 – 12,1 %), та середнім впливом інцухту на висоту рослин. У зразка К-253 інцухт-депресія спричинила суттєве пригнічення довжини волоті та її продуктивності, однак три інші показники не зазнали значного негативного впливу (ІД = 2,8 – 6,3 %). Це обумовлює відокремлене розташування К-253 на розглянутій гілці дерева.

Підкластер II другого кластера охоплює популяції К-219 (№ 5), К-248 (№ 9), К-251 (№ 11), Багрянний (№ 16), сорти Харківський-1 (№ 18) і Лера (№ 17). Характерною особливістю цієї підгрупи є суттєвий негативний відгук на інцухтування за довжиною волоті і кількістю листків (ІД = 11,1 – 17,4 %), а також зниження інших досліджуваних показників на середньому або низькому рівні (ІД = 3,7 – 8,3 %) (див. рис. 3.2.2 і 3.2.3, табл. 3.2.1 і 3.2.2).

Підкластер III другого кластера уміщує популяції К-160 (№ 1), К-212 (№ 2), К-216 (№ 3), К-221 (№ 6), К-222 (№ 7), Кармен (№ 8), 00079 (№ 23) і 00097 (№ 24). Критерієм їхнього об'єднання у спільний блок був суттєвий негативний вплив самозапилення на кількість листків, довжину волоті та її продуктивність. Реакція висоти рослин і маси 1000 зерен відзначалася низьким або середнім рівнем інбредної депресії.

Зразкам, які у межах своїх кластерів і підкластерів займають проміжне положення за рівнем інбредної депресії, швидше за все, однаковою мірою притаманні і само-, і перехресне запилення.

До жодного кластера не увійшли популяції К-273 (№ 20) і К-160 (№ 1). По три із п'яти досліджуваних господарських ознак у них мали високий ступінь

інбредної депресії (табл. 3.2.1 і 3.2.2). Популяція К-273 (№ 20) на топології дерева розташована ближче до зразків, умовно віднесених до самозапилюючих, а К-160 (№ 1) – до перехреснозапилюючих, хоча у першого зразка загальний рівень інцухт-депресії вищий (ІД = 10,12 і 9,36 % відповідно) навіть від більшості зразків перехреснозапилюючої групи.

Отримані результати свідчать про відсутність чіткої межі між самозапилюючими і перехреснозапилюючими формами у досліджуваних сортозразків амаранта на видовому та популяційному рівнях. Отже більшість зразків досліджуваної колекції потенційно може бути залученою у гібридизацію для створення гетерозисних гібридів.

3.2.4. Вплив гібереліну і гідрозиду малеїнової кислоти на життєздатність пилку амаранта.

Необхідною умовою вдалої гібридизації і зокрема одержання гетерозисних гібридів, які характеризуються гетерозиготністю більшості генів, є одержання високо гомозиготних інцухт-ліній. При цьому останні мають бути або самонесумісні, або стерильні. Це є запорукою перезапилення таких рослин із бажаною батьківською формою і отримання гібридів із очікуваним, заздалегідь відомим генотипом. Проте для амаранта чи не єдиним доступним способом стерилізації материнських рослин поки що залишається штучна кастрація механічним, фізичним або хімічним шляхом. Ми використовували останній підхід: спробували провести стерилізацію рослин амаранта гаметоцидами.

З метою вивчення ефективності хімічної стерилізації материнських форм у амаранта нами із досліджуваної колекції було відібрано шість зразків (Кармен, Багрянний, Лера, Харківський-1, 00079 і 00097), у яких за попередньою оцінкою переважає перехресне запилення. Вибір зразків пов'язаний також із залученням їх у молекулярно-генетичні, генетико-популяційні та селекційно-генетичні дослідження.

Рослини амаранта обробляли гібереліном концентрацією 0,005 %, 0,01 % і 0,1 % та гідрозидом малеїнової кислоти концентрацією 0,01 %, 0,1 % і 0,5 %. Дози діючої речовини по кожному з гаметоцидів добирали згідно інформації щодо застосування гаметоцидів для інших культур (соняшника, моркви, гречки, тритикале).

Одним із показників, які визначають ефективність гаметоцидів, є повнота стерильності чоловічого гаметофіту в оброблених рослин. Це спонукало нас провести аналіз впливу різних доз, залучених у роботу гаметоцидів (ГК і ГМК), на життєздатність пилку амаранта з метою встановлення найбільш ефективної експозиції обробки.

Цитологічні дослідження проводили на тимчасових давлених ацетокармінових препаратах пиляків амаранта, попередньо зафіксованих у фіксаторі Кларка. Морфологічну відмінність фертильних і стерильних пилкових зерен продемонстровано на рис. 3.2.4. Фертильні пилкові зерна мали забарвлену цитоплазму, яка повністю займала простір клітинної оболонки. Стерильні пилкові зерна були майже безбарвні або мали сильно зменшену, сплюснену цитоплазму, яка займала незначну частину внутрішнього простору клітин.

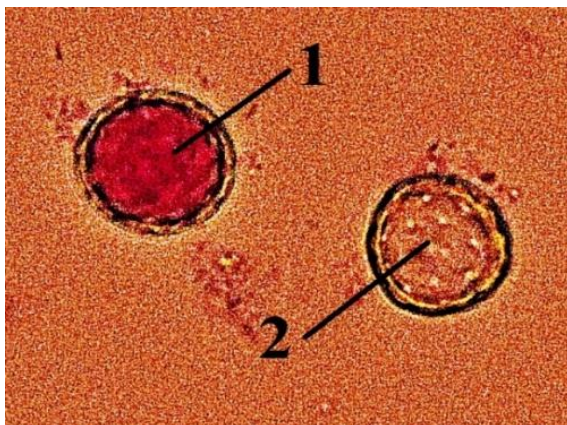


Рис. 3.2.4. Фертильне (1) і стерильне (2) пилкові зерна амаранта

Відмічено, що гаметоцидний ефект ГК і ГМК був різним і залежав від концентрації діючої речовини та генотипу (рис. 3.2.5).

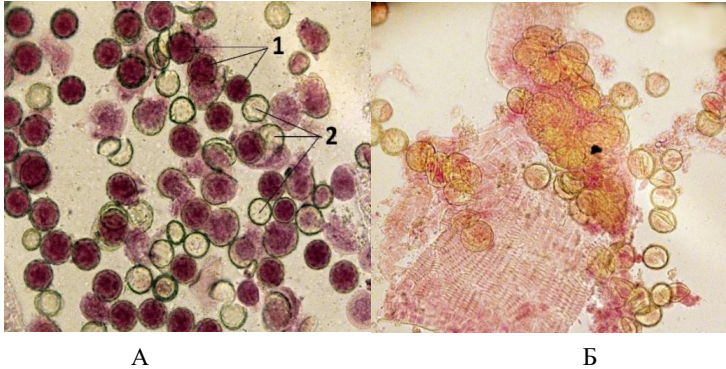


Рис. 3.2.5. Ацетокармінові давлені препарати пиляків амаранта за дії гаметоцидів різної концентрації. А – пилок сорту Лера після дії ГК 0,005 %, 1 – нормальні пилкові зерна, 2 – стерильні пилкові зерна. Б – пилок сорту Харківський 1 (після дії ГМК 0,1 %, усі пилкові зерна нежиттєздатні)

Результати дослідження цитологічних препаратів представлені у табл. 3.2.3. Найслабший стерилізуючий ефект відзначено за умов обробки квіток амаранта розчинами ГК 0,005 % і ГМК 0,01 %. При цьому за дії ГК відсоток стерильності у середньому становив 14,68 %, і варіював від 2,05 % у популяції Кармен до 26,85 % у популяції 00079. Найкращий гаметоцидний ефект вдалося отримати за умови застосування ГК концентрацією 0,1 % і ГМК концентрацією 0,5 %. Його середній рівень дорівнював відповідно 74,20 і 90,12 %. Однак під впливом ГМК 0,5 % у оброблених рослин волоть сильно ушкоджувалася і вже після другої обробки переставала рости й швидко відмирала.

Таблиця 3.2.3

Стерильність (%) пилку амаранта залежно від концентрації гаметоцидів

Назва сорту / популяції амаранту	Гаметоцид					
	гіберелін			гідрозид малеїнової кислоти		
	0,005 %	0,01 %	0,1 %	0,01 %	0,1 %	0,5 %
Багрянний	16,49	49,67	100,00	0,00	97,04	93,85
Кармен	2,05	55,72	62,30	37,29	60,04	64,76
Лера	17,06	80,30	95,57	0,86	95,05	96,09
Харківський 1	23,04	28,46	45,10	16,30	100,00	97,66
00079	26,85	39,94	99,85	6,40	53,06	загибель
00097	2,56	35,22	42,40	16,10	18,29	98,22
Середнє	14,68	48,22	74,20	12,83	70,58	90,12

Варто зазначити, що у досліджуваних сортозразків під дією ГМК фертильність пилку знижувалася меншою мірою, порівняно із дією ГК відповідної концентрації ($p \leq 0,05$).

Різні генотипи по-різному реагували на дію гаметоцидів. Максимальний ефект стерилізації пилку відмічено у популяції Багрянний, сортів Лера і Харківський 1 при обробці ГК 0,1 %, ГМК 0,1 % та ГМК 0,5 % (див. табл. 3.2.3). Найгірше відреагували популяції 00079 і 00097.

Найбільш ефективною виявилася обробка рослин у фазу бутонізації, коли довжина волоті під час першої обробки не перевищувала 2 см. Рослини, суцвіття яких оброблялися пізніше, зав'язували насіння, хоча продуктивність їх значно зменшувалася порівняно з необробленими рослинами.

Найбільш зручними для досліджень виявилися сорти виду *A. hypochondriacus* L. (Лера і Харківський-1), оскільки вони дружно утворювали волоті і мали пиляки, які найпростіше було видаляти із квіток для проведення цитологічних досліджень. Ці ж сорти краще піддавалися дії гаметоцидів.

3.2.5. Вплив гаметоцидів на морфологічні і господарські ознаки амаранта.

Однією з важливих умов застосування хімічної кастрації рослин є відсутність або несуттєвий вплив обраних хімічних сполук на жіночий гаметофіт материнської рослини за умови максимальної стерилізації пилкових зерен. З метою оцінки згубного впливу на розвиток і формування насіння у рослин амаранта нами проведено дослідження дії гаметоцидів на ознаки волоті та її продуктивність. На підставі одержаних результатів відмічено такі особливості впливу гаметоцидів на рослини амаранта.

1. При обробці **гібереліном** у дозі **0,005 %** незалежно від кількості проведених обприскувань суттєвого впливу гаметоциду на волоті оброблених рослин не спостерігалось. Гілочки волотей були дещо витягнуті у порівнянні з необробленими рослинами.

2. При 4-разовій обробці **гібереліном** у дозі **0,01 %** у досліджуваних рослин спостерігалось видовження гілочок волоті у порівнянні з контролем і, як наслідок, зрідження густоти волоті (більш рідке розташування квіток на гілочці). Також відмічено знебарвлення волотей: у рослин із зеленим забарвленням волотей останні ставали майже білими, а червоне забарвлення змінювалось на зеленувато-рожеве.

3. Обробка рослин амаранту **гібереліном** у дозі **0,1 %** призвела до сильного видовження гілочок та знебарвлення волотей. У окремих рослин, суцвіття яких оброблялися 4-разово, волоті сильно ушкоджувалися і засихали.

4. При обробці **гідрозидом малеїнової кислоти** у дозі **0,01 %** відмічено незначне пригнічення нормального росту волотей.

5. При обробці **гідрозидом малеїнової кислоти** у дозі **0,1 %** спостерігалось пригнічення росту та знебарвлення волотей (майже білі навіть у форм з червоним забарвленням волоті). Ефект посилювався при 4-разовому обробленні рослин гаметоцидом.

6. При обробці **гідрозидом малеїнової кислоти у дозі 0,5 %** спостерігався суттєвий негативний вплив гаметоциду: волоті рослин «завмирили» у розвитку, ставали слабкими і ламкими.

Нами було проведено аналіз ступеня зав'язуваності насіння у зернових видів амаранта під впливом різних доз гаметоцидів. В результаті дослідження вдалося встановити, що:

1. При обробці **гібереліном у дозі 0,005 %** спостерігалася зав'язування насіння, однак його кількість була зменшена у порівнянні з контролем.

2. При 4-разовій обробці рослин амаранта **гібереліном у дозі 0,01 %** у більшості рослин насіння не зав'язувалося.

3. При обробці рослин амаранту **гібереліном у дозі 0,1 %** переважна більшість рослин не мала насіння як при 2-разовій, так і при 4-разовій обробці.

4. При обробці **гідрозидом малеїнової кислоти у дозі 0,01 %** відмічено пригнічення насінневої продуктивності в усіх досліджуваних зразків.

5. При обробці **гідрозидом малеїнової кислоти у дозі 0,1 %** спостерігалася стерилізація волотей і пригнічення їх росту у рослин, оброблених у фазу, коли довжина волоті становила 0,5 – 2 см. Інші рослини формували насіння.

6. При обробці **гідрозидом малеїнової кислоти у дозі 0,5 %** встановлено суттєвий вплив на зав'язування насіння. Всі рослини виявилися стерильними. Однак, слід зазначити, що волоті були нежиттєздатними, сильно ушкоджувалися і відмирили.

У таблиці 3.2.4 наведено кількісний аналіз особливостей відгуку досліджуваних зразків амаранта на дію різних концентрацій гаметоцидів за довжиною волоті і продуктивністю волоті.

Загальною тенденцією для досліджуваних зразків амаранта за довжиною волоті було її збільшення зі збільшенням концентрації гібереліну, і її зменшення при збільшенні концентрації гідрозиду малеїнової кислоти.

Таблиця 3.2.4

Вплив гібереліну і гідрозиду малеїнової кислоти на довжину волоті і формування насіння у колекційних зразків зернових видів амаранта

Назва зразка	Самозапи- лення (контроль)		Гіберелін, %						Гідрозид малеїнової кислоти, %					
			0,005		0,01		0,1		0,001		0,1		0,5	
	ДВ, см	МН, г	ДВ, см	МН, г	ДВ, см	МН, г	ДВ, см	МН, г	ДВ, см	МН, г	ДВ, см	МН, г	ДВ, см	МН, г
Багрянний	32	4,30	31	0,20	29	0,60	36	0,00	19	1,22	7	0,20	5	0,00
Кармен	32	6,10	14	0,18	30	1,58	33	0,02	23	1,07	16	0,55	9	0,00
Лєра	29	5,40	21	0,48	22	0,13	28	0,01	21	0,85	18	0,92	9	0,00
Харківський-І	24	7,70	23	3,87	36	1,46	40	0,03	18	1,88	25	0,54	3	0,00
00079	28	4,40	19	1,11	32	6,23	32	0,12	18	1,70	10	0,37	3	0,00
00097	24	3,10	24	4,78	25	1,47	27	0,44	20	1,07	8	0,53	6	0,01

Примітка. ДВ – довжина волоті, см. МН – маса насіння з однієї волоті.

Зав'язуваність насіння була найнижчою за умов обробки рослин амаранта розчинами ГК у концентрації 0,1 % і ГМК концентрацією 0,5 %. При цьому гіберелін забезпечував більш-менш нормальний розвиток волотей і формування насіння лише у поодиноких рослин вибірки. Тоді як гідрозид малеїнової кислоти поруч із повною стерилізацією оброблених рослин спричинював пригнічення росту волотей, їх ламкість та відмирання.

В цілому за результатами досліджень можна підсумувати, що найкращий гаметоцидний ефект серед вивчених експозицій обробки забезпечувала дія ГК концентрацією 0,1 %.

3.2.6. Біоінформаційний пошук генів-кандидатів стерильності пилку у амаранту.

Гібридизація з використанням явища ЦЧС є загальноприйнятим методом, який суттєво прискорює і спрощує селекцію багатьох перехреснозапильних культур (соняшника, кукурудзи, пшениці, жита тощо), а також дозволяє отримувати великі врожаї за рахунок явища гетерозису (Тарасенко О.М., 2007; Buchert J.G., 1961; Duvick D. N., 1965). У багатьох сільськогосподарських культур гени чоловічої стерильності знайдені, описані та успішно використовуються в гібридизації. Зазвичай вони позначаються англійськими літерами «*rf*» або «*ms*».

Наприклад, описані декілька різних типів ЦЧС у жита – типи *R*, *P*, *W_{cms}*, *S_{mol}* 128/3. Відновлення фертильності у гібридів жита за схрещування з деякими формами вказує на наявність у них ядерних генів (*Rf*), домінантні алелі яких здатні пригнічувати ефект «стерильної» *S* цитоплазми (Єгоров Д.К. та ін., 2020; Парій Ф.М., Рябовол Я.С., 2013).

Одною з головних цілей гібридизації є досягнення явища гетерозису, який може проявлятися у збільшенні урожайності, зимостійкості, продуктивної кущистості, стійкості до вилягання, крупнозерності, озерненості і продуктивності суцвіття тощо. Максимальний гетерозисний ефект за

врожайністю спостерігається у гетерозисних гібридів і становить понад 50 % (Єгоров Д.К. та ін., 2020).

Відкриття явища цитоплазматичної чоловічої стерильності (ЦЧС) сприяло прискоренню розвитку селекції гібридів сояшнику. Перше стійке джерело ЦЧС було отримане П. Леклерком (1969 р.) в результаті міжвидової гібридизації *H. petiolaris* Nutt, з сояшником культурним. М. Кіман (1970 р.) першим виявив ген-відновлювач фертильності ЦЧС - *Rf*. Саме ця система ЦЧС - *Rf* стала основою для швидкого розвитку гібридів сояшнику в світі. Зараз ми знаємо про такі гени-відновлювачі фертильності: *Rf_{pct}*, *Rf_{tex}*, *Rf_{ann}*, *Rf_{fal}*, *Rf_{rig}*, *Rf_{gig}*.

Не зважаючи на те, що перші відкриття щодо ЦЧС у сояшника були вже зроблені давно, і до тепер продовжуються різні дослідження. Наприклад, у *Helianthus* ідентифіковано більше 70 типів цитоплазматичної чоловічої стерильності, але тільки для менше ніж половини із них проведені дослідження мітохондріальної організації. Більш того, повні послідовності мітохондрій були опубліковані тільки для двох джерел ЦМС - PET1 і PET2. Було продемонстровано, що інші джерела ЦМС сояшника, такі як MAX1, значно відрізняються від типів PET1 і PET2. Однак ймовірні молекулярні причини індукції ЦМС з допомогою MAX1 ще не були запропоновані. І як висновок цього дослідження – нова відкрита рамка зчитування *orf1287*, яка є химерним геном *atp6*, може відігравати ключову роль в формуванні MAX1 CMS фенотипа у сояшника, в той час як вклад інших мітохондріальних реорганізацій здається незначним для розвитку ЦМС (Makarenko M.S., Usatov A.V., 2019).

Цитоплазматична чоловіча стерильність (ЦЧС) у кукурудзи контролюється взаємодією специфічно зміненої цитоплазми та рецесивними генами (Хаджинов М.І., 1962). У кукурудзи відомо 17 генів, позначених *ms*, що детермінують чоловічу стерильність. Всі гени, за винятком *Ms21*, рецесивні. Чоловіча стерильність у мутації за геном *ms4* зумовлюється передчасним постмейотичним мітозом, у який хромосоми вступають без реплікації, що

призводить до аномалій у мікроспорогенезі. Описані і вивчені гени, що викликають чоловічу стерильність - *ms28*, *ms43*. Ген *ms28* призводить до порушення розходження хромосом в анафазі I мейозу і блокує частково або повністю цитокінез. Ген *ms43* порушує процес розбіжності хромосом в анафазі I мейозу, що веде до утворення багатоядерних пилоквих зерен (Rhoades M. M., 1931).

Чоловіча стерильність (ЦЧС) цитоплазми у кукурудзи обумовлюється взаємодією специфічного типу стерильної цитоплазми і рецесивних алелів ядерних генів *rf*. Зараз у кукурудзи відкрито і вивчено чотири типи цитоплазматичної чоловічої стерильності: техаський – Т, молдавський – М, парагвайський – С, болівійський – Б (Тарасенко О.М., 2007, Rhoades M.M., 1931).

Рід *Amaranthus* L. має велике видове різноманіття (Bhatia A.L., 2005). Такий кількісний генофонд сприяє створенню нових сортів і гібридів різних напрямів використання. Але використання гібридизації як метода селекції амаранту потребує всебічного вивчення морфології і генетики рослини, особливо вихідного матеріалу.

В селекції амаранту зазвичай використовують індивідуальний та масовий добори. Якраз із застосуванням індивідуального добору створено більшість сортів на кафедрі генетики, селекції та насінництва ДБТУ (колишнього ХНАУ ім. В.В. Докучаєва) (Сем, Лера, Студентський, Харківський, Вогняна кулька, Надія). Деяких успіхів досягнули завдяки використанню спонтанної гібридизації (сорт Роганський) і хімічного мутагенезу (сорт Ультра) (Гопцій Т.І. та ін., 2017).

Проведення генетичних досліджень у амаранта ускладнюється рядом каріологічних, а також морфо-біологічних особливостей (складна будова суцвіття, дрібні розміри квіточок та їх статевих органів, складна система запилення), які перешкоджають можливості вільного механічного втручання в репродуктивні органи культури, що унеможливає використання основного методу генетики – гібридологічного аналізу. Також методи хімічної кастрації та

мутагенез не дали бажаних результатів (Kole, C., 2011, Hudym O.V. та ін., 2021). Мутагенез у амаранту ускладнюється ще й тим, що у цієї культури значний відсоток становить перехресне запилення, що вимагає проведення обов'язкової ізоляції.

Гібридизацію амаранту зазвичай проводять використовуючи методи вільного та обмежено-вільного перезаплення. Для теоретичних досліджень застосовують також методи механічної (видалення пиляків пінцетом), фізичної (струменем води) і хімічної (з використанням гаметоцидів) кастрації квіток. Але ці методи потребують великих затрат ручної праці, часу та дають невеликий вихід гібридного насіння – на рівні не більше 70 % (Stetter M.G. et al., 2016). Отже для промислових цілей це не є ефективним.

Збільшити вихід перспективного селекційного матеріалу, зокрема ліній, сортів і гібридів з комплексом цінних господарських ознак можливо шляхом застосування внутрішньовидової і віддаленої гібридизації. Але, через вказані вище причини, цей метод зазвичай майже не використовують у селекційній практиці культури.

У зв'язку із цим важливим та актуальним є залучення методів, які дозволять детально вивчати певні аспекти генетики амаранта. Тому в плані вивчення генетики амаранту важливим інструментом є геноміка – дослідження геномів, генів-кандидатів, які відповідають за прояв потрібних або корисних ознак, знаходження та залучення праймерів, ведення маркер-асоційованої селекції (MAS), розробка методів гібридизації. Це потрібно, бо дозволить вивчати генетичний контроль і відстежувати передачу бажаних господарсько цінних та маркерних генів у нових лініях, сортах та гібридах амаранта, особливо генів морфологічних ознак, ознак стійкості до патогенів, гербіцидів тощо. Також дозволить знайти донорів генів ЦЧС, і взагалі генів, які відповідають за чоловічу стерильність, створити стерильні форми, що в свою чергу спростять створення гібридів.

Наприкінці 80-х рр. XX ст. було виявлено, що ядерні гени *ms* контролюють успадкування стерильності пилку в амаранту (Peters I., Jain S.,

1987; Gudu S., Gupta V.K., 1988). В США в національному банку генетичної плазми рослин (National Plant Germplasm System, NPGS) станом на 2020 р. налічувалося 175 зареєстрованих зразків амаранту з генами *ms*, переважно із мутантним походженням.

У 2019 р. Д.М. Бреннером створено першу лінію-стерильний аналог амаранту – DB 199313 (Reg. No. GS-10, PI 686465) (Brenner D., 2019). Вона не є комерційною і може бути інтродукована в нашу країну. Це відкриває широкі можливості щодо створення гетерозисних гібридів амаранту з використанням явища ЦЧС.

Серед форм, вирощуваних в Україні, також відзначають появу стерильних рослин в популяціях. Багато з цих форм є спонтанними міжвидовими гібридами (Гопцій Т.І. та ін., 2018). Отже існує об'єктивна можливість виділення ліній з генами, які забезпечують ЦЧС у амаранту. Складність полягає в тому, що для вдалого виведення та розмноження стерильних форм необхідно мати також лінії-закріплювачі стерильності. А для використання таких форм у гетерозисній селекції потрібні також лінії-відновники фертильності пилку з високою загальною та специфічною комбінаційною здатністю.

Актуальним є всебічне вивчення генетичних, біохімічних та фізіологічних механізмів, що обумовлюють чоловічу стерильність у рослин, зокрема у амаранту. Низкою вчених, що вивчали гени стерильності у різних рослин, було доведено, що за дану ознаку відповідають як ядерні, так і цитоплазматичні (мітохондріальні) гени. Останні забезпечують наявність фактору стерильності, а перші – можливість відновити нормальний розвиток пилку або закріпити ознаку стерильності в наступному поколінні.

Вже секвеновано та описано мітохондріальні гени і гени-кандидати ЦЧС у рису, соняшника, кукурудзи (Bohra A. et al., 2016; Frouin J. et al., 2013; Reddemann A., Horn R., 2018), пшениці (Melonek, J. et al., 2021), ріпи (Lin S. et al., 2019), баклажану (Yang, Y. et al., 2018). Автори відзначають, що фактори стерильності розташовані у позаядерній ДНК і здебільшого являють собою

ділянки ДНК розміром від декількох тисяч до декількох десятків тисяч пар нуклеотидів.

Для амаранту поки що не було описано конкретних послідовностей, що відповідали б цитоплазматичним або ядерним факторам стерильності. Отже дана робота є першою спробою пошуку генів-кандидатів чоловічої стерильності у амаранту.

У різних живих організмів ряд біологічних процесів мають подібні прояви, а гени, що їх контролюють часто схожі за нуклеотидним складом. Це стосується і генів стерильності пилку у культурних рослин. Так в роботі Bohra et al. (2016) показано, що цитоплазматичні гени, які викликають стерилізацію пилкових зерен рису, кукурудзи, соняшника, пшениці, локалізуються в мітохондріоні і характеризуються гомеологією нуклеотидного складу.

Оскільки нуклеотидні послідовності генів стерильності та їх розташування у амаранту поки що не відомі, то для біоінформаційного пошуку генів-кандидатів ми використовували послідовності генів *ms*, *Rf* і генів-кандидатів, які вже були описані для інших культур. Перелік послідовностей, які ми використовували для пошуку аналогів у геномі амаранту, наведено у таблиці табл. 3.2.5.

Таблиця 3.2.5

Нуклеотидні послідовності генів стерильності пилку у сільськогосподарських культур

Номер послідовності у базі даних NCBI	Таксон	Довжина послідовності, п.н.	Тип послідовності
KX533929.1	<i>Triticum aestivum</i>	1488	мРНК
NM_202742.3	<i>Arabidopsis thaliana</i>	1934	мРНК
AY114657.1	<i>Arabidopsis thaliana</i>	1661	мРНК
NC_022714.1	<i>Triticum timopheevii</i>	443419	Mitochondrial DNA
KF005602.1	<i>Oryza sativa</i>	5109	DNA
DQ311054.1	<i>Oryza sativa</i>	3870	DNA
AB583700	<i>Oryza sativa</i>	4030	DNA
U43082	<i>Zea mays</i>	2195	мРНК
MF828617	<i>Helianthus annuus</i>	1554	DNA

Знайдені послідовності амаранту наведено у таблиці 3.2.6.

Таблиця 3.2.6

Нуклеотидні послідовності генів-кандидатів стерильності у амаранту

Номер послідовності у базі даних NCBI	Вид амаранту	Довжина послідовності, п.н.
OP177683.1	<i>Amaranthus tricolor</i>	232356
OP177684.1	<i>Amaranthus tricolor</i>	95768
OP177685.1	<i>Amaranthus tricolor</i>	54308
KT321453.1	<i>Amaranthus palmeri</i>	133097
EU094522.1	<i>Amaranthus hypochondriacus</i>	491

Для порівняння послідовностей використовували метод множинного вирівнювання (Васильєва Н.Ю., 2014). Вирівнювання проводили у програмі BioEdit 7.1.9 (<http://www.mbio.ncsu.edu/BioEdit/bioedit.html>) (Alzohairy А.М., 2011). Для цього застосовували вбудований у BioEdit макрос, який являє собою програму ClastalW.

У програмі BioEdit (ClastalW) вирівнювання здійснюється за алгоритмом Сміта–Уотермана (формула 3.2.1):

$$F(i, j) = \max \begin{cases} F(i-1, j-1) + S(i, j), \\ F(i-1, j) - d \\ F(i, j-1) - d \end{cases} \quad (3.2.1)$$

де i, j – локус аміно- або нуклеїнової кислоти у матриці послідовностей, S – показник кількісної оцінки якості вирівнювання (вага, score), d – штраф за розрив (приймає значення 8 для лінійного штрафу, або 12 – для афінного випадку).

До знайдених послідовностей генів-кандидатів стерильності у амаранту за допомогою програми AmplifX 1.7.0 (Jullien N., 2013) розробляли праймери. Тестування праймерів здійснювали шляхом проведення ПЛР *in silico* у цій же програмі.

Аналіз генетичної дивергенції між досліджуваними послідовностями проводили шляхом розрахунку генетичних відстаней за моделлю Тамури–Неї (Tamura K., 2004) в програмі MEGA-X 10.1.5. (формула 3.2.2).

$$d_{TN} = \frac{2g_A g_G}{g_R} \ln \left(1 - \frac{g_R}{2g_A g_G} P_1 - \frac{1}{2g_R} Q \right) - \frac{2g_T g_C}{g_Y} \ln \left(1 - \frac{g_Y}{2g_T g_C} P_2 - \frac{1}{2g_Y} Q \right) - 2 \left(g_R g_Y - \frac{g_A g_G g_Y}{g_R} - \frac{g_T g_C g_R}{g_Y} \right) \ln \left(1 - \frac{1}{2g_R g_Y} Q \right), \quad 3.2.2)$$

де P1 та P2 – частка транзицій між А і G та між Т і С, відповідно, Q – частка трансверсій, gA, gG, gC, gT, gR, gY – відносні частоти відповідних нуклеотидів, R – вироджений нуклеотид A/G, Y – вироджений нуклеотид C/T.

Цей метод розрахунків еволюційних відстаней враховує те, що рівень транзицій А – G і Т – С часто розрізняється.

Для візуалізації рівня поліморфізму досліджуваних послідовностей використовували кластерний аналіз, який прооводили методом максимальної правдоподібності за допомогою програмного пакету MEGA-X 10.1.5 (Kumar S., 2018). Статистичну достовірність гілок дерева перевіряли за допомогою бутстреп-аналізу у 1000-разовій повторності.

На першому етапі нашої роботи ми здійснювали пошук інформації, щодо генів, які обумовлюють стерильність у різних сільськогосподарських культур. Було знайдено ряд публікацій, в яких описували механізми генетичного контролю стерильності у кукурудзи, арабідопсису, пшениці, рису, соняшнику, баклажану, ріпи. Успадкування ознаки стерильності у рослин є складним і може проявлятися по-різному. Наприклад, може спостерігатися відсутність тапетуму у пиляках, внаслідок чого пилок опиняється в агресивному для нього середовищі і, як наслідок, гине. Інший тип стерильності пов'язаний із тим, що екзина або інтина розвиваються з порушеннями, що унеможливує виконання функції запилення і запліднення таким пилом. Третій тип характеризується порушеннями мікроспоро- і гаметогенезу під час розвитку генеративних органів у рослин, у результаті пилок взагалі не утворюється. Наступний тип обумовлений повною відсутністю пиляків.

Такий багатоманітний прояв ознак чоловічої стерильності є наслідком складного полігенного контролю. При цьому частина генів є ядерними і, як правило, в домінантному стані обумовлюють відновлення фертильності пилку і

нормальний розвиток чоловічого гаметофіту. Інші гени локалізовані у мітохондріальній ДНК і являють собою ділянки мітохондріону різної довжини.

Для подальшої роботи ми обрали 9 послідовностей (див. табл. 3.2.5) ДНК і РНК, які різні автори описують як такі, що корелювали із проявом ознак чоловічої стерильності у різних сільськогосподарських культур. Відомим є факт, що суттєва частина геному живих організмів може бути подібною і контролювати подібні метаболічні процеси. Тому ми зробили припущення, що будь-яка із зазначених ділянок може бути гомологічною або гомеологічною до окремих регіонів геному амаранту. Тому кожен із знайдених послідовностей генів стерильності у інших культур ми використали для біоінформаційного пошуку подібних ділянок у амаранту. Для цього послідовність поміщували у програму Blast, інтегровану до NCBI, задавали параметри пошуку для амаранту (таксон, часткова або повна подібність до вихідної послідовності, база даних для пошуку) і отримували результат пошуку.

Серед дев'яти послідовностей генів стерильності пилку лише одна виявилася генетично гомеологічною до окремих регіонів ДНК амаранту. Цією послідовністю була анотована за номером MF828617 ділянка ДНК соняшнику (*Helianthus annuus*). Ця послідовність була секвенована і описана як ген *atp9*, який асоційований із ЦЧС у соняшника, і характерний для стерильної цитоплазми PET2 (Reddemann A., Horn R., 2018).

Використання послідовності MF828617 дозволило знайти 5 послідовностей ДНК амаранту, які теоретично можуть нести фактори стерильності пилку, подібні до PET2 у соняшника. Серед знайдених послідовностей амаранту три були характерні для мітохондрій виду *Amaranthus tricolor* (OP177684.1, OP177683.1, OP177685.1), одна – для мітохондрії *Amaranthus palmeri*. Остання – анотована за номером EU094522.1 – є секвенсом ділянки, отриманої за допомогою мікросателітних маркерів і місце її розташування в геномі амаранту не відоме.

На наступному етапі нами здійснено порівняння цих послідовностей у програмі BioEdit. Через те, що послідовності видів *Amaranthus tricolor* і

Amaranthus palmeri являли собою повний мітохондрій і були дуже довгими (від 54308 до 232356), то вирівнювання всіх послідовностей одночасно не вдалося. Тому ми вирішили провести порівняння кожного із фрагментів ДНК амаранту з фрагментом ДНК соняшнику окремо.

За результатами вирівнювання було встановлено, що нуклеотидний склад послідовності OP177684.1 виявляв найбільшу подібність до гену ЦЧС соняшника на ділянці з 88680 до 90302 нуклеотиду (рис. 3.2.6).

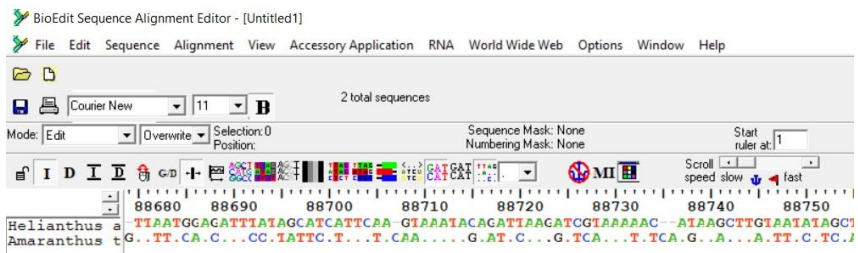


Рис. 3.2.6. Вирівнювання послідовностей OP177684.1 і MF828617. Точками показано однакові нуклеотиди.

У послідовності OP177683.1 таким був регіон з 94175 до 95853 нуклеотиду (рис. 3.2.7).

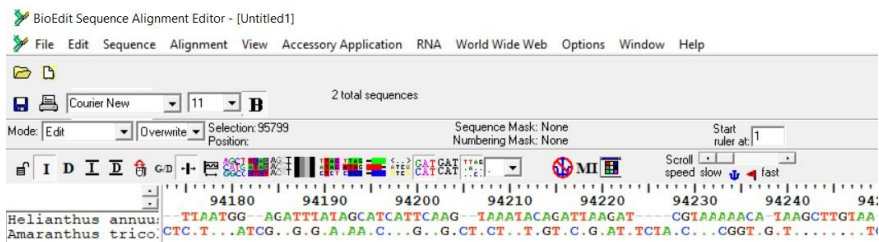


Рис. 3.2.7 Вирівнювання послідовностей OP177684.1 і MF828617.

У послідовності OP177685.1 близько до MF828617 була область з 35846 до 37530 нуклеотиду (рис. 3.2.8).

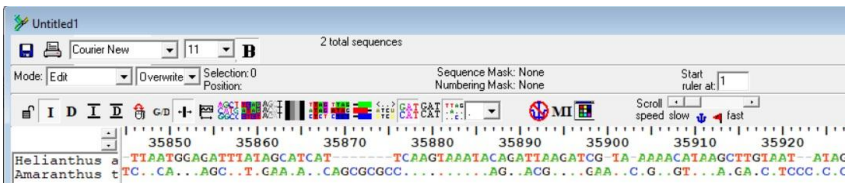


Рис. 3.2.8. Вирівнювання послідовностей OP177685.1 і MF828617

Послідовність KT321453.1 мала гомеологічну ділянку у локусі з 8709 до 10331 нуклеотиду (рис. 3.2.9).

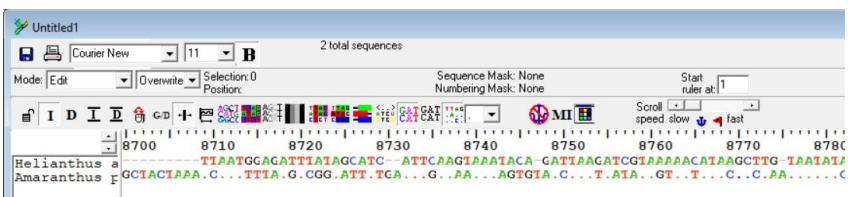


Рис. 3.2.9. Вирівнювання послідовностей KT321453.1 і MF828617.

Послідовність EU094522.1 була найкоротшою (491 нуклеотид), і під час вирівнювання із послідовністю MF828617 вона виявилася найбільш наближеною до ділянки з 568 до 1120 нуклеотиду послідовності MF828617 (рис. 3.2.10).

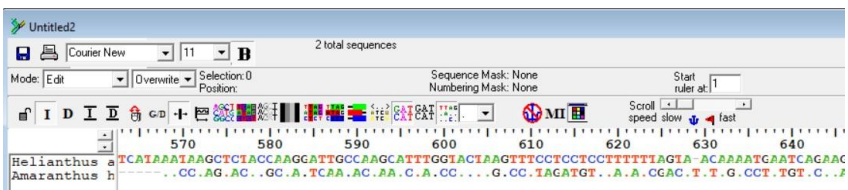


Рис. 3.2.10. Вирівнювання послідовностей EU094522.1 і MF828617

З метою подальшого порівняння досліджуваних послідовностей ми вирізали із них регіони, що були генетично близькі до гену ЦЧС соняшника.

Далі ми провели вирівнювання вирізаних фрагментів із послідовністю MF828617 соняшнику (рис. 3.2.11).

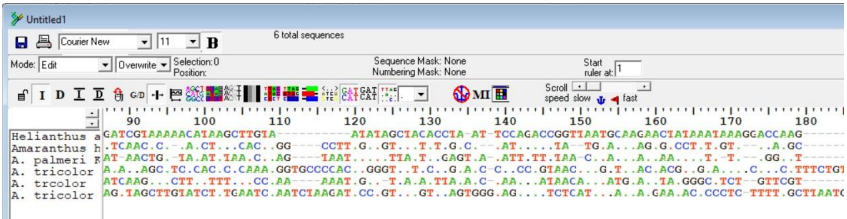


Рис. 3.2.11 Фрагмент вирівнювання вирізаних послідовностей ДНК амаранту з послідовністю MF828617 соняшнику

Аналіз цього етапу показав, що досліджувані послідовності характеризуються значним рівнем поліморфізму нуклеотидів. Виділити ділянки, консервативні для усіх зразків ДНК не вдалося. Це спонукало нас провести вирівнювання вирізаних фрагментів ДНК амаранту без гену ЦЧС соняшнику. Проте результат також був неоднозначним (рис. 3.2.12): досліджувані фрагменти ДНК амаранту виявляли значну поліморфність по відношенню один до одного.

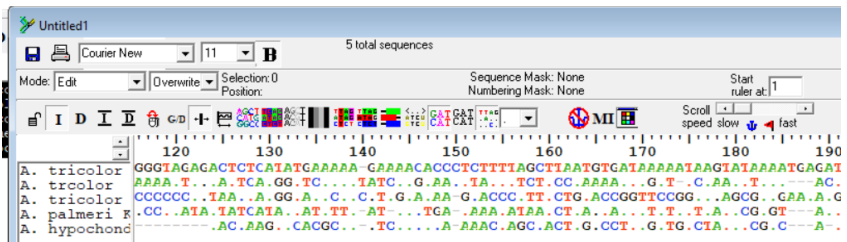


Рис. 3.2.12. Фрагмент вирівнювання вирізаних послідовностей ДНК амаранту між собою

Проте ми звернули увагу на те, що послідовності KT321453.1 EU094522.1 виявляли окремі ділянки, що були більш подібні між собою, у порівнянні з іншими послідовностями.

Генетична дивергенція послідовностей ДНК генів-кандидатів чоловічої стерильності амаранту. З метою встановити рівень генетичної

дивергенції між вирізаними ділянками ДНК генів-кандидатів чоловічої стерильності амаранту нами було проведено розрахунок генетичних відстаней і кластерний аналіз послідовностей.

Результати розрахунку генетичних відстаней Тамури-Неї підтвердили суттєвий рівень відмінності між досліджуваними ділянками ДНК (табл. 3.2.7).

Таблиця 3.2.7

Генетичні відстані між досліджуваними послідовностями амаранту
та соняшника

		1	2	3	4	5
1	Helianthus_annuus					
2	A._tricolor_1_OP177683.1	1,948				
3	A._tricolor_2_OP177684.1	1,852	?			
4	A._tricolor_3_OP177685.1	1,223	2,478	1,965		
5	A._palmeri_KT321453.1	1,215	2,089	1,154	?	
6	A._hypochondriacus	1,146	1,505	1,485	1,430	0,677

Максимальну різницю відмічено між послідовностями OP177683.1 і OP177685.1 ($d_m = 2,478$), а також послідовностями OP177683.1 і KT321453.1 ($d_m = 2,089$).

Максимально близькими були послідовності KT321453.1 і EU094522.1 ($d_m = 0,677$).

За незрозумілих причин не вдалося встановити рівень генетичної схожості між лініями OP177683.1 і OP177684.1, а також OP177685.1 і KT321453.1.

Результати **кластерного аналізу** наведено на рис. 3.2.13.

Було виділено 2 кластери. До першого увійшли послідовності MF828617 і OP177685.1. Це означає, що остання є найбільш наближена за нуклеотидним складом до гену ЦЧС соняшнику. Достовірність формування цієї гілки становила 88 %.

Усі інші зразки увійшли до другого кластеру, у межах якого групувалися попарно.

На основі отриманих результатів було прийнято рішення розробити праймери до послідовності OP177685.1, яка є генетично найближчою до гену ЦЧС соняшника.

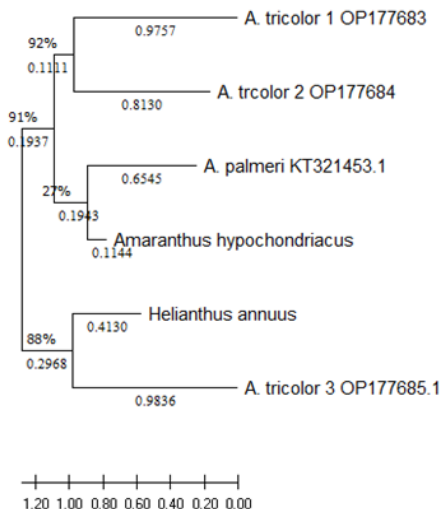


Рис. 3.2.13. Кластеризація досліджуваних послідовностей методом максимальної правдоподібності

Дизайн праймерів. Конструювання праймерів здійснювали для послідовності OP177685.1 як найближчої до нуклеотидного складу гену ЦЧС соняшнику. Для цього ми перемістили вирізаний фрагмент послідовності OP177685.1 в програму AmplifX (рис. 3.2.14), задали параметри якості майбутніх праймерів і провели автоматичні розрахунки.

Параметри якості задавали такі: довжина праймера 17-25 нуклеотидів, допустима різниця температури плавлення праймерів не більше 2 %, мінімальна якість – 90 % (3.2.15).

Довжина вирізаного нами фрагменту послідовності OP177685.1 становить 1685 нуклеотидів.

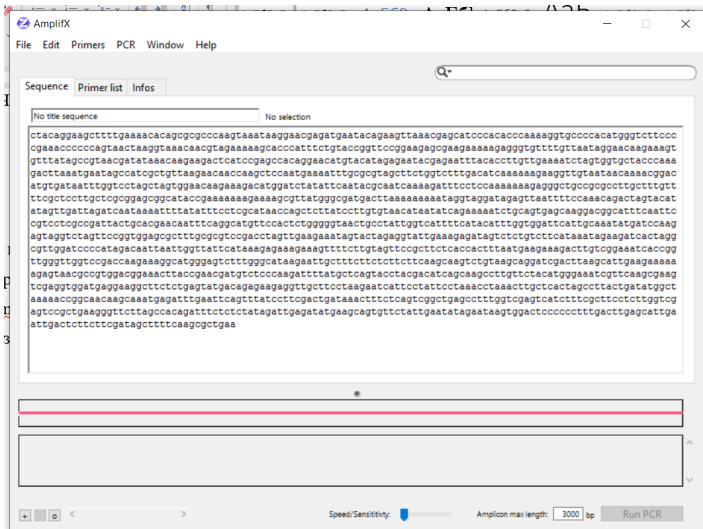


Рис. 3.2.14. Робоча зона програми AmpliX із розміщеною послідовністю OP177685.1 амантанту

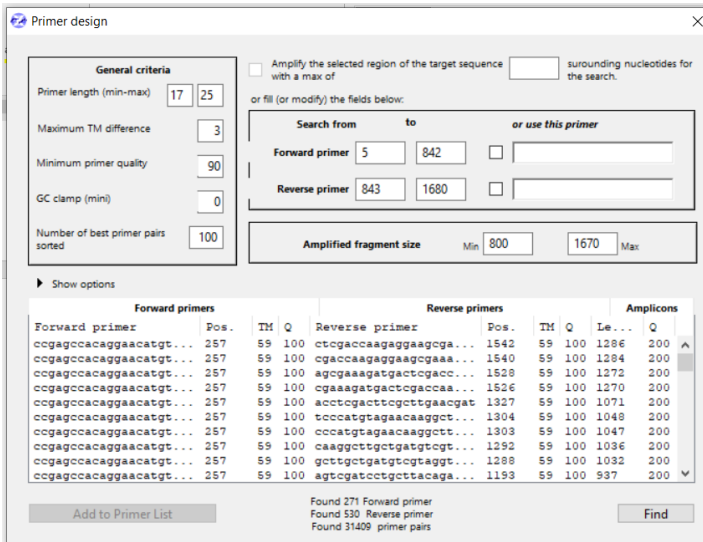


Рис. 3.2.15. Сконструйовані праймери до послідовності OP177685.1

В отриманому списку праймерів з кращою розрахунковою якістю прямі праймери займали позицію починаючи з 257 нуклеотиду. Нами було відібрано два прямі та один зворотній праймери, які дозволяли оцінити максимально велику ділянку ДНК гена-кандидата чоловічої стерильності у амаранта. Результати наведено в таблиці 3.2.8.

Таблиця 3.2.8

Праймери, розроблені в програмі AmplifX для послідовності гена-кандидату чоловічої стерильності у амаранту

	Forward	Reverse
Ms 1	ccgagccacaggaacatgtacata	ctcgaccaagaggaagcgaaagat
Ms 2	gcgcgcccaagtaataaggaa	

Відібрані праймери мають такі характеристики:

Ms 1F: рівень димеризації – 16, кількість GC-нуклеотидів – 50 %; температура плавлення – 58°C, гібридизація з послідовністю в позиції 257-280 п.н.

Ms 2F: рівень димеризації – 12, кількість GC-нуклеотидів – 50 %; температура плавлення – 58°C, гібридизація з послідовністю в позиції 25-46 п.н..

Ms R: рівень димеризації – 16, кількість GC-нуклеотидів – 50 %; температура плавлення – 58°C, гібридизація з послідовністю в позиції 1519-1542 п.н.

На наступному етапі ми провели моделювання ПЛР. Результати ПЛР *in silico* представлено на рис. 3.2.16.

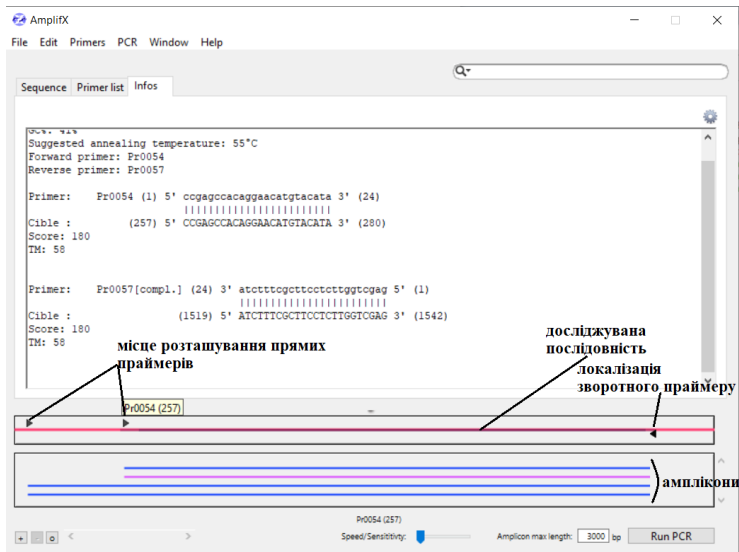


Рис. 3.2.16. Результати ПЛР *in silico*, отримані в результаті моделювання ампліфікації послідовності ОР177685.1 з розробленими праймерами

Із першою парою праймерів ампліфікуватиметься ділянка ДНК розміром 1286 нуклеотидів, із другою – 1518 нуклеотидів.

Протокол проведення ПЛР в реальних умовах ми розробляли за стандартними методиками, враховуючи, що тривалість елонгації обумовлюється довжиною амплікону. За 1 хв. зазвичай ампліфікується 1000 пар нуклеотидів. Температуру відпалу обирали на 1-2 градуси нижче температури плавлення з метою запобігання руйнуванню або склеюванню праймерів. Усі інші параметри обирали відповідно до стандартних методик для класичної ПЛР.

Протокол ПЛР для розроблених праймерів:

Для праймерів Ms 1: 1 цикл – денатурація – 95 °С – 5 хв.;

30 циклів: денатурація – 95 °С 30 с, відпал – 56 °С 30 с, елонгація – 72°С 1 хв. 30 с;

1 цикл – фінальна елонгація при 72 °С 5 хв.

Очікувана довжина амплікону 1286 нуклеотидів.

Для Ms 2: 1 цикл – денатурація – 95 °С – 5 хв.;

30 циклів: денатурація – 95 °С 30 с, відпал – 56 °С 30 с, елонгація – 72°С 1 хв. 45 с;

1 цикл – фінальна елонгація при 72 °С 5 хв.

Очікувана довжина амплікону 1286 нуклеотидів.

Для підтвердження якості та діагностичної спроможності розроблені праймери потрібно протестувати на рослинному матеріалі з відомим генотипом. Після цього їх можна буде використовувати з метою дослідження стерильності у амаранту.

3.2.7. Біоінформаційний пошук генів-кандидатів посухостійкості у амаранту.

Еволюційно склалося так, що рослини під впливом несприятливих факторів або підлаштовуються під умови середовища, або гинуть. Посуха є одною з головних несприятливих умов для вирощування рослин.

Створення посухостійких генотипів є непростим завданням, адже ця ознака має складний полігенний контроль із різними ефектами генів на прояв ознаки посухостійкості. Одні гени обумовлюють утворення метаболітів, які чинять протекторну дію, інші забезпечують формування морфо-фізіологічних ознак, пов'язаних з процесами поглинання і транспортування води рослиною, треті – гени-регулятори, які контролюють активність структурних генів.

Дослідження особливостей генетичного контролю механізмів посухостійкості проводиться для багатьох культур й досягнуто певних успіхів у вивченні цього питання.

Відомо, що посухостійкість кукурудзи контролюється комплексом генів, які впливають на ріст і розвиток рослини в умовах дефіциту вологи. Основні генетичні механізми, які впливають на посухостійкість, включають регуляцію стом та фотосинтезу, а також механізми, що дозволяють рослинам зберігати вологу (Fang Y., Xiong L., 2015; Коpecька R. et. al, 2023).

Генетичний контроль посухостійкості у ячменю є складним і включає різні генетичні механізми (Bandurska H. et. al, 2017). Стійкість до посухи у ячменю характеризується глибиною залягання кореневої системи, а також швидкістю росту на початкових фазах вегетаційного процесу. Також встановлено, що на посухостійкість ячменю впливає будовою колоса: більшу кількість вологи потребують дворядні сорти та гібриди.

Підвищення посухостійкості у рису та тютюну вдалося домогтися за рахунок трансформації геному *TRS*, що сприяло підвищенню внутрішньоклітинної концентрації трегалози. Однак, у рослин спостерігався аномальний розвиток, який був спричинений плейотропним ефектом трансформації (Karim S. et. al, 2007).

У соняшнику посухостійкість пов'язана з біологічною ознакою – опушення верхівки стебла. Ген, що детермінує опушення верхівки стебла, в домінантному стані відповідає за посухостійкість, а також перешкоджає проникненню збудників інфекції. Також сорти соняшнику з трансформованим геном *NPZK1* характеризуються високою стійкістю до підвищених температур (Janzen G. et. al, 2023).

Важливу роль в реакції соняшнику на посуху відіграють гени абсцизової кислоти. Подібний вплив відмічено у генів біосинтезу та регуляції гормонів (цитокініни, гібереліни та етилен), вміст яких регулює стійкість рослин до посухи. Гени соняшнику, які регулюють синтез антиоксидантів та інших фітопротекторів, допомагають рослині захищатися від стресу, пов'язаного з посухою (Shen J. et. al, 2023).

Генетичний контроль посухостійкості сільськогосподарських рослин може бути покращений через широкий спектр генетичних стратегій, включаючи селекцію, генетичну інженерію та гібридизацію. Використання методів генетичної інженерії дозволяє вносити зміни в геном рослин для поліпшення їхньої посухостійкості. Так, перенесення генів *TPS1* та *TPS2* від дріжджів *Agrobacterium* до геному пшениці сприяло підвищеною стійкістю до посухи у трансгенних форм (Yu M. et. al, 2022; Qin P. et. al, 2016).

Амарант відомий своєю високою посухостійкістю і може рости в різних середовищах, включаючи сухі пустелі, вологі ліси і поля. Він добре переносить стресові умови, такі як посушливість та низькі температури.

За своїми біологічними особливостями амарант позитивно відгукується на вирощування при високих температурних режимах. Спекотні дні та велика кількість сонячного опромінення покращують якість насіння. А при вологих режимах вирощування він дає кращий врожай зеленої маси (Вакуленко О.І. та ін., 1995).

Географічне розташування та клімат України дозволяє вирощувати амарант у всіх її регіонах, навіть в тих, що не придатні для вирощування інших сільськогосподарських рослин. На формування одиниці органічної речовини амарант витрачає в два-три рази менше вологи, порівняно з пшеницею чи кукурудзою.

Високі температури амарант може витримувати завдяки низькому транспіраційному коефіцієнту. Амарант має мікрофізіологічні механізми, які допомагають йому зекономити воду та виживати в посушливих умовах. Він може закривати свої стоми (пори на листках) під час спеки, щоб обмежити випаровування води.

Амарант має потужну кореневу систему, що являє собою стрижневий корінь, який може проникати в глибину майже на сім метрів. Завдяки корінню амарант використовує ґрунтові запаси підземних водних джерел, які не можуть використати інші рослини, через свою коротку кореневу систему, яка сягає лише верхніх шарів ґрунту (Joshi D.C. et. al, 2018). Таким чином, амарант забезпечений водою навіть в умовах обмеженого зволоження.

Дослідження генетичного контролю посухостійкості у амаранта не тільки сприятимуть прискоренню селекційного процесу культур за цим напрямом, але й відкриє широкі можливості щодо розуміння процесів формування стійкості до недостатнього вологозабезпечення у інших культур.

Як один із важливих генетичних факторів, що впливають на стійкість до абіотичних стресів (до посухи, засолення ґрунту і холоду) у ряду культурних

рослин, описані гени *Dreb*. Це транскрипційні фактори, що детермінують продукування стресових білків, а також накопичення проліну і різноманітних цукрів (рафінозу, цукрозу, глюкозу, фруктозу) в рослині у відповідь на ряд абіотичних впливів, серед яких дегідратація рослин у період посухи. Ці білки діють як протектори від висихання рослини, дозволяючи їй пережити несприятливі умови.

Через те, що в амаранту генетичний контроль посухостійкості ще не досліджувався, то для біоінформаційного пошуку генів-кандидатів, ми використовували послідовності гену *Dreb1* (Бавол А.В. та ін., 2014), який вже був описаний для інших культур як такий, що контролює посухостійкість у ряду сільськогосподарських культур. Ми провели біоінформаційний пошук генів-кандидатів посухостійкості амаранту, подібних до генів *Dreb1* у інших рослин.

Пошук послідовностей здійснювали за допомогою програми BLAST, що є складовою частиною бібліотеки геномних даних NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>).

Найбільшу кількість нуклеотидних послідовностей гену *Dreb1* знайдено для сої, рису, арабідопсису, пшениці та ячменю. Кожну із знайдених послідовностей цих культур ми використали для пошуку синонімічних ділянок ДНК у амаранту.

З використанням послідовності ДНК гену *Dreb1* рису, анотованого за номером NM807364.1, ми знайшли 15 послідовностей генів-кандидатів посухостійкості амаранту.

З використанням послідовності гену посухостійкості сої *Dreb1*, анотованого за номером HE647689.1, знайдено 12 послідовностей, що могли б відповідати за посухостійкість у амаранту.

За послідовністю гену *Dreb1* арабідопсису, анотованої за номером FJ169308.1, знайдено 13 подібних ділянок у геномі амаранту.

Аналіз поліморфізму зазначених послідовностей генів-кандидатів посухостійкості амаранту за генами посухостійкості сої, рису і арабідопсису

шляхом вирівнювання знайдених ділянок ДНК у програми BioEdit показав, що знайдені послідовності амаранту не є достатньо синонімічними до генів посухостійкості у вказаних культур. Також було відмічено, що знайдені послідовності генів-кандидатів посухостійкості у амаранту не були синонімічними по відношенню одна до одної, характеризувалися високим рівнем поліморфізму і виявляли подібність лише на невеличких окремих ділянках. Це може свідчити про рандомний добір даних послідовностей програмою BLAST. Також це ставить під сумнів, що знайдені послідовності амаранту є послідовностями гену, який відповідає за посухостійкість. Тому подальші дослідження з цими послідовностями амаранту ми не проводили.

Результати вирівнювання продемонстровано на рис. 3.2.17 – 3.2.19.



Рис. 3.2.17 Вирівнювання послідовностей гену-кандидату посухостійкості амаранту, знайдених за послідовністю гену *Dreb1* рису, анотованої за номером HM807364.1 у бази геномних даних NCBI

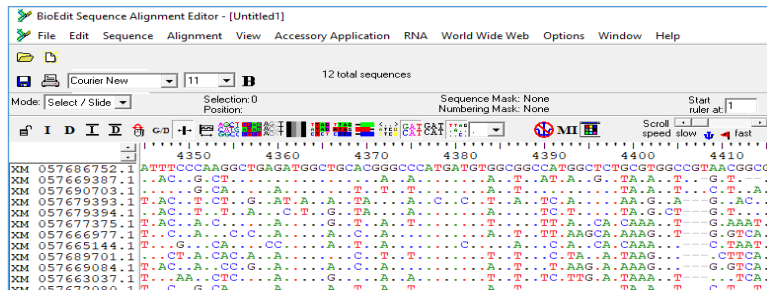


Рис. 3.2.18 Вирівнювання послідовностей гену-кандидату посухостійкості амаранту, знайдених за послідовністю гену *Dreb1* сої, анотованого за номером HE647689.1

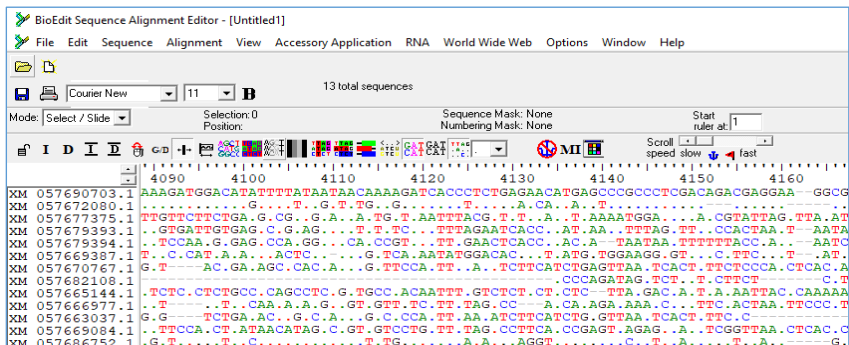


Рис. 3.2.19 Вирівнювання послідовностей гену-кандидату посухостійкості амаранту, знайдених за послідовністю FJ169308.1 арабідопсису

Досліджуючи ознаку посухостійкості у пшениці, ми знайшли послідовність DQ195070.1. На її основі було знайдено 6 ділянок ДНК, які можуть бути генами-кандидатами посухостійкості у амаранту.

Також нами було знайдено секвенс гену посухостійкості у ячменю (GU108404.1), з використанням якого нами було знайдено 7 подібних ділянок у геномі амаранту.

У таблиці 3.2.9 наведено характеристику нуклеотидних послідовностей гену *Drebl* пшениці і ячменю, які ми використовували для пошуку синонімічних ділянок у геномі амаранту.

Таблиця 3.2.9

Нуклеотидні послідовності генів посухостійкості у пшениці і ячменю

Номер послідовності у базі даних NCBI	Таксон	Довжина послідовності, п.н.	Тип послідовності
DQ195070.1	<i>Triticum aestivum</i>	1670	ДНК
GU108404.1	<i>Hordeum vulgare</i>	551	ДНК

Послідовності ДНК амаранту, знайдені за результатами біоінформаційного пошуку генів-кандидатів посухостійкості, наведено у таблицях 3.2.10 та 3.2.11. Всі вони належали підвиду *Amaranthus tricolor*.

Таблиця 3.2.10

Характеристика нуклеотидних послідовностей генів кандидатів посухостійкості амаранту, знайдених за послідовністю DQ195070.1 гену *Dreb1* пшениці

Номер послідовності у базі даних NCBI	Вид амаранту	Довжина послідовності, п.н.	Гаплотип
XM_057667625.1	<i>Amaranthus tricolor</i>	1435	A
XM_057667624.1	<i>Amaranthus tricolor</i>	1530	A
XM_057667623.1	<i>Amaranthus tricolor</i>	1510	A
XM_057667291.1	<i>Amaranthus tricolor</i>	1615	B
XR_009039852.1	<i>Amaranthus tricolor</i>	1489	B
XM_057667290.1	<i>Amaranthus tricolor</i>	1619	B

Знайдені гени-кандидати посухостійкості амаранту за послідовністю пшениці DQ195070.1 були порівнянні між собою шляхом вирівнювання в програмі BioEdit. За результатами вирівнювання з'ясовано наявність двох гаплотипів генів-кандидатів посухостійкості у амаранту.

Таблиця 3.2.11

Нуклеотидні послідовності генів-кандидатів посухостійкості в амаранту, знайдених за послідовністю GU108404.1 гену *Dreb1* ячменю

Номер послідовності у базі даних NCBI	Вид амаранту	Довжина послідовності, п.н.	Гаплотип
XM_057667291.1	<i>Amaranthus tricolor</i>	1615	C
XR_009039852.1	<i>Amaranthus tricolor</i>	1489	C
XM_057667625.1	<i>Amaranthus tricolor</i>	1435	A
XM_057667624.1	<i>Amaranthus tricolor</i>	1530	A
XM_057667623.1	<i>Amaranthus tricolor</i>	1510	A
XM_057679690.1	<i>Amaranthus tricolor</i>	1662	D
XM_057679689.1	<i>Amaranthus tricolor</i>	1758	D

На рисунку 3.2.20 представлені результати вирівнювання послідовностей гену-кандидату посухостійкості амаранту, знайдених за послідовністю DQ195070.1 пшениці.

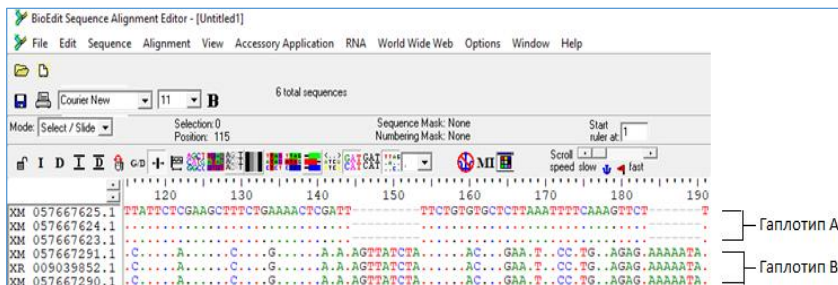


Рис. 3.2.20 Вирівнювання послідовностей ДНК амаранту, знайдених з використанням послідовності DQ195070.1 гену посухостійкості у *Triticum aestivum*.

Крапками позначено ідентичні нуклеотиди

Перший гаплотип був представлений трьома послідовностями, які виявилися майже однаковими за нуклеотидним складом і відрізнялися лише однією ділянкою – з 194 по 289 нуклеотиди. В цьому регіоні відмічено наявність двох інделей. Перший індель становив 20 нуклеотидів. Цю ділянку відмічено лише в послідовності XM_057667624.1 (рис. 3.2.21).

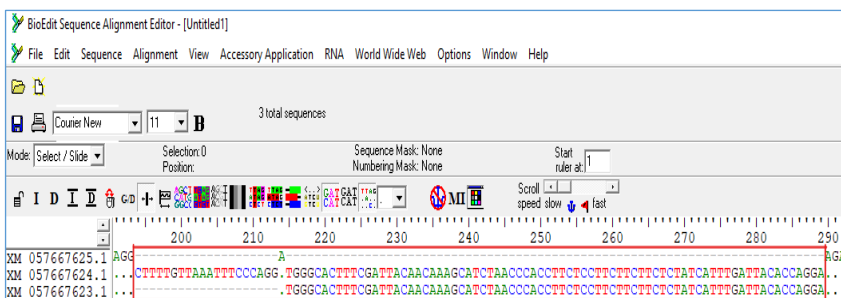


Рис. 3.2.21 Перший гаплотип (А), знайдений при вирівнюванні послідовностей амаранту за послідовністю DQ195070.1 *Triticum aestivum*. Червоним прямокутником відмічено ділянку ДНК з інделем

```

ORIGIN
  1 gttattctcg aagctttctg aaaactgat tttctgtgtg ctcttaaatt ttcaaaagtc
 61 ttcaacactc ttccagaaaa gcgcaattta cattaggaaa ttgaagaat ctattgacc
121 aagatttact gccaattgaa gaaggatatt tttggaattc tgtagtctg tggatcggg
181 aatcttcgaa aggatgggca ctttcgatta caacaaacca tctaaccac ctctccttc
241 tttcttcta tcatttgatt acaccaggaa gaggaaact cgaagaagac gagacgaatc
301 cttgtagaa actcttgcca agtggaaaga aatcaatagt aaactcaatg atggagttaa
361 cctgttaga aaagctccag caaagggtc aaagaaagga tgtatgccag gtaaaggagg
421 tcccgaaat tggttatgca aattccggg agttagacag aggacttggg ggaaatgggt
481 tgcagagatt cgtgagccta atagggtaa aaggctttgg ctaggtaact tccctactgc
541 tttgaaact cgtttggctt atgatgagc tgcctgatc atgtatgct caaatgctc
601 gtgaaacct cpggattcat tcattgtatc aatggaggac tatagagaga attgaccac
661 cactactact gcatcatgta caacaggctc tacatcgtct tctgatacg gttcctaaga
721 tgatcggttt ggtaaaaattg gtggtgttc tgtgaagaag gaagatggcg aagggcact
781 gcatactgat gggagaatg agcccttctt aagtcctgtc aagaagaaga tgaagcagga
841 acttgagatt ggtgaagggt ggattgatat aatgactac ttaactgaact taacagtgga
901 tgaatgatt gatgttgatg aattgcatgg tgctataaat gccggtcctg tttcgcctgc
961 agacggccta atgaatttag ggtatgatac ttcaaaacc caagtgaaga acaactctat
1021 tgcactagag aaaccagaag aatggtcata tctgaatcac aattcagatt ctctgcaaca
1081 actccataat caggattatg ccaatctttt tgaagcttg cattacaatg atcaagacca
1141 taaaagact gatttggac tcatattgat gtctgatc caagagaacg atcattggcag
1201 gaagttaaaa ctattaagt cgggtcgaca gaaatctggt ccagctctg atgacatca
1261 ctttgaat ctgcagatc tggggatgc tatagattt tgaattctca ttaatgtct
1321 gaagcttaa tcctgtttt taactactgga gaattaagct gattttctg attttgata
1381 actttggcc tgggggtaga gttgttaagg ttgataact tgaactgta atctctttt
1441 gtatatatag ctttaagct tgataatcac tgaagattg ataaagtatt tactaattt
1501 ggttcgtccc

```

Рис. 3.2.22 Структура гену-кандидату посухостійкості *Dreb1* амаранту. Послідовність

XM_057667623 (у NCBI знаходиться за посиланням
https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/XM_057667623).

Коричневим кольором виділено екзонну частину гену. Синім підкреслено ділянку,
яка містить індель

Другий індель розташовувався на відстані 215-289 нуклеотидів, його розмір складав 75 нуклеотидів. Його було виявлено у послідовностей XM_057667624.1 та XM_057667623.1, але у послідовності XM_057667625.1 він був відсутній. Дані інделі розташовані в екзоні досліджуваних послідовностей (рис. 3.2.22). Отже, можна припустити існування трьох алейних варіантів цього гена-кандидата. Кожний із цих алейних варіантів може теоретично по-різному впливати на рівень посухостійкості в амаранту.

Інший гаплотип (B) характеризувався високою мономорфністю. Було знайдено 3 послідовності у амаранту, для яких був притаманний цей гаплотип (див. табл. 3.2.10). Дана група послідовностей характеризувалася наявністю одного інделю довжиною 4 нуклеотиди. Цей індель був притаманний послідовностям XR_009039852.1 і XM_057667290.1 і був відсутній у послідовності XM_057667291.1. На рисунку 3.2.23 представлений результат вирівнювання послідовностей амаранту гаплотипу B.

Відмінність гаплотипу А від гаплотипу В за нуклеотидним складом становила 24 % . Крім того, відмічено наявність 20 інделей . Один із знайдених інделей виділявся по серед інших, його довжина варіювала від 331 до 444 нуклеотиду, при чому у послідовності XM_057667625.1 ця ділянка носила характер делеції, а в інших п'яти послідовностей характеризувалася поліморфізмом (рис. 3.2.24).

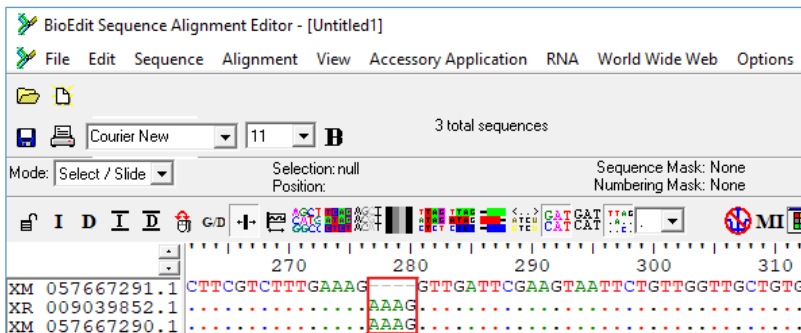


Рис. 3.2.23. Другий гаплотип (В) послідовностей ДНК амаранту, знайдених за послідовністю DQ195070.1 *Triticum aestivum*

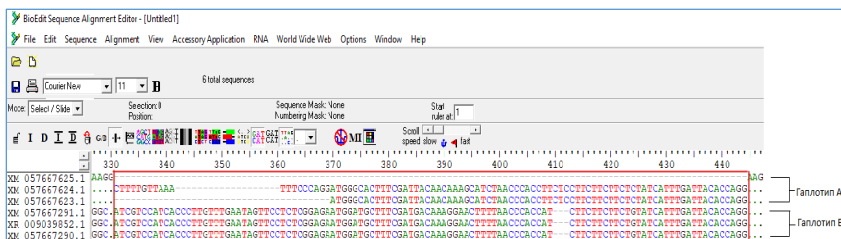


Рис. 3.2.24. Найдовший індель, знайдений у обох гаплотипів

Також було відмічено 37 одонуклеотидних поліморфізмів в кінцевій частині послідовності XM_057667624.1. Але оскільки це прикінцева ділянка, то відмінності у нуклеотидному складі цієї послідовності в порівнянні з двома іншими послідовностями цього гаплотипу, може бути пов'язаною з помилками

в секвенуванні, що не рідко притаманно для початку і кінця секвенсу. Тому ці поліморфізми, з метою уникнути хибних висновків, ми не брали до уваги.

З використанням послідовності GU108404.1 ячменю було знайдено 7 синонімічних ділянок гену-кандидату посухостійкості у амаранту (див. табл. 3.2.11). Їх порівнянні між собою шляхом вирівнювання в програмі BioEdit показало такі результати.

Знайдені послідовності амаранту розподілено у три групи, які характеризувалися високою поліморфністю по відношенню одна до одної, але високою однорідністю в межах кожної групи (рис. 3.2.25).

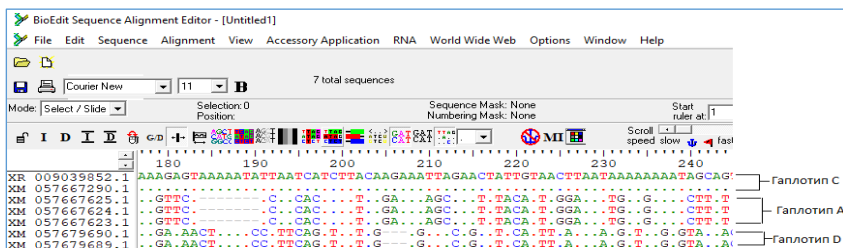


Рис. 3.2.25. Вирівнювання послідовностей гену-кандидату амаранту, знайдених за послідовністю GU108404.1 *Hordeum vulgare*

До гаплотипу С (перший) було віднесено дві послідовності, які виявилися одноманітними по всій їх довжині, окрім кінцевої ділянки. Ця різниця може бути пов'язаною з помилками під час секвенування, тому ми нехтували нею (рис. 3.2.26).

Другий гаплотип амаранту, знайдений за послідовністю ячменю, за нуклеотидним складом виявився таким самим, як перший гаплотип (А) генів-кандидатів амаранту за послідовностями, знайдених у амаранту на основі послідовності DQ195070.1 пшениці (рис. 3.2.27).

цієї культури. Оскільки гаплотипи послідовностей характеризувалися поліморфізмом їх нуклеотидного складу, то можна припустити, що кожний із цих генів-кандидатів може мати різний вплив на прояв посухостійкості амаранту.

Також кожний із цих гаплотипів може бути або різними генами і свідчити про полігенний контроль цієї ознаки у амаранту, або може свідчити про наявність множинного алелізму цього гену.

Дизайн праймерів до генів-кандидатів посухостійкості амаранту. Як вже зазначалося вище, нам вдалося ідентифікувати чотири гаплотипи генів-кандидатів *Dreb1* у амаранту, кожний із яких потенційно може контролювати ознаку посухостійкості. Отже, нашим наступним завданням було розробити праймери, які в подальшому можна буде використовувати для генотипування і діагностики генів *Dreb* у амаранту. Дизайн праймерів здійснювали в програмі AmplifX 2.1.1.

Праймери до послідовностей гаплотипу А розробляли з використанням послідовності XM_057667625.1 амаранту. Як діапазон пошуку прямого праймеру вказували 20–190 нуклеотиди послідовності, зворотного – 300 – 1410. Такі параметри ми обрали, щоб обрані праймери не потрапили на початок та кінець послідовності, а також уникнули потрапляння праймерів на індель, який розміщувався з 194 по 289 нуклеотиди.

Було отримано 99 пар праймерів, кожна з яких мала якість 100% та однакову температуру плавлення. З них ми обрали пару праймерів, у якої прямий починався з 20 нуклеотиду, а зворотній – з 1319, що давало можливість охопити максимально велику ділянку ДНК гена-кандидата посухостійкості у амаранту (рис. 3.2.29).

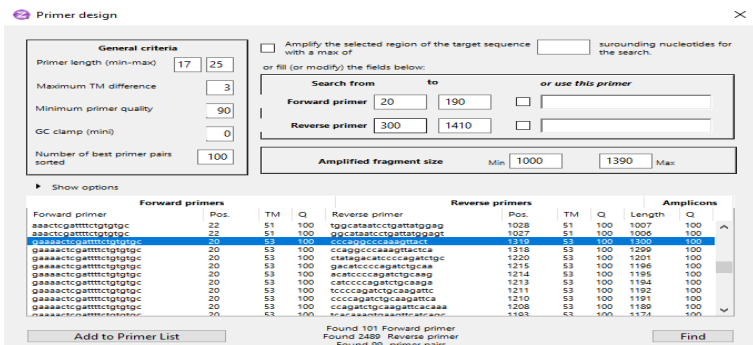


Рис. 3.2.29. Отримані праймери до послідовності XM_057667625.1 амаранту

Довжина прямого праймеру становила 22 нуклеотиди, зворотного – 18. У обраній парі праймерів температура відпау становила 53°C. На рисунку 3.2.30 представлені параметри праймерів для послідовності XM_057667625.1 амаранту.

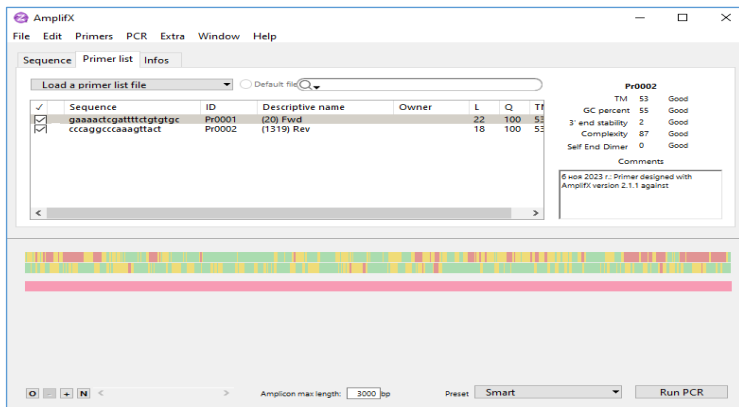


Рис. 3.2.30. Параметри обраних праймерів для послідовності XM_057667625.1 амаранту

Довжина ампліфікованого фрагменту для даної послідовності становила 1300 нуклеотиди, кількість GC пар була у межах норми і складала 40% (рис. 3.2.31).

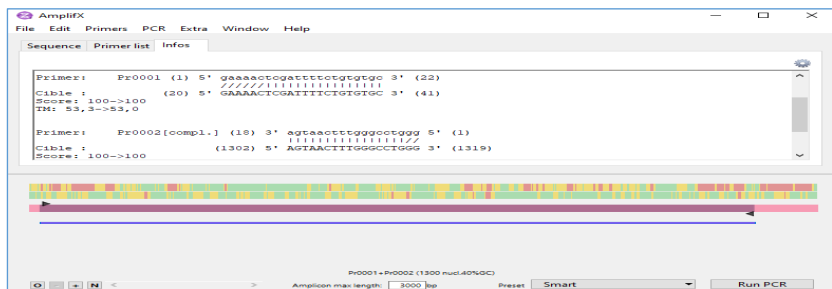


Рис. 3.2.31. Розміщення праймерів у послідовності XM_057667625.1 амаранту

Оскільки послідовність XM_057667625.1 була майже ідентичною до двох інших послідовностей гаплотипу, за винятком інделей, то ми припустили, що отримані праймери можуть спрацювати на послідовностях XM_057667625.1 та XM_057667624.1. При цьому залежно від наявності/відсутності інделей розмір амплікона варіюватиме.

Так передбачувана довжина ампліфікованого фрагменту для послідовності XM_057667624.1 амаранту становитиме 1395 нуклеотидів, а для послідовності XM_057667623.1 – 1375 нуклеотидів.

Характеристика обраних праймерів наведена у таблиці 3.2.12.

Таблиця 3.2.12

Праймери, розроблені в програмі AmpliX для гаплотипу А гену-кандидату посухостійкості у амаранту

	Forward	Reverse
AmtA	GAAAACTCGATTTTCTGTGTC	CCCAGGCCCAAAGTTACT

Відібрані праймери характеризуються такими особливостями:

AmtAF: довжина праймера – 22 нуклеотида, рівень димеризації – 0, кількість GC-нуклеотидів – 40%, температура плавлення – 53°C, гібридизація з послідовністю в позиції 20-41 п.н.

AmtAR: довжина праймера – 18 нуклеотидів, рівень димеризації – 0, кількість GC-нуклеотидів – 40%, температура плавління – 53°C, гібридизація з послідовністю в позиції 1302-1319 п.н.

На основі загальноприйнятих методик ми розробляли умови проведення ПЛР ДНК амаранту з розробленими праймерами. Температуру гібридизації праймерів брали на 2°C менше за температуру плавління, яка була вказана в програмі AmplifX. Тривалість періоду елонгації розраховували, виходячи з того, що за одну хвилину ампліфікується близько 1 т.п.н. Отже, запропоновані нами умови ампліфікації ДНК амаранту з праймерами AmtAF та AmtAR для послідовності XM_057667625.1 такі:

1 цикл – денатурація – 95 °C – 5 хв.;

30 циклів: денатурація – 95 °C 30 с, відпал – 51 °C 30 с, елонгація – 72°C – 1 хв. 20 с;

1 цикл – фінальна елонгація при 72 °C 3 хв.

Очікувані розміри ампліконів 1300, 1375 або 1395 нуклеотидів, залежно від алельного варіанту.

Розробку праймерів для гаплотипу В проводили за послідовністю XM_057667291.1, а потім отримані праймери перевіряли на інших двох послідовностях даного гаплотипу, оскільки вони були майже ідентичними.

З метою уникнути інделю, який охоплює регіон з 277 по 280 нуклеотид під час розробки праймерів прямий розміщували на ділянці з 20 по 275 нуклеотид, для зворотній – на ділянці 290-1570 нуклеотиди.

За заданими параметрами було одержано 100 пар праймерів, серед яких було обрано одну пару, що характеризувалася найвищою розрахованою якістю (100 %) і охоплювала максимально велику ділянку гену-кандидату. Прямий праймер мав розмір 22 нуклеотиди, зворотній – 19 нуклеотидів, обидва характеризувались низьким рівнем димеризації і вмістом GC-пар на рівні 40 % (рис. 3.2.32).

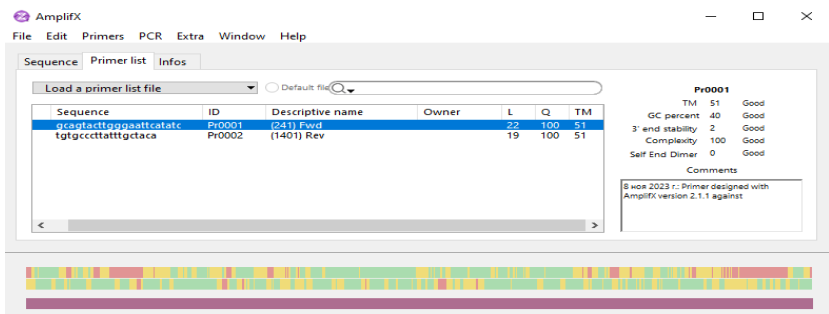


Рис. 3.2.32. Сконструйована пара праймерів для послідовності XM_057667291.1

На рисунку 3.2.33 представлені результати ПЛР *in silico* для послідовності XM_057667291.1 з розробленими праймерами та межі їх розташування. Передбачувана довжина амплікону складала 1161 нуклеотид.

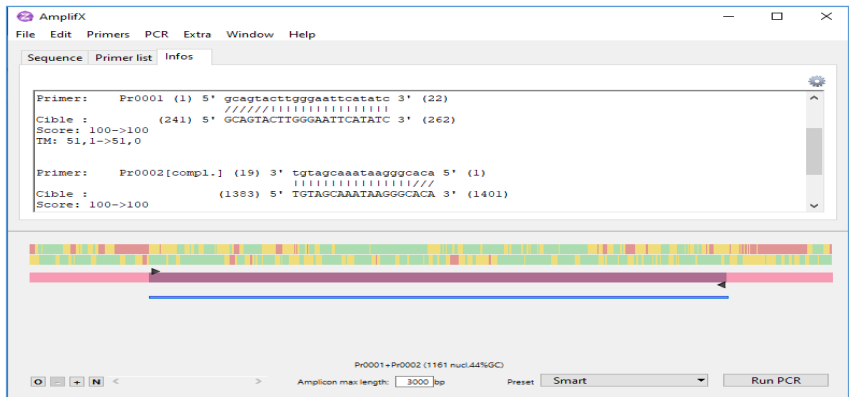


Рис. 3.2.33. Результати ПЛР *in silico* для послідовності XM_057667291.1 з розробленими праймерами

За результатами ПЛР *in silico* для інших послідовностей гаплотипу В з обраною парою праймерів відмічено, що довжина ампліфікованого фрагменту у послідовностей XR_009039852.1 і XM_057667290.1 становила 1165 нуклеотидів.

У таблиці 3.2.13 представлені обрані послідовності праймерів.

Праймери, розроблені в програмі AmplifX для послідовності
XM_057667291.1 гену-кандидату посухостійкості у амаранту

	Forward	Reverse
AmtB	gcagtacttgggaattcatatc	tgtgcccttatttgctaca

Відібрані праймери характеризуються такими особливостями:

AmtBF: рівень димеризації – 0, кількість GC-нуклеотидів – 40%, температура плавлення – 51°C, гібридизація з послідовністю в позиції 241-262 п.н.

AmtBR: рівень димеризації – 0, кількість GC-нуклеотидів – 42%, температура плавлення – 51°C, гібридизація з послідовністю в позиції 1383-1401 п.н.

Запропоновані нами умови ампліфікації ДНК амаранту з праймерами AmtBF та AmtBR такі:

1 цикл – денатурація – 95 °C – 5 хв.;

30 циклів: денатурація – 95 °C 30 с, відпал – 51 °C 30 с, елонгація – 72 °C – 1 хв. 30 с;

1 цикл – фінальна елонгація при 72 °C 3 хв.

Передбачувана довжина амплікону 1161 або 1165 нуклеотидів, залежно від алельного варіанту.

Для гаплотипу C гену-кандидата посухостійкості амаранта як стандарт для розробки праймерів була обрана послідовність XR_009039852.1. Послідовності XR_009039852.1 та XM_057667290.1 були ідентичними по всій довжині.

Було одержано 99 пар праймерів, які характеризувалися 100% якістю. Серед цих пар була обрана одна, яка використовувалася для подальшого дослідження (рис. 3.2.34).

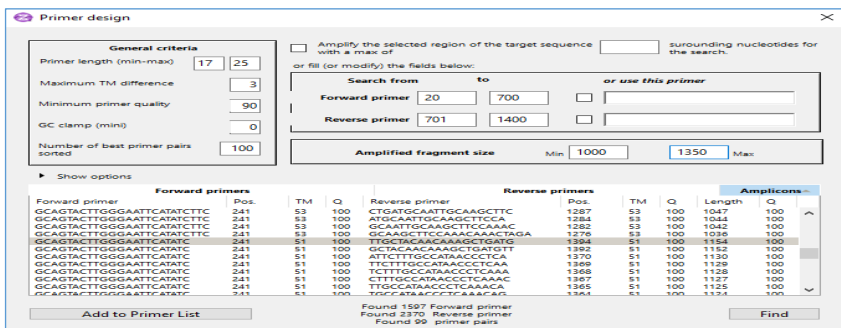


Рис. 3.2.34. Параметри пошуку та отримані праймери до послідовності XR_009039852.1 амаранту

На рисунку 3.2.35 представлені результати ПЛР *in silico* для послідовності XR_009039852.1 з обраними праймерами.

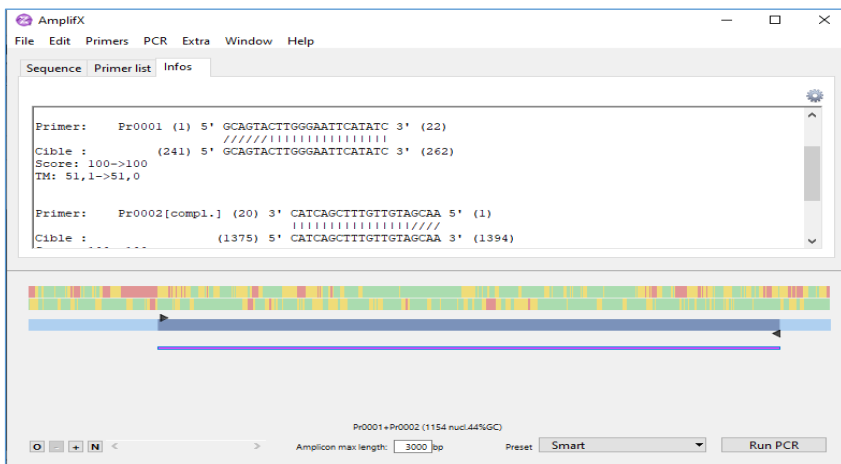


Рис. 3.2.35. Результати ПЛР *in silico* для послідовності XR_009039852.1 з розробленими праймерами

У таблиці 3.2.14. представлені сконструйовані праймери до гаплотипу С амаранту.

Праймери, розроблені в програмі AmplifX для гаплотипу С гену-кандидату посухостійкості у амранту

	Forward	Reverse
AmtC	gcagtacttgggaattcatatc	ttgctacaacaagaagctgatg

Відібрані праймери характеризуються такими особливостями:

AmtCF: рівень димеризації – 0, кількість GC-нуклеотидів – 40%, температура плавлення – 51°C, гібридизація з послідовністю в позиції 241-262 п.н.

AmtCR: рівень димеризації – 0, кількість GC-нуклеотидів – 42%, температура плавлення – 51°C, гібридизація з послідовністю в позиції 1375-1401 п.н.

Запропоновані нами умови ампліфікації ДНК амранту з праймерами AmtCF та AmtCR для послідовності XR_009039852.1 амранту такі:

1 цикл – денатурація – 95 °C – 5 хв.;

30 циклів: денатурація – 95 °C 30 с, відпал – 51 °C 30 с, елонгація – 72 °C – 1 хв. 20 с;

1 цикл – фінальна елонгація при 72 °C 3 хв.

Передбачувана довжина амплікону 1154 нуклеотиди.

Розробку праймерів для гаплотипу D проводили за послідовністю XM_057679690.1 амранту. Оскільки дана послідовність містить індель, який розташовувався з 1467 по 1562 нуклеотид, то дану ділянку під час дизайну праймерів уникали. Результати дизайну праймерів наведено на рис. 3.2.36.

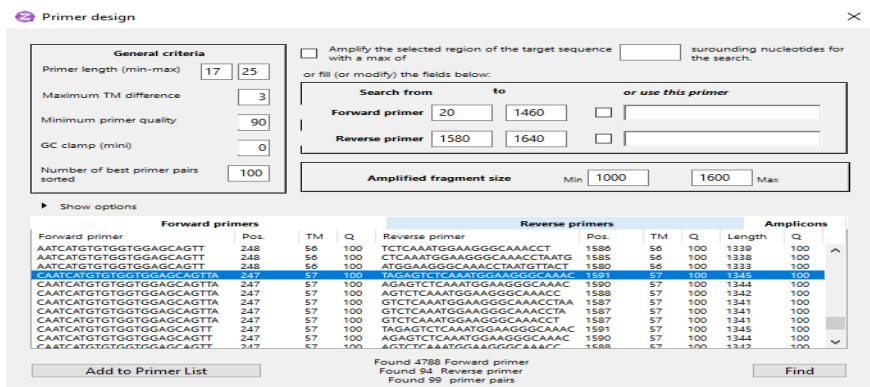


Рис. 3.2.36. Параметри пошуку та отримані праймери до послідовності XM_057679690.1 амаранту гаплотипу D

Нам вдалося отримати 4788 прямих, 94 зворотних та 99 пар праймерів, з яких обрали одну пару з найкращими показниками якості (рис. 3.2.37).

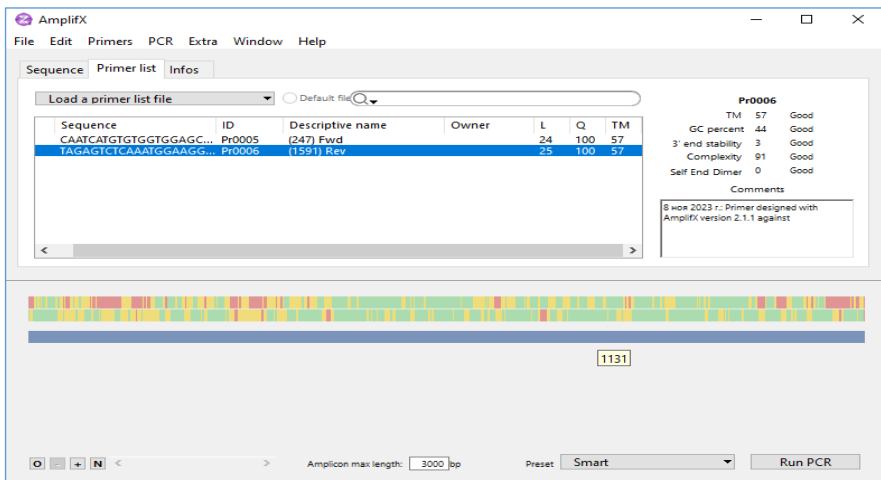


Рис. 3.2.37. Сконструйована пара праймерів для послідовності XM_057679690.1 амаранту (гаплотип D)

На рисунку 3.2.38 показані результати ПЛР *in silico* для послідовності XM_057679690.1 з розробленими праймерами.



Рис. 3.2.38. Результати ПЛР *in silico* для послідовності XM_057679690.1 з розробленими праймерами

Довжина ампліфікованого фрагменту становила 1345 нуклеотидів, кількість GC пар – 44%.

У таблиці 3.2.15 наведені нуклеотидні послідовності праймерів для гаплотипу D гена-кандидата посухостійкості амаранту.

Таблиця 3.2.15

Праймери, розроблені в програмі AmplifX для послідовності XM_057679690.1 (гаплотип D) гену-кандидату посухостійкості у амаранту

	Forward	Reverse
AmtD	caatcatgtgtggaggcagtta	tagagtctcaaatggaaggcaaac

Відібрані праймери характеризуються такими особливостями:

AmtDF: рівень димеризації – 0, кількість GC-нуклеотидів – 45%, температура плавлення – 57°C, гібридизація з послідовністю в позиції 247-270 п.н.

AmtDR: рівень димеризації – 0, кількість GC-нуклеотидів – 44%, температура плавлення – 57°C, гібридизація з послідовністю в позиції 1567-1591 п.н.

Запропоновані нами умови ампліфікації ДНК амаранту з праймерами AmtDF та AmtDR такі:

1 цикл – денатурація – 95 °C – 5 хв.;

30 циклів: денатурація – 95 °C 30 с, відпал – 51 °C 30 с, елонгація – 72 °C – 1 хв. 30 с;

1 цикл – фінальна елонгація при 72 °C 3 хв.

Передбачувана довжина амплікону 1345 нуклеотидів.

Для того, щоб підтвердити якість та діагностичну спроможність розроблених пар праймерів, необхідно провести тестування їх на рослинному матеріалі з відомим генотипом.

Розроблені праймери можна буде використовувати для маркерної селекції з дослідження посухостійкості амаранту, але лише після їх валідації.

3.2.8. Біоінформаційний аналіз гену *Waxy* у амаранту

Властивості амарантового крохмалю різних типів. Зерно амаранту містить до 70 % крохмалю, який володіє унікальними властивостями. Крохмальні гранули мають велику площу поверхні на 1 г, високу адсорбувальну здатність і можуть проходити через аерозольні наконечники. Тому їх можна використовувати в неалергічних аерозолях, як наповнювачі в харчових продуктах або замінювачі тальку для косметичних цілей (Saunders R.M., Becker R., 1984).

Гранули амарантового крохмалю різних видів переважно багатокутні з розміром в діапазоні 0,5-2 мкм (рис. 3.2.39). Загалом розмір гранул менший, ніж у зерні злаків та бульбах картоплі (Hoover R., 2010; Singh N. et al., 2003), і є порівняним з таким у листі арабідопсису (Smith A.M., 2012). Генетичний контроль розміру і форми гранул досі не повністю зрозумілий.

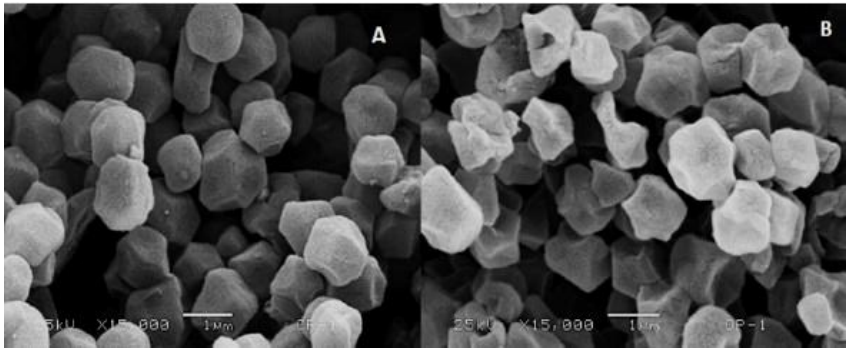


Рис. 3.2.39. Крохмальні гранули напівпрозорого (А) і непрозорого (В) перисперму амаранту

Крохмаль – запасний полісахарид рослин, що складається з двох полімерів глюкози: лінійної форми (амілози) та розгалуженої форми (амілопектину). Вміст амілози у крохмалі більшості видів амаранту значно нижчий, ніж у крохмалі зернових злаків. Разом з тим у окремих видів (*A. retroflexus*) він може доходити до 34,3 % (Zhu F., 2017). Такі широкі генетичні варіації дають можливість створювати форми з крохмалем різних напрямів застосування.

Зерна крохмалю з насіння звичайного фенотипу амаранту не є клейкими і містять обидва компоненти, тоді як у воскоподібного фенотипу крохмаль клейкий і складається майже повністю з амілопектину. Вміст амілози у амарантовому крохмалі звичайного типу складає до 17,7 % і близько 0 % у воскоподібному (Konishi Y. et. al, 1985; Nemoto K. et. al, 2016; Sugimoto Y. et. al, 1981). У гетерозигот *A. hypochondriacus* за геном *Waxy* вміст амілози в крохмалі наближається до нормального (16,9 % у *WxWx*, 10,7 % у *Wxwx* і 0 % у *wxwx* відповідно) (Konishi Y. et. al, 1985).

Високий вміст амілопектину і надзвичайно маленькі розміри крохмальних гранул надають їм високу температуру желатинізації (62-76 °C), високу амілографічну в'язкість, підвищену водоутримуючу здатність, стійкість гелей при заморожуванні-розморожуванні. Завдяки цьому крохмаль амаранту більш вигідний у якості наповнювача при виготовленні ковбасних виробів, які

піддаються заморозці та кінцевій розморозці (Дергаусов В.И., 2006). Пектин амаранту здатний формувати у водному середовищі стійкі студні та володіє вираженою здатністю до комплексоутворення, що дозволяє вирішити ще й екологічну проблему, пов'язану з утворенням великої кількості стокових вод, що підлягають утилізації при традиційних способах виробництва пектину.

Оскільки більшість видів амаранту є бур'янами, то найбільш перспективними для отримання крохмалю є види *A. caudatus*, *A. cruentus*, *A. hybridus*, *A. hypochondriacus*, *A. paniculatus* та *A. tricolor* (Villareal M.E., Iturriaga L.B., 2016).

Генетичний контроль утворення різних типів крохмалю у амаранту та географічне поширення відповідних форм. Відсутність або низький вміст амілози в крохмалі викликані порушенням функціонування гена *Waxy*, що кодує синтазу гранульованого крохмалю I (GBSSI), відповідальну за утворення амілози в рослинах і її вміст в крохмалі (James M. et. al, 2003).

Воскоподібний ендосперм спонтанно виник у семи видів зернових злаків, таких як *Oryza sativa*, *Hordeum vulgare*, *Setaria italica*, *Panicum miliaceum*, *Sorghum bicolor*, *Coix lacryma-jobi* та *Zea mays* (Fukunaga K. et. al, 2002). У деяких інших видів (*Triticum aestivum*) (Saito M., et al., 2004) форми з воскоподібним ендоспермом індуковані штучно. Це пов'язано з їх високим рівнем плоідності, оскільки для воскоподібного фенотипу необхідна наявність рецесивного гена *waxy* у гомозиготному стані у всіх геномах, ймовірність чого достатньо мала. Крохмаль перисперму зернового амаранту також складається з амілози та амілопектину. Вміст амілози в крохмалі амаранту контролюється моногенно (Окупо К., Sakaguchi S., 1982).

У зернових злаків неправильне функціонування білка GBSSI викликане переважно порушенням сплайсингу відповідного гена або втратою великих фрагментів кодуючої ділянки (James M. et. al, 2003).

Гени *Waxy*, знайдені у зернових видів амаранту *Amaranthus caudatus* (*Wx-ca*), *A. cruentus* (*Wx-cr*) і *A. hypochondriacus* (*Wx-hy*), подібні між собою. Вони

мають 13 екзонів та 12 інтронів. Довжина *Wx-ca*, *Wx-cr* і *Wx-hy* становить 3236, 3237 і 3225 п.н. відповідно. Наявні 12 поліморфних ділянок, включаючи 11 одонуклеотидних поліморфізмів (в екзонах 10 і 12 і інтронах 1, 3, 4, 9 і 11) і 5 інделів (в інтронах 4, 9 і 11). Основним поліморфізмом є індели 8 і 3 п.н. в інтроні 4 (Park Y.J. et al., 2010).

Порівняння кодуєчих послідовностей нормального гена *Waxy* та його воскоподібного алеля показує вставку тимідинового (Т) нуклеотида в екзон 8 (позиція 1838) у *Wx-ca*, заміну G на Т в екзоні 10 (позиція 2569) у *Wx-cr* та заміну G на А в екзоні 6 (позиція 1435) у *Wx-hy* (рис. 3.2.39). В усіх випадках це призводить до утворення стоп-кодону і передчасної термінації синтезу білка GBSSI (Park Y.J. et al., 2010; Park Y.J. et al., 2012b).

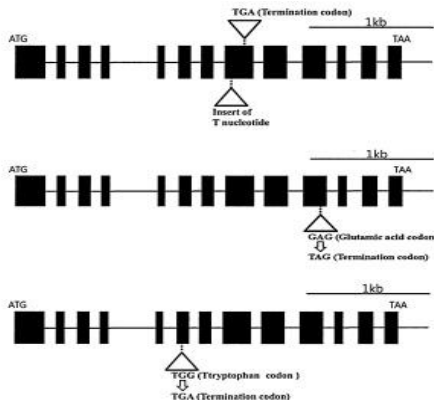


Рис. 3.2.39. Схема виникнення воскоподібного алеля у зернових видів амаранту

Подальше дослідження 53 зразків *A. hypochondriacus* з воскоподібним фенотипом показало, що вищевказана заміна була присутня у всіх без винятку проаналізованих форм. В той же час за іншими поліморфізмами їх можна розділити на 9 типів, що дозволяє прослідкувати їх походження (Park Y.J. et al., 2012a).

Існує значна різниця у географічному поширенні амаранту з різним вмістом амілози і типом перисперму. Зразки з Центральної і Південної

Америку мають широкую варіацію вмісту амілози і всі типи перисперму. Навпаки, зразкам з Азії та Африки притаманний певний тип перисперму: невоскоподібний *Amaranthus cruentus*, низькоамілозний *A. caudatus* та воскоподібний *A. hypochondriacus*. Це, разом із подібністю морфологічних ознак, може свідчити про вузьку генетичну основу більшості зразків амаранту зі Старого Світу.

Про свідомий відбір за ознакою певного типу перисперму мова не йде, оскільки у зразків із забарвленою оболонкою насіння візуальне визначення його не можливе, до того ж при використанні амаранту як овочевої рослини тип перисперму не має значення. Лише у рослин зі світлою оболонкою насіння тип перисперму можна розрізнити неозброєним оком (рис. 3.2.40)

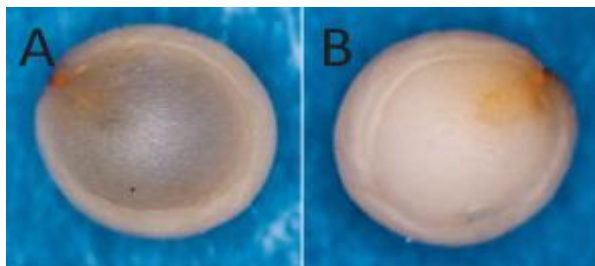


Рис. 3.2.40. Звичайний (А) і воскоподібний (В) перисперму у амаранту

Припускається (Nemoto K. et. al, 2016), що диференціація воскоподібних та низькоамілозних форм відбулася ще в доколумбові часи. Невелика кількість зразків, що потрапила до Європи, спочатку вирощувались як декоративні рослини. Навіть коли зерно амаранту почали використовувати в їжу, ознака клейкості не мала такого значення, як у зернових злаків, тому переважання у окремих видів певного типу перисперму значною мірою є випадковим.

Біоінформаційний аналіз послідовностей ДНК, що відповідають за утворення воскоподібного перисперму амаранту. В базі даних NCBI за запитом «*amaranthus GBSSI*» з найдено 108 результатів з бібліотеки Nucleotide. У якості базової вибрано повну послідовність AB506114.1, що належить виду *A.*

hypochondriacus та проведено пошук подібних послідовностей через програму BLAST. Перелік послідовностей, обраних для подальшого аналізу наведено в табл. 3.2.16.

Знайдено 7 повних послідовностей гена трьох зернових видів амаранту. Всі інші послідовності охоплюють ділянку, обмежену кінцем інтрона 1 і початком інтрона 6. Загалом, вони представляють 55 видів амаранту. Перекриття їх з повною послідовністю складає 33-38 %, а рівень гомології становить 85-90 %. Графік перекриття знайдених послідовностей наведено на рис 3.2.41.

Distribution of the top 144 Blast Hits on 100 subject sequences

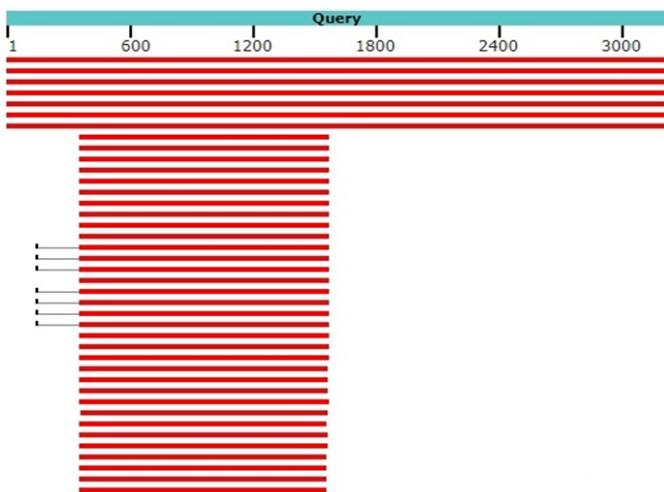


Рис. 3.2.41. Графік перекриття послідовностей

Таблиця 3.2.16

Послідовності гена *GBSSI* (*Waxy*), обрані для подальшого аналізу

№, з/п	Код в NCBI	Вид	Довжина, нуклеотидів	№, з/п	Код в NCBI	Вид	Довжина, нуклеотидів
1	2	3	4	5	6	7	8
1	AB506114.1	<i>A. hypochondriacus</i>	3225	27	MG685332.1	<i>A. dubius</i>	1350
2	AB506117.1	<i>A. hypochondriacus</i>	3225	28	MG685355.1	<i>A. palmieri</i>	1350
3	AB506113.1	<i>A. cruentus</i>	3237	29	MG685354.1	<i>A. palmieri</i>	1350
4	AB456685.1	<i>A. cruentus</i>	3492	30	MG685388.1	<i>A. wasonii</i>	1350
5	AB506116.1	<i>A. cruentus</i>	3237	31	MG685303.1	<i>A. albus</i>	1350
6	AB506112.1	<i>A. caudatus</i>	3236	32	MG685356.1	<i>A. palmieri</i>	1350
7	AB506115.1	<i>A. caudatus</i>	3237	33	MG685304.1	<i>A. albus</i>	1350
8	MG685401.1	<i>A. hypochondriacus</i>	1350	34	MG685320.1	<i>A. crassipes</i>	1350
9	MG685400.1	<i>A. hypochondriacus</i>	1350	35	MG685309.1	<i>A. blitoides</i>	1350
10	MG685343.1	<i>A. hybridus</i>	1350	36	MG685308.1	<i>A. blitoides</i>	1350
11	MG685344.1	<i>A. hybridus</i>	1350	37	MG685321.1	<i>A. crassipes</i>	1350
12	MG685325.1	<i>A. hybridus</i>	1350	38	MG685349.1	<i>A. looseri</i>	1350
13	MG685324.1	<i>A. hybridus</i>	1350	39	MG685322.1	<i>A. crassipes</i>	1350
14	MG685345.1	<i>A. hybridus</i>	1350	40	MG685348.1	<i>A. kloostianus</i>	1350
15	MG685365.1	<i>A. quitensis</i>	1350	41	MG685358.1	<i>A. polygamoides</i>	1350
16	MG685318.1	<i>A. caudatus</i>	1350	42	MG685316.1	<i>A. cardenasianus</i>	1350
17	MG685366.1	<i>A. quitensis</i>	1350	43	MG685369.1	<i>A. sclerantoides</i>	1350
18	MG685359.1	<i>A. powellii</i>	1350	44	MG685323.1	<i>A. crispus</i>	1350
19	MG685302.1	<i>A. acutirobis</i>	1350	45	MG685374.1	<i>A. standleyanus</i>	1350
20	MG685360.1	<i>A. powellii</i>	1350	46	MG685387.1	<i>A. vulgatissimus</i>	1350
21	MG685317.1	<i>A. caudatus</i>	1350	47	MG685386.1	<i>A. vulgatissimus</i>	1350
22	MG685367.1	<i>A. retroflexus</i>	1350	48	MG685352.1	<i>A. muricatus</i>	1350
23	MG685389.1	<i>A. wrightii</i>	1350	49	MG685363.1	<i>A. pumilus</i>	1350
24	MG685390.1	<i>A. wrightii</i>	1350	50	MG685362.1	<i>A. pumilus</i>	1350
25	MG685368.1	<i>A. scariosus</i>	1350	51	MG685357.1	<i>A. persimilis</i>	1350
26	MG685333.1	<i>A. dubius</i>	1350	52	MG685375.1	<i>A. tamaulipensis</i>	1350

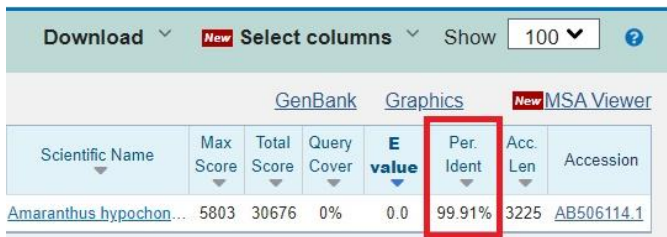
Продовження таблиці 3.2.16

1	2	3	4	5	6	7	8
53	MG685385.1	<i>A. viridis</i>	1350	83	MG685371.1	<i>A. spinosus</i>	1350
54	MG685372.1	<i>A. squamulatus</i>	1350	84	MG685370.1	<i>A. spinosus</i>	1350
55	MG685353.1	<i>A. muricatus</i>	1350	85	MG685306.1	<i>A. australis</i>	1350
56	MG685311.1	<i>A. bitum</i>	1350	86	MG685377.1	<i>A. thumbergii</i>	1350
57	MG685312.1	<i>A. bitum</i>	1350	87	MG685376.1	<i>A. thumbergii</i>	1350
58	MG685310.1	<i>A. bitum</i>	1350	88	MG685319.1	<i>A. clementii</i>	1350
59	MG685384.1	<i>A. viridis</i>	1350	89	MG685340.1	<i>A. graecicans</i>	1350
60	MG685383.1	<i>A. undulatus</i>	1350	90	MG685330.1	<i>A. deflexus</i>	1350
61	MG685373.1	<i>A. squamulatus</i>	1350	91	MG685337.1	<i>A. graecicans</i>	1350
62	MG685307.1	<i>A. australis</i>	1350	92	MG685315.1	<i>A. camabinus</i>	1350
63	MG685331.1	<i>A. deflexus</i>	1350	93	MG685350.1	<i>A. macrocarpus</i>	1350
64	MG685329.1	<i>A. deflexus</i>	1350	94	MG685379.1	<i>A. tricolor</i>	1350
65	MG685382.1	<i>A. undulatus</i>	1350	95	MG685378.1	<i>A. tricolor</i>	1350
66	MG685336.1	<i>A. floridanus</i>	1350	96	MG685392.1	<i>A. anderssonii</i>	1271
67	MG685327.1	<i>A. cuspidifolius</i>	1350	97	MG685395.1	<i>A. standleyanus</i>	1277
68	MG685347.1	<i>A. interruptus</i>	1350	98	MG685305.1	<i>A. arenicola</i>	1350
69	MG685314.1	<i>A. californicus</i>	1350	99	MG685398.1	<i>A. rhombeus</i>	1246
70	MG685335.1	<i>A. fimbriatus</i>	1350	100	MG685397.1	<i>A. centralis</i>	1238
71	MG685334.1	<i>A. fimbriatus</i>	1350				
72	MG685380.1	<i>A. tuberculatus</i>	1350				
73	MG685346.1	<i>A. induratus</i>	1350				
74	MG685341.1	<i>A. greggii</i>	1350				
75	MG685361.1	<i>A. praetermissus</i>	1350				
76	MG685328.1	<i>A. cuspidifolius</i>	1350				
77	MG685381.1	<i>A. tuberculatus</i>	1350				
78	MG685326.1	<i>A. cuspidifolius</i>	1350				
79	MG685313.1	<i>A. bitum</i>	1350				
80	MG685342.1	<i>A. greggii</i>	1350				
81	MG685301.1	<i>A. acanthochiton</i>	1350				
82	MG685351.1	<i>A. mitchellii</i>	1350				

Наявність у всіх послідовностях екзона 6 дозволяє перевірити чи несуть вони заміну, що викликає воскоподібний перисперм *A. hypochondriacus*.

Вирівнювання знайдених послідовностей. З метою встановлення локалізації гена *Waxy* в геномі *A. hypochondriacus* послідовність AB506114.1, обрану як базову, вирівнювали послідовно з кожною хромосомою амаранту. Повний геном *A. hypochondriacus* в NCBI має код JPXE0000000.2. Оскільки в редакторі BioEdit незручно працювати з такими довгими послідовностями як ціла хромосома, використовували програму BLAST. Максимальна довжина послідовності для вирівнювання в BLAST складає 10 млн. нуклеотидів, отже для кожної хромосоми необхідно було провести від 2 до 4 вирівнювань, задаючи відповідний діапазон.

Під час вирівнювань іноді виявлялися співпадіння невеликих ділянок (до 40 нуклеотидів). Лише у хромосомі 7 (код CM025922.1) при вирівнюванні діапазона 10..20 млн. було відмічено значний відсоток ідентичності (рис. 3.2.42) на ділянці довжиною 200 нуклеотидів (рис. 3.2.43).



The screenshot shows a BLAST results table with the following columns: Scientific Name, Max Score, Total Score, Query Cover, E value, Per. Ident, Acc. Len, and Accession. The 'Per. Ident' column for the top hit is highlighted with a red box.

Scientific Name	Max Score	Total Score	Query Cover	E value	Per. Ident	Acc. Len	Accession
Amaranthus hypochon...	5803	30676	0%	0.0	99.91%	3225	AB506114.1

Рис. 3.2.42. Результати вирівнювання послідовності гена *Waxy* з хромосомою 7

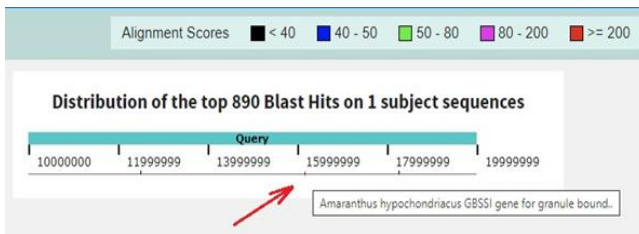


Рис. 3.2.43. Локалізація співпадіння в хромосомі 7

Послідовне звуження області пошуку до діапазону 16168800..16172200, що лише незначно перевищує довжину гена, показало, що знайдена гомологічна ділянка за довжиною відповідає гену *Waxy* (рис. 3.2.44). При перевірці інших хромосом копій гена знайдено не було.

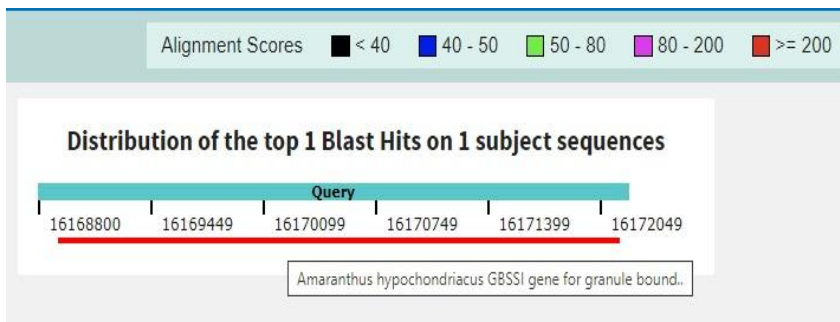


Рис. 3.2.44. Уточнення локалізації гена *Waxy* в геномі амаранту

Вирівнювання послідовності AB506114.1 з гомологічною до неї ділянкою хромосоми 7 показало наявність лише трьох одонуклеотидних замін, дві з яких зазначені на рис. 3.2.45.

Alignment view CDS feature [Restore defa](#)

[Download](#) [GenBank](#) [Graphics](#)

Amaranthus hypochondriacus GBSSI gene for granule bound starch synthase I, co
 Sequence ID: [AB506114.1](#) Length: 3225 Number of Matches: 1

Range 1: 1 to 3225 [GenBank](#) [Graphics](#) [Next Match](#) [Previous M](#)

Score	Expect	Identities	Gaps	Strand
5939 bits(3216)	0.0	3222/3225(99%)	0/3225(0%)	Plus/Plus
Query	16168919	ATGGAACAGTAACATCTTCTCACTTCGTTTCAAACCTGGCCAATACTGCCATGGGAAGT		16168978
Sbjct	1T.....		60
Query	16168979	TCAGATCCTAAGCTGACATTAGCAAACAACGCAC TAAAGAGCAATCAAATGTCAACTCAC		16169038
Sbjct	61		120
Query	16169039	AATGGACTGAGGCCATTGATGAGCAACATAGATATGCTAAGATTAAGCAACACCCAAAA		16169098
Sbjct	121		180
Query	16169099	AGTACAACGTAGAAC TGAGAAAAGAAGATTTTCATGCACTTTTATCAGAAGTGAGATG		16169158
Sbjct	181G.....		240

Рис. 3.2.45. Результати вирівнювання послідовностей в BLAST

Найбільший інтерес представляє третя відмінність, яка знаходиться у позиції 1435 і відповідає за утворення безамілозного крохмалю. Як видно з рис. 3.2.46, послідовність AB506114.1 містить кодон TGG (триптофан) і належить рослині зі звичайним периспермом, тоді як для секвенування повного геному був взятий зразок з крохмалем безамілозного типу (термінальний кодон TGA).

Query	16170299	CTCATATGTGTATATTTTGTACAGGTGAAAATGTTGTTTTTCATTGCCAATGACTGACATA	161
Sbjct	1381G.....	144
CDS:granule bound st	222G E N V V F I A N D W H	

Рис. 3.2.46. Однунуклеотидна заміна у послідовності гена *Waxy* у амаранту, що призводить до утворення стоп-кодону TGA

Вирівнювання значного числа коротких послідовностей проведено в редакторі BioEdit за допомогою програми ClustalW. Для цього після пошуку в BLAST їх збережено як єдиний файл GenBank. Основним завданням був пошук стоп-кодонів TAA, TAG та TGA в екзонах як у вже визначених, так і в інших позиціях.

У послідовності AB506115.1 виду *A. caudatus* виявлено вставка нуклеотида Т в екзон 8 (в нашому вирівнюванні це позиція 1955), що призводить до зсуву рамки зчитування і утворення стоп-кодону TGA (рис. 3.2.47). У інших послідовностях ці нуклеотиди належать різним кодонам.

	1950	1960	1970	1980	1990	2000	2010	2020
hypocondri	GGTATTTT	ACAATCAGACCGTGTAGTAACTGTGAGCC	CCCTATTATGCTCAAGA	ACTTATATCAGGA	GTT	SAGAGAG		
hypocondri	GGTATTTT	ACAATCAGACCGTGTAGTAACTGTGAGCC	CCCTATTATGCTCAAGA	ACTTATATCAGGA	GTT	SAGAGAG		
cruentus GB	GGTATTTT	ACAATCAGACCGTGTAGTAACTGTGAGCC	CCCTATTATGCTCAAGA	ACTTATATCAGGA	GTT	SAGAGAG		
cruentus GB	GGTATTTT	ACAATCAGACCGTGTAGTAACTGTGAGCC	CCCTATTATGCTCAAGA	ACTTATATCAGGA	GTT	SAGAGAG		
cruentus GB	GGTATTTT	ACAATCAGACCGTGTAGTAACTGTGAGCC	CCCTATTATGCTCAAGA	ACTTATATCAGGA	GTT	SAGAGAG		
caudatus GB	GGTATTTT	ACAATCAGACCGTGTAGTAACTGTGAGCC	CCCTATTATGCTCAAGA	ACTTATATCAGGA	GTT	SAGAGAG		
caudatus GB	GGTATTTT	ACAATCAGACCGTGTAGTAACTGTGAGCC	CCCTATTATGCTCAAGA	ACTTATATCAGGA	GTT	SAGAGAG		

Рис. 3.2.47. Утворення стоп-кодону TGA в послідовності AB506115.1

Аналогічно, лише послідовність *A. cruentus* (AB506116.1) несе заміну, що призводить до утворення стоп-кодону в екзоні 10 (рис. 3.2.48).

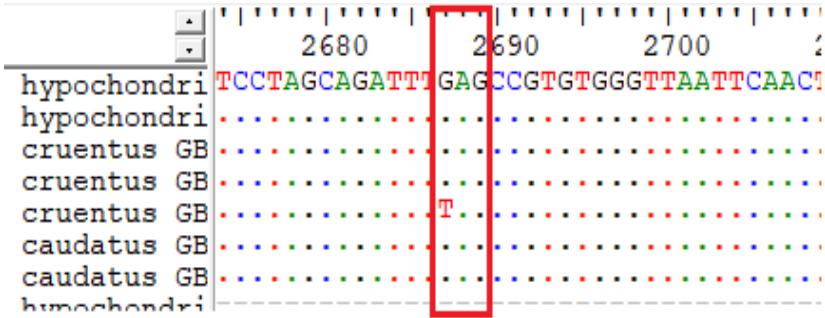


Рис. 3.2.48. Утворення стоп-кодону TAG в послідовності AB506116.1

Повернемося до заміни G на A у екзоні 6 *A. hypochondriacus*. Наявність секвенованого екзона 6 у всіх взятих для аналізу послідовностях дозволяла шукати таку заміну і у інших видів. У нашому вирівнюванні це позиція 1563. Як показано на рис. 3.2.49 лише послідовність AB506114.1 не несе зазначеної заміни, інші три послідовності *A. hypochondriacus* обумовлюють воскоподібний перисперм.

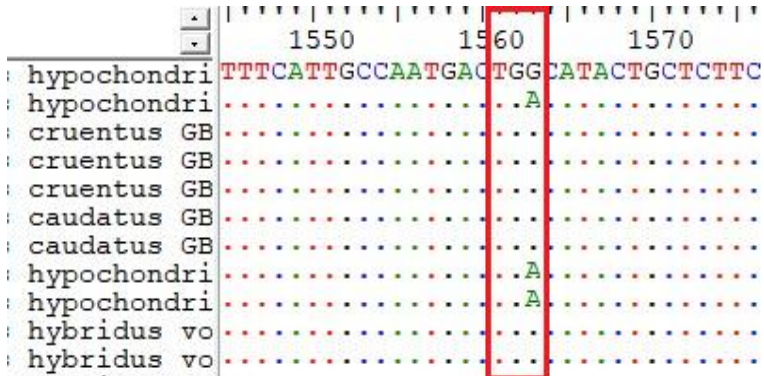


Рис. 3.2.49. Утворення стоп-кодону TGA у послідовностях *A. hypochondriacus*

Жодна послідовність інших видів амаранту не має замін в цій позиції, отже навіть якщо вони володіють воскоподібним периспермом, це не пов'язано з даною мутацією.

Перевірку послідовностей інших видів на наявність стоп-кодонів в екзонах проводили в BLAST, попарно порівнюючи їх за базовою AB506114.1, про яку відомо, що вона не відповідає за воскоподібний перисперм, отже внутрішні стоп-кодони у ній відсутні.

У інтронах всіх послідовностей багато нуклеотидів позначені як N. Це не будь-який нуклеотид, а пропуск на місці, де у окремих послідовностей є вставки, що деякою мірою заважає проводити вирівнювання.

Результати вирівнювань зведено у таблицю 3.2.17 окремо по кожному екзону.

У жодній з проаналізованих послідовностей не виявлено внутрішніх стоп-кодонів в екзонах 2-6, які призводили б до утворення безамілозного крохмалю. Екзони 2 і 5 були подібними у всіх послідовностей і характеризувалися лише поодинокими замінами порівняно з послідовністю, що належить *A. hypochondriacus*.

Таблиця 3.2.17

Результати вирівнювання екзонів гену *Waxy* амаранту з послідовністю AB506114.1

№, з.п	Код	Вид	Кількість позицій з замінами та інделями в екзонах №					Аміно-кислотні заміни
			2	3	4	5	6	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	MG685343.1	<i>A. hybridus</i>	-	-	-	-	-	-
2	MG685344.1	<i>A. hybridus</i>	-	-	-	-	-	-
3	MG685325.1	<i>A. hybridus</i>	-	-	-	-	-	-
4	MG685324.1	<i>A. hybridus</i>	-	-	-	-	-	-
5	MG685345.1	<i>A. hybridus</i>	-	-	-	-	-	-
6	MG685365.1	<i>A. quitensis</i>	-	-	-	-	-	-
7	MG685318.1	<i>A. caudatus</i>	-	-	-	-	-	-
8	MG685366.1	<i>A. quitensis</i>	-	-	-	-	-	-
9	MG685359.1	<i>A. powellii</i>	-	-	-	-	-	-
10	MG685302.1	<i>A. acutilobus</i>	-	-	-	-	-	-
11	MG685360.1	<i>A. powellii</i>	-	-	-	-	-	-
12	MG685317.1	<i>A. caudatus</i>	-	-	-	-	-	-

Продовження таблиці 3.2.17

13	MG685367.1	<i>A. retroflexus</i>	-	-	-	-	1	-
14	MG685389.1	<i>A. wrightii</i>	-	-	-	-	2	-
15	MG685390.1	<i>A. wrightii</i>	-	-	-	-	-	-
16	MG685368.1	<i>A. scariosus</i>	-	-	-	-	-	-
17	MG685333.1	<i>A. dubius</i>	-	3	1	1	1	1
18	MG685332.1	<i>A. dubius</i>	-	3	2	1	2	1
19	MG685355.1	<i>A. palmeri</i>	1	3	1	1	1	1
20	MG685354.1	<i>A. palmeri</i>	1	1	1	1	1	1
21	MG685388.1	<i>A. watsonii</i>	1	1	4	1	4	3
22	MG685303.1	<i>A. albus</i>	-	1	3	1	4	4
23	MG685356.1	<i>A. palmeri</i>	1	4	2	1	3	1
24	MG685304.1	<i>A. albus</i>	-	1	3	1	4	4
25	MG685320.1	<i>A. crassipes</i>	-	1	1	-	1	1
26	MG685309.1	<i>A. blitoides</i>	-	1	3	1	3	3
27	MG685308.1	<i>A. blitoides</i>	-	1	3	1	3	3
28	MG685321.1	<i>A. crassipes</i>	-	2	1	-	1	1
29	MG685349.1	<i>A. looseri</i>	-	2	1	-	1	1
30	MG685322.1	<i>A. crassipes</i>	-	2	1	-	2	1
31	MG685348.1	<i>A. kloosianus</i>	-	2	1	-	1	1
32	MG685358.1	<i>A. polygonoides</i>	1	2	1	-	1	1
33	MG685316.1	<i>A. cardenasianus</i>	-	2	1	-	2	1
34	MG685369.1	<i>A. sclerantoides</i>	-	1	4	1	2	4
35	MG685323.1	<i>A. crispus</i>	-	2	1	-	1	1
36	MG685374.1	<i>A. standleyanus</i>	-	2	1	-	1	1
37	MG685387.1	<i>A. vulgatissimus</i>	-	2	1	-	1	1
38	MG685386.1	<i>A. vulgatissimus</i>	-	2	1	-	1	1
39	MG685352.1	<i>A. muricatus</i>	-	2	1	-	1	1
40	MG685363.1	<i>A. pumilus</i>	-	1	2	-	5	1
41	MG685362.1	<i>A. pumilus</i>	-	1	2	-	5	1
42	MG685357.1	<i>A. persimilis</i>	-	2	1	-	1	1
43	MG685375.1	<i>A. tamaulipensis</i>	1	3	1	-	1	2
44	MG685385.1	<i>A. viridis</i>	-	2	2	-	1	1
45	MG685372.1	<i>A. squamulatus</i>	-	2	2	-	2	2
46	MG685353.1	<i>A. muricatus</i>	-	2	1	-	1	1
47	MG685311.1	<i>A. blitum</i>	-	3	1	-	2	2
48	MG685312.1	<i>A. blitum</i>	-	3	1	-	2	2
49	MG685310.1	<i>A. blitum</i>	-	3	1	-	2	2
50	MG685384.1	<i>A. viridis</i>	-	2	2	-	1	1
51	MG685383.1	<i>A. undulatus</i>	1	4	1	-	1	2
52	MG685373.1	<i>A. squamulatus</i>	-	2	2	-	2	2
53	MG685307.1	<i>A. australis</i>	-	1	2	-	3	2
54	MG685331.1	<i>A. deflexus</i>	-	2	1	-	2	1
55	MG685329.1	<i>A. deflexus</i>	-	2	1	-	1	1
56	MG685382.1	<i>A. undulatus</i>	1	4	1	-	1	2
57	MG685336.1	<i>A. floridanus</i>	-	1	1	1	4	1
58	MG685327.1	<i>A. cuspidifolius</i>	-	3	1	-	1	1
59	MG685347.1	<i>A. interruptus</i>	-	3	1	-	1	1
60	MG685314.1	<i>A. californicus</i>	-	2	3	1	3	3
61	MG685335.1	<i>A. fimbriatus</i>	-	2	3	1	3	3
62	MG685334.1	<i>A. fimbriatus</i>	-	2	3	1	3	3
63	MG685380.1	<i>A. tuberculatus</i>	-	1	3	-	6	2
64	MG685346.1	<i>A. induratus</i>	-	3	1	-	3	2

Продовження таблиці 3.2.17

65	MG685341.1	<i>A. greggii</i>	-	1	1	1	4	1
66	MG685361.1	<i>A. praetermissus</i>	-	3	1	-	1	1
67	MG685328.1	<i>A. cuspidifolius</i>	-	3	1	-	1	1
68	MG685381.1	<i>A. tuberculatus</i>	-	2	3	1	3	2
69	MG685326.1	<i>A. cuspidifolius</i>	-	4	1	-	2	2
70	MG685313.1	<i>A. blitum</i>	-	3	2	1	2	2
71	MG685342.1	<i>A. greggii</i>	-	1	1	3	4	1
72	MG685301.1	<i>A. acanthochiton</i>	-	1	1	-	4	1
73	MG685351.1	<i>A. mitchellii</i>	-	4	1	-	2	2
74	MG685371.1	<i>A. spinosus</i>	-	3	2	1	4	2
75	MG685370.1	<i>A. spinosus</i>	-	3	2	1	4	2
76	MG685306.1	<i>A. australis</i>	-	1	2	-	3	2
77	MG685377.1	<i>A. thunbergii</i>	-	3	2	-	2	1
78	MG685376.1	<i>A. thunbergii</i>	-	3	2	-	2	1
79	MG685319.1	<i>A. clementii</i>	-	3	1	-	1	1
80	MG685340.1	<i>A. graecizans</i>	-	4	1	-	1	1
81	MG685330.1	<i>A. deflexus</i>	-	2	1	-	2	1
82	MG685337.1	<i>A. graecizans</i>	1	4	2	-	2	1
83	MG685315.1	<i>A. cannabinus</i>	-	1	2	-	3	2
84	MG685350.1	<i>A. macrocarpus</i>	-	4	2	-	2	3
85	MG685379.1	<i>A. tricolor</i>	-	4	1	1	2	2
86	MG685378.1	<i>A. tricolor</i>	-	4	1	1	2	2
87	MG685392.1	<i>A. anderssonii</i>	-	2	1	-	1	1
88	MG685395.1	<i>A. standleyanus</i>	-	2	1	-	1	1
89	MG685305.1	<i>A. arenicola</i>	-	2	1	1	5	2
90	MG685398.1	<i>A. rhombeus</i>	-	3	1	-	1	1
91	MG685397.1	<i>A. centralis</i>	-	4	2	-	2	2

Не виявлено також інделів в екзонах, а деякі з точкових мутацій є спільними для більшості послідовностей. Кодуюча послідовність традиційних зернових видів *A. hypochondriacus*, *A. hybridus* і *A. caudatus*, а також видів *A. quitensis*, *A. powellii*, *A. acutilobus*, *A. retroflexus*, *A. wrightii* та *A. scariosus* є практично ідентичною в межах екзонів 2-6 і не несе жодної амінокислотної зміни.

Більшість проаналізованих послідовностей диких видів мають однакові дві заміни в екзоні 3 (іноді лише першу з них) та одну заміну в екзоні 4, чим відрізняються від послідовностей зернових видів (рис. 3.2.50). Інші заміни здебільшого є видоспецифічними.

```

CDS:granule bound st 138 ~~~~~ F Q V G N R T E
Query 560 AGCATTTTGGACAAATTATAATGATATCATTGCAGTCCAAAGTAGGAAACA GAAC TGAG 619
Sbjct 241 .A.....TG.....TC.....G.T..... 300
CDS:granule-bound st 28 ~~~~~ F Q V G D R T E

CDS:granule bound st 146 T V R Y F H T Y K R G V D R I F V D H P
Query 620 ACAGTGC GTTACTCCACACCTACAAGCGAGGGGTTGATCGTATTTTCGTTGATCATCCA 679
Sbjct 301 ..... 360
CDS:granule-bound st 36 T V R Y F H T Y K R G V D R I F V D H P

CDS:granule bound st 166 L F L A R
Query 680 CTTTCCTTGC AAGGTAACAATAGTTTT--GCATAATCAAAATGG--TTCATTCTAT 734
Sbjct 361 .....C..C.NNN.....N.GT..N..... 420
CDS:granule-bound st 56 L F L A R

CDS:granule bound st 735 GTCATTCATTTTAATGATTTGAAGCTCTGA-TTTCTG-----TTGTGTGA----- 779
Query 421 .....G..A.....NN.....NNNNNNN.....NNNNNN 480
Sbjct 421 .....G..A.....NN.....NNNNNNN.....NNNNNN 480
CDS:granule-bound st 171 ~~~~~ V W G I T G S K L Y S P K A G A D
Query 780 ---TAAGGTGTGGGGGATAACCGGATCCAACCTGACCGTCCCTAAGGCTGGAGCGGACT 835
Sbjct 481 NNNN.....T..... 540
CDS:granule-bound st 61 ~~~~~ V W G I T G S K L Y S P K A G A D

```

Рис. 3.2.50. Заміни, що відрізняють більшість диких видів від зернових

Повернемося до вирівнювання всіх послідовностей у BLAST. Екзон 2 (позиції 426-506) має 5 поліморфізмів на 81 нуклеотид, екзон 3 (позиції 633-731) – 15 замін на 99 нуклеотидів, екзон 4 (позиції 845-934) – 13 замін на 90 нуклеотидів, екзон 5 (позиції 1340-1403) – 9 замін на 64 нуклеотиди, екзон 6 (позиції 1532-1632) – 21 заміна на 101 нуклеотид. Таким чином з проаналізованих екзонів другий є найбільш консервативним, а шостий – найбільш поліморфним.

ПЛР *in silico*. Моделювання ПЛР включає розробку відповідних праймерів, розрахунок часу і температури для кожного етапу реакції.

Залежно від мети проведення ПЛР відрізняються довжина і локалізація бажаних продуктів реакції. Для виявлення наявності гена довжина амплікона становить до тисячі пар нуклеотидів, місця гібридизації праймерів при цьому розміщуються довільно, як в кодуючих ділянках, так і в інтронах.

Для визначення рівня експресії гена амплікон повинен мати довжину 100-200 пар нуклеотидів, при цьому місця гібридизації праймерів обов'язково знаходяться в межах кодуючої ділянки.

Оскільки у проаналізованих послідовностях диких видів інтрони містять багато позицій з невизначеними нуклеотидами а також пропусків, записаних як N, використання їх для розробки праймерів незручне. Екзони ж навпаки дуже подібні, тому для розробки праймерів використано сіквенс АВ456685.1 виду *A. cruentus*, який має найбільшу довжину і крім повної послідовності гена містить також одну фланкуючу ділянку.

Оскільки ген значно довший, ніж необхідний нам фрагмент, маємо достатньо широкі можливості для вибору праймерів. Що до екзонів, довжина кожного становить близько 100 пар нуклеотидів, що відповідає необхідній довжині амплікона для Real-time ПЛР.

Знайдено 5 пар праймерів, серед яких обрано одну з найкращою якістю (рис. 3.2.51), у якої всі показники знаходяться в межах норми.

Обрані такі праймери:

прямий: 5' - ATGTGCTTCAGGCAGCTTTGGA-3' ;

зворотній 5' - CCACTGGTAGACCAACTTCTGCTT-3' .

Запропоновані нами умови ампліфікації такі:

1 цикл – 95 °C – 5 хв;

30 циклів: 95 °C – 30 с, 59 °C – 60 с, 72 °C – 30 с;

Фінальна елонгація – 72 °C – 5 хв.

Довжина очікуваного продукту ампліфікації становить 950 п.н.

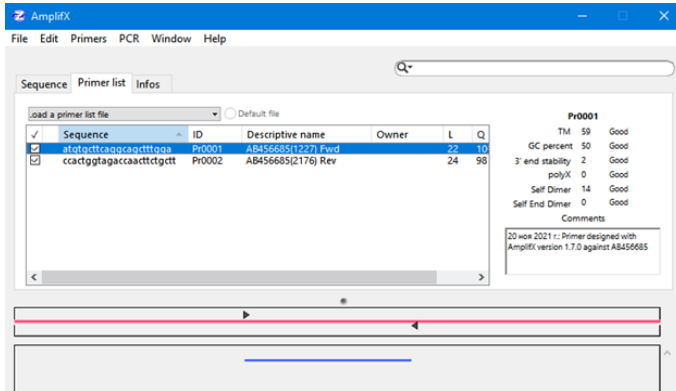


Рис. 3..2.51. Моделування ПІР в AmpliX для розробленої пари праймерів до гену *Waxy* амаранту

Дизайн праймерів для визначення рівня експресії та розрахунок параметрів для ампліфікації проведено аналогічно, але використано лише кодуючу послідовність. Пошук за довжиною амплікона дав нам 7 пар праймерів (рис 3.2.52), серед яких обрано одну з найкращими показниками якості.

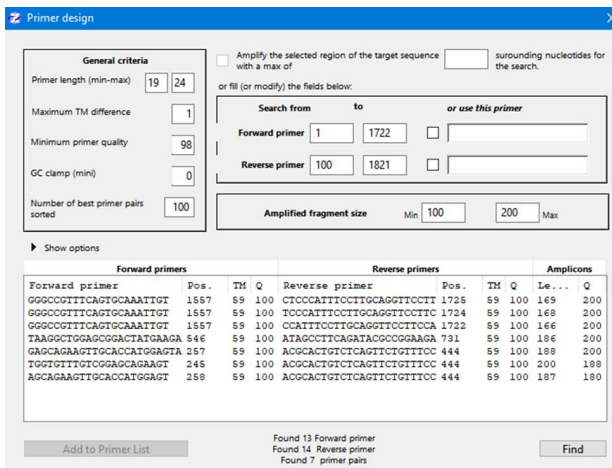


Рис. 3.2.52. Результати пошуку праймерів для визначення рівня експресії гену *Waxy* у амаранту

Обрані такі праймери:

прямий: 5'-GGGCCGTTTCAGTGC AAAATTGT-3';

зворотній 5'-CTCCCATTTTCCTTGCAGGTTTCCTT-3'.

Ампліфікація проводиться за таких умов:

1 цикл – 95 °C – 5 хв;

30 циклів: 95 °C – 30 с, 59 °C – 15 с, 72 °C – 30 с;

Фінальна елонгація – 72 °C – 5 хв.

Довжина очікуваного продукту ампліфікації становить 169 п.н.

Місця гібридизації праймерів показані на рис. 3.2.53.

```
1081 ctattctatg aaaagatgcc aagcatttaa accaaactga agtgtgcaag tgtcctacc
1141 aagttcaacc gaaacggttt gtttagttaa agtgaagagt ctgagcaaca aaggtattgg
1201 ctgaaatgta actaagtta cataatatgt gcttcaagca gctttggagg caccaagagt
1261 tttgaatttc aacaacaatc cgaacttctc tggaccatag gtaaaacaaa ttctataat
1321 ggcatatag atttggtttt ttgttgcac attcaagcac ttctctttgc aatgacgccc
1381 aagtagatgt acctcatatgt gatatatttg tacagatgaa aagtgtgttt tcattgccaa
1441 tgactggcat actgctcttc ttccggcta tctgaaggct atctaccaac caaaggatag
1501 ctataataat gccaaagtga gccttctaatt cttcaccta cgaaaatttt cttggtctg
1561 gtaccttaaa gttaatgcta tataattgaa atttcaggtt gctttctgca ttcaacaat
1621 tgtatataca ggaagatttg ccttggcga ctaccaccgt ctcatcttc ccgaggattg
1681 gaggccagtt ttgaattta tggatggta aagtatcttc ttactctcaa acatataat
1741 caataggatg gaggagtata aattgatcag ttatgtttta caggtatcac agaccaata
1801 agggaggaa aatcaactgg atgaaagcag gtattttaca atcacaccgt gtatgaaactg
1861 tgagccccta ttatgctcaa gaacttata caggagttga gaggagttgg gagctcgag
1921 atgtagtctg acagactggt gtactggta tagtcaatgg tatggatgag caagaatgga
1981 atccaataac tgacaagtac attggtatta atttcaatat aacaactgta agtaagattt
2041 taacaacag ttcttataa gtgaaagac atcttaaaag ttgctaatat aagtgttat
2101 tactcccttt tacaggttat gactgcaag ccaattataa aggaagccct acaagcagaa
2161 atttgtctac cartgtagag gaatatccct ttaattggat ttataggaaag gcttgaagag
2221 caaaaaggtt ctgacattct tgcagaagca attcctcgtt tcatacaagg aacgctcag
2281 atttgttttc ttgtaagacc aattcttacc attataaaaa aacctatgtt ctgaagagaa
2341 gcaattacac attatctggt tctacatgta tgggtacca gtacaacctt ttctcatgat
2401 tttttttttt ctgggaataa gggaaacgga aaagaggtaa tggagaacaa gattggacag
2461 ctggaaatac tctaccctga aaagccgaga ggggtgcaa aattcaactc tccttagct
2521 catatgattg tagtgggtgc cgatttcatg ttaattctca gcagatttga gccpttggg
2581 ttaattcaac tctattcgat gcgttatgga actgtatgta acagttaat ggagtaaat
2641 ctcaataac tgattattct tcttaataca ttaagtggat cacttaccac acacatact
2701 acctaggtc ctgtggtagc ctccactggt ggacttgcg acacagttaa ggaaggatag
2761 accggattcc atatggcccg tttaactgca aatgtaatca tcatctgaaa ccaaaaaaca
2821 ttaattcaag ctacaggtta tttaaaattc agattcttgt acccttcaaa ctgacattta
2881 ttttcaattg tgaatcagtg tgacatggta gatcctgctg atatatcagc tctcgaaca
2941 acagtgcata gggcactaac aacctacaac tctccagcta tggagaaat ggtcattaac
3001 tgtatgacac aagatttctc atggaaagta cgctaaacta cgagagctcc aaagtataat
3061 acgcctgaa catcttcat taaactcta attcatcaa ttaattttat ttcaaacag
3121 gaaactgcaa ggaatggga ggaactgctg ctaagcctag gggtagctgg aagcagcca
3181 gattcgaag ggaaccgaaag tattctcta gtaccgaga acattgcaac tcctaaact
```

Рис. 3.2.53. Місця гібридизації праймерів для ампліфікації ділянки (позначено зеленим) та для визначення рівня експресії (позначено жовтим) гена *Waxy* у амаранту

Як видно з рис. 3.2.53, місця гібридизації праймерів для визначення рівня експресії розірвані і знаходяться одночасно у двох екзонах. Це пов'язано з тим, що така реакція проводиться лише після виділення РНК і проведення зворотної транскрипції, коли залишається лише кодуюча ділянка (RT-PCR).

Отже, не зважаючи на широкий діапазон вибору місць гібридизації, більшість знайдених праймерів мали такі недоліки, як можливість утворення шпильок та димерів. Щоб уникнути їх, довелося вибирати пари, у яких через різну довжину олігонуклеотидів дещо відрізнялась температура плавлення. Тому необхідна експериментальна валідація праймерів та уточнення режимів проведення реакції.

Побудова філогенетичного дерева. Розрахунок генетичних дистанцій і побудова філогенетичного дерева видів амаранту проведено в програмі MEGA-X за методом найближчого сусіда.

За результатами кластерного аналізу (рис. 3.2.54) виокремлено 5 великих кластерів. Всі послідовності зернових видів амаранту належать першому кластеру. Їх філогенетичну близькість можна було припустити ще на етапі вирівнювання, оскільки їх кодуюча послідовність була майже ідентичною.

Послідовності видів *A. pumilus*, *A. anderssonii* і *A. polygonoides* можна віднести до двох окремих невеликих кластерів, разом з тим вони достатньо близькі до кластерів 2 і 3.

Генетичні дистанції Тамура-Неї між послідовностями розраховані в програмі MEGA. Вони незначні і не перевищують 0,028. Середнє значення становить 0,015. Генетичні дистанції між зерновими видами коливаються в межах 0-0,008, що збігається з гіпотезою походження їх від спільного попередника.

Отже, частина точкових мутацій є спільною для багатьох видів, особливо тих, що мають однакове географічне поширення. Інші ж є видоспецифічними. Саме до таких мутацій належить утворення стоп-кодонів (нонсенс-мутації), що зумовлюють воскоподібний перисперм у зернових видів. Це свідчить, що всі вони виникли незалежно вже після видової дивергенції, тому ймовірність

3.2.9. Біоінформаційний аналіз гена гамма-токоферол метилтрансферази у амаранту.

Виробництво олії, не зважаючи на порівняно невисокий її вихід (3-6 % від маси зерна), є важливим напрямом переробки амаранту. Амарантова олія користується попитом як харчова добавка, інгредієнт лікарських та косметичних засобів. Її лікувальні властивості забезпечуються збалансованим складом жирних кислот та наявністю сквалєну, а значний вміст токоферолів надає їй високу стійкість до окислення і, отже – здатність до тривалого зберігання.

Біосинтез токоферолів у рослин контролюється трьома групами ферментів. Значне варіювання їх складу залежно від виду та сорту амаранту може бути викликано зміною рівня експресії відповідних генів через мутації кодуючих або регуляторних ділянок.

Фермент гамма-токоферол метилтрансфераза (G-TMT) діє останнім і синтезує α - і β -токоферол з γ - і δ -форм відповідно. Даний ген консервативний, у багатьох культур наявні два його паралоги, нелетальні мутації яких, такі як *tph2* у соняшнику, можуть значно змінювати токоферольний профіль олії.

На даний момент доступні секвеновані геноми зернових видів *Amaranthus hypochondriacus* та *A. cruentus*. Але рівень деталізації їх значно нижче, ніж у провідних сільськогосподарських культур. Окремі гени в них не визначено.

До недавнього часу в базах даних не було представлено жодної послідовності гена *G-TMT* у амаранту. Лише у червні 2023 р. з'явилися автоматизовано передбачені послідовності у хромосомах 1 і 3 виду *A. tricolor*, в яких відсутній поділ кодуючої послідовності на окремі екзони. Але даний вид має здебільшого овочевий напрям використання. Для зернових видів, продукція яких є сировиною для виробництва олії, послідовності багатьох генів, що впливають на її склад досі не визначено.

Значна перевага амарантової олії полягає в тому, що вона має високу стійкість до окислення. При тривалому зберіганні спостерігаються лише

незначні зміни жирнокислотного складу (Baraniak J., Kania-Dobrowolska M., 2022).

Олія амаранту – світла або червоно-коричнева прозора рідина, текуча при низьких температурах, з тонким, приємним ароматом і смаком, що надає їй універсальність використання. Амарантова олія має кислотне число 0,5-2, йодне число 100-115 і число омилення 182-190. У її складі 20-27 % насичених жирних кислот, 18-25 % мононенасичених жирних кислот, 45-55 % поліненасичених жирних кислот, а також 0,3-0,4 % суміші токоферолів, 0,3-0,4 % фітостеролів, 4-6 % сквалену (Khamar R., Jasrai Y.T., 2014).

Таким чином, амарантова олія містить в середньому близько 76 % ненасичених жирних кислот і нагадує олію з насіння бавовнику або з рисових висівок. Вміст основних жирних кислот в олії амаранта становить: лінолевої – 37–62 %, олеїнової – 19–35 %, пальмітинової – 12–25 % і стеаринової – 2–25 % (Гопцій Т.І. та ін., 2018). За вмістом незамінних жирних кислот сорти амаранта значно різняться між собою.

Загальний вміст токолінів в амарантовій олії та їх склад варіюють залежно від виду, сорту, зони і умов вирощування, способу аналізування та екстрагування. Загальний вміст токолінів за результатами аналізу 21 зразка коливався від 31,5 до 78,3 мг/кг з середнім значенням 49,4 мг/кг (за базової вологості 10 %) (Viduranga Y. Waisundara, 2020). Дослідження впливу норми добрив показували вміст токолінів від 48,6 до 79,9 мг/кг в (перерахунку на суху речовину). З додатковим варіюванням методів екстракції вміст токоферолів у культурних та диких формах *A. caudatus* становив (мг/кг в перерахунку на суху речовину): 12,5-47,84 α -токоферолу (α -Т), 19,55-41,56 β -токоферолу (β -Т), 0,6-4,99 γ -токоферолу (γ -Т) і 2,1-48,79 δ -токоферолу (δ -Т). При надкритичних параметрах екстракції вміст токоферолів в насінні становив 2,37-9,79 α -Т, 82,42-211,8 β -Т, 12,36-57,07 γ -Т і 14,89-38,59 δ -Т. Загальний вміст токоферолів в амарантовій олії коливається від 656,8 до 2588 мг/кг (Viduranga Y. Waisundara, 2020).

Олія амаранту є чудовим джерелом серії омега жирних кислот. Вона цінується за стабільність як при високій, так і при низькій температурі. Комерційне використання олії амаранту включає продукти харчування, косметику, шампуні та проміжні продукти для виробництва мастильних матеріалів, ліків, гум, хімічних речовини, ароматичних та поверхнево-активних речовини.

Додавання амарантової олії в їжу сприяє зниженню артеріального тиску, регулює ліпідний профіль, має антиоксидантну та гепатопротекторну дію. Існують відомості, що амарантову олію можна використовувати для нормалізації рівня глюкози в крові (Moszak M. et al, 2018). Хоча амарант і є цінною культурою за вмістом поживних речовин, вона не доступна для багатьох споживачів через високу вартість. Так само, значна ціна амарантової олії ускладнює її довгострокове вживання для звичайного споживача.

Сьогодні, завдяки популяризації здорового способу життя та піклування про красу, споживачі все частіше обирають здорову дієту, використовуючи корисні для здоров'я продукти. Амарантова олія, як багате джерело ненасичених жирних кислот, токоферолів і поліфенолів, може бути чудовим прикладом такого продукту. Крім того, екстракти, отримані з амаранту в період початку цвітіння можуть бути цінним джерелом антиоксидантів, які можна використовувати для виробництва продуктів харчування (Karamas M. et al., 2019).

Завдяки багатим поживним властивостям деякі препарати амаранту використовуються в косметичній промисловості. Амарантова олія містить велику кількість ненасичених жирних кислот, токоферолів, фітостеролів та сквалену. Ці сполуки корисні для волосся і при захворюваннях шкіри. Олію амаранту можна використовувати в догляді за всіма типами шкіри. Вона добре зволожує, заспокоює подразнення, прискорює загоєння ран, має антибактеріальні властивості. Забезпечує живильний ефект шкіри та запобігає старінню. Сприяє регенерації, зміцнює епідерміс і діє як антиоксидант.

Олія насіння амаранту в основному використовується в кремах і лосьйонах для шкіри, а також як інгредієнт в шампунях і гелях для душу. Амарантова олія як натуральне, багате джерело токоферолів, захищає волосся від шкідливого впливу сонячних променів, є ефективним засобом вирішення проблем, пов'язаних з жирністю волосся, зміцнює його, захищає від надмірного випадіння. Крім того, олія також використовується в косметичних клініках для масажу тіла, ванн і релаксаційних процедур.

Вітамін Е був відкритий в 1922 році в зеленому листі овочів Гербертом Евансом та Кетрін Бішоп. Оскільки він підтримує фертильність, ця речовина отримала назву токоферол, що походить від грецьких слів *tokos* (пологи) і *phero* (приносити). Закінчення *-ol* було додано, щоб вказати спиртові властивості цієї молекули. У 1936 році було виявлено, що вітамін Е міститься в олії зародків пшениці. Через два роки він був вперше синтезований хімічно.

Національна дослідницька рада США профінансувала дослідження щодо дефіциту вітаміну Е, на підставі яких його було визнано життєво необхідним. Вітамін Е став відомим як незамінна, жиророзчинна поживна речовина, що діє як антиоксидант в організмі людини і яку організм не може виробляти самостійно, тому має отримувати з продуктами харчування.

З моменту з'ясування хімічної структури вітаміну Е в 1938 році Фенгольцом і синтезу α -токоферолу Каррером того ж року, на цей клас хімічних сполук була спрямована особлива увага. В даний час вітамін Е є загальним терміном для всіх токоферолів та їх похідних, що мають подібну біологічну активність.

У природі виявлено вісім речовин з активністю вітаміну Е: α -, β -, γ - і δ -токоферолі та відповідні їм токотрієноли. Вони структурно подібні до токоферолів, за винятком того, що мають три подвійних зв'язки всередині їх фітольного ланцюга. Всі вони мають хроманольне кільце, з'єднане з фітольним ланцюгом. Всі токоферолі і токотрієноли поділені на 4 форми, що відрізняються числом метильних груп на хроманольному кільці. Структура всіх форм токоферолів і токотрієнолів наведена на рис 3.2.55.

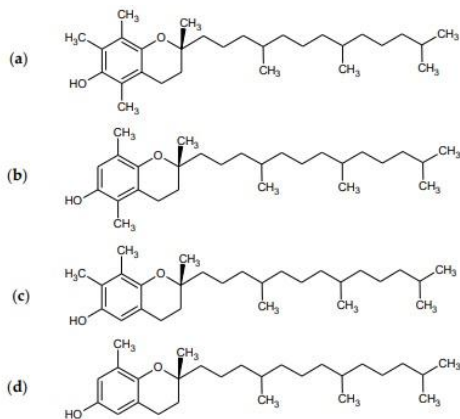


Рис. 3.2.55. Структурні формули токоферолів: а – α -токоферол, б – β -токоферол, с – γ -токоферол, д – δ -токоферол

Токофероли становлять більшість токолів у найбільш розповсюджених оліях. Але токотрієноли переважають у пальмовій, рисовій, виноградній та ячмінній оліях. Вміст токотрієнолів в амарантовій олії незначний, але більший, ніж в оливковій, соєвій та арахісовій оліях (Viduranga Y. Waisundara, 2020).

Токофероли є важливими антиоксидантами, що захищають від окислення як клітини *in vivo*, так і олії та продукти на їх основі *in vitro* (Hunter S.C., Cahoon E.V., 2007). Антиоксидантні властивості конкретних токоферолів в обох випадках визначає їх хімічна структура. Відносна біологічна активність токоферолів *in vivo* оцінюється як 100% для α -Т, 15-27% для β -Т, 3-20% для γ -Т і 0,3-2% для δ -Т (Chow S.K., 2020). Однак існує розбіжність в поглядах на їх відносну ефективність *in vitro* (Kamal-Eldin A., Appelqvist L.A., 1996), хоча загально визнано що α -Т виявляє кращу антиоксидантну активність в оліях при менших концентраціях, але при вищих концентраціях γ -Т є більш активним антиоксидантом (Seppanen C.M. et al, 2010).

Біосинтез токоферолів у рослинах (рис. 3.2.56) відбувається у пластидах, але ферменти, що беруть у ньому участь, кодуються ядерними генами. Цей

процес досить добре вивчено на прикладі соняшнику. Переважно α -токоферольний профіль у фізіологічно зрілому насінні соняшнику дикого типу формується під дією двох ферментів в процесі його розвитку. Це 2-метил-6-фітил-1,4-бензохінон / 2-метил-6-соланіл-1,4-бензохінон метилтрансфераза (MPBQ/MSBQ-MT) та γ -токоферол метилтрансфераза (γ -TMT) (Bergmuller E. et al, 2003; Van Eenennaam A.L. et al., 2003).

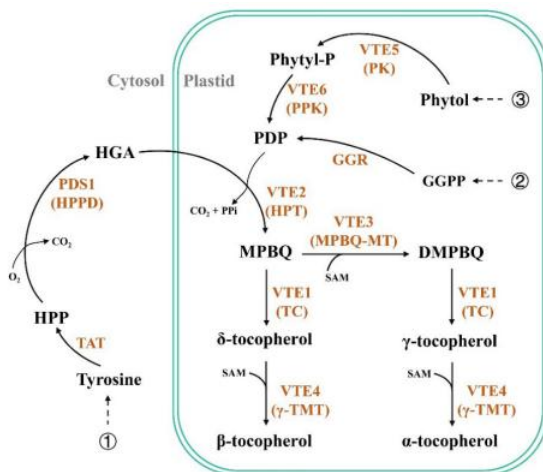


Рис. 3.2.56. Спрощена схема біосинтезу токоферолів в рослинах

Метилування MPBQ ферментом MPBQ/MSBQ-MT створює DMPBQ – субстрат для синтезу γ -Т токоферол-циклазою (ТС) (Kanwischer M. et al., 2005; Cheng Z. et al., 2003). Отже, мутації MPBQ/MSBQ-MT порушують ланцюг перетворень MPBQ→DMPBQ→ γ -Т→ α -Т і спрямовують його шляхом MPBQ→ δ -Т→ β -Т. Метилування δ -Т і γ -Т ферментом γ -TMT призводить до утворення β -Т і α -Т відповідно. Таким чином, мутації γ -TMT порушують синтез β -Т і α -Т, підвищуючи вміст δ -Т і γ -Т, співвідношення яких залежить від активності MPBQ/MSBQ-MT на попередньому етапі (Shintani D.K. et al., 2002; Shintani D.K., DellaPenna D., 1998; Tang S. et al., 2006). Нульові мутації ТС порушують ланцюги перетворень MPBQ→ δ -Т та DMPBQ→ γ -Т і є летальними

у арабідопсису (*Arabidopsis*) (Porfirova S. et al., 2002). В той же час нелетальні мутації ТС додатково впливають на накопичення токоферолів (Kanwischer M. et al., 2005). Нульові мутації *MPBQ/MSBQ-MT*, крім перенаправлення шляху біосинтезу токоферолів і зміни їх складу, порушують також біосинтез пластохінону (PQ) і є летальними для сходів арабідопсису (Cheng Z. et al., 2003).

Нелетальні мутації ($m=Tph1$ і $g=Tph2$) порушують синтез α -Т і призводять до появи нових токоферольних профілів в олії соняшнику, переважно підвищуючи вміст β -Т і γ -Т (Demurin Y. et al., 1996; Van Eenennaam A.L. et al., 2003). Функції, порушені мутаціями m і g не ідентифіковано. Однак, їх фенотипові прояви характерні для мутацій *MPBQ/MSBQ-MT* і γ -*TMT* відповідно. Мутація m у соняшнику частково порушує синтез α -Т, підвищуючи вміст β -Т і δ -Т. Вона викликана вставкою ретротранспозона довжиною 5,2 тис. п.н. в екзон 1 гена *MT-1* (одного з двох паралогів *MPBQ/MSBQ-MT*) (Tang S. et al., 2006). Таким чином в мутантних гомозиготах транскрипція *MT-1* не відбувається (Demurin Y., 1993). Мутація g гена γ -*TMT* порушує синтез α -Т і значно підвищує вміст γ -Т. Олія мутантних за даним геном гомозигот соняшнику містить більше 90 % γ -Т і менше 10 % α -Т, тоді як олія дикого типу – навпаки. Менш вивченою, ніж дві попередніх, є мутація d гена *MT-2*.

У соняшнику ідентифіковано 2 паралоги і 5 гаплотипів гена γ -*TMT* (Hass C.G. et al., 2006). Обидва паралоги співвідносяться з мутацією *Tph2*. Хоча вона зменшує експресію даного гена, в послідовності не знайдено жодних поліморфізмів, що відповідали б за високий вміст γ -Т. Це свідчить, що причиною можуть бути зміни в регуляторних ділянках.

Пошук послідовностей ДНК, що відповідають гену γ -токоферол метилтрансферази у амаранту. При використанні у якості пошукового запиту в бібліотеці Nucleotide повної назви «*gamma-tocopherol methyltransferase*» отримано некоректні результати у вигляді повних послідовностей хромосом. Тому проведено пошук за скороченою назвою «*G-TMT*». Для амаранту не

знайдено жодного результату. Це спонукало нас до пошуку в повногеномних послідовностях, які на даний момент секвеновані у видів *Amaranthus hypochondriacus* та *A. cruentus*.

Хоча класичним модельним об'єктом є арабідопсис, зважаючи на достатньо глибоке вивчення даного гена у соняшнику, саме його послідовність використано як базову для пошуку. За запитом «*gamma-tocopherol methyltransferase Helianthus annuus*» знайдено 11 повних послідовностей гена та одну, що містить лише CDS, при цьому жодної з них не було знайдено без уточнення культури. Оскільки інтрони у соняшнику в даному випадку нас не цікавлять, для зручності саме кодуючу послідовність EF495161.1 у позиціях 68-1012 взято у якості базової.

Результати пошуку в повному геномі (рис. 3.2.57) показують значне співпадіння в хромосомах 3 та 4. Отже, у амаранту, як і у соняшнику, наявні два паралоги даного гена. У вирівнюванні першого результату з найбільшим співпадінням знайдено 6 фрагментів з низьким значенням E-value (рис. 3.2.58), які збігаються за напрямом з базовою послідовністю і майже повністю перекриваються з нею починаючи з позиції 155. Ймовірно, ген у амаранту має 6 екзонів.

The screenshot shows a BLAST search interface. The search parameters are as follows:

- Database: genomic/117272/GCA_019425755.1
- Query ID: EF495161.1
- Description: Helianthus annuus gamma-tocopherol methyltransferase
- Molecule type: nucleic acid
- Query Length: 945

The results section is titled "Sequences producing significant alignments" and shows a table with the following columns: Description, Max Score, Total Score, Query Cover, E value, Per. Ident, Acc. Len, and Accession. The table contains five entries, all with E values of 0.39.

Description	Max Score	Total Score	Query Cover	E value	Per. Ident	Acc. Len	Accession
Amaranthus hybridus subsp. cruentus cultivar Arusha chromosome 4 whole genome shotgun sequence	123	8007	96%	2e-26	73.91%	26228334	CM033454.1
Amaranthus cruentus cultivar Arusha chromosome 4 whole genome shotgun sequence	123	8007	96%	2e-26	73.91%	26228334	JAGNP010000015.1
Amaranthus hybridus subsp. cruentus cultivar Arusha chromosome 3 whole genome shotgun sequence	112	8825	96%	4e-23	69.44%	27684484	CM033453.1
Amaranthus cruentus cultivar Arusha chromosome 3 whole genome shotgun sequence	112	8825	96%	4e-23	69.44%	27684484	JAGNP010000002.1
Amaranthus hybridus subsp. cruentus cultivar Arusha chromosome 12 whole genome shotgun sequence	39.6	5696	83%	0.39	83.33%	21701286	CM033462.1

Рис. 3.2.57. Результати пошуку послідовностей гену-кандидату *G-TMT* в геномі виду *A. cruentus*

Download ▾ GenBank Graphics Sort by: E value ▾ Next

Amaranthus hybridus subsp. cruentus cultivar Arusha chromosome 4, whole genome shotgun sequence
 Sequence ID: [CM033454.1](#) Length: 26228334 Number of Matches: 256

Range 1: 17131777 to 17131937 [GenBank](#) [Graphics](#) ▾ Next Match ▲ Previous Match

Score	Expect	Identities	Gaps	Strand
123 bits(77)	2e-26	119/161(74%)	0/161(0%)	Plus/Plus

```

Query 338      AAGAAACCTAA AACCATAGTTGATGTCGGGTGGTATAGGAGGTAGTTC AAGGTATCTA 397
Sbjct 17131777 AAAAAGCCAAA AAAATGTAGTAGATGTTGGATGTGGGATAGGGGAAGCTCAAGATACATA 17131836
Query 398      GCAAGAAAAATACGGAGCCGAATGCTACCGGAATCACCTCAGCCCTGTGCAAGCTGAGAGA 457
Sbjct 17131837 GCAAAACAAGTATGGAGCTACATGTC AAGGAATCAGTTGAGTCTTAAGCAAGCCCAAAGA 17131896
Query 458      GCTAATGCCCTTGCTCGGGCCAAAGGGTTGGCCGATAAGGT 498
Sbjct 17131897 GCACAAGCTCTTGCTGCTGCTCAAGGCTTAGCTGATAAAGT 17131937
  
```

Range 2: 17133420 to 17133630 [GenBank](#) [Graphics](#) ▾ Next Match ▲ Previous Match ▲ First Match

Score	Expect	Identities	Gaps	Strand
120 bits(75)	2e-25	143/211(68%)	0/211(0%)	Plus/Plus

```

Query 596      CTTAAGTTTGTAGTGAAGTGAAGTGGCTGGCCCGGAGCTACCATATCATAGTT 655
Sbjct 17133420 CTTTAGTTTGTACTGAATTTGGCTCAGTTGACAGCTCCTGGTGCCACGAATCATACTAGTG 17133479
  
```

Рис. 3.2.58. Вирівнювання фрагментів ДНК амаранту з послідовністю EF495161.1 в BLAST

Після копіювання фрагменту хромосоми 4 у межах 17130001-17135500 (з незначним запасом з обох сторін) відмічено знайдені ділянки. Уточнено позиції екзонів з урахуванням того, що інтрони майже завжди починаються нуклеотидами GT і закінчуються на AG, а екзон 1 повинен починатись з кодону ATG. При цьому між екзонами можуть виникати розриви або перекриття. Щоб визначити дійсні положення екзонів їх почергово складено в BioEdit, переводячи в амінокислотні послідовності і порівнюючи з базовою. Оскільки у вирівнюванні співпадає стоп-кодон TAA, можна з великою ймовірністю припустити, що кінець CDS відомий, тому складання починається з екзона б (рис. 3.2.59).

Аналогічно нами було зібрано повну послідовність. Для визначення початку послідовності обрано найближчий кодон ATG, який не зсуває рамку читування. Ген-кандидат у хромосомі 3 знайдено за таким же алгоритмом.

Оскільки види амаранту генетично близькі між собою, у геномі *A. hypochondriacus* пошук проводився на основі вже знайдених послідовностей

A. cruentus у відповідних за номером хромосомах. Виявилося, що у *A. hypochondriacus* секвеновано комплементарний ланцюг. Це зрозуміло з різних напрямків нумерації послідовностей (рис. 3.2.60).

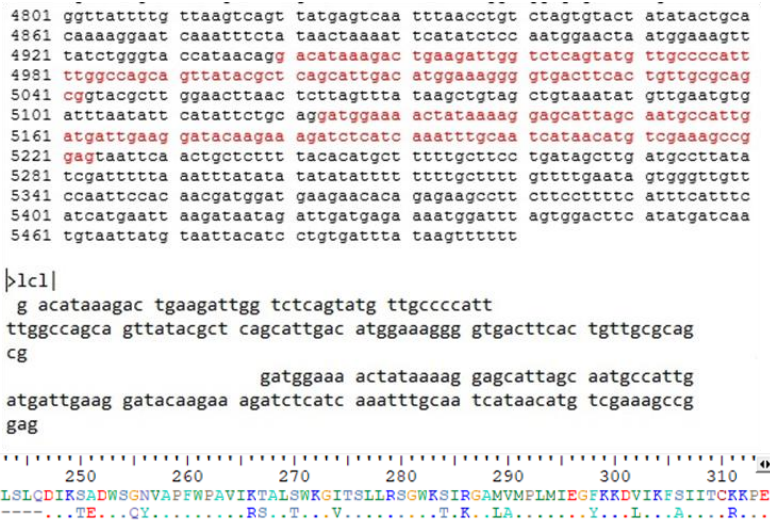


Рис. 3.2.59. Складання екзонів 5-6 послідовності гену-кандидату *G-TMT* амаранту



Рис. 3.2.60. Вирівнювання екзонів гену-кандидату *G-TMT* у хромосомі 3 виду *A. hypochondriacus*

При цьому програма BLAST автоматично приводить послідовність, за якою ведеться пошук, до відповідного вигляду. Уточнення позицій екзонів генів-кандидатів проводилося аналогічно, враховуючи розміщення їх на комплементарному ланцюзі. Для наступного їх вирівнювання використана функція Reverse complement в BioEdit.

Пошук подібних послідовностей на основі однієї з передбачених (в даному випадку це послідовність у хромосомі 3 виду *A. cruentus*) показав майже повне співпадіння з двома паралогами у *A. tricolor*, а також з послідовностями буряка, лободи та шпинату (рис. 3.2.61), які хоч і не відносяться до родини *Amaranthaceae*, але є достатньо близькими родичами (Гопцій Т.І. та ін., 2018). Послідовності гену-кандидату *G-TMT* у виду *A. tricolor* передбачені автоматично і CDS не поділена на екзони, а повний геном цього виду знаходиться на етапі складання. При цьому вони довші, ніж знайдені нами у інших видів амаранту, оскільки починаються з більш раннього кодону АТГ. Уточнення позиції початку гена у послідовностях видів *A. cruentus* та

Description	Scientific Name	Max Score	Total Score	Query Cover	E value	Per. Ident	Acc. Len	Accession
✓ PREDICTED: <i>Amaranthus tricolor</i> probable tocopherol O-methyltransferase_chloroplast (LOC130808217) ...	<i>Amaranthus tric...</i>	1342	1342	99%	0.0	93.61%	1384	XM_057673691.1
✓ PREDICTED: <i>Beta vulgaris</i> subsp. <i>vulgaris</i> probable tocopherol O-methyltransferase_chloroplast (LOC104...	<i>Beta vulgaris su...</i>	783	783	98%	0.0	79.79%	1393	XM_048640755.2
✓ PREDICTED: <i>Beta vulgaris</i> subsp. <i>vulgaris</i> probable tocopherol O-methyltransferase_chloroplast (LOC104...	<i>Beta vulgaris su...</i>	783	783	98%	0.0	79.79%	1402	XM_019248426.3
✓ PREDICTED: <i>Amaranthus tricolor</i> probable tocopherol O-methyltransferase_chloroplast (LOC130823885) ...	<i>Amaranthus tric...</i>	782	782	98%	0.0	79.61%	1614	XM_057688717.1
✓ PREDICTED: <i>Solanica aleracea</i> probable tocopherol O-methyltransferase_chloroplast (LOC110793113) ...	<i>Solanica aleracea</i>	719	719	98%	0.0	78.55%	1548	XM_021997954.2
✓ PREDICTED: <i>Chenopodium quinoa</i> probable tocopherol O-methyltransferase_chloroplast (LOC110893052) ...	<i>Chenopodium q...</i>	677	677	98%	0.0	77.45%	1394	XM_021670178.1
✓ PREDICTED: <i>Nelumbo nucifera</i> probable tocopherol O-methyltransferase_chloroplast (LOC104611563) ...	<i>Nelumbo nucifera</i>	559	559	97%	8e-154	74.57%	1558	XM_010276672.2

A. hypochondriacus показує що вони досить консервативні, а отже – кодуєчі.

Рис. 3.2.61. Пошук послідовностей, подібних до гена-кандидата *G-TMT* у хромосомі 3 виду *A. cruentus*

Всі послідовності мали назву «*tocopherol O-methyltransferase*» (ще один синонім назви даного гена), хоча пошук літератури за таким запитом дав відносно мало результатів щодо рослин. Слово «*chloroplastic*» у назві послідовностей вказує на місце дії фермента, оскільки в їх описі вказана локалізація гена у ядерній ДНК (рис 3.2.62).

Отже, ген-кандидат у хромосомі 4 виду *A. cruentus* розташований у позиції 17130306..17135226 і має довжину 4921 п.н. (з урахуванням стоп-кодону ТАА). CDS має довжину 1104 п.н. і складається з 6 екзонів довжиною 431, 160, 105, 204, 103 і 101 п.н. відповідно. Довжина інтронів – 1039, 1297, 88, 1310 і 80 п.н.

Аналогічним чином складено ген-кандидат у хромосомі 3. Положення – 25989838..25994808, довжина з урахуванням стоп кодону ТАА – 4971 п.н. CDS також складається з 6 екзонів довжиною 247, 155, 105, 204, 103 і 101 п.н. і має загальну довжину 915 п.н. Довжина інтронів – 480, 1310, 942, 966 і 355 п.н.

В хромосомі 4 виду *A. hypochondriacus* ген-кандидат займає положення 9916053..9921075 і має довжину 5023 п.н. Довжина інтронів становить 1009, 1425, 88, 1314 і 80 п.н. Довжина гена-кандидата у хромосомі 3 складає 4485 п.н., положення – у позиціях 1634279..1638763. Довжина інтронів становить 466, 1280, 913, 554 і 354 п.н. Довжина екзонів в обох випадках – аналогічна послідовностям *A. cruentus*.

```

Annotation Method      :: Gnomon; cmsearch; tRNAscan-SE
Features Annotated     :: Gene; mRNA; CDS; ncRNA
Annotation Date        :: 06/23/2023
##Genome-Annotation-Data-END##
FEATURES
  source                Location/Qualifiers
                        1..1384
                        /organism="Amaranthus tricolor"
                        /mol_type="mRNA"
                        /cultivar="Red"
                        /isolate="AtriRed21"
                        /db_xref="taxon:29722"
                        /chromosome="3"
                        /tissue_type="leaf"
                        /country="China: Shenzhen"
  gene                 1..1384
                        /gene="LOC130808217"
                        /note="probable tocopherol O-methyltransferase,
chloroplastic; Derived by automated computational analysis
using gene prediction method: Gnomon. Supporting evidence
includes similarity to: 2 long SRA reads, 7 Proteins"
                        /db_xref="GeneID:130808217"
  CDS                  202..1146
                        /gene="LOC130808217"
                        /codon_start=1
                        /product="probable tocopherol O-methyltransferase,
chloroplastic"
                        /protein_id="XP_057529674.1"
                        /db_xref="GeneID:130808217"

```

Рис. 3.2.62. Опис послідовності гену *G-TMT* у хромосомі 3 *A. tricolor*

Знайдені нами в результаті біоінформаційного пошуку послідовності гену

G-TMT представлено нижче:

1. Хромосома 3 *A. cruentus* (CM033453.1). Регіон 25989501..25995000

```
1 tttagcaatt taattaatta atttcatttt atttgtgaaa ataattataa ttttaatcat
61 ttttattttt ttgttttcta ttgtaataaa accgggtatc cgggtgtccc acccgactta
121 tccgggtacc cgaataacggt gtaccgggat aaattgggcc gggaacatgg ccattaaaaa
181 tggtagccga ataaccgcgg ggataaattg atattaatta taattgaaact gcttgtatag
241 aataacttat tatcttcaca tgcgtgcact atattattac atcgcocctcc ttttctcatc
301 caaaacatca tcatcatcat catcttaatt aatatcaatg gogaagaaat tggcatcagt
361 tgggggagta gagaattcgt cgaaaatgag caaaagaaca agggaagagt tgaagcaagg
421 aatcgctgag ttttacgaca catcttcagg gatattggaa gatattggg gatcatat
481 gcatcatgge ttttatgac ctctctcatc tctctctett accaatcacc gctcggccca
541 gattcgcagt attcaggaag ccctccgctt cgtctggcctt cctgttcatt ttttaattct
601 ttgtctcaca aatcaaatTT tttttaaatt ggatttagat caaatttcat cattaattgt
661 tttttaaata gaatttgaga atgactactt aaaccttacc attctttaaT tctctttta
721 tattaaatTC ataatttgaa attcataatt taaaatgaaa tacttgttcc caaatattac
781 ataaatttat tattaggcaa attaaaaatt tttaaatttt gattttagatc aaatttcacc
841 attattactt aaggttgaga atttgagaat gagtatcaaa ctttgtcttt ctcaactctt
901 gcatttatga tttcataata taaagtggta tttcattcat taaatcaatt aattattgac
961 atgcaaatat ttttatagta tcttatagtc ttatgatctg aaagtgaata ataaataata
1021 taataataat aataataata atgttgacga tgatgggagt agagggccaa aaaaggtggT
1081 agacgttggT tgtggaatag gaggaagctc aagatatata gccaaaaggt atggggctac
1141 atgtcaaggt atcaccttaa gtcctataca ggctcaaaaga gctcaagctt tggctgtctgC
1201 tcaagggatta gctcataagT tacgctcacc actcttatca accgcaaac ttcaaaaaa
1261 tgtgcttaat actctatttg ttttcaataa tttaggaatt ttccacttgt taacatgagg
1321 ttttgatttt tcgactcagt aatcaaaaact ttaaaaaaact ctacgcaata attcagaggt
1381 ttatgtaatt gtttcattgt gacctttttg cacgtaaaaa cgttagcaaa tgttgatttt
1441 cgaaaccttt aagctggtat acacctattc ttgtgactca ctgtttcaaa tgtcatattg
1501 ttcaaccttt atctccaaaa cataaactct aactctacca ttttttatct aaatcatatt
1561 ttttctctaa aatccoaatg tggtagagct agggtttata ctttggggaa agtgtgaaa
1621 ctaatggcat ttgaaatggt gagttgcata aataggggta caatggtaac caaacattat
1681 attgaagcct caaaaataac gttagctagc gtttttgaaC gttttatgtg caaaaaagtc
1741 acaatgaaat aatttggtaa atcttagggT taccgcgcgc gtagattttt caaaactttt
1801 ggttatcacg tggaaaaacc aaaaacttag gattaccagT gaaatcttcc caaatgttta
1861 aatagtgagc ttttaaaaaa tataaaaagt taatatttaa aaaatatgta tcttgtgagg
1921 aatctatcaa gactcaaatg aatatatttt ttttataagg atcagtaaaa aattattgtc
1981 aaaatttaac actaaaaaac atagatttta ttggagaaga atataataat atgaaaacg
2041 agagagtaaa aataggagta acatattcta agatgacact ctctctaatt ctatttacc
2101 gtccttttta ctaatttggT aaaattatct tcaattgttt attttttttg ttcaaaaaa
2161 taaagtcocaa aataaccatac ttaaactact taagataccc caattaccat cttaacaatt
2221 aataataatca cttaaaatac cccaaaatca ctttttagatg gctccctatt atcttattt
2281 tgcaacaacag acaagtgaga aagtgaagg aaattgaaC agtaccatata aatctactoc
2341 atatgtttta aatggtacgT ttggagcctt aaaggcaaca tagaccattat tgaccatcta
2401 aaaaattaaT atttaaaaat accatatttt tttctttgT gttatatgac cttatgtact
2461 atctaaaaat ggcgaaaaagT caaatgagat acatgaaaTg tatatgaaga tataaatgag
2521 aattggcaagT cattctttca agtagcagat cgcgttggagc aaccatttga ggatggacaa
2581 tttgatttgg tttggTcaat ggagagtggT gaacacatgc ctgacaaaagc caagTtttaa
2641 cattcttat ctttgttat attagcttaa tttagctctt acccaataaa attaaattaa
2701 ttaaccttag gatttcagtc gtaaattttg aataactttt ataggatacc aattattaa
2761 attaagagcg taagttttga acatgttcta ttgcacaaga ttcgaaaaa gaagaagatt
2821 caaatctcat tattattata ctaaaacta atatatattt agtgcctaaa atgaaaaatt
2881 tgttagaaaa atgtcataat tttttaaatt gtagagagcc tttaaaaaaa atttttaaT
2941 ttttccgccc catttgagct aatgaaatgat ttaattaaTg tcaaggaaat atgggactag
3001 cataggccaa aacaaactgt caattttgcc aaacacattt aatgttaact acttctccg
3061 tttttatata ttgtacactt gtaatcaaat gtctaattta tgaagtttgg tgtcgaattt
3121 gactaagaat tctcattgat ctatatattg ttaaaaaata tccacgttgg atctttagta
3181 atttgtctca ttttatactt actaaatttc aactcttag aattgttggA aacgcaatta
3241 aaactaaatT accatgaata atacaatttt ttgttaattt tctacaata atattaacta
```

3301 ttaattaacc atgaataatt accaacttag gggttatfff cctagaataa tactaatfff
3361 attttattaa ctaattttact aatfffftttg tataattacc tatagtgtat tttttaatggt
3421 taatcaatat ttgggtacaa tttttcotta aaattatfff actttttatg ttttcgtggag
3481 atgtgcgaaa aaagtgaatg tgaataacaa atgaaaaata aaaagagtga attatattat
3541 tataatttta atgttatfff ttgatatata tttcagtttg ttggagaatt aggcocagta
3601 gctgctccag gtgcaacaat aataatagta acatgggtgc atcgaaaact ttgtgaaatc
3661 gaaaagtcot tgaagactga tgaactaaaa ttgttggata aaatatgtga tgcottattat
3721 cttccaggtt ggtgtctctc taacgattat gtccoatttg tccaactcct tcaactccaa
3781 gtaagttfff ttgtctctcc aaatgggtta atatgttaat ttcccttttt ttactatfff
3841 attatfffat ggtatfffac atatatttca gctattatcc gagaacaaa tttatgattt
3901 ttggaattct gttttattcg tcttgtccta taatttccata atattacatt tttaatatta
3961 ttataactct agatatgaaa aacacattgt tgaactgcta aaaaatgfat tttggtcaa
4021 gtaaaaaagt acagaagaaa atactaaatt attaatfff atccaaaatg agtgctatcg
4081 atttaaaatc agtttggaa gcaataaata aatatttttg acgaaaaatt aatcfffttg
4141 gagcaaggtc ggctactag gggagacca tgagctccc ctcagggtcc cgatttattt
4201 ttgctatag gttaaaaata aaatgaggat tttgtgttaa ttgttcaaa aactaactgg
4261 ataaggagag tgttaaaaat ttaatgtatt tgcattcaat ctatffftaa aagataaata
4321 tataaattgt ctaataaatt tgtattaatc agcttgtata aaatgattag gataactag
4381 tatatattat tctaggtctc tcttgataat ttttaattca ctactfffat tttatgtta
4441 attaagataa gtgataatag ttggttaaag tttaaaatta aaggaatggc tatttaattt
4501 aaatfffatg ttgatagttg ttggttgcac gaattataaa aatfffagcaa tgtfffataa
4561 tattgataaa aaaaataatta taccataaa agtattgata aataaattta caattacca
4621 aatataatag aacgtaatt tagattttag gggcctataa tttaacttt gttcagggc
4681 tttaaaatgt cggagacggc ccttgtgaga attaatcctt taatccgta agtgatttaa
4741 ttgcaggaaca taaagtgtga agattggacc aaatagttg cccatttttg gcccagattt
4801 atacgctcag ccttgaactg gaagggcctg acttcaactg tttttaggcg tatgtaaaa
4861 aaaaataaa atcttacttt tagagagttg agaactgcta tataatgac aatcagctc
4921 aagttttg gctgatctaa tttataaatt aaaaaaatt aattgatgtt tttgatctt
4981 aaaaagaa gtaaaactga gctctaaaa gacgcttaa ctatagacag tctctcaaga
5041 gagcaactga agaaaaatta tgagttgggc taatattcac aaatataact ttctaaca
5101 aataataca gaatacact tagaatagtg tacttgtaca ttatttaatg atgtctttg
5161 ttctgaatta ttaaaat aatgagatta tgttaatfff acaggatgga aaaaataa
5221 aggagcattt gcaattgcoat tgatgattaa aggatcaga caggatccta tcaaatgtg
5281 aattattact tgtcgaagc ctgaaataa actacttat cgaaccttt tttttatgt
5341 tttttatfff atggcggttt attaactagt tacttagta gtactacgc tttcctaat
5401 tgacaattat aatatttaatt aagtttgata tttaacaca tgattataa aagtagttat
5461 atgtgtttta tttacttga caataaaaaa gaatcatag

2. Хромосома 4 *A. cruentus* (CM033454.1). Регион 17130001..17135500

1 aactactagta tttatcaaac actaatffta agtcaaatat attttcaaat gaaatcctca
61 tttttcaaaa tatcatataga ttttttattg aatgttttgt gtggcaggct acagtagagc
121 caagtaccca aaacatatag tgacagtgtc acaaaactcac atacataacc tctgattttc
181 tgacaaaagg tgaataaaat atagccaata atatatagag ataggaataa atccaatttc
241 ctatttcoat tctaaagaca cttcttccaa gttctttgca tagaacattt aatccaatta
301 taaaaatggtt aattagtaat agtacattaa aatgggtggg atataccott aattataatg
361 ctactgctaa tgccaataca atcttgagtc aatcttacca atcctcctcg ctcattccc
421 patttcoatt agtaaagtgg agtagotffc acgogcgcac aggaacctoc catfffogca
481 ccagcccoac caactttcgtg cgaatggcgg togtagaagg aaaggacag gagatgat
541 cgacgggaac tcaagatcg agagaagaat tgaataaagg gatagcagag ttgtatgatg
601 aatcttcaag aatttggaaa gatatttggg gtgaccatat gceacctggg tttatcatc
661 cttctcaate tgccttatat acagaaacac gtgctgtcca gatccgtatg attgaagagg
721 cctctcgttt tgcctggttt tcaggttcat taactcctc tttctttttg tttatctga
781 ttttattgat tgttgcgtt ttcattaatc gaattcattt gattttccto cgttaattatg
841 ctattagctg ttagtgcttc gtattcatat tctgaact catattgttg aatgctgggt
901 agtgtgat ttcaatttgg tttgtgaatg tgatatgcca tagtatatc atctcaattg
961 aaaaattcca aaaaactact cctatcctat atgtaaaat gtcaaatc ccaaaatact
1021 actcctatcc tatatgtaaa attgtcaaat tccccaaaat actactacta tttctatagt
1081 aaaaattgca aattcccaca aatgtaacat ttaattgaa ctattatgct aatacagtaa
1141 tacatttaca taagtgcaaa ctctccacat ttaaaaaaaa cगतatgaag atabatataa
1201 aaaaatatca tataaaaaa gattgaagta attcgaaatt ttgtatcaaa aatctgaatt
1261 aatcctaca tataataaa atataaatc ttgtaattca cttcttaaaa atgtgatgtt
1321 agtcttttct aataaaaact ttataaaaa agaaaaattt acatattfff tttttttttt

1381 taatgataag atttttcatt aaatctttga cccctgatt tgacctgaat aagaaacgac
1441 ccaatgtgaa aaagaccga ccagattttg atccaaccgg atatgacagc acttcaaaat
1501 atccttaacga gttccttcoa ttttatttga aagttttgct aattactttg taataaaaaa
1561 acaagataaa gttaaaaaat tatgccgaaa tagaaaaatg aatagatgga aattttttga
1621 atggatgat tttatattt caaataacta gaactagatt tgaatagatt aaaaatttga
1681 aaaatattg gatggaactt aatctagttt aatatgattg gatgaaagct tatccttttc
1741 taatatgtaa acatggcaga tgcagaagaa tcaagcaaaa agccaaaaaa tgmtatgagt
1801 gttggatgtg ggatagggcc aagctcaaga tacatagcaa acaagttatgg agctaacatg
1861 caaggaaatca cgttgagtcg taagcaagcc caaagagcac aagctcttgc tgotgtcaca
1921 ggcttagctg ataaagctcag tttcaataaa tctctgttcc ctgtgcgcta cacatatttt
1981 tctctttctt ttctttattt tgccctcaaa tgccatattc tccatgattc tatttttcaa
2041 aaggacctgc atatttatga ctcttattct tttgaaaatg gcatatcata tcatttattt
2101 ttgtagtatc aaaaaaaaaa cctatgacaa aataagaatg aaaaatgaagc tagtcattat
2161 gtttaaaagt gtccatacag acccgaccca gatttattgg atcttggatg atcgtactat
2221 acttcaaaaa tggattttaca atgatataaa aacaagtttg gatacaagac ttgattttta
2281 cacaacctga acacactgat gcaaaaactaa tccaatgacc caataaataa cttgtactta
2341 tataatgatt atatacaca cacatttaaa taTTTTTTta ttttttattt ttgtcttttc
2401 aattctcttt ttgtttctca atgtaagaaa aaaaatcttc ctgtgcaatg aaaaatattt
2461 atgcaataaa atgcaaggtc cccctctca ccaaaaaaaa aggtgtccca ttgtcaactg
2521 gtcatgatta atctttgttt ttctataggt gtcatgaatc ttactcatga tattttgata
2581 ttttctgaat ttattctatg taaaaattta ttatatttag aaaaattattt gtatgatcat
2641 ttttgagaat tggatctttc tttgtggatt aaagcccact atttttttgt ggtttttttg
2701 gaaggataac taatatatca tgatgatttt aacacggcta gaataaataa tattcgattt
2761 ggtatttaata agtagagttc attttaattt agtcataaca atttttagtta atcagaaaga
2821 acatacaatt agatgctaat aatcatagta atatactaga tatcaaatgt aatgcaaac
2881 gctgacataa tcaaaaggca gttcaagaaa ggcataccat tgcattacta ctttactaga
2941 gtgaaccaat ccaaacaaat gaagttataa gatccacat tagaccaatt gaaatagcta
3001 gttaaatgta tacaatgatt ttacaagacc atcaaaaatc aagtactaaa gvtgtttact
3061 acaacatccc attaaccogt tgccattaac atttcaaaaa agcatatctc gaatacaaca
3121 tgcctgactc tattttcoat gaagaaaatt gtatacattt actagattttt cccattaggt
3181 ttaaatgtga taagaaggga ttaagataca tgcttatttt tcaaaaaagc aggtttttctt
3241 tcaagtagca gatgctttgg agoagccatt tgctgatgga cagttttgatt tggttttggtc
3301 aatggaaaagt ggtggaacaca tgcttgacaa aagaaaaggtt ttatttttct catctttca
3361 tattaatgggt catcttttgtt actaaatatc aggattttacg ctgatttactt cttttcttcc
3421 tttagtctgt cactgaattg gctcagtttg cagctcttgg tgocacaatc atactagtga
3481 catggtgtca taggacacctc tctgcctctg agactgcttt gogacagatg gaaagtggagc
3541 tcttgcgcgca aatattgtgac gcatattatc ttccaagttg gtgtttctgca gctgattgtg
3601 tccagttgct tcaattccctc ggttttcaag tggatatttc atcttgttgtt ttaatgttaa
3661 ctatggtcat atttggatga tgtgttgctc agttttgtgc tgtatttatt gttcaaatga
3721 aatctatgaa atgcoaaata ctaaaaccat atggaggcat gctcaataaga gcatgagaat
3781 ggcttgatg atcatgatgg taggagttag gaagaattgt tctggcattg ttgtcaaacg
3841 agaattgaaa atgctcagat gaacacaagt gaagtgtctt gaataacata tagaagtgtc
3901 caagctgtgt attaagtcta gctaggcatg agtaattgca tcaagttgca ttgaaacttt
3961 caagggagcg ttgcgcggga aatcaataaa gagctcggtc aagcattggg aagtgtggtc
4021 ggcagaatgc tatgatgttg aactgctcaa acaagcacca tgggtgtcga gcgagcact
4081 gttctgaga gactgtaatg ctgggcaagc aagtgcctg atgtgcaaaa cacagtgtga
4141 ggatcacaga gtttgcctcag acaaaaggat gcttgcctta gtgtggcctc ttctctataa
4201 gcttaggact tgcctaggac agcaactatg ctgctgacga gcaagctttt tccagacgat
4261 tggatcatca agttttgoat ctgactgca tctgactgg tcttggactg atgattcatc
4321 taacctttga gggtcataag agtgcaactt gaagcacaag attgatattg taagcacttg
4381 ttgaagtccg tcaattctca agataaactt tgaggggaaa ggcactacca aaagggggg
4441 aagattactc aatcatttgt ggggtgatg atgtcaagat aagagcttgt tgaagctaaa
4501 tggagtgcct aaaaacttgt gaagggactc agggattgtg caaacactag aaagctacgg
4561 tctaggagag tgctgtacta ctgtgtgagc aaacccaatt ggtgtgtgat tttgagtaaa
4621 cacttggttg ctgttttgaat tgatttatat ttgtctgtaa tttgtgtgaa cttcgtcata
4681 taagtaataa aaatcgttta gggtaaaagt ggaatcgtaa aatagctatt aaaaacctat
4741 tccccttgcg ttttgttcoat gcttttctct ctccctgggc ggaggtttt agtccaaaaa
4801 ggttattttg ttaagtcagt tatgagtcaa tttaacctgt ctagtgtact atatactgca
4861 caaaaggaat caaatttcta taactaaaa tcatatctcc aatggaacta atggaagaatt
4921 tatctgggta ccaataacag acataaaagac tgaagattgg tctcagatg ttgcccattt
4981 ttggccagca gttatagcgt cagcattgac atggaaaagg gtgacttcaac tgttgogcag
5041 cgttacogct ggaacttaac tcttagttta taagctgtag ctgtaaaat atgttagttg
5101 attaattatt catattctgc agyatggaaa actataaaag gacatattgc aatgcoattg
5161 atgattgaa gatacaagaa agatctcctc aaaaattgcaa tcataacatg tcgaaagccg

5221 gagtaattca actgctcttt tacacatgct ttttgcttcc tgatagcttg atgccttata
 5281 tcgattttta aatttatata tatatatattt ttttgctttt gttttgaata gtggggtgtt
 5341 ccaattccac aacgatggat gaagaacaca gagaagcctt cttccctttc atttcatttc
 5401 atcatgaatt aagataatag attgatgaga aaatggattt agtggacttc atatgatcaa
 5461 tgtaattatg taattacatc ctgtgattta taagtttttt

3. Хромосома 3 *A. hypochondriacus* (CM025918.1). Регион 1634001..1639000

(комплементарний ланцюг)

	1	gctagtttgt	catcactgac	attgagttct	atctcogatc	cttttccoga
cactatttca						
	61	atacttttcta	cgaatataat	acatcacata	gcaaattcaa	aatacccaaa
ttctatatac						
	121	caatataaaa	tgttaaagtaa	aacacacata	actactttta	taaatcatcg
tgctaaatat						
	181	gaaacttaat	taatattaat	attgtcaatt	aaggaaaggc	gtagtacact
actagttaat						
	241	aaaccgccat	aaaaaaaaag	gtttcgataa	ggtagttaa	attcaggott
tcgacaagta						
	301	ataattgoaa	atttgattag	atcctgcttg	tatcctttaa	tcataaatgg
cattgcaaat						
	361	gctcctttaa	ttgttttoca	tcctgtaaaa	ttaacataat	ctcattatta
ttaataaat						
	421	tcagaacaaa	gaacatcatt	aaataatgta	caagtacatt	atttcaagtg
tatttctgta						
	481	tttatttggt	tagtaaaagt	atatttgcca	atagcccaac	tcataatttt
tcttcaggtc						
	541	ctctcttgag	agaccgtcta	taatatagac	gtcttttaag	agctcagttt
atatcttctc						
	601	tttaacttac	aaaaccatca	attaattttt	tttaatttta	taaattagat
cagcccaaaa						
	661	acttgaacaa	tcttatctat	tgtatagacg	ttctcaactc	tctaaagtaa
gaatttgtga						
	721	ttttttttta	gcatac	cgct	aaaaagtagt	gaagtcaggc
caaggtgag						
	781	cgtataactg	ctggccaaaa	tggggcaaca	tattttggtc	aatcttcaca
ctttatgtdc						
	841	tgcaagtaaa	tcactaaaacg	gattaaggga	ttaattctca	caaatgatta
atttttcgta						
	901	aaaaatattt	atttattgac	ttccaaactg	attttaaatc	catagcactc
attttgata						
	961	caaattaata	atttagtact	tctgttactt	tttacttgc	atgcacaaa
acacatttat						
	1021	aaattcttcg	gaaaaacggg	ttatttgaga	gactatctct	aagcttcaat
tgattggacc						
	1081	tgagagacgt	ctctcaaaaa	gacgggtctc	caggagactg	tctaaaacac
attttttaac						
	1141	aattcaacaa	tgtgtctgtc	ggatcattta	tatgtagagt	tataacattt
aatattatga						
	1201	aaatatacga	caagacgaat	aaaacaagat	tcatatcatt	acaattttgt
tctcatatca						
	1261	tcatcatcat	catcatatcc	agtaatttta	ttctcatata	atagctgaaa
tatgtaaatt						
	1321	accataaaat	gataaatagt	aaaaaaaaagga	gaaattaaca	tattaaccca
tttgaaaagc						
	1381	agaaaatacg	tact	ttggagt	tgaagggatt	gaagcaaatg
ttagcagaac						
	1441	accaagctgg	aagataataa	gcatacacata	ttttatccaa	caatttttagt
tcatacagott						
	1501	tcfaatgactt	ttctgattca	caaaggtttc	gatgaaccaa	tgttactatt
attattgttg						

taacaaaatg	1561	caactggagc	agctactcgg	cctaattctc	caacaaa ctg	aatatatac
attcacattc	1621	aattaatat	atataataa	tataattcac	tctttttatt	ttcatttgtt
aaaaatttat	1681	actttttttg	cagatctcca	cgaaagcata	aaagtcaaat	aattttaagg
aaaattggta	1741	accaaatt	gattaacct	taaaaatcaa	ctataggtaa	ttatacaaaa
gttggttaatt	1801	aattagttaa	taaaataaaa	ttgggtattat	tttaggaaaa	taaccocctaa
ttgtattatt	1861	attcatggtt	aattaatagt	taatattatt	gtaggaaaaat	taacaaaaaag
tttagaaaagt	1921	catggtaatt	tagttttaat	tgcgtttcca	acaattctaa	aaagttgaaa
atataatcg	1981	ataaaatgag	acaaattcat	caagatccca	cgtggatatg	ttttttcata
gattacaagt	2041	atgagaattc	ttagtcaaat	ttgacactaa	aattcataaa	ttagatattt
gtttgacaaa	2101	gtacaatata	taaaaacgga	ggaactgagg	aagtagttaa	cattaaaggt
aattaaaatt	2161	tttgacagtt	tgttttggcc	tatgctgatc	tcaagggcag	agcaaatata
tctaacaat	2221	ttttttgaag	actatgtgta	atttcaaaaa	aaaatcatga	tatttaattt
tattcttttc	2281	ttttatcttt	agacactaaa	tataaattaa	taatttaata	ttgagacctt
ttggttatcc	2341	aagtttgtag	gatagaacat	gttcaaaact	tacgctgtta	atttaataaa
taattttatt	2401	tataaaaatt	attcaaaatt	tacgactgaa	atcccaaggt	taaatataatt
cttggctttg	2461	gggtaagact	ctaattaagc	taataataac	aaagataaga	aatgttaaac
atcctcaaat	2521	tcaggcatgt	gttcaccact	ctccattgac	caaaccaaat	caaattgtcc
tatatcttca	2581	ggttgctcca	acgcactctgc	tacttgaag	gatgc ctgcc	aattctcatt
tataatgaca	2641	tagtatattt	gatgtatctc	atttgacttt	tcgccaattt	tagatagcca
ggtctatggt	2701	aagaaaaaaa	tatggtgttt	ttaaataatta	aatttttaga	tggtcaataa
ggtactccct	2761	gcctttaag	ctccaaccgt	accatctaaa	acatattggag	tagattatat
ctaaaagtag	2821	tcaattctat	ctattgtctt	atttgcaaat	taaggataat	gagggaccat
tatcttaagt	2881	atttggggta	ttttaagtga	ttatattaat	tgtaagggtg	gtaattgggg
ggacaatgaa	2941	agtttaagta	tggtattttg	gactttattt	gggtgaacac	aaaaaaaaata
gtgtcatctt	3001	gataatttta	cccgattagt	aaaaaggcca	agtaaataga	attagagaga
gttctcaaat	3061	agaatagttt	actcctattt	ttactctctc	cgttttcata	tttatatggt
catataaaaa	3121	aaaatctatg	tgtttttagt	ttaaattttg	acaataattt	tttactgatc
ttaaaatatta	3181	aaaatatatt	catttgagtc	ttgatagatt	cctcacaaaga	tacatatattt
cctgagattt	3241	actttttata	atttttaaaa	gctcactatt	gggaaatttc	atgtggtaat
ctgagattta	3301	tgggttttcc	acgtgataac	caaaagtttt	gaaaaatcta	cgcgtaacc
taactaacgt	3361	caaattattt	tcattgtgac	ttttttgcac	ataaaaaagt	taaaaaatgt
atcatcattt	3421	taattttgaa	gcttcaatgt	tgttgtaacg	ttgtacgcct	atttatgcaa

ccacatttga	3481	caaatgccat	tagtttcaac	actttcccca	aggtataaac	cctaactcta	
atgttttggg	3541	attttgaga	aaaaataga	tttgataaaa	agacggtaga	gttagagttt	
tgtataacag	3601	aataaagggt	aaaactaatg	acatttgaaa	tagtgagtca	caagaatagg	
gtcacagtga	3661	ccttaaagtt	tcgaaaatca	acctttgcaa	acgtttttaa	gtgcgaaaaag	
attaccagat	3721	aacaattacg	taaacctctg	gattattgcg	tagatttttt	taaagttttg	
aaacaataa	3781	gaaaaatcca	aaacctcagg	ttaacaaggg	gaaaattcct	aaattattga	
cgtaac	3841	gagtattaag	cacatTTTTT	gtaagtttgt	cggttgataa	gagtgatgag	
ggacttaagg	3901	gagctaatec	ctgagcagca	gccaatgctc	gagctctttg	agcctgtata	
cotcotattc	3961	tgataacttg	acatgtagcc	ccatactttt	tggtatata	tcttgagctt	
acattattat	4021	cacaacttac	gtctactacc	ttttttggcc	ctctactccc	atcatctgca	
ttgcatgtca	4081	tattattatt	cactttcaga	tcataagact	ataagatact	ataaaaaat	
aaatgcagaa	4141	ataattaatt	gatttaatga	atgaaatacc	actttatatt	atgaaatcat	
gtaataatgg	4201	gttgtgagaa	agacaaaagt	tgataactcat	tctcaaatc	tcaaccttaa	
aaatttatgt	4261	tgaaatttga	tctaaattca	aatttaaaaa	actttaattt	gcctaataat	
acttaataata	4321	agtatttggg	aacaagtatt	tcatttcaaa	ttatgaattt	caaattatga	
tatttaaaaa	4381	aaagaagaat	ttaagaatga	caagatttaa	gtagtcatga	tctcaaatc	
tgtagagcaa	4441	acaattaatg	atgaaatttg	atcctaaatcc	aatttaaaaa	aaatttgatt	
catcggaatc	4501	agaaattaag	aatgac	cagg	aaggccagcg	aagcggaggg	cttcotgaat
gccatgatgc	4561	tgggcggagc	ggtgatgggt	aagagaagga	gatgaggaag	gatcataaaa	
ctcagcgatt	4621	atatgatctc	cccaaatatc	ttcccatatc	cctgaagatg	tgctgtaaaa	
tactccccca	4681	ccttgettca	actcttcoct	tgttcttttg	ctcattttcg	acgaattctc	
tgttttggat	4741	actgatgcca	atgtctctgc	cat	tgatatt	aattaagatg	atgatgatga
agttattcta	4801	gagaaaagga	gggcgatgta	ataatatagt	gcacgcatgt	gaagataata	
ggtaccattt	4861	tacaagcagt	tcaattataa	ttaatatcaa	tttatcccg	cggttattcg	
acccggataa	4921	ttaacggccc	atgtcccggc	ctaatttatc	cggttaccgg	tatttcgggt	
	4981	gtcgggtcgg	gacaccagat				

4. Хромосома 4 *A. hypochondriacus* (CM025919.1). Регіон 9915701..9221000

(комплементарний ланцюг)

1 aaacaccacc tatagttgga attattcaga gtttaattaa aattagaatt attataaaga
61 gatcagtaaa attttagatt attattggca atttttccta acataaaaa acttataaat
121 cagaggatgt aattacataa ttatattgat catatgaagt ccactaaatc cttttctca
181 tctatctatt atcttaattc atgatgaaat gaaatgaaaa gtccatcggt ttggaatttg
241 aacaaccacc tattcaaaac aaaagcaaaa aaaatatata tataaattta aaaatcgata
301 taaggcatca agctatcagg aagcaaaaa catgtgtaaa agagcagtta aa

361 gcttttgaca tgtttatgatt gcaaatTTga tgagatcttt cttgtatcct tcaatcatca
421 atggcattgc taatgctcct tttatagttt tccatcctgc agaataatga tattaaatca
481 cattcaacat atttacagct acagcttata aactaagagt taagttccaa cgcgtacggct
541 gcgcaaacgt gaagtccacc ctttccatgt caatgctgag cgtataaactg ctggccaaaa
601 tggggcaaca tactgagacc aatcttcagt cttttatgct tgttatggta cccagataaa
661 ctttccatta gttccattgg agatatgaat tttagctata gaaattttag tcccttttga
721 cagtatatag tacactagac aggttaaatt gactcataac tgacttaaca aaataacctt
781 tttggaactaa aactctccg caagggagag gaaaaagcat gaacaaaaag caagggcaat
841 ggtgttttaa tgactatttc acgattccgc tttaacccca aacgattttt attacttata
901 tgcagcagtt acacacaatt acagcaaaat ataaatcaat tcaaacacc cccacagtgct
961 ttactcaaac taacaaccca attgggtttg ctcacacagt agtacagacc tctcctagac
1021 cgtagctttc tatgtttgca caatccctga gtcccttcac aatgttttag gcactccatt
1081 tagcttcaac aggctcttat cttgaactat catcacccaa caatgattga gtaactcttc
1141 tccccttttg gtatgacctt tcccctcaga gtttatcttg gagattgacg gacttcaaca
1201 agtgccttaca atatacaact ttggcttcaa gttgcactct tatgaccctc aaaggtttaga
1261 tgaatcatac gtcaaaagacc agtcagaatg catgctagat gcaaaaactg atgatccaag
1321 tctgtctgaca aatgttgcct gtcagcagcc atagtgcctg tccatgcaag tccctaagcct
1381 atagagaag gctcacacta gtccaagcaa gcatcccttt gctctagcaa actctgtgat
1441 cttccacatc tgttttgacc atccaggcac ttgctgtccc agcattacag tctgtcoga
1501 acaagtgtct gctcgaacac catggtgctt gtttgagcag ttcacactca tagcattatg
1561 ccgaccacac ttcccactgc ttgaccgagc tctttattga tttcccgctc aagcctccct
1621 tgcaaaagtcc aatgcaactt gatgcaatta gatcagccta gctagactta atacacagct
1681 tggacacttc tatatgttat tcagaccact tcaactgtgt tcaatctgagc attttccatt
1741 ctctgttgac cacaatgcca gacacattct tccctaactcc taccatcatg ttcactccaag
1801 ccattctcat cactttatga ctttgcctcc atatgttttt agtattatct attctataga
1861 tttcaattga acaataaata cagccacaaa ctgagcaaca catcatccaa atatgacct
1921 agttaacata aaaaacaag atgaaatctc cacctgaaaa ccgagggatt gaagcaactg
1981 gacataatca gctgcagaac accaagetgg aagataaat gogtoacata ttttgogcaa
2041 gagctcactc tcaatctgct gcaaaagcagt ctcagaggca gagaggtccc ttatgacaca
2101 tgtcaactagt atgtattggtg caccaggagc tgcacactga gccaaatcaag tgacgaaacta
2161 aagaagaaa agaatgaatc agcgtgaaat ctgatattta gtaacaaaga tgaccattaa
2221 tattgaatga tgaagaaatt aaaacctttc ttttgtoagg catgtgttca ccaacttcaa
2281 ttgaccaaac caaatcaaac tgtccactag caaatggctg ctccaaagca tctgctcaact
2341 gaaagaaaaa ctgcttttta gaaaaataag catgtatctt aatcctttct tatcacatta
2401 aaacctaatg ggaaaactca gtaaatgtat acaattttct tcatgaataa tagactcaga
2461 catgtgtatt tcaggatag cttttttaga atgttaatg caacgggggt aatgggatgt
2521 tgtagttaac acctgtgcca ctttctaaca aaatttcgag agatttttta aaatattttc
2581 taaagcttct tgaagatta tgtttagat agtacttgaa tttttagtca tttgtaaat
2641 cattgtatc atttaactag ctatttcaat tggctctact tgatgtctta taacttcatt
2701 tgtttgagtt gttcactct agtaatgcaa tgtgatgct tctttgaact tgcctttgat
2761 tattgtcagc tgttccatta catttgatat ctagtatat actatgatta ttgcatcta
2821 atggtatgtt ctttctgatt aactaaaatt gttatgacta aatataaatt aactctact
2881 attaatacca aatcgaatat taattattct agccgtgta aatcatcat gatataattg
2941 ttatccttcc aaaaaaaca ccaaaaaata gtgggcttta atccacaag aaagatccaa
3001 ttctcaaaaa tgatcataca attaattttc taaatataat aaattttac atagataaaa
3061 ttcagaaaat atcaaaatat ctgagttaa tcttgaataa aaaaatccaa aaaaatccaa
3121 taatgttaaa tttaaatttt tgttattcoa gattcatgac cctatagaaa aaaaacaaag
3181 taatcatgac ccagttgaca tggggaccct tttttttg tgaggagggg gaccttcaat
3241 tattctgcac aaatattttt cattgacaag gaaggatttt tttctacat tgagaaaaca
3301 aaagagaatt gaagacaaa aaataaaaaa taaaaaata tttaaatgtg tgtatgat
3361 caaacatata taagtacaag tattttattg ggtcattgga ttagttttgc atcatgtgtt
3421 tccaggtgtg ttaaaaatca gctctgtatc caaactgtt tttatatact ttataatcca
3481 tttttgaagt atagtacgat catccaagat ccaataaatc tgggtcggat ctgtatggc
3541 acctttaaac ataatgacta gcttcatttt cattctcatt ttgtcatag tttttttttt
3601 gaaataatga aactaaatga tatgatatgc cattttcaaa agaataaag catabaatat
3661 gcaggtccgt tfgaaaaata aataactagga gaataatgca ttttagcggca aaaaatgaaa
3721 aagaaagcga aaaaatgtg tagggcagag gaaccagaga tttatgaaa ctgactttat
3781 pagetaagcc ttgagcagca gcaagagctt gtgctctttg ggcttgccta ggaactaaag
3841 tgattctctg aactgtagct ccataactgt ttgctatgta tcttgagctt cccctatcc
3901 cacatccoac atctactaca ttttttggct ttttgctga tctctctgca tgtgcoatgt
3961 ttcattgtta gaaaaggata atctttctac caatcatatt aaactaaatt caagtccatc
4021 aattaatttt agtaaaatttt gttctattta attctagttt tagttatttt aaaaacaaa
4081 atacatctat tccaaaattt tccatctatt gcattttcta tttcggcata attttttaac
4141 tttatcttgt ttttttatta caaagtaatt aagcaaacct tccaataaaa ttgaaggaac

```

4201 tcataaggat tatttgaagt cctgtcatat tgggttgat caaaatctgg tcgggtcttt
4261 ttcacattgg gtcgtttctt atttaggtca aatcgagggg tcaaaagattt aatgaaaaat
4321 cttatcatta aaaaaataa aaatatatat aattttctat ttttataaaa gttttattag
4381 aaaagactaa catacaattg ttaagacgtg aattacaagg atttataattt atatgtaaga
4441 tttatttcag atttttgatc aaaaatggtg aattataact cattaaattg gagtataaaa
4501 tacttcaatc gttttttttt ttttttgaa tatacttcaa tcgttttatt taaatgtgag
4561 gagtttgcac ttatgtaaat gtgttactgt attagcataa tagcattcca taaatgttac
4621 atttgtggga atttgacaat tttacatata gaataggagt agtattttgg gaaatttgac
4681 aattttacat atagagaatg agtagtattt tgggaaaattt caattagaaat agatatacta
4741 tgccatatca cattcacaaa cacaattgac aatacacact accccagcatt cagcaaatg
4801 agtattcaaga atatgtaaac gaagcactaa cagctaatag aactataacg gaaagaatc
4861 aatgaaatc gattaatgaa aacgacaaca atcaataaaa tcagaattaa caaaaagaaa
4921 gagaggatta atgaacctga aaaccagca aaaagaaag cctcttcaat catacggatc
4981 tgagcagcac gatgttctgt aatagaagca gattgagaag gatgataata accatgggtc
5041 atatgggtcac cccaaatatic ttoccaaatt cctgaagatt catcatacaa cctgtctatc
5101 cctttattca attcttctct cgtacttgaa gttcccgctg atateatctc cctgtctctt
5161 cctctacaag cggcoattct cacgaaagtg atgggtgctgg tgcgaaaatg gggggttctc
5221 gtacgcgcgt gaaagctact ccactttact aatggaaaatg gggaatggag cgaggaggat
5281 tggtaagatt gactcaagat tgtattggca ttgacagtag cattataatt aagggtatat
5341 ccacccaatt ttaatgtact attactaatt aacattttta taattggatt aatagtctta
5401 tgcaagaac ttggaagaag tgtcttagga attggaatg gaaattggat ttattcctat
5461 ctctctatat tattggctat attttattca ccttttgcta

```

Окрім повних послідовностей, для обох хромосом знайдено їх фрагменти гену *G-TMT* у вигляді окремих екзонів, часто інвертовані або на комплементарних ланцюгах.

Для подальшого аналізу взято по два паралоги цього гену у трьох видів амаранту, послідовності буряка, лободи та шпинату як споріднених видів, а також послідовності соняшнику та арабідопсису у якості модельних об'єктів (табл 3.2.18).

Таблиця 3.2.18

Послідовності гену *G-TMT*, залучені до подальшого аналізу

№, з/п	Код	Вид	Хромосома	Довжина CDS (гена), п.н.	Тип
1	NM_105171.3	<i>Arabidopsis thaliana</i>	1	1047	CDS
2	EF495161.1	<i>Helianthus annuus</i>	Не вказано	945	CDS
3	XM_048640755.2	<i>Beta vulgaris</i>	3	1140	CDS
4	XM_021997954.2	<i>Spinacia oleracea</i>	3	1098	CDS
5	XM_021870178.1	<i>Chenopodium quinoa</i>	Не вказано	1095	CDS
6	XM_057673691.1	<i>Amaranthus tricolor</i>	3	942	CDS
7	XM_057688712.1	<i>Amaranthus tricolor</i>	1	1125	CDS
8	CM025918.1	<i>Amaranthus hypochondriacus</i>	3	915 (4485)	Complete
9	CM025919.1	<i>Amaranthus hypochondriacus</i>	4	1104 (5023)	Complete
10	CM033453.1	<i>Amaranthus cruentus</i>	3	915 (4971)	Complete
11	CM033454.1	<i>Amaranthus cruentus</i>	4	1104 (4921)	Complete

Значна подібність послідовностей *A. hypochondriacus* та *A. cruentus* пояснюється їх таксономічною близькістю. Обидва види вважаються результатом одомашнення *A. hybridus* у різних географічних зонах (Joshi D.C. et al., 2018).

Вирівнювання знайдених послідовностей. Вирівнювання кодуючих послідовностей гена *G-TMT* у хромосомі 3 видів амаранту показує некоректні результати в екзоні 1. Підбір параметрів штрафу за відкриття на нарощування розриву не приніс бажаних результатів, тому вирівнювання було відкореговано вручну (рис. 3.2.63).

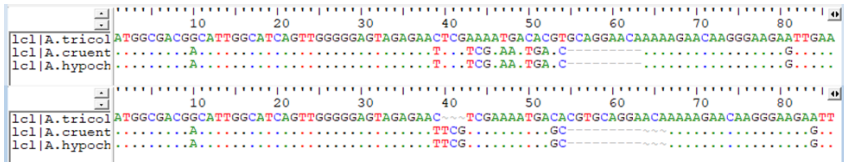


Рис. 3.2.63. Редагування вирівнювання послідовностей гена *G-TMT* у хромосомі 3 різних видів амаранту

Вирівнювання показує наявність трьох інделів довжиною 3, 12 та 18 п.н., за рахунок яких послідовність *A. tricolor* на 27 п.н. довша, ніж у зернових видів. Інделі локалізовані в екзоні 1 та на межі екзонів 1 і 2. Через відсутність повної послідовності гена у *A. tricolor* визначити їх належність до одного з екзонів неможливо. Крім них у вирівнюванні наявні 47 позицій поліморфізмів, при цьому лише 6 із них – між *A. hypochondriacus* та *A. cruentus*. Поліморфізми розташовані досить рівномірно, найбільша довжина повністю ідентичної ділянки – 89 п.н. у екзоні 5. Вирівнювання амінокислотних послідовностей з параметрами за замовчуванням пройшло без помилок. Крім відповідних інделів, наявні 24 поліморфізми, з них 2 – між зерновими видами.

Вирівнювання іншого паралога не потребує додаткового редагування. За рахунок інделів у 3 та 18 п.н. послідовність *A. tricolor* довша на 21 п.н.,

положення інделів у екзонах – аналогічно послідовності у хромосомі 3. Наявні 42 позиції нуклеотидних поліморфізмів (2 між *A. hypochondriacus* та *A. cruentus*), 25 з яких знаходяться в першій частині екзона 1. Наявна повністю ідентична ділянка довжиною 251 п.н. в екзонах 3-4. Амінокислотних поліморфізмів знайдено 18. Між зерновими наявна лише одна амінокислотна заміна в позиції 56 (за нумерацією *A. tricolor*). В цій позиції всі три проаналізовані види амаранту відрізняються між собою (рис 3.2.64).

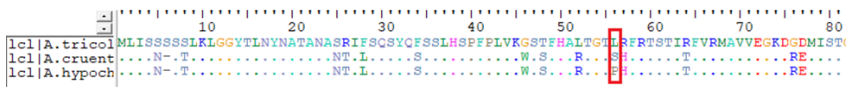


Рис 3.2.64. Вирівнювання амінокислотних послідовностей

Таким чином паралог гена *G-TMT* у хромосомі 4 (у *A. tricolor* – хромосома 1) значно більш консервативний (за винятком початку екзона 1). Обидва паралоги даного гена у *A. tricolor* дещо довші, ніж у зернових видів та відрізняються від них значною кількістю позицій.

Спроба вирівнювання кодуючих паралогів у межах одного виду за допомогою BLAST показала подібність фрагмента довжиною 858 п.н. (у *A. tricolor* – 911 п.н.) на рівні близько 80 % (рис 3.2.65).

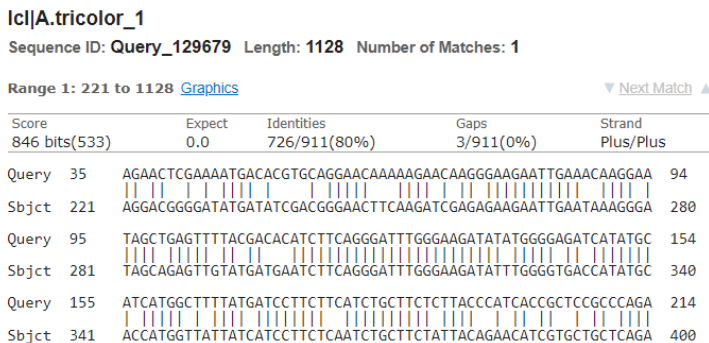


Рис. 3.2.65. Вирівнювання паралогів гена *G-TMT* у *A. tricolor*

Подібність занадто мала для коректного вирівнювання нуклеотидних послідовностей в ClustalW. До того ж не співпадає початок послідовностей. Аналогічним чином за допомогою BLAST визначено, що послідовності буряка, лободи та шпинату мають подібність з паралогом у хромосомі 3 амаранту на рівні 80 %, а у хромосомі 4 – на рівні 85 %. Отже, саме з паралогом у хромосомі 4 доцільно вирівнювати амінокислотні послідовності. Для вирівнювання нуклеотидних послідовностей рівень подібності занадто низький.

Спроба включити до вирівнювання послідовності арабідопсису та соняшнику виявилася невдалою, значна відмінність спостерігалася навіть у консервативних ділянках (рис 3.2.66).

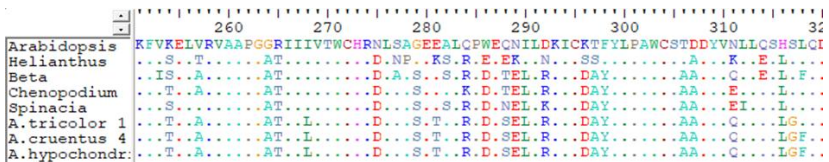


Рис. 3.2.66. Вирівнювання послідовностей гена *G-TMT* у неспоріднених видів

Після виключення перших двох послідовностей у вирівнюванні стають помітними консервативні ділянки, особливо в останній частині послідовності (рис. 3.2.67).

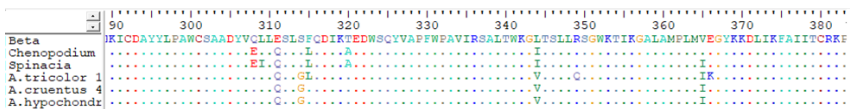


Рис. 3.2.67. Вирівнювання послідовностей гена *G-TMT* у споріднених видів

Таким чином можна зробити висновок, що початок послідовності не має функціонального значення, оскільки значно відрізняється навіть у таксономічно близьких видів одного роду. Найбільш функціонально важливі ділянки кодується останніми екзонами.

Вирівнювання повних послідовностей гена (включно з інтронами) у видів *A. hypochondriacus* та *A. cruentus* проводилося в BLAST, оскільки в ClustalW настільки довгі послідовності вирівнювати незручно.

Вирівнювання гена у хромосомі 3 показує рівень подібності 93,15 %. Загалом вирівнюються 3 великих фрагмента. Найбільша невідповідність спостерігається в області інтрона 4, який у двох видів значно розрізняється за довжиною (рис. 3.2.68).

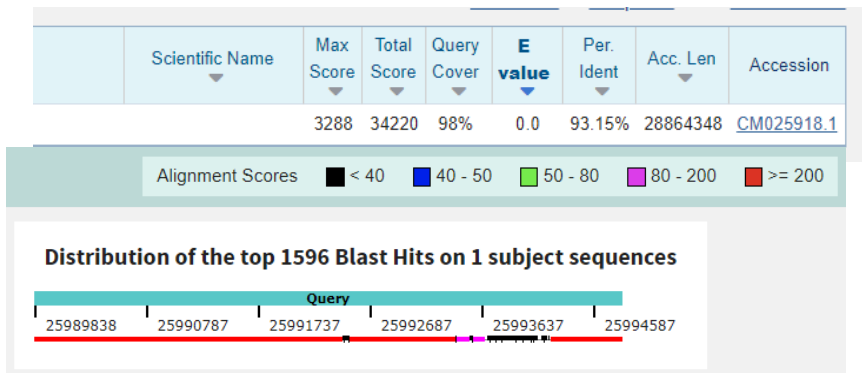


Рис. 3.2.68. Вирівнювання повної послідовності гена *G-TMT* у хромосомі 3 амаранта

Аналогічне вирівнювання гена у хромосомі 4 показало, що даний паралог в цілому більш консервативний, як і його кодуєча область. Рівень подібності становить 99,32 %. Тут також наявні 3 великих фрагмента, але вони майже дотичні один до одного (рис 3.2.69).

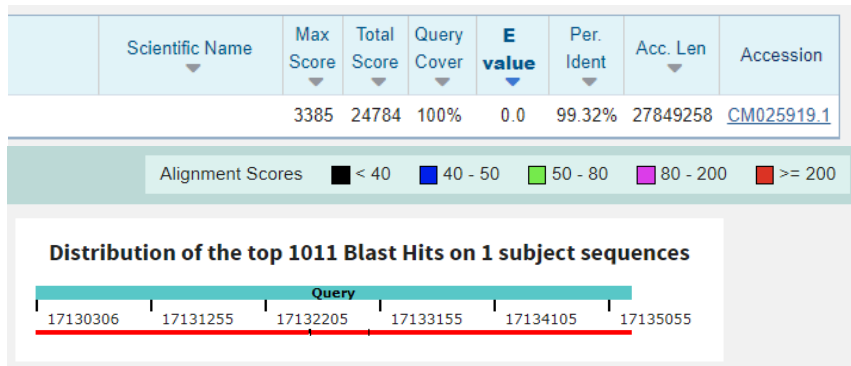


Рис. 3.2.69. Вирівнювання повної послідовності гена *G-TMT* у хромосомі 4 амаранта

Найбільшу невідповідність показує ділянка в інтроні 1, яка добре помітна на фоні більш консервативних областей (рис. 3.2.70).

```

Query 17130846 AGCTGTTAGTGCTTCGATTCCATATTCGAAATCTCATATGTTGAATGCTGGGTAGTGT 17130905
Sbjct 9920535 AGCTGTTAGTGCTTCGATTCCATATTCGAAATCTCATATGCTGAATGCTGGGTAGTGT 9920476
Query 17130906 GTATTGTCAATGTGTTTTGTGAATGGATGGCATAGTATCTTATCTTAATTGAAAT 17130965
Sbjct 9920475 GTATTGTCAATGTGTTTTGTGAATGGATGGCATAGTATCTTATCTTAATTGAAAT 9920416
Query 17130966 TCCCAAAATACTACTCCTATCCATATGTAAAAATGTCAAATTTCCCAAAATACTACTCC 17131025
Sbjct 9920415 TCCCAAAATACTACTCCTATCCATATGTAAAAATGTCAAATTTCCCAAAATACTACTCC 9920356
Query 17131026 TATCCTATATGTAAAAATGTCAAATTTCCCAAAATACTACTACTATTCTATATGTAAAAAT 17131085
Sbjct 9920355 TATTCTATATGTAAAAATGTCAAATTTCCCAAAAT-----GTAACATTATGGAATGC 9920303
Query 17131086 TGTCAAATTTCCCAAAATGTAACATTTATGGAATGCTATTATGCTAATACAGTAATACAT 17131145
Sbjct 9920302 TATTATGCTAATAC-AGTAAACACATTTACATAAGTGCAAACTCCCTCACATTTAAATAAAA 9920244
Query 17131146 TTACATAAGTGCAAACTCCTCACATTTAAATAAAACGATTGAAGTatatataaaaaaaat 17131205
Sbjct 9920243 CGATTGAAGT---ATATTCAAAAAATAAAAAAAGCATTGAAGTATTT-----T 9920197
Query 17131206 atatatataaaaaCGATTGAAGTAAATTCGAAATTTTTGATCAAAAAATCTGAAATAAATC 17131265
Sbjct 9920196 ATACTCAAATTTAATGAGTTA--TAATTCACATTTTTGATCAAAAAATCTGAAATAAATC 9920139
Query 17131266 TTACATATAATATAAATAAATCTTTGTAATTCACCTCTTAAACAATGTATGTTAGTCT 17131325
Sbjct 9920138 TTAC-----ATATAAATAAATAAATCTTTGTAATTCACGCTTAAACAATTTGATGTTAGTCT 9920084
Query 17131326 TTTCTAATAAAACTTTTATAAAAAATAGAAAATTATACATATTTTTTatTTTTTAAATG 17131385
Sbjct 9920083 TTTCTAATAAAACTTTTATAAAAAATAGAAAATTAT--ATATATTTTTATTTTTTAAATG 9920026

```

Рис. 3.2.70. Поліморфна ділянка в інтроні 1 гена *G-TMT* у хромосомі 4

Окреме вирівнювання інтрона 4 гена *G-TMT* у хромосомі 3, проведене в BLAST, хоч і показало подібність на рівні 94,53 %, але лише перші 363 позиції є достатньо великим консервативним фрагментом (рис. 3.2.71).

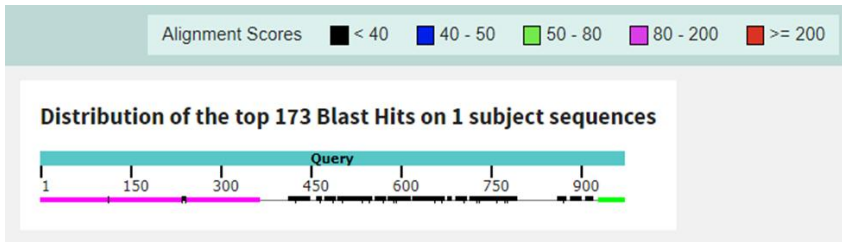


Рис. 3.2.71. Вирівнювання інтрона 4 гена *G-TMT* у хромосомі 3 амаранту

Отже, за результатами вирівнювань можна зробити наступні висновки:

1. Паралог гена *G-TMT* у хромосомі 4 амаранту на всіх рівнях аналізування значно більш консервативний, ніж у хромосомі 3. Найбільш поліморфною ділянкою є фрагмент інтрона 1, а у кодуючій послідовності – перша половина екзона 1.

2. Паралог у хромосомі 3 значно відрізняється другою половиною інтрона 4 навіть у таксономічно близьких зернових видів амаранту, що може бути використано для розробки праймерів.

3. Рівень подібності кодуючих послідовностей паралогів гена у різних хромосомах амаранту становить близько 80 % як між собою, так і з послідовностями споріднених видів родини лободових. Це дозволяє знайти достатньо відмінні ділянки, щоб визначати рівень експресії паралогів окремо.

4. Найбільш консервативні і, отже, функціонально важливі фрагменти послідовності знаходяться у другій її половині. Початок послідовності при множинному вирівнюванні майже не демонструє співпадінь.

ПЛР *in silico*. Для ампліфікації фрагмента гена праймери розробляли до послідовностей видів *A. hypochondriacus* та *A. cruentus*, оскільки лише у них відомі нуклеотидні послідовності інтронів. В ідеальному випадку вони мають працювати для обох видів, але розмір амплікона відрізнятиметься відповідно до довжини самої послідовності. Перспективними ділянками для гібридизації праймерів були екзони 4 та 5 послідовності гену *G-TMT* у хромосомі 3 амаранту. Потенційним недоліком є те, що розмір продукту у виду *A. cruentus* може перевищити 1000 п.н., що хоч і не є принциповим, але досить незручно для класичної ПЛР. Результати пошуку праймерів наведено на рис 3.2.72.

Перевіряємо пари праймерів на предмет придатності для обох видів та співпадіння температури гібридизації. Вибираємо пару з найвищою якістю, співпадінням режимів реакції та потрібним розміром амплікона.

Amplify the selected region of the target sequence surrounding nucleotides for the search.

or fill (or modify) the fields below:

Search from	to	or use this primer
Forward primer	<input type="text" value="1"/> <input type="text" value="200"/>	<input type="checkbox"/> <input type="text"/>
Reverse primer	<input type="text" value="1150"/> <input type="text" value="1627"/>	<input type="checkbox"/> <input type="text"/>

Amplified fragment size	Min	Max
	<input type="text" value="951"/>	<input type="text" value="1627"/>

▶ Show options

Forward primers				Reverse primers				Amplicons	
Forward primer	Pos.	TM	Q	Reverse primer	Pos.	TM	Q	Length	Q
tttgttgagaattagccgagta	1	56	100	gtcaggccctccaagtca	1255	56	100	1255	57
tttgttgagaattagccgagta	1	56	100	tcaggccctccaagtcaag	1254	56	100	1254	57
tttgttgagaattagccgagta	1	56	100	gcctccaagctcaagct	1250	56	100	1250	57
tttgttgagaattagccgagta	1	56	100	ccctccaagctcaagctga	1249	56	100	1249	57
tttgttgagaattagccgagta	1	56	100	tccaagctcaagctgagcg	1245	56	100	1245	57
tttgttgagaattagccgagta	1	56	100	ccaagctcaagctgagcgata	1244	56	100	1244	57
tttgttgagaattagccgagta	1	56	100	ccaagctcaagctgagcgata	1244	56	100	1244	57
tttgttgagaattagccgagta	1	56	100	ccaagctcaagctgagcgata	1244	56	100	1244	57
tttgttgagaattagccgagta	1	56	100	agtcaagctgagcgataactg	1241	56	100	1241	57
tttgttgagaattagccgagta	1	56	100	caagctgagcgataactgc	1238	56	100	1238	57
tttgttgagaattagccgagta	1	56	100	aagctgagcgataactgct	1237	56	100	1237	57
tttgttgagaattagccgagta	1	56	100	aacctaacgtataactctc	1236	56	100	1236	57

Found 322 Forward primer
Found 347 Reverse primer
Found 99 primer pairs

Рис. 3.2.72. Результати пошуку праймерів до повної послідовності гену *G-TMT* у хромосомі 3 амантанту

Різниця температури плавлення обраних праймерів (з поправкою за концентрацією солей) була менше 1 °C, що є прийнятним. Отже обираємо наступні режими реакції:

прямий праймер: 5'- TTTGTTGGAGAATTAGGCCGAGTA-3';
зворотній праймер 5'- AGTCAAGGCTGAGCGTATAACTG-3'.

Розраховані нами умови проведення реакції:

1 цикл – 95 °C – 5 хв;

30 циклів: 95 °C – 30 с, 58 °C – 30 с, 72 °C – 75 с;

фінальна елонгація – 72 °C – 5 хв.

Передбачувана довжина амплікона – 1241 п.н. у *A. cruentus* та 830 п.н. у *A. hypochondriacus*. Положення місць гібридизації праймерів та послідовність ампліконів показано на рис 3.2.73

<u>aggccgagta</u>	3541	tatatattta	attgatttgt	ttagtatata	ttcag tttg	ttggagaatt
<u>ttgtgaaatca</u>	3601	ggtgctccag	gtgcaacaat	aataatagta	acatggtgto	atogaaacct
<u>tgcttattat</u>	3661	gaaaagtoat	tgaaagetga	tgaactaaa	ttgttgata	aaatatgtga
<u>tcaactccaa</u>	3721	cttccagett	ggtgtttg	taacgattat	gtccatttgc	ttcaatccot
<u>tttactattt</u>	3781	gtacgttttt	tctgctctcc	aaatgggtta	atatgttaat	ttctctcttt
<u>ttatagttat</u>	3841	attattttat	gqtaatttac	atatatttca	gctattatac	gagaacaaaa
<u>ttataaatta</u>	3901	ttggaatcct	gttttatctg	tcttgcgta	tattttcata	atattacatt
<u>tttgggtgcaa</u>	3961	ttataactct	agatatgaaa	aacacattgt	tgaactgcta	aaaaatgtat
<u>agtgcatacg</u>	4021	gtaaaaaagt	aacagaagaa	atactaaatt	attaattttt	atccaaaaatg
<u>aatcttttgt</u>	4081	atttaaaatc	agtttggag	tcaataaata	aatatttttg	acgaaaaatt
<u>cgatttattt</u>	4141	gagcaaggtc	ggctactagg	gggagcacca	tgagctccc	ctcagggtcc
<u>aaactaactgg</u>	4201	ttgctatatg	gttaaaatta	aaatgaggat	ttttgtgtaa	tggtgacaaa
<u>aaagataatta</u>	4261	ataaggagag	tgtaaaaatt	ttaatgtatt	tgcattoaat	ctatttttaa
<u>gatatactag</u>	4321	tataaattgg	ctaataaatt	tgtattaatc	agcttgatc	aaatgattag
<u>tattagttta</u>	4381	tatatattat	tctaggtctc	tcttgataat	ttttaattta	ctacttttat
<u>tatttaattt</u>	4441	attaagataa	gtgataatag	tggtttaaag	tttaaattaa	aaggaaatggc
<u>tgttttaata</u>	4501	aaatttatga	ttgatagttg	ttggtgcat	gaaattataa	aatttagcaa
<u>caattaccaa</u>	4561	tattgataaa	aaaataatta	taccaattaa	agtattgata	aataaattta
<u>gttcagggcc</u>	4621	aatataatag	aacgtaattt	tagattttag	gggcctataa	tttacatttt
<u>agtgatttaa</u>	4681	tttaaatgt	cgagacggc	ccttgtgaga	attaatccct	taatccgtta
<u>gccagcagtt</u>	4741	ttgcaggaca	taaagtgtga	agattggacc	aaatagtgtg	ccccattttg
tatgctaata	4801	atacgtctag	ccttgacttg	gaagggcctg	acttcaactgc	tttttagcgg
aatagctctc	4861	aaaatcataa	attcttactt	tagagagttg	agaacgtcta	tataatagac
tttgtatcct	4921	aagttttgag	gctgatctaa	tttataaatt	aaaaaaaatt	aattgatggt
gaatttgta	661	acttgaaaca	tcttatctat	tgtatagacg	ttctcaactc	tctaaagtaa
<u>caaggtgag</u>	721	ttttttttta	gcatac	cgct	aaaaagtagt	gaagtcaggc
<u>ctttatgtgc</u>	781	cgtataactg	ctggccaaaa	tggggcaaca	tatttggctc	aatcttcaaa
<u>atttttcgta</u>	841	tgcaagtaaa	tcactaaacg	gattaaggga	ttaattotca	caaatgatta
<u>attttggata</u>	901	aaaaatattt	atttattgac	ttccaaactg	attttaaatc	catagcactc
<u>acacatttat</u>	961	caaatataa	atttagtact	tctgttactt	ttttacttgc	atgcacaaaa
<u>tgattggacc</u>	1021	aaattctctg	gaaaaacggt	ttatttgaga	gactatctct	aaqcttcaat

_____	1081	tgagagacgt	ctctcaaaaa	gacggtctct	caggagactg	tctaaaacac
<u>atTTTTtaac</u>						
_____	1141	aattcaacaa	tgTgtctgtc	ggatcattta	tatgtagagt	tataacattt
<u>aatattatga</u>						
_____	1201	aaatatacga	caagacgaat	aaaacaagat	tcatatcatt	acaattttgt
<u>tctcatatca</u>						
_____	1261	tcatcatcat	catcatatcc	agtaatttta	ttctcatata	atagctgaaa
<u>tatgtaaatt</u>						
_____	1321	accataaaat	gataaatagt	aaaaaaagga	gaaattaaca	tattaaccca
<u>tttgaaaagc</u>						
_____	1381	agaaaatacg	tactTggagt	tgaagggatt	gaagcaaatg	gacataatcg
<u>ttagcagaac</u>						
_____	1441	accaagctgg	aagataataa	gcatcacata	ttttatccaa	caattttagt
<u>tcatcagctt</u>						
_____	1501	tcaatgactt	ttctgattca	caaaggtttc	gatgacacca	tgTtaactatt
<u>attattgttg</u>						
_____	1561	cacctggagc	agcTactcgg	cctaattctc	caacaaa	ctg aatatatac
<u>taaacaaatg</u>						

Рис. 3.2.73. Послідовність амплікона у хромосомі 3 видів *A. cruentus* та *A. hypochondriacus* (комплементарний ланцюг)

Вирівнювання праймерів з повними послідовностями генів показало, що лише у хромосомі 4 виду *A. hypochondriacus* є місце гібридизації зворотнього праймера, що має 2 позиції замін. В усіх інших випадках різниця занадто значна. Отже, розроблені праймери не будуть ампліфікувати паралог гена у хромосомі 4.

За результатами пошуку праймерів до кодуючої послідовності з метою подальшого дослідження експресії гену *G-TMT* у хромосомі 3 виду *A. cruentus* одержано більше 100 пар праймерів, але всі вони давали продукт, яких знаходиться на початку послідовності, що не є ідеальним варіантом. Тому параметри пошуку було звужено і вибрано пару, що підходить для обох видів (рис. 3.2.74).

Вибрана пара праймерів має по 3-4 некомплементарні позиції у хромосомі 4 і, скоріше за все, не буде ампліфікувати даний продукт.

Обрано таку пару праймерів для хромосоми 3:

прямий праймер: 5' - GCCAAAAAGTATGGGGCTACATGT-3' ;

зворотній праймер 5' - ATTGTCCATCCTCAAATGGTTGCT-3'.

Умови проведення реакції:

1 цикл – 95 °C – 5 хв;

30 циклів: 95 °C – 30 с, 58 °C – 30 с, 72 °C – 15 с;

фінальна елонгація – 72 °C – 5 хв.

General criteria

Primer length (min-max)

Maximum TM difference

Minimum primer quality

GC clamp (mini)

Number of best primer pairs sorted

Amplify the selected region of the target sequence with a max of surrounding nucleotides for the search.
 or fill (or modify) the fields below:

Search from to or use this primer

Forward primer

Reverse primer

Amplified fragment size Min Max

▶ Show options

Forward primers				Reverse primers				Amplicons	
Forward primer	Pos.	TM	Q	Reverse primer	Pos.	TM	Q	Length	Q
ccaaaaagtatggggctacatgtc	305	56	100	atgccttatgagctaacccttgag	406	56	100	102	100
gccaaaaagtatggggctacatgt	304	57	100	atgtgttcaccactccattgac	491	57	100	188	100
gccaaaaagtatggggctacatgt	304	57	100	atgttcactcctcaaatgpttact	454	57	100	151	100
gccaaaaagtatggggctacatgt	304	57	100	ttgtccatcctcaaatggtgctc	453	57	100	150	100
gccaaaaagtatggggctacatgt	304	57	100	tccaacgcactctgacttgaaga	431	57	100	128	100
gccaaaaagtatggggctacatgt	304	57	100	ccaacgcactctgacttgaaga	430	57	100	127	100
gccaaaaagtatggggctacatgt	304	57	100	cgactctgacttgaagaatgc	426	57	100	123	100
agccaaaaagtatggggctacatg	303	57	100	atgtgttcaccactccattgac	491	57	100	189	100

Рис. 3.2.74. Результати пошуку праймерів EXP до гена у хромосомі 3 амаранту

Загальна тривалість реакції становить 47,5 хв, довжина амплікона – 151 п.н. Цільовий продукт знаходиться у екзонах 2-3 хромосоми 3 амаранту.

Аналогічним чином розроблено праймери до послідовності у хромосомі 4 амаранту. При цьому прямий праймер має 7, а зворотній – 4 некомплементарні позиції у хромосомі 3.

Обрано такі праймери для хромосоми 4:

прямий праймер: 5' - ATCACGTTGAGTCCTAAGCAAGCC-3';

зворотній праймер 5' - CATCAGCAAATGGCTGTCTCCAAAG-3'.

Умови проведення реакції:

1 цикл – 95 °C – 5 хв;

30 циклів: 95 °C – 30 с, 60 °C – 30 с, 72 °C – 15 с;

фінальна елонгація – 72 °C – 5 хв.

Загальна тривалість реакції становить 47,5 хв, довжина амплікона – 115 п.н. Цільовий продукт знаходиться у екзонах 2-3 хромосоми 4 амаранту.

Отже нами розроблені праймери та режими проведення ПЛР, що дозволяють:

1. Ідентифікувати види *A. cruentus* та *A. hypochondriacus* за рахунок різниці довжини інтрона 4 паралога гена *G-TMT* у хромосомі 3, що не завжди можна зробити за морфологією.

2. Визначити експресію кожного з паралогів окремо у обох зернових видів. Зважаючи на наявність повністю комплементарних місць гібридації праймерів, різниці у 3-7 позицій має бути достатньо для успішного проведення конкурентної реакції.

Проте неможливо передбачити наявність інших продуктів у повному геномі, тому необхідна експериментальна валідація отриманих праймерів.

Побудова філогенетичного дерева. Для побудови філогенетичного дерева методом приєднання сусідів виконано вирівнювання кодуючих нуклеотидних послідовностей гену *G-TMT*. Послідовності арабідопсису та соняшнику в нього не включені, оскільки відрізняються занадто сильно і заважають коректному вирівнюванню. Філогенетичне дерево наведено на рис. 3.2.75, а генетичні дистанції між послідовностями – на рис 3.2.76.

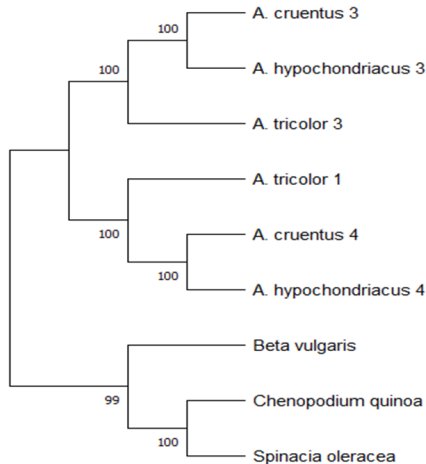


Рис. 3.2.75. Філогенетичне дерево кодуючих послідовностей гена *G-TMT* амаранта

	1	2	3	4	5	6	7	8
1. Icl A.cruentus 3								
2. Icl A.hypochondriacus 3	0.00657							
3. Icl A.tricolor 3	0.05669	0.05907						
4. Icl A.cruentus 4	0.26097	0.26734	0.25326					
5. Icl A.hypochondriacus 4	0.26097	0.26734	0.25326	0.00181				
6. Icl A.tricolor 1	0.26531	0.27166	0.26063	0.03804	0.03804			
7. Icl Beta	0.26349	0.27147	0.26501	0.29430	0.29430	0.30181		
8. Icl Chenopodium	0.30150	0.30131	0.29693	0.30774	0.30774	0.31501	0.25142	
9. Icl Spinacia	0.27522	0.28170	0.28466	0.29662	0.29810	0.30451	0.25901	0.17621

Рис. 3.2.76. Генетичні дистанції між нуклеотидними послідовностями гена *G-TMT* амаранту та інших культур (за моделлю Тамури-Нея)

За результатами філогенетичного аналізу встановлено, що:

1. Проаналізовані послідовності об'єднуються у 3 кластера. Це паралоги у хромосомі 3 усіх видів амаранту, у хромосомі 4 зернових видів та у хромосомі 1 *A. tricolor*, послідовності інших видів.

2. Найбільш близькі між собою послідовності у відповідних хромосомах *A. cruentus* та *A. hypochondriacus*. Найбільш генетично віддалені – послідовності амаранту та лободи.

3. Генетичні відстані паралогів гена *G-TMT* у різних хромосомах одного виду амаранту між собою приблизно такі ж, як і з послідовностями інших культур.

4. Дещо ближчим до послідовностей інших культур є ген у хромосомі 3 амаранту, тоді як вирівнювання в BLAST показувало більший відсоток співпадіння з геном у хромосомі 4 амаранту.

3.2.10. Біоінформаційний пошук генів SQS, які кодують сквален-синтазу у різних видів амаранту.

Одним із сучасних світових трендів є збалансоване харчування людини. З огляду на це перспективним є вирощування рослин, які мають високу поживну цінність та характеризуються підвищеним вмістом білку, жирних кислот (особливо омега-3), вітамінів та мінералів, біологічно активних речовин.

Однією з культур, що позитивно зарекомендувала себе у дієтичному і функціональному харчуванні, є амарант. Це культура, яку в світі вирощують на невеликих площах у харчових, кормових, фармакологічних, декоративних та

енергетичних цілях, як джерело збалансованого за вмістом амінокислот білку та унікальної за хімічним складом олії.

Амарантова олія містить велику кількість насичених і ненасичених жирних кислот, токоферолів (у тому числі вітаміну E), фосфоліпідів і, головне, сквалену. Останній є вуглеводом – попередником вітаміну D, стеролів і деяких гормонів. Сквален використовують у медицині як речовину, що має протизапальну, протипухлинну та імуностимулюючу дію (Huang Z.R. et al., 2009). Але традиційний видобуток з печінки акул робить сквален дуже дорогим. Тому ведуть пошук альтернативних джерел сквалену серед рослин. Амарант викликає велике зацікавлення з боку агровиробників, бо вміст сквалену в олії амаранту у декілька десятків разів перевищує його вміст у інших культурах (Gohil N. et al., 2019; Щербань А.Б., Стасюк А.И., 2020).

За синтез сквалену у різних організмів відповідає сквален-синтаза, яка знаходиться під контролем генів *SQS*. Ці гени на сьогодні тільки починають вивчати. Зокрема є інформація щодо поліморфізму та структури генів *SQS* квасолі та інших бобових (Aminfar Z., Tohidfar M., 2018), люцерни (Kang J. et al., 2019), оливок (Alagna F. et al., 2012) та інших культур. У амаранту в цьому напрямі краще поміж інших вивчений вид *A. cruentus*, у якого ген *SQS* секвенований (Park Y.-J. et al., 2016), у інших видів поки що більш досліджений промотор цього гену (Щербань А.Б., Стасюк А.И., 2020). На разі необхідно з'ясувати, чи є відмінності у структурі гену *SQS* у форм з високим та низьким вмістом сквалену, детальніше дослідити видові особливості поліморфізму сквален-синтази у зернових видів амаранту, а також нуклеотидну будову гену *SQS* у вітчизняних сортів.

Одним з ефективних підходів є молекулярно-генетичне маркування. Однак перед використанням будь-якою маркерної системи необхідно розробити якісні, високоспецифічні праймери та перевірити їх придатність для виконання відповідних завдань.

Амарантова олія як джерело сквалену. Як зазначають Левчук зі співавторами (2015): «Одним із шляхів вирішення проблеми здоров'я та

харчування населення є виробництво і широке використання якісних і безпечних рослинних олій з гарантованим вмістом поліненасичених жирних кислот, вітамінів, фітостеринів та інших життєво-необхідних для організму людини біологічноактивних сполук». Цим вимогам задовольняє амарантова олія, яка характеризується унікальним хімічним складом. Її вміст у насінні амаранту становить до 10 % (Liao P. et al., 2017), при цьому у білонасінних форм вміст олії вищий, ніж у темному насінні. До складу амарантової олії входять серотонін, жовчні кислоти, холін, ксантини, стероїди, вітаміни групи В, вітамін Е в рідкісній і легкозасвоюваній формі токотрієна, вітамін Д, пантотенова кислота тощо.

Амарантова олія є цінною для профілактики та лікування низки хвороб. Вона комплексно впливає на загальний стан організму, нормалізує обмін речовин, знижує рівень холестерину в організмі людини, покращує роботу печінки, серця, відновлює діяльність гормональної та імунної системи, виводить з організму шлаки, і підсилює лікувальну дію багатьох лікарських препаратів.

Хімічний склад амарантової олії відрізняється в залежності від виробника та способу отримання (пресовий, екстракційний, флюїдна екстракція). Проте найбільш активним і цінним компонентом амарантової олії є сквален. Сквален – вуглевод ($C_{30}H_{50}$), що належить до групи каротиноїдів, використовується у парфумерній, косметичній та фармацевтичній промисловостях, медицині, а також як ад'ювант для вакцин. Сквален є проміжним продуктом у ліпідному обміні, при біосинтезі холестерину й вітаміну D, стероїдних гормонів (Liao P. et al., 2017), важливою складовою людської шкіри. Бере участь у нормалізації процесів тканинного дихання та метаболізму, сприяє антиканцерогенній і протипухлинній дії, підвищує стійкість організму до бактеріальних, грибкових та вірусних інфекцій і опромінення радіацією.

Сквален можна отримувати з рослинної сировини. Але його вміст у більшості олійних культур не перевищує 1% (Park Y.-J., Nishikawa T., 2012). Кукурудзяна та олія зародків пшениці містять 0,1% речовини, олія з висівок

рису – 0,3%, маслинова – 0,7%, а в амарантовій вміст сквалену може досягати 2,2–10% (Maughan P. et al., 2011). Тому олія з насіння різних видів амаранту є перспективним альтернативним джерелом природного сквалену.

У наслідок дефіциту сквалену порушується постачання кисню до тканин. Як наслідок – тьмяніє та шарується волосся, шаруються нігті, тьмяніє шкіра, прискорюється виникнення зморшок тощо. Також нестача сквалену викликає зниження місцевого імунітету носоглоткової порожнини, області статевих органів та загалом шкірного покриву; утворюється целюліт. Внутрішні органи швидше «зношуються», погіршується робота серцево-судинної системи, печінки, нирок.

За умов дефіциту сквалену виникає необхідність пошуку його джерел у харчуванні. Тому створення і впровадження у виробництво сортів амаранту з високим вмістом цієї речовини є важливою задачею сьогодення.

Особливості генетичного контролю ферменту сквален-синтази у амаранту. Високий вміст сквалену в амаранті може бути наслідком мутацій в кодуючій чи регуляторній частині генів, які відповідають за синтез сквалену.

Spanova та Daum (2011), вивчаючи біосинтез сквалену у рослин *de novo*, відмітили, що він синтезується під час мевалонатного шляху метаболізму (MVA-шлях), наприкінці якого відбувається конденсація двох молекул фарнезилпірофосфату з утворенням однієї молекули сквалену. Каталізує цю реакцію фермент сквален-синтаза (SQS).

Devagenne зі співробітниками (2002) за результатами дослідження тютюну (*Nicotina tabacum L.*) припустили, що саме сквален-синтаза є найголовнішим регулятором, який визначає концентрацію сквалену (і стеролів) у клітині.

Park із співавторами (2016) секвенували кодуючу частину гену *SQS* у *Amaranthus cruentus*, встановили, що нуклеотидна послідовність містить 12 інтронів, 13 екзонів і кодує білок, який складається з 416 амінокислот. Також автори відмітили консервативність більшої частини кодуючої області гену *SQS* у амаранту та її подібність до екзонів гену *SQS* у інших рослин.

Щербань А.Б. и Стасюк А.И. (2020) секвенували промоторну частину гену *SQS* у різних видів амаранту, показали, що вона більш поліморфна, порівняно з кодуючою частиною. На їх думку поліморфізм нуклеотидного складу промотора гену *SQS* може впливати на його експресію і забезпечувати різний рівень накопичення сквалену в насінні амаранту. Також автори відзначили наявність двох контрастних гаплотипів (С і Р) промоторного регіону. С-гаплотип був притаманний культурним формам видів *A. cruentus*, *A. hypochondriacus*, *A. leucospermus* L. та *A. caudatus*, а Р-тип був більш розповсюджений і виявлявся як у культурних, так і у диких видів амаранту.

За умови більш детального вивчення і розробки якісних праймерів до промоторного регіону гену *SQS*, його поліморфізм можна буде використати для діагностики та контролю рівня експресії у зернових видів амаранту, що сприятиме прискоренню селекції культури за цим напрямом.

Геномна селекція є наступним, більш досконалим кроком класичної маркерної технології (MAS), що підвищує ефективність добору генплазми для схрещування під час створення сортів і гібридів. Геномна селекція передбачає розробку специфічних праймерів до заздалегідь відомих локусів.

На сьогодні геном амаранту вже розшифрований (Clouse J.W. et al., 2016). Також геномні бази даних постійно поповнюються даними щодо секвенованих нуклеотидних послідовностей різних генів амаранту. Це відкриває широкі можливості для дослідження окремих генів та областей геному цієї культури, дозволяє розробляти специфічні праймери, які сприяють детальнішому дослідженню внутрішньогеному поліморфізму окремих алелів відомих генів, контролювати їх успадкування під час гібридизації, проводити діагностику хвороб та ознак стійкості у вихідного і селекційного матеріалу, маркувати цінні господарські ознаки, досліджувати особливості експресії генів, що їх контролюють.

Досліджуваний матеріал. Нуклеотидні послідовності гену *SQS* амаранту були одержані у базі даних бібліотеки національного центру біотехнологічної інформації (NCBI, США). Вивчали поліморфізм трьох нуклеотидних

Характеристика нуклеотидних послідовностей кодуючої і промоторної частини гену *SQS* у амаранту

Номер послідовності у базі даних NCBI	Вид амаранту	Гаплогенетичний тип	Довжина послідовності, п.н.	Структурна частина гену	Рівень генетичної подібності відносно стандарту
1	2	3	4	5	6
AB691229.1	<i>A. cruentus</i>		7048	Весь ген	стандарт
MK598767.1	<i>A. cruentus</i>		1478	5-й – 9-й екзони	96,05
MK598768.1	<i>A. hypochondriacus</i>		1484		100,00
MK587531.1	<i>A. caudatus</i>	P	440	промотор	Стандарт
MK587532.1	<i>A. caudatus</i>	P	440	промотор	100,00
MK587533.1	<i>A. caudatus</i>	P	440	промотор	100,00
MK587534.1	<i>A. caudatus</i>	P	437	промотор	99,09
MK587535.1	<i>A. caudatus</i>	P	440	промотор	100,00
MK587536.1	<i>A. caudatus</i>	P	440	промотор	100,00
MK587537.1	<i>A. caudatus</i>	P	437	промотор	99,09
MK587538.1	<i>A. caudatus</i>	P	437	промотор	99,09
MK587539.1	<i>A. caudatus</i>	P	440	промотор	100,00
MK587540.1	<i>A. caudatus</i>	P	437	промотор	99,09
MK587541.1	<i>A. caudatus</i>	C	438	промотор	99,31
MK587542.1	<i>A. caudatus</i>	C	438	промотор	99,31
MK587543.1	<i>A. cruentus</i>	C	438	промотор	99,31
MK587544.1	<i>A. cruentus</i>	C	438	промотор	99,31
MK587545.1	<i>A. cruentus</i>	C	438	промотор	90,87
MK587546.1	<i>A. cruentus</i>	C	438	промотор	90,87
MK587547.1	<i>A. cruentus</i>	P	437	промотор	99,09
MK587548.1	<i>A. cruentus</i>	P	437	промотор	99,09
MK587549.1	<i>A. cruentus</i>	P	437	промотор	99,09
MK587550.1	<i>A. cruentus</i>	P	437	промотор	99,09
MK587551.1	<i>A. cruentus</i>	P	437	промотор	99,09
MK587552.1	<i>A. cruentus</i>	P	437	промотор	99,09
MK587553.1	<i>A. cruentus</i>	P	437	промотор	99,09
MK587554.1	<i>A. cruentus</i>	P	437	промотор	99,09
MK587555.1	<i>A. cruentus</i>	P	437	промотор	99,09
MK587556.1	<i>A. hypochondriacus</i>	C	438	промотор	99,31
MK587557.1	<i>A. hypochondriacus</i>	C	438	промотор	99,31
MK587558.1	<i>A. hypochondriacus</i>	C	259	промотор	87,41
MK587559.1	<i>A. hypochondriacus</i>	P	437	промотор	99,32
MK587560.1	<i>A. hybridus</i>	P	437	промотор	99,32
MK587561.1	<i>A. hybridus</i>	P	437	промотор	99,32
MK587562.1	<i>A. leucocarpus</i>	C	438	промотор	90,87
MK587563.1	<i>A. tricolor</i>	P	437	промотор	99,32
MK587564.1	<i>A. spinosus</i>	P	437	промотор	99,09
MK587565.1	<i>A. mantegazzianus</i>	P	437	промотор	99,32
MK587566.1	<i>A. blitum</i>	P	437	промотор	99,32
MK587567.1	<i>A. aureus</i>	P	437	промотор	99,32
MK587568.1	<i>A. aureus</i>	P	437	промотор	99,32
MK587569.1	<i>A. deflexus</i>	P	437	промотор	99,09
MK587570.1	<i>A. hypochondriacus</i>	P	437	промотор	99,32
MK587571.1	<i>A. cruentus</i>	P	437	промотор	99,32

послідовностей гену *SQS*, анотованих за номерами АВ691229.1, МК598767.1 і МК598768.1, а також 40 промоторних ділянок цього гену, анотованих за номерами МК587531.1– МК587571.1, у різних видів амаранту (*A. caudatus*, *A. cruentus*, *A. hybridus*, *A. hypochondriacus*, *A. mantegazzianus*, *A. tricolor*, *A. blitum*, *A. aureus*, *A. eucarpus*, *A. spinosus*, *A. deflexus*) (табл. 3.2.19).

Структура і поліморфізм послідовностей гену *SQS* у амаранта. За результатами біоінформаційного пошуку знайдено одну повну і дві часткові послідовності гену *SQS* у амаранту (див. табл. 3.2.19). Перша мала довжину 7048 п.н., була анотована за номером АВ691229.1, ідентифікована у виду *A. cruentus* (рис. 3.2.77); друга – 1484 п.н. (МК598768.1, вид *A. hypochondriacus*); третя – 1478 п.н., (МК598767.1, вид *A. cruentus*).

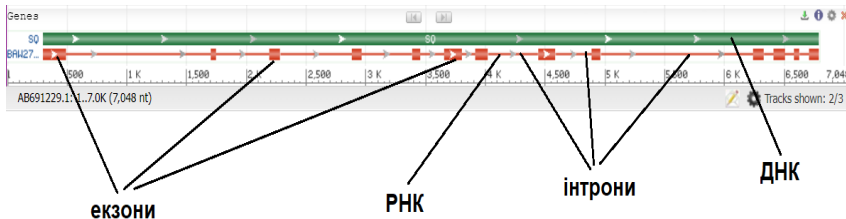


Рис. 3.2.77. Ген *SQS* (послідовність АВ691229.1, вид *A. cruentus*), мРНК, яка на ньому транскрибується. Схему запозичено із бази даних NCBI (URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/AB691229.1?report=graph>)

Повна послідовність складалася з промоторної ділянки, 13 екзонів, 12 інтронів і термінальної ділянки. Екзони мали такі розміри (від 1 до 13 відповідно): 195, 43, 90, 76, 70, 144, 105, 147, 76, 89, 92, 46 і 75 пар нуклеотидів (п.н.).

Розмір інтронів становив 1212, 448, 602, 423, 202, 117, 417, 302, 1276, 82, 78 і 83 п.н.

Послідовності MK598768.1 і MK598767.1 охоплюють області між п'ятим і дев'ятим ексонами гену *SQS* – ділянки з найбільш концентрованою кількістю нуклеотидних поліморфізмів.

Послідовність MK598768.1 і відповідна ділянка послідовності AB691229.1 співпадали на 100 %. Рівень ідентичності послідовності MK598767.1 відносно двох інших становив 96,11 % (див. табл. 3.2.19, рис. 3.2.78).

Sequences producing significant alignments									
Download <input type="button" value="v"/> <input type="button" value="New"/> Select columns <input type="button" value="v"/> Show 100 <input type="button" value="i"/>									
<input checked="" type="checkbox"/> select all 100 sequences selected									
GenBank <input type="button" value="v"/> Graphics <input type="button" value="v"/> Distance tree of results <input type="button" value="v"/> <input type="button" value="New"/> MSA Viewer <input type="button" value="v"/>									
	Description	Scientific Name	Max Score	Total Score	Query Cover	E value	Per Ident	Acc. Len	Accession
<input checked="" type="checkbox"/>	Amaranthus hybridus subsp. cruentus SQ gene for squalene synthase, complete cds	Amaranthus hy...	13016	13016	100%	0.0	100.00%	7048	AB691229.1
<input checked="" type="checkbox"/>	Amaranthus hypochondriacus squalene synthase (SQS) gene, partial cds	Amaranthus hy...	2741	2741	21%	0.0	100.00%	1484	MK598768.1
<input checked="" type="checkbox"/>	Amaranthus hybridus subsp. cruentus squalene synthase (SQS) gene, partial cds	Amaranthus hy...	2414	2414	21%	0.0	96.11%	1478	MK598767.1

Рис. 3.2.78. Результати пошуку та вирівнювання послідовностей гену *SQS* амаранту у програмі BLAST бази даних NCBI

У регіоні 5–9 екзонів досліджуваних послідовностей відмічено 37 одонуклеотидних замін, серед яких було 29 транзицій і 8 трансверсій. Із ідентифікованих одонуклеотидних замін 7 знаходилися у екзонних ділянках. Саме ці поліморфізми можуть призводити до амінокислотних замін у структурі сквален-синтази, що може впливати на рівень її експресії, а отже і на кількість сквалену. Також відмічено 3 інсерції/делеції: 8-нуклеотидну у 5-му інтроні, 12-нуклеотидну у 7-му інтроні та одонуклеотидну – у 8-му інтроні (рис. 3.2.79). Оскільки інтрони є спадково інертними, бо не несуть інформацію про будову поліпептиду, то інсерції/делеції у цих локусах, швидше за все, не впливатимуть на структуру і амінокислотний склад сквален-синтази.

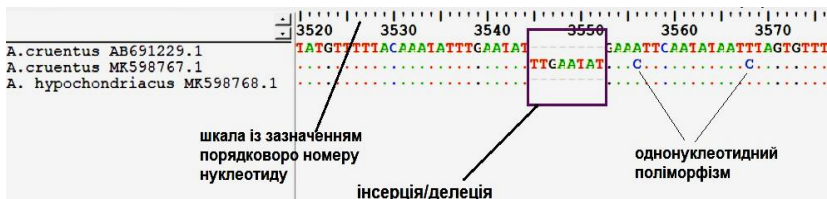


Рис. 3.2.79. Фрагмент вирівнювання кодуючого регіону гену *SQS* у амаранту. Послідовність АВ691229.1 – стандарт. Крапками позначено нуклеотиди, які співпадають із стандартом

Також нами було проаналізовано 40 секвенованих послідовностей промоторного регіону гену *SQS* (анотовані у базі NCBI за номерами МК587531.1–МК587571.1) у зернових, овочевих і диких видів амаранту. Як стандарт для порівняння випадково обрано послідовність МК587531.1. Графічне зображення їх порівняння у програмі BLAST наведено на рис. 3.2.80.

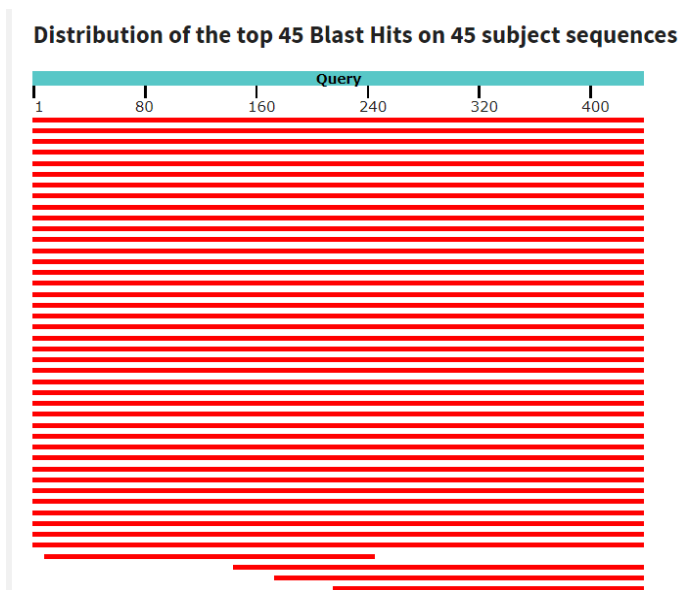


Рис. 3.2.80. Графічне зображення порівняння послідовностей промоторної частини гену скваленсинтази амаранту у програмі BLAST

Рівень ідентичності між аналізованими нуклеотидними послідовностями гену *SQS* різних видів амаранту варіював у межах від 87,41 (МК587558.1,

A. hypochondriacus) до 100 % (послідовності MK587532.1, MK58753.1, MK587535.1, MK587536.1, MK587539.1 виду *A. caudatus*) (див. табл. 3.2.19). Це свідчить про високу генетичну подібність досліджуваних послідовностей.

Відмічено наявність 27 однонуклеотидних замін, переважна більшість яких – це транзиції. Знайдено 7 інсерцій/делейцій: одна семинуклеотидна, чотири однонуклеотидні, дві – 3-5-нуклеотидні (рис. 3.2.81).



Рис. 3.2.81. Фрагмент вирівнювання в програмі BioEdit промоторної ділянки гену *SQS* у різних видів амаранту. Послідовність MK587556.1 обрано за стандарт. Точками позначено однакові нуклеотиди, літерами – ті, що відрізняються. Р-гаплотип позначено синіми рамками, С-гаплотип – необведені послідовності

Зазначимо, що останній індел характеризувався додатковим міжвидовим поліморфізмом, оскільки у більшості зразків різної видової належності тут спостерігали вставку двох нуклеотидів, а для окремих зразків виду *A. caudatus* інсерція містила 5 нуклеотидів. Зазначений поліморфізм промоторного регіону гену *SQS* амаранту може впливати на регуляцію його дії, а отже і на синтез сквалену. Однонуклеотидні заміни в подальшому можуть бути використані для розробки SNP і KASP маркерів промоторного регіону сквален-синтази амаранту.

За результатами вирівнювання було виділено 2 основних типи послідовностей промоторної частини гену *SQS*: перший (P) – превалував у більшості досліджуваних видів, другий (C) був притаманний окремим зразкам видів *A. caudatus*, *A. cruentus* і *A. hypochondriacus* (див. табл. 3.2.19 і рис. 3.2.81). Виділені нами морфотипи відповідали P і C-гаплотипам, описаним Kang J. et al. (2019) . При цьому найбільшу розбіжність між гаплотипами відмічено у прикінцевій частині промотору (рис. 3.2.82).



Рис. 3.2.82. Розбіжності між гаплотипами у прикінцевій частині промотору гену сквален-синтази у амаранту

Дизайн та валідація праймерів до промотору гену *SQS* амаранту.
 Дизайн праймерів проводили для кожного гаплотипу послідовностей окремо. Дизайн праймерів до P-типу виконували за послідовністю MK587531.1 (*A. caudatus*) (рис. 3.2.83), до C-типу – розробляли за послідовністю MK587556.1 (*A. hypochondriacus*).

Primer design

Amplify the selected region of the target sequence with a max of surrounding nucleotides for the search.

or fill (or modify) the fields below:

Search from to or use this primer

Forward primer

Reverse primer

Amplified fragment size Min Max

General criteria

Primer length (min-max)

Maximum TM difference

Minimum primer quality

GC clamp (mini)

Number of best primer pairs sorted

Show options

Forward primers				Reverse primers				Amplicons	
Forward primer	Pos.	TM	Q	Reverse primer	Pos.	TM	Q	Le...	Q
ccacgttctccttcaaaacaagc	55	57	97	gaagatgaacaaatcctctgg...	219	56	87	165	184
ccacgttctccttcaaaacaagc	55	57	97	agatgaacaaatcctctggga...	217	55	86	163	183
aaccagatctgcttcccttagc	21	56	96	gaagatgaacaaatcctctgg...	219	56	87	159	183
aaccagatctgcttcccttagc	21	56	96	gatgaacaaatcctctggatctg	216	54	97	196	183
ccacgttctccttcaaaacaagc	55	57	97	aaatgaacaaatcctctgg...	218	56	85	164	182
cgttccacgttctccttcaa	51	55	95	gaagatgaacaaatcctctgg...	219	56	87	169	182
cgttccacgttctccttcaa	51	55	95	gatgaacaaatcctctgggattctg	216	54	87	166	182
aaccagatctgcttcccttagc	21	56	96	agatgaacaaatcctctggga...	217	55	86	197	182
ccacgttctccttcaaaacaagc	55	57	97	acaatcctctgggattctgga...	211	56	84	157	181
cgttccacgttctccttcaa	51	58	94	gaagatgaacaaatcctctgg...	219	56	87	169	181

Add to Primer List

Found 618 Forward primer
Found 292 Reverse primer
Found 43668 primer pairs

Find

Рис. 3.2.83. Дизайн у програмі AmpliFX 1.7.0 праймерів до послідовності MK587531.1 (A. *caudatus*)

Серед згенерованих праймерів обрали ті, які мали кращі характеристики (менший рівень димеризації, ближчі температури плавлення у прямого та зворотного праймерів). Виділено одну пару праймерів, яку залучили до ПЛР *in silico* (рис. 3.2.84).

Крацими для послідовностей P-типу були такі праймери (назву праймерам ми давали самостійно):

Am1SQS-F (прямий) **ccacgttctccttcaaaacaagc** (температура плавлення – 56 °С, кількість GC-нуклеотидів – 50, рівень димеризації – 12, гібридизація з послідовністю в позиції 55-76 п.н.);

Am1SQS-R (зворотний) **cctggattcgattcattcgaagt** (температура плавлення – 57°С, кількість GC-нуклеотидів – 45, рівень димеризації – 16, гібридизація з послідовністю в позиції 181-204 п.н.)

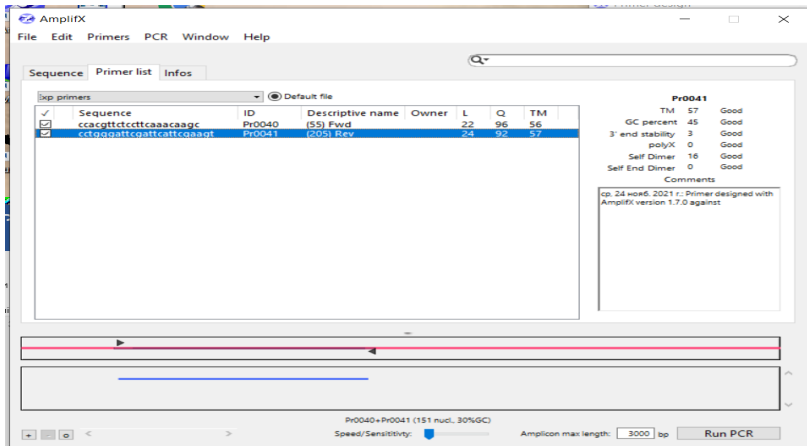


Рис. 3.2.84. Результати ПЛР послідовності МК587531.1 із розробленою парою праймерів.

Рожева смужка – схематичне зображення послідовності, синя – фрагмент, який ампліфікуватиметься. Чорними стрілками показані місця гібридизації праймерів з послідовністю

За результатами ПЛР *in silico* був визначений розмір передбачуваного продукту ампліфікації, який склав 150 нуклеотидів (див. рис. 3.2.84).

Для послідовностей C-типу краща розрахункова якість була у таких праймерів:

Am2SQS-F **acgttctctcttgaacaagc** (температура плавлення – 59°C, кількість GC-нуклеотидів – 45, рівень димеризації – 14, гібридизація з послідовністю в позиції 57-80 п.н.);

Am2SQS-R **ctctggcttctgggattc** (температура плавлення – 56°C, кількість GC-нуклеотидів – 50, рівень димеризації – 12, гібридизація з послідовністю в позиції 190-211 п.н.).

ПЛР *in silico* показала ампліфікацію фрагменту довжиною 155 нуклеотидів.

Умови проведення ПЛР розробляли самостійно. Оскільки температура плавлення, розрахована у програмі AmplifX відрізнялася від тієї, яка була отримана при розрахунку в олігокалькуляторі, то виникла необхідність

емпірично підібрати кращий режим ампліфікації. Отже попередньо перевіряли якість ПЛР при різних температурах відпалу праймерів (59, 61 і 62 °С).

Час елонгації розраховували спираючись на те, що за 1 хв. ампліфікується близько 1000 п.н. Оскільки передбачуваний розмір фрагментів становив 150 і 155 нуклеотидів (залежно від гаплотипу), то елонгація повинна тривати 15 с.

В результаті проведеної ПЛР було отримано позитивні результати для всіх температурних режимів (рис. 3.2.85). Як рекомендований протокол обрали програму з найвищою температурою відпалу праймерів (62 °С), бо максимальна температура дає максимальний рівень специфічності реакції.

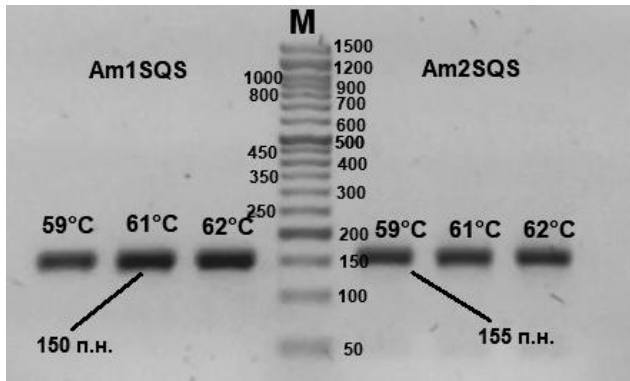


Рис. 3.2.85. Продукти ампліфікації сумішей ДНК різних видів амаранту з праймерами Am1SQS і Am2SQS при різних температурах відпалу праймерів. М – маркер розміру ампліконів BH 50 bp DNA Ladder RTU

Отже **рекомендовані нами умови ампліфікації** для обох пар праймерів, такі:

- 1 цикл – денатурація – 95 °С – 5 хв.;
- 30 циклів: денатурація – 95 °С 30 с, відпал – 62 °С 30 с, елонгація – 72 ° - 15 с;
- 1 цикл – фінальна елонгація при 72 °С 5 хв.

Також ми провели валідацію праймерів із сортами амаранту різних видів (рис. 3.2.86). Усі досліджувані сорти і популяції амаранту ампліфікувалися з обома парами праймерів. Розмір ампліконів відповідав прогнозованому. Але у сортів Роганський, Вогняна кулька, Ультра і 00097 при гібридизації з праймером Am2SQS (С-гаплотип), спектри були забарвлені менш інтенсивно, що може бути наслідком внутрішньосортного поліморфізму відповідних зразків за цим локусом. Але це припущення потрібно перевірити у подальших дослідженнях.

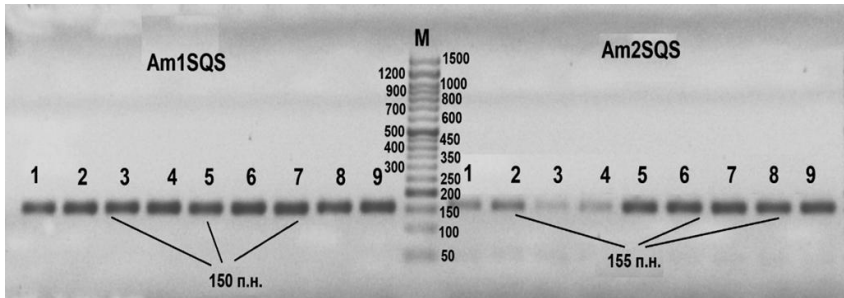


Рис. 3.2.86. Продукти ампліфікації ДНК різних видів амаранту з праймерами Am1SQS і Am2SQS. 1 - сорт Роганський (*A. caudatus*), 2 – Вогняна кулька (*A. montegazzianus*), 3 – сорт Ультра, 4 – популяції 00097 (*A. hybridus*), 5 – популяція Кармен, 6 – популяція Багрянний (*A. cruentus*), 7 – сорт Лера, 8 – сорт Студентський, 9 – сорт Харківський (*A. hypochondriacus*). М – маркер розміру ампліконів ВН 50 bp DNA Ladder RTU

В цілому отримані результати свідчать про наявність обох типів послідовностей у популяціях досліджуваних зразків амаранту. Це може бути результатом гетерогенності аналізованих сортів. Відзначимо, що при ампліфікації з праймером Am2SQS амплікони у сортів Роганський (*A. caudatus*), Вогняна кулька (*A. montegazzianus*), Ультра і популяції 00097 були менш виражені, ніж у інших зразків. Це може свідчити про додатковий міжвидовий та внутрішньовидовий поліморфізм промоторної частини гену сквален-синтази у досліджуваних зразків.

Розроблені праймери показали високу якість ампліфікації і можуть бути рекомендовані для генетико-селекційних досліджень амаранту з метою подальшого вивчення поліморфізму гену *SQS* та особливостей його експресії.

Філогенетичний аналіз видів амаранту за поліморфізмом послідовностей гену сквален-синтази. Для встановлення рівня генетичної подібності промоторних ділянок гену *SQS* у різних видів амаранту розрахували генетичні відстані Тамури-Неї (табл. 3.2.20).

Встановили, що за значенням генетичних відстаней, розрахованих за моделлю Тамури-Неї, досліджувані послідовності чітко розподілилися у дві основні і дві проміжні групи. Такий розподіл обумовлювався належністю до одного з гаплотипів послідовностей.

Перша група була найбільш чисельною, охоплювала зразки майже усіх досліджуваних видів Р-типу. Вони виявляли максимальну подібність ($D=0$).

До другої великої групи увійшли більшість зразків видів *A. caudatus* і *A. hypochondriacus* із С-типом промотору гену *SQS*. Вони були більш віддалені від інших зразків ($D=0,068$).

Проміжні групи включали окремі зразки і характеризувалися генетичними відстанями по відношенню до інших на рівні 0,004 (Р-тип) і 0,072 (С-тип).

Отже послідовності С-типу були більш генетично уособлені відносно інших. Оскільки до цього типу відносяться переважно зернові види амаранту, то їх більша генетична віддаленість може бути наслідком доместикації.

За результатами філогенетичного аналізу побудовано дерево філогенетичних зв'язків (рис. 3.2.87).

Досліджувані послідовності чітко диференціювалися у два кластери. До першого увійшли усі зразки Р-типу і охоплювали зернові, овочеві та дикі види амаранту. До другого віднесені тільки зернові види (*A. caudatus*, *A. hypochondriacus*, *A. cruentus*, *A. leucocarpus*) із С-типом послідовності промотору гену *SQS*.

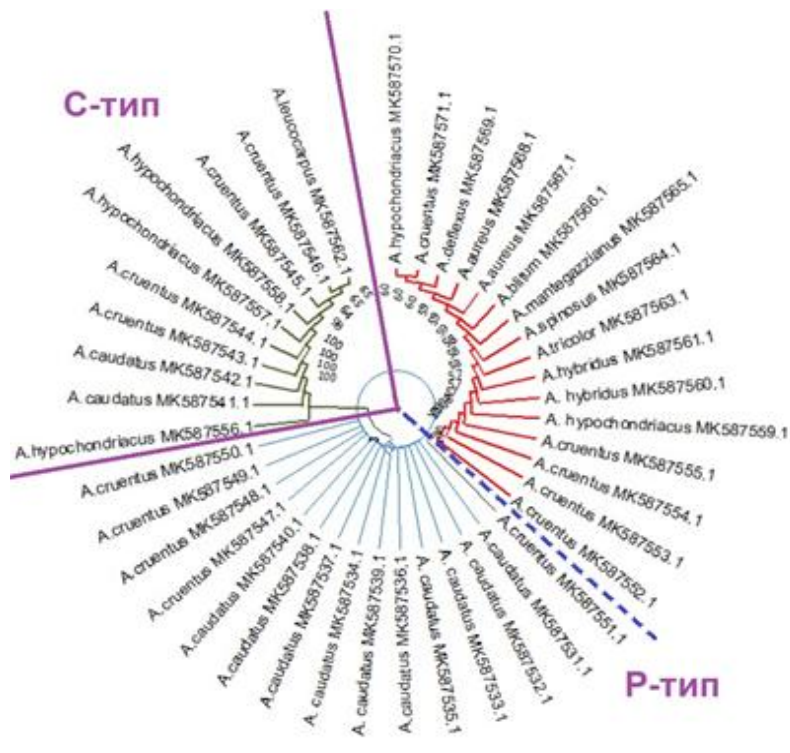


Рис. 3.2.87. Дерево філогенетичних зв'язків зернових, овочевих і диких видів амаранту, побудоване на основі поліморфізму нуклеотидних послідовностей промоторної ділянки гену *SQS*

Варто зазначити, що зразки першого кластеру розділялися на два підкластери: в одному опинилися різні види амаранту, в іншому – тільки зразки видів *A. caudatus* і *A. cruentus*.

Топологія філогенетичного дерева відображає шлях доместикації та відокремлення зернових видів амаранту.

Таким чином у результаті біоінформаційного пошуку знайдено і залучено в дослідження три кодуючі та 40 промоторних послідовностей ДНК гену сквален-синтази амаранту.

Кодуючі ділянки гену *SQS* виявилися менш поліморфними, ніж промоторні. Відмічено ряд однонуклеотидних замін та інсерцій/делецій у промоторному регіоні та у екзонах, що може впливати на експресію гену *SQS* і, як наслідок, на вміст сквалену у різних видів амаранту. Для однонуклеотидних замін можна розробити SNP та KASP маркери з метою подальшого вивчення гену *SQS* та особливостей його експресії у амаранту.

Підтверджено наявність двох типів послідовностей промотору гену *SQS*. С-тип притаманний зерновим видам, Р-тип – усім видам амаранту.

До кожного з типів промоторного регіону розроблено праймери та умови ампліфікації для них. Праймери виявляли високу специфічність під час ПЛР.

За результатами філогенетичного аналізу генів *SQS* доведено генетичну подібність усіх видів амаранту. Зернові види виявилися більш віддаленими по відношенню до інших досліджуваних видів амаранту.

Список використаних джерел

Васильева, Н. Ю. (2014). Биоинформатика. Множественное выравнивание. Филогенетические деревья: методическое пособие. Одесса: «Одесский национальный университет имени ИИ Мечникова, 70 с.

Головчанська, І. О., Кузьмишина, Н. В. (2013). Нові самозапилені лінії кукурудзи як носії цінних ознак, успадкованих при інцухті. *Селекція і насінництво*, 104, 20–25.

Гоццій, Т. І. (1999). Амарант: біологія, вирощування, перспективи використання, селекція. Х.: Харк. держ. аграр. ун-т ім. ВВ Докучаєва, 273 с.

Гоццій, Т. І., Воронков, М. Ф., Бобро, М. А., Мірошніченко, Л. О., Лиманська, С. В., Гудим, О. В., ... & Дуда, Ю. В. (2018). Амарант: селекція, генетика та перспективи вирощування. *Харків: ХНАУ*, 360 с.

Дергаусов, В. И. (2006). Амарант – культура перспективная. *Масла и жиры*. 2006. № 2. С. 7.

Сгоров, Д. К., Циганко, В. А., Дриль, В. П., Дем'яненко, С. Б. (2020). Вирощування гібридного насіння жита озимого (Методичні рекомендації). *Харків: Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН*, 10 с.

Железнов, А. В., Железнова, Н. Б., & Шумный, В. К. (2001). Анализ завязываемости семян у трех видов амаранта (*Amaranthus cruentus* L., *A. caudatus* L., и *A. lividus* L.) при свободном опылении и самоопылении. *Цитология и генетика*, 35(1), 39-45.

Івко, Ю. О. (2012). Вплив інцухту на формування структурних елементів продуктивності у сорту Магнат ріпаку ярого. *Агробіологія*, 9, 76-79.

Корнеєва, М. О., Ермантраут, Е. Р., & Власюк, М. В. (2007). Застосування адитивно-домінантної моделі для оцінки ліній цукрових буряків. *Збірник наукових праць [Інституту цукрових буряків УААН]*, (9), 172-179.

Левчук, І. В., Кіщенко, В. А., Тимченко, В. К., & Куниця, К. В. (2015). Амарантова олія–якість та безпечність щодо використання як біологічно активної добавки. *Інтегровані технології та енергозбереження*, (2), 74-80.

Міщенко, С. В. (2013). Зміна ознак волокнистості конопель під впливом самозапилення. *Селекція і насінництво*, (104), 86-91.

Парій, Ф. М., & Рябовол, Я. С. (2013). Створення закріплювачів стерильності жита озимого системи ЦЧС Рапра-типу. *Збірник наукових праць Уманського національного університету садівництва*, (82), 57-61.

Скворцов, І. В. (2008). Депресія ознак інцухт-поколінь у різноманітних вихідних форм та створення ліній соняшнику: автореф. дис.... канд. с.-г. наук. Харків, 15 с.

Хаджинов, М. И. (1962). Цитоплазматическая мужская стерильность кукурузы и использование ее в селекции и семеноводстве. Цитоплазматическая мужская стерильность в селекции и семеноводстве кукурузы. *К.: Издательство Украинской академии с.-х. наук*, 103-140.

Щербань, А. Б., & Стасюк, А. И. (2020). Полиморфизм гена SQS, кодирующего сквален-синтазу у видов амаранта (*Amaranthus L.*). *Генетика*, 56(3), 292-301.

Alagna, F., Mariotti, R., Panara, F., Caporali, S., Urbani, S., Veneziani, G., ... & Baldoni, L. (2012). Olive phenolic compounds: metabolic and transcriptional profiling during fruit development. *BMC plant biology*, 12, 1-19.

Aminfar, Z., & Tohidfar, M. (2018). In silico analysis of squalene synthase in Fabaceae family using bioinformatics tools. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, 16(2), 739-747.

Anu, R., Mishra, B. K., Mrinalini, S., Ameena, S., Rawli, P., Nidhi, V., & Sudhir, S. (2015). Identification of heterotic crosses based on combining ability in vegetable *Amaranthus* (*Amaranthus tricolor L.*). *Asian Journal of Agricultural Research*, 9(3), 84-94.

Bandurska, H., Niedziela, J., Pietrowska-Borek, M., Nuc, K., Chadzinikolau, T., & Radzikowska, D. (2017). Regulation of proline biosynthesis and resistance to drought stress in two barley (*Hordeum vulgare L.*) genotypes of different origin. *Plant Physiology and Biochemistry*, 118, 427-437.

Baraniak, J., & Kania-Dobrowolska, M. (2022). The dual nature of amaranth—Functional food and potential medicine. *Foods*, 11(4), 618.

Bergmüller, E., Porfirova, S., & Dörmann, P. (2003). Characterization of an *Arabidopsis* mutant deficient in γ -tocopherol methyltransferase. *Plant molecular biology*, 52, 1181-1190.

Bhatia, A. L. (2005). Growing colorful and nutritious Amaranth. *Natural Product Radiance*. 4(1), 40-43.

Bohra, A., Jha, U. C., Adhimoalam, P., Bisht, D., & Singh, N. P. (2016). Cytoplasmic male sterility (CMS) in hybrid breeding in field crops. *Plant Cell Reports*, 35, 967-993.

Brenner, D. M. (2019). Registration of DB 199313, cytoplasmic male sterile grain Amaranth genetic stock. *Journal of Plant Registrations*, 13(2), 251-253.

Bucher, J. G. (1961). The stage of the genome-plasmon interaction in the restoration of fertility to cytoplasmically pollen-sterile maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 47(9), 1436-1440.

Cheng, Z., Sattler, S., Maeda, H., Sakuragi, Y., Bryant, D. A., & DellaPenna, D. (2003). Highly divergent methyltransferases catalyze a conserved reaction in tocopherol and plastoquinone synthesis in cyanobacteria and photosynthetic eukaryotes. *The Plant Cell*, 15(10), 2343-2356.

Chow, C. K. In *Vitamin*. (2000). *Philadelphia: Saunders*, 584-598.

Clouse, J. W., Adhikary, D., Page, J. T., Ramaraj, T., Deyholos, M. K., Udall, J. A., ... & Maughan, P. J. (2016). The amaranth genome: genome, transcriptome, and physical map assembly. *Plant Genome*, 9, 1-14.

Demurin, Y. (1993). Genetic variability of tocopherol composition in sunflower seeds. *Helia*, 16, 59-62.

Demurin, Y., Skoric, D., & Karlovic, D. (1996). Genetic variability of tocopherol composition in sunflower seeds as a basis of breeding for improved oil quality. *Plant breeding*, 115(1), 33-36.

Devarenne, T. P., Ghosh, A., & Chappell, J. (2002). Regulation of squalene synthase, a key enzyme of sterol biosynthesis, in tobacco. *Plant Physiology*, 129(3), 1095-1106.

Duvick, D. N. (1965). Cytoplasmic pollen sterility in corn. *Advances in genetics*, 13, 1-56.

Fang, Y., & Xiong, L. (2015). General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. *Cellular and molecular life sciences*, 72, 673-689.

Frouin, J., Filloux, D., Taillebois, J., Grenier, C., Montes, F., De Lamotte, F., ... & Ahmadi, N. (2014). Positional cloning of the rice male sterility gene ms-IR36, widely used in the inter-crossing phase of recurrent selection schemes. *Molecular breeding*, 33, 555-567.

Fukunaga, K., Kawase, M., & Kato, K. (2002). Structural variation in the Waxy gene and differentiation in foxtail millet [*Setaria italica* (L.) P. Beauv.]: implications for multiple origins of the waxy phenotype. *Molecular Genetics and Genomics*, 268, 214-222.

Gohil, N., Bhattacharjee, G., Khambhati, K., Braddick, D., & Singh, V. (2019). Engineering strategies in microorganisms for the enhanced production of squalene: advances, challenges and opportunities. *Frontiers in bioengineering and biotechnology*, 7(50), 1-24.

Gudu, S., & Gupta, V. K. (1988). Male-sterility in the grain amaranth (*Amaranthus hypochondriacus* ex-Nepal) variety Jumla. *Euphytica*, 37(1), 23-26.

Hall, T., Biosciences, I., & Carlsbad, C. J. G. B. B. (2011). BioEdit: an important software for molecular biology. *GERF Bull Biosci*, 2(1), 60-61.

Hass, C. G., Tang, S., Leonard, S., Traber, M. G., Miller, J. F., & Knapp, S. J. (2006). Three non-allelic epistatically interacting methyltransferase mutations produce novel tocopherol (vitamin E) profiles in sunflower. *Theoretical and applied genetics*, 113, 767-782.

Hoover, R. (2010). The impact of heat-moisture treatment on molecular structures and properties of starches isolated from different botanical sources. *Critical reviews in food science and nutrition*, 50(9), 835-847.

Huang, Z. R., Lin, Y. K., & Fang, J. Y. (2009). Biological and pharmacological activities of squalene and related compounds: potential uses in cosmetic dermatology. *Molecules*, 14(1), 540-554.

Hudym, O. V., Lymanska, S. V., Goptsiy, T. I., Turchynova, N. P., Mykhailenko, V. O., Kryvoruchenko, R. V., ... & Stankevych, S. V. (2021). Amaranth variability at different doses of gamma radiation. *Ukrainian Journal of Ecology*, 11(8), 146-151.

Hunter, S. C., & Cahoon, E. B. (2007). Enhancing vitamin E in oilseeds: unraveling tocopherol and tocotrienol biosynthesis. *Lipids*, 42, 97-108.

Iftikhar, M., & Khan, M. (2019). Amaranth. *Bioactive factors and processing technology for cereal foods*, 217-232.

James, M. G., Denyer, K., & Myers, A. M. (2003). Starch synthesis in the cereal endosperm. *Current opinion in plant biology*, 6(3), 215-222.

Joshi, D. C., Sood, S., Hosahatti, R., Kant, L., Pattanayak, A., Kumar, A., ... & Stetter, M. G. (2018). From zero to hero: the past, present and future of grain amaranth breeding. *Theoretical and Applied Genetics*, 131, 1807-1823.

Jullien, N. (2013). AmplifX 1.7. URL: [http://crn2m.univ-mrs.fr/pub/amplifx - dist](http://crn2m.univ-mrs.fr/pub/amplifx-dist).

Kamal-Eldin, A., & Appelqvist, L. Å. (1996). The chemistry and antioxidant properties of tocopherols and tocotrienols. *Lipids*, 31(7), 671-701.

Kang, J., Zhang, Q., Jiang, X., Zhang, T., Long, R., Yang, Q., & Wang, Z. (2019). Molecular cloning and functional identification of a squalene synthase encoding gene from alfalfa (*Medicago sativa* L.). *International journal of molecular sciences*, 20(18), 4499.

Kanwischer, M., Porfirova, S., Bergmuller, E., & Dörmann, P. (2005). Alterations in tocopherol cyclase activity in transgenic and mutant plants of

Arabidopsis affect tocopherol content, tocopherol composition, and oxidative stress. *Plant physiology*, 137(2), 713-723.

Karamać, M., Gai, F., Longato, E., Meineri, G., Janiak, M. A., Amarowicz, R., & Peiretti, P. G. (2019). Antioxidant activity and phenolic composition of amaranth (*Amaranthus caudatus*) during plant growth. *Antioxidants*, 8(6), 173.

Karim, S., Aronsson, H., Ericson, H., Pirhonen, M., Leyman, B., Welin, B., ... & Holmström, K. O. (2007). Improved drought tolerance without undesired side effects in transgenic plants producing trehalose. *Plant Molecular Biology*, 64, 371-386.

Khamar, R., & Jasrai, Y. T. (2014). Nutraceutical analysis of amaranth oil, avocado oil, cumin oil, linseed oil and neem oil. *International Journal of Bioassays*, 3(5), 2090-2095.

Konishi, Y., Nojima, H., Okuno, K., Asaoka, M., & Fuwa, H. (1985). Characterization of starch granules from waxy, nonwaxy, and hybrid seeds of *Amaranthus hypochondriacus* L. *Agricultural and biological chemistry*, 49(7), 1965-1971.

Kopecká, R., Kameniarová, M., Černý, M., Brzobohatý, B., & Novák, J. (2023). Abiotic stress in crop production. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(7), 6603.

Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., & Tamura, K. (2018). MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular biology and evolution*, 35(6), 1547-1549.

Liao, P., Chen, X., Wang, M., Bach, T. J., & Chye, M. L. (2018). Improved fruit α -tocopherol, carotenoid, squalene and phytosterol contents through manipulation of *Brassica juncea* 3-hydroxy-3-methylglutaryl-coa synthase 1 in transgenic tomato. *Plant biotechnology journal*, 16(3), 784-796.

Lin, S., Miao, Y., Su, S., Xu, J., Jin, L., Sun, D., ... & Cao, J. (2019). Comprehensive analysis of *Ogura* cytoplasmic male sterility-related genes in turnip (*Brassica rapa* ssp. *rapifera*) using RNA sequencing analysis and bioinformatics. *PLoS One*, 14(6), e0218029.

Makarenko, M. S., Usatov, A. V., Tatarinova, T. V., Azarin, K. V., Logacheva, M. D., Gavrilova, V. A., & Horn, R. (2019). Characterization of the mitochondrial genome of the MAX1 type of cytoplasmic male-sterile sunflower. *BMC plant biology*, 19, 41-47.

Maughan, P. J., Smith, S. M., Fairbanks, D. J., & Jellen, E. N. (2011). Development, characterization, and linkage mapping of single nucleotide polymorphisms in the grain amaranths (*Amaranthus* sp.). *The Plant Genome*, 4(1).

Melonek, J., Duarte, J., Martin, J., Beuf, L., Murigneux, A., Varenne, P., ... & Small, I. (2021). The genetic basis of cytoplasmic male sterility and fertility restoration in wheat. *Nature Communications*, 12(1), 1036.

Moszak, M., Zawada, A., & Grzymisławski, M. (2018). Właściwości oraz zastosowanie oleju rzepakowego i oleju z amarantusa w leczeniu zaburzeń metabolicznych związanych z otyłością. *In Forum Zaburzeń Metabolicznych* (Vol. 9, No. 2, pp. 53-64).

Nemoto, K., Minami, M., & Nagamine, T. (2016). Variation and geographical distribution of perisperm starch in grain amaranths (*Amaranthus* spp.), and the origin of waxy perisperm type. *Tropical Agriculture and Development*, 60(3), 172-178.

Okuno, K., & Sakaguchi, S. (1982). Inheritance of starch characteristics in perisperm of *Amaranthus hypochondriacus*. *Journal of Heredity*, 73(6), 467-467.

Pandey, R. M. (2007). Nature and magnitude of genetic variability, heterosis and inbreeding depression in *Amaranthus*. *Genetika*, 39(2), 251-258.

Park, Y. J., & Nishikawa, T. (2012). Rapid identification of *Amaranthus caudatus* and *Amaranthus hypochondriacus* by sequencing and PCR-RFLP analysis of two starch synthase genes. *Genome*, 55(8), 623-628.

Park, Y. J., Nemoto, K., Minami, M., Matsushima, K., Nomura, T., Kinoshita, J. I., & Nishikawa, T. (2016). Molecular cloning, expression and characterization of a squalene synthase gene from grain amaranth (*Amaranthus cruentus* L.). *Japan Agricultural Research Quarterly: JARQ*, 50(4), 307-317.

Park, Y. J., Nemoto, K., Nishikawa, T., Matsushima, K., Minami, M., & Kawase, M. (2012). Origin and evolution of the waxy phenotype in *Amaranthus*

hypochondriacus: evidence from the genetic diversity in the Waxy locus. *Molecular breeding*, 29, 147-157.

Park, Y. J., Nemoto, K., Nishikawa, T., Matsushima, K., Minami, M., & Kawase, M. (2010). Waxy strains of three amaranth grains raised by different mutations in the coding region. *Molecular Breeding*, 25, 623-635.

Park, Y. J., Nishikawa, T., Tomooka, N., & Nemoto, K. (2012). The molecular basis of mutations at the Waxy locus from *Amaranthus caudatus* L.: evolution of the waxy phenotype in three species of grain amaranth. *Molecular breeding*, 30, 511-520.

Peters, I., & Jain, S. (1987). Genetics of grain amaranths: III. Gene-cytoplasmic male sterility. *Journal of Heredity*, 78(4), 251-256.

Porfirova, S., Bergmüller, E., Tropf, S., Lemke, R., & Dörmann, P. (2002). Isolation of an Arabidopsis mutant lacking vitamin E and identification of a cyclase essential for all tocopherol biosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(19), 12495-12500.

Qin, P., Lin, Y., Hu, Y., Liu, K., Mao, S., Li, Z., ... & Zheng, Y. (2016). Genome-wide association study of drought-related resistance traits in *Aegilops tauschii*. *Genetics and molecular biology*, 39, 398-407.

Reddemann, A., & Horn, R. (2018). Recombination events involving the atp9 gene are associated with male sterility of CMS PET2 in sunflower. *International journal of molecular sciences*, 19(3), 806.

Relatives, W. C. (2011). Genomic and Breeding Resources. by Ch. Kole. *SpringerVerlag Berlin Heidelberg*, 341 p.

Rhoades, M. M. (1931). Cytoplasmic inheritance of male sterility in *Zea mays*. *Science*, 73(1891), 340-341.

Saito, M., Konda, M., Vrinten, P., Nakamura, K., & Nakamura, T. (2004). Molecular comparison of waxy null alleles in common wheat and identification of a unique null allele. *Theoretical and applied genetics*, 108(7), 1205-1211.

Sauer, J. D. (1967). The grain amaranths and their relatives: a revised taxonomic and geographic survey. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 54(2), 103-137.

Saunders, R. M., & Becker, R. (1983). Amaranthus: a potential food and feed resource. *Advances in cereal science and technology*, 6, 357-386.

Seppanen, C. M., Song, Q., & Saari Csallany, A. (2010). The antioxidant functions of tocopherol and tocotrienol homologues in oils, fats, and food systems. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 87, 469-481.

Shintani, D. K., Cheng, Z., & DellaPenna, D. (2002). The role of 2-methyl-6-phytylbenzoquinone methyltransferase in determining tocopherol composition in *Synechocystis* sp. PCC6803. *FEBS letters*, 511(1-3), 1-5.

Shintani, D., & DellaPenna, D. (1998). Elevating the vitamin E content of plants through metabolic engineering. *Science*, 282(5396), 2098-2100.

Singh, N., Singh, J., Kaur, L., Sodhi, N. S., & Gill, B. S. (2003). Morphological, thermal and rheological properties of starches from different botanical sources. *Food chemistry*, 81(2), 219-231.

Smith, A. M. (2012). Starch in the Arabidopsis plant. *Starch-Stärke*, 64(6), 421-434.

Spanova, M., & Daum, G. (2011). Squalene—biochemistry, molecular biology, process biotechnology, and applications. *European journal of lipid science and technology*, 113(11), 1299-1320.

Stetter, M. G., Zeitler, L., Steinhaus, A., Kroener, K., Biljecki, M., & Schmid, K. J. (2016). Crossing methods and cultivation conditions for rapid production of segregating populations in three grain amaranth species. *Frontiers in plant science*, 7, 816.

Sugimoto, Y., Yamada, K., Sakamoto, S., & Fuwa, H. (1981). Some properties of normal-and waxy-type starches of *Amaranthus hypochondriacus* L. *Starch-Stärke*, 33(4), 112-116.

Tamura, K., Nei, M., & Kumar, S. (2004). Prospects for inferring very large phylogenies by using the neighbor-joining method. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(30), 11030-11035.

Tang, S., Hass, C. G., & Knapp, S. J. (2006). Ty3/gypsy-like retrotransposon knockout of a 2-methyl-6-phytyl-1, 4-benzoquinone methyltransferase is non-lethal,

uncovers a cryptic paralogous mutation, and produces novel tocopherol (vitamin E) profiles in sunflower. *Theoretical and Applied Genetics*, 113, 783-799.

Tarasenko, O. M. (2007). Розщеплення Rf3-гетерозигот у зворотних схрещуваннях кукурудзи з Молдавським типом цитоплазматичної чоловічої стерильності. *Biosystems Diversity*, 15(1), 175-182.

Van Eenennaam, A. L., Lincoln, K., Durrett, T. P., Valentin, H. E., Shewmaker, C. K., Thorne, G. M., ... & Last, R. L. (2003). Engineering vitamin E content: from Arabidopsis mutant to soy oil. *The Plant Cell*, 15(12), 3007-3019.

Viduranga, Y. (2020). Nutritional Value of Amaranth. *London: Waisundara*. 164 p.

Villarreal, M. E., & Iturriaga, L. B. (2016). Viscoelastic properties of amaranth starch gels and pastes. Creep compliance modeling with Maxwell model. *Starch-Stärke*, 68(11-12), 1073-1083.

Yang, Y., Bao, S., Zhou, X., Liu, J., & Zhuang, Y. (2018). The key genes and pathways related to male sterility of eggplant revealed by comparative transcriptome analysis. *BMC plant biology*, 18, 1-13.

Yu, M., Yu, Y., Guo, S., Zhang, M., Li, N., Zhang, S., ... & Zhang, X. (2022). Identification of TaBADH-A1 allele for improving drought resistance and salt tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Frontiers in Plant Science*, 13, 942359.

Zhu, F. (2017). Structures, physicochemical properties, and applications of amaranth starch. *Critical reviews in food science and nutrition*, 57(2), 313-325.

3.3. Створення вихідного матеріалу для селекції амаранту з використанням гамма-опромінення.

Для прискорення селекційного процесу у рослин велике значення має використання експериментального мутагенезу. Він є одним із сучасних методів селекції, який дає змогу збагачувати ресурси за генетичною мінливістю та забезпечує селекціонерів новим вихідним матеріалом для проведення добору та в подальшому створення нових сортів з цінними ознаками (Гніщевич та ін., 2002; Гопцій та ін., 2018; Козаченко, 2010).

У зв'язку з тим, що результати досліджень різних авторів (Bonarosa, 2013; Гопцій, 1999; Гопцій та ін., 2018) з експериментального мутагенезу амаранту неоднозначні, це обумовлює актуальність проведених досліджень з поглибленого вивчення ефективності методу фізичного мутагенезу. Особливої уваги заслуговує застосування гамма-опромінення шляхом підбору оптимальних його доз, для визначення генетичних ефектів після впливу мутагену на насіння культури, щоб забезпечити максимальний вихід господарсько цінних мутацій в амаранту й підвищити ступінь мінливості ознак селекційного матеріалу в мутантних поколіннях і створення на його основі сортів з полішеними селекційно цінними ознаками (Васильківський, Кунах, 2012; Гопцій, Лиманська, Гудим, 2022; Гудим, 2018).

Як вихідний матеріал під час проведення досліджень було використано три сорти амаранту виду *A. hypochondriacus*: Сем (Гопцій, Криворученко, Воронков, 2003) Харківський-1 (Гопцій, Воронков, Горбенко, 2001), Студентський. Обробку насіння проводили фізичними мутагенами (гамма-опромінення). Джерело випромінювання – Co^{60} . Дози випромінювання: 15 Гр, 30 Гр, 40 Гр, 150 Гр, 400 Гр та 700 Гр. Місце проведення обробки – ННЦ Інститут метрології. Установка – ДЕТУ 12-05-02. За контроль використовували сухе насіння амаранту без обробки.

3.3.1. Мітотична активність клітин, частота та спектр хромосомних аберацій, індукованих гамма-опроміненням в кореневій меристемі сортів амаранту.

Для визначення впливу мутагену на хромосоми після обробки насіння, а також для вивчення отриманих мутацій використовували цитогенетичні та генетичні методи, тому що вивчення частоти та спектру індукованих мутаційних змін є важливим етапом в практиці мутаційної селекції для будь-якої культури (Братушак, Моргун, 2007; Гудим, 2018; Mekonnen et. al, 2018). Цитологічними методами досліджень у амаранта почали займатися науковці ще у 60-х рр. (Гопцій, 1999), зосереджуючи увагу на більш детальному вивченні структури хромосом. Починаючи з 90-х рр. проводилися експерименти вченими з підрахунку кількості хромосом у різних видів амаранта та побудови на цій осові ідеограм (Zayachkivska, Konturek, Gzhegotsky, 2004). В Україні науковцями Харківського державного аграрного університету, під керівництвом Т.І. Гопцій, проводилися дослідження з вивчення протікання мітозу в кореневій меристемі різних видів амаранта та утворення хромосомних аберацій під впливом різних доз фізичних мутагенів (Гопцій та ін., 2018; Гудим, 2018).

Для проведення лабораторних цитогенетичних методів аналізу ми використовували 100 насінин кожного сорту, кожного варіанту опромінення. Труднощі одержання якісних тимчасових препаратів для досліджень у амаранта полягають в тому, що він чутливий до температури пророщування насіння, що в подальшому впливає на характер протікання мітозу та його інтенсивність (Гопцій та ін., 2018). Експерименти з видом *A. hypochondriacus* показали, що температура 20–25 °С уповільнює утворення меристематичних клітин. Крім того було встановлено, що характеру протікання мітозу у амаранта притаманна деяка періодичність (Гопцій та ін., 2018). Підвищення мітотичної активності було вдень, досягаючи свого піку о 12 годині дня при тридобовому пророщуванні. Потім спостерігається спад і найменша мітотична активність

була о 15 годині (рис. 3.3.1). Мітотичний індекс визначався з урахуванням кожної фази мітозу (Bonarosa, 2013; Гудим, 2018).

Тимчасові препарати переглядали під світловим мікроскопом типу МБІ-3 (Гудим, 2018; Guardianelli, Salinas, Puppo, 2019; Козаченко, Кириченко, 2007). У кожному варіанті аналізували 5000 клітин з 10 корінців та підраховували кількість клітин в різних фазах мітозу: профаза, метафаза, анафаза, телофаза. Мітотичний індекс (МІ) визначали в проміле, тобто кількість мітозів на 1000 досліджених клітин (Братушак, Моргун, 2007; Гудим, 2018; Положенець, 2009).

Було встановлено, що максимальна кількість метафаз і анафаз (рис. 3.3.1) спостерігалася на третю добу пророщування о 12 годині дня, що дуже важливо враховувати при підготовці матеріалу для фіксації.

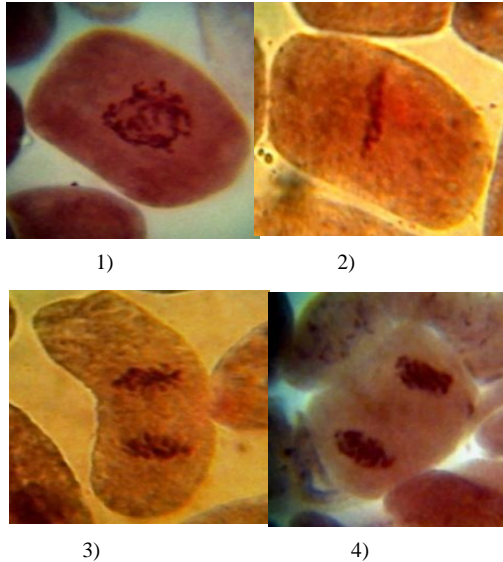


Рис. 3.3.1. Фази мітозу в кореневій меристемі сортів амаранту
(1) – профаза, 2) – метафаза, 3) – анафаза, 4) – телофаза)

Доведено також, що оптимальна довжина корінців для дослідження дорівнювала 1,0–1,5 см. Корінці, які були більшої або меншої довжини виявилися непридатними для експерименту (Гопцій та ін., 2018; Гудим, 2018).

Результати дослідження мітотичної активності кореневої меристеми насіння амаранту після гамма-опромінення різними дозами свідчать про відмінність між сортами Студентський, Харківський-1 і Сем за кількістю клітин, які перебували в стадіях мітозу (Гудим, 2018).

При температурному режимі 25 °С було виявлено, що в усіх варіантах максимальна кількість клітин знаходилася в профазі, а збільшення дози гамма-опромінення приводить до зменшення відсотку профазних клітин (табл. 3.3.1) (Гопцій та ін., 2001; Гудим, 2018).

У сорту Студентський в контрольному варіанті кількість профазних клітин становила 5,6 % від загальної кількості мітотичних клітин, а у варіанті з опроміненням дозою 700 Гр – 3,2 %. В контролі сорту Харківський-1 було ідентифіковано 5,3 % профаз, а під впливом дози 700 Гр – 3,2 %, у сорту Сем – 5,5 % профазних клітин у контрольному варіанті, що на 2,4 % перевищує отримані результати після опромінення насіння дозою 700 Гр – 3,2 % (Гудим, Гопцій 2016). Другою за кількістю підрахованих клітин була телофаза, але при дії високих доз опромінення відбувалося зниження кількості телофазних клітин в меристемах корінців всіх вивчених сортів амаранта. Для контрольного варіанту сорту Студентський кількість телофазних клітин становила 5,2 %, а у варіантах з опроміненням дозами: 30 Гр – 4,2 %; 150 Гр – 3,1 %; 400 Гр – 2,9 %; 700 Гр – 2,8 %. Мінімальна кількість телофаз відмічалась при дії опромінення 400 та 700 Гр. Така ж залежність характерна і для інших сортів амаранту виду *A. hypochondriacus*. Достовірне зниження МІ відмічено у дозах 150, 400, 700 Гр (Гопцій та ін., 2018; Гудим, 2018).

У результаті проведених досліджень також було встановлено, що забарвлення корінців амаранта розчином ацетокарміну шляхом підігріву викликає помутніння цитоплазми клітин, що ускладнює проведення цитологічних досліджень (Гопцій, Воронков, Криворученко, Криворученко, 2001). Щоб одержати матеріал придатний для дослідження краще

Таблиця 3.3.1.

Мітотична активність у корінцях амаранту під впливом гамма-опромінення ($t=25^{\circ}\text{C}$)

Сорт	Доза	Досліджено клітин	Кількість клітин в фазах								МІ ²⁾ %
			профаза		метафаза		анафаза		телофаза		
			шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Студентський	Контроль	5000	281	5,6	171	3,4	161	3,2	262	5,2	17,5
	15 Гр	5000	265	5,3	164	3,3	146	2,9	232	4,6	16,1
	30 Гр	5000	242	4,8	144	2,8	139	2,8	214	4,2	14,8
	40 Гр	5000	221	4,4	132	2,6	133	2,6	189	3,8	13,5
	150 Гр	5000	181	3,6	115	2,2	122	2,4	152	3,1	11,4 ¹
	400 Гр	5000	165	3,3	94	1,8	116	2,3	149	2,9	10,4 ¹
	700 Гр	5000	158	3,2	92	1,3	111	2,2	146	2,8	10,1 ¹
	НІР ₀₅	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Харківський І	Контроль	5000	268	5,3	159	3,2	157	3,6	254	5,1	16,7
	15 Гр	5000	252	5,1	142	2,8	154	3,1	259	5,2	16,1
	30 Гр	5000	238	4,8	139	2,7	147	2,9	231	4,6	15,1
	40 Гр	5000	222	4,4	118	2,3	136	2,7	220	4,4	13,9
	150 Гр	5000	189	3,8	109	1,8	114	2,3	206	4,1	12,2 ¹
	400 Гр	5000	161	3,2	89	1,7	112	2,2	187	3,7	10,9 ¹
	700 Гр	5000	156	3,1	86	1,6	104	2,1	163	3,2	10,2 ¹
	НІР ₀₅	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Сем	Контроль	5000	276	5,5	165	3,3	166	3,3	264	5,3	17,4
	15 Гр	5000	265	5,3	152	3,1	150	3,1	253	5,1	16,4
	30 Гр	5000	259	5,2	145	2,8	146	2,9	232	4,6	15,6
	40 Гр	5000	232	4,6	132	2,6	132	2,6	188	3,7	13,7
	150 Гр	5000	198	4,9	116	2,2	121	2,4	176	3,5	12,4 ¹
	400 Гр	5000	164	3,3	93	1,8	118	2,3	153	3,1	10,6 ¹
	700 Гр	5000	158	3,1	78	1,5	105	2,1	148	2,9	9,9 ¹
	НІР ₀₅	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Примітка. ¹ – різниця з контролем достовірна при $P=0,95$.

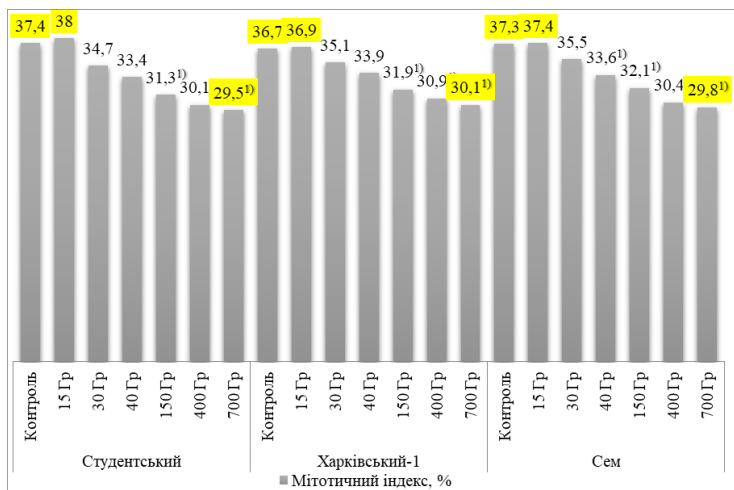
пророщувати насіння при температурному режимі $+35^{\circ}\text{C}$, з подальшою фіксацією корінців довжиною 2–3 мм в оцтовому алкоголі протягом 12 годин. Потім витримувати корінці амаранту в розчині ацетоарсеїну протягом 1–2 діб, що сприяє поступовому проникненню барвника в тканину. При цьому

відмічалось збільшення кількості метафазних і анафазних клітин та збільшення мітотичної активності в цілому (Гудим, 2018).

За результатами досліджень встановлено, що опромінення насіння сортів амаранту Сем, Харківський-1, Студентський дозою 15 Гр призводило до стимуляції мітотичної активності порівняно з контролем. Для сорту Студентський мітотичний індекс (МІ) в дозі 15 Гр склав 38 %, що на 0,6 % перевищував результат отриманий в контролі – 37,4 %, а опромінення насіння дозами 150 Гр, 400 Гр і 700 Гр негативно впливало на процес ділення клітин. Так, у сорту Студентський МІ під впливом дози 150 Гр був меншим, ніж у контролю на 4,0 % і становив 33,4 %, а під дією дози опромінення 700 Гр – 29 % (рис. 3.3.2) (Гопцій та ін., 2018; Гудим, 2018).

У сорту Харківський 1 мітотична активність знижується зі збільшенням дози гамма-опромінення. Для контрольного варіанту мітотичний індекс складав 36,7 %, що на 0,2 % менше ніж у дозі 15 Гр (36,9 %), опромінення насіння дозами 30 Гр і 40 Гр призводило до зменшення МІ на 1,6–2,7 % порівняно з контролем (35,1 %, 33,9 % відповідно). Під впливом дози 150 Гр мітотичний індекс продовжував знижуватися і складав 31,9 %. Збільшення дози опромінення до 700 Гр призводило до зменшення мітотичного індексу, до 30,1 % (Гудим, 2018).

У сорту Сем опромінення дозою 15 Гр стимулювала мітотичну активність на 0,1 % (37,4 %) порівняно з контролем (37,3 %). Вплив інших доз гамма-променів призводив до зменшення мітотичного індексу: 30 Гр – 35,1 %, 40 Гр – 33,6 %, 150 Гр – 32,1 %, 400 Гр – 30,4 % і 700 Гр – 29,8 %. (Гопцій та ін., 2018; Гудим, 2018). Для встановлення різниці між окремими варіантами досліді використовували НІР. Достовірне зниження МІ у сортів Студентський та Харківський 1 відмічено у дозах 150, 400, 700 Гр.



Примітка. ¹⁾ – різниця з контролем достовірна при $P=0,95$.

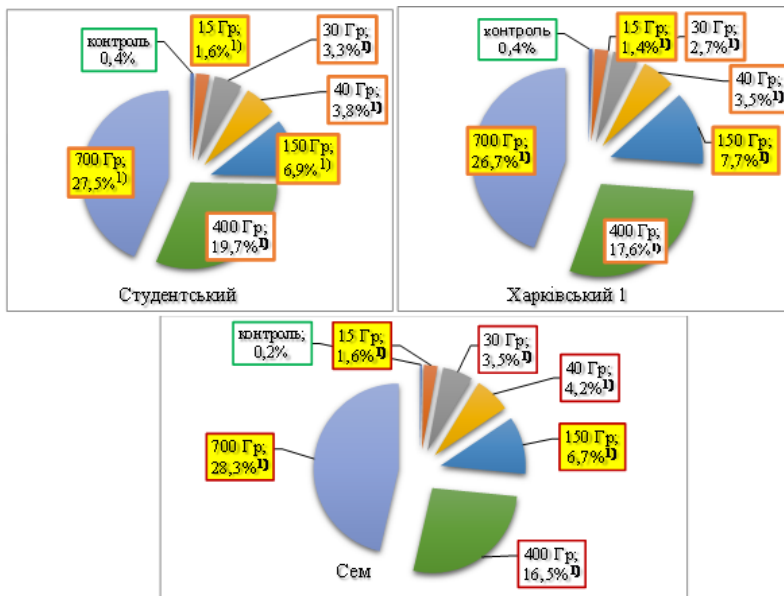
Рис. 3.3.2. Вплив гамма-опромінення на зміну мітотичного індексу у сортів амаранту ($t=35^{\circ}\text{C}$)

Одним з переконливих доказів негативної дії мутагенів і основних показників генетичної мінливості організмів на клітинному рівні є хромосомні порушення, поява яких залежить від природи і дози мутагену, чутливості клітин різних генотипів до мутагенної дії (Гудим, Гопцій, 2016; Гудим, 2018). Для визначення частоти мітотичних порушень використовували анафазний метод. З кожного варіанту проглядали 500–600 анафаз, потім за відношенням анафазних клітин з порушеннями до загальної кількості проглянутих анафаз визначали відсоток клітин з порушеннями (Гопцій, 1999).

Враховуючи результати досліджень частоти мітотичних порушень в кореневій меристемі амаранту після гамма-опромінення насіння, встановлено відмінність у сортів Студентський, Харківський-1 і Сем за кількістю хромосомних аберацій (в основному фрагментів і мостів) у клітинах, яка збільшувалася із зростанням дози мутагену (рис.3.3.3) (Гопцій та ін., 2018).

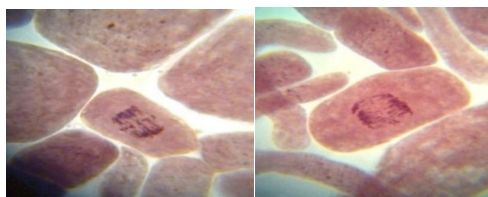
При опроміненні насіння сорту Студентський дозою 15 Гр виявлено всього дев'ять клітин з порушеннями, що становить 1,6 % від загальної кількості досліджених клітин, з них чотири клітини з фрагментами і п'ять з мостами. За обробки цього сорту дозою 700 Гр ідентифіковано 140 клітин з

порушеннями, що становить 27,5 % від загальної кількості клітин, з них 58 шт. – з фрагментами, 82 шт – з мостами (рис. 3.3.4) (Гудим, Гопцій, 2016; Гудим, 2018).



Примітка. ¹⁾ різниця з контролем достовірна при $P = 0,95$.

Рис. 3.3.3. Різниця впливу різних доз гамма-опромінення на частоту клітин з мітотичними порушеннями в кореневій меристемі сортів амаранту



1)

2)

Рис. 3.3.4. Порушення в анафазних клітинах: 1 – мости, 400 Гр; 2 – фрагменти, 700 Гр. Сорт Студентський

У сорту Харківський 1 під впливом дози 15 Гр показник хромосомних порушень становили вісім клітин (1,4 %), з яких три – фрагменти, п'ять – мости; в дозі 700 Гр ідентифіковано 135 клітин з порушеннями (26,7 %), серед яких 60 шт. з фрагментами і 75 шт. з мостами (рис. 3.3.5). При опроміненні насіння

сорту Сем дозою 15 Гр виявлено дев'ять клітин з порушеннями (1,6 %), в тому числі п'ять з фрагментами і чотири – з мостами. У дозі 700 Гр порушення мали 134 клітини (28,3 %), при цьому в 66 ідентифіковано фрагменти, а в 75 – мости. Кількість клітин з хромосомними порушеннями в кореневій меристемі амаранту після опромінення перевищувало результати отримані на контролі (0,4 % для сортів Студентський і Сем і 0,2 % для Харківський 1) (рис.3.3.6) (Гощій та ін., 2018; Гудим, 2018).

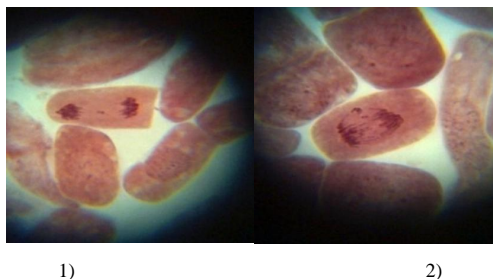


Рис. 3.3.5. Порушення в анафазних клітинах: 1 – мости, 400 Гр; 2 – фрагменти, 700 Гр
Сорт Харківський – 1

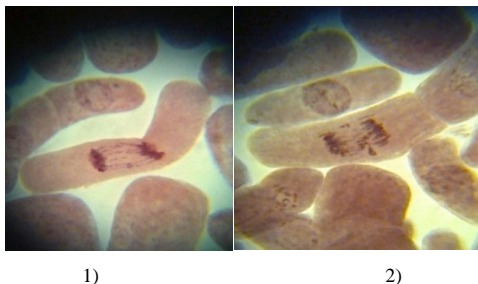


Рис. 3.3.6. Порушення в анафазних клітинах: 1 – мости, 400 Гр; 2 – фрагменти, 700 Гр.
Сорт Сем

Таким чином, в результаті проведених досліджень встановлено, прояв цитогенетичних ефектів у меристематичних клітинах проростків амаранту за різних варіантів гамма-опромінення та виявлено специфічність малих та великих доз. Обробка насіння сортів амаранту Сем, Харківський 1, Студентський гамма-променями дозою 15 Гр стимулювала мітотичну активність у меристематичних клітинах на 0,3–0,6 % порівняно з контролем.

Водночас обробка насіння дозами 150, 400 і 700 Гр негативно впливала на процес поділу клітин. Збільшення дози гамма-опромінення викликало підвищення частоти хромосомних аберацій (фрагментів та мостів) у меристематичних клітинах. В середньому у дозі 15 Гр цей показник становив 1,4 %, в дозі 150 Гр – 7 %, в дозі 700 Гр – 29 % (Гудим, 2018). Також, доведено, що пророщування насіння при температурі 20–25 °С призводить до уповільнення утворення меристематичних клітин, у той час як температура 35 °С сприяла активізації перебігу мітозу у амаранту (Гудим, 2018).

3.3.2. Особливості росту, розвитку та ступінь фенотипової мінливості сортів амаранту під впливом гамма-опромінення в першому поколінні.

Вивчення впливу мутагенних факторів на рослини першого покоління є необхідним етапом роботи в мутаційній селекції рослин, в результаті якого встановлюється ступінь шкодочинного впливу мутагену на ріст і розвиток рослин покоління M_1 , що пов'язано з виходом мутацій та інші важливі характеристики (Гопцій, 1999; Гудим, 2018).

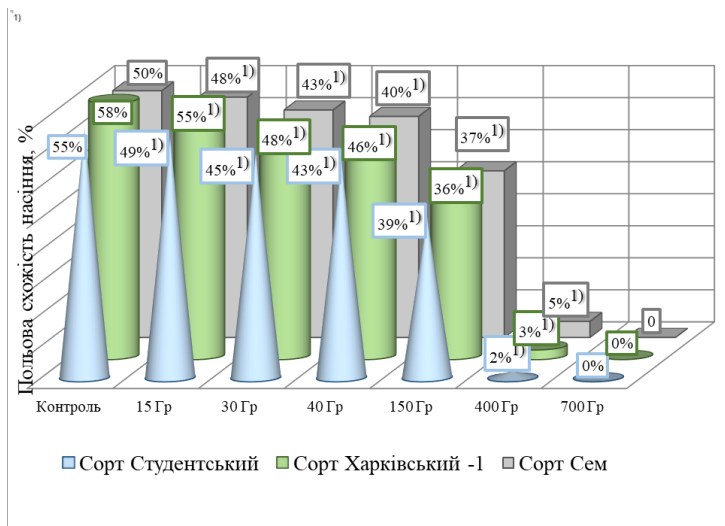
Згідно розробленої схеми польового дослідження для отримання першого мутантного покоління (M_1) в кожному варіанті на метрових рядках висівали по 100 насінин. Кількість рядків в кожному варіанті дорівнювала 10. Для виявлення мутацій застосовували примусове самозапилення під пергаментними ізоляторами (рис. 3.3.7) . У кожному варіанті M_1 , проводили самозапилення 100 рослин, в окремих випадках 25–50 рослин (Гаврилюк, 2004).



Рис. 3.3.7. Застосування ізоляторів на посівах амаранту

Сівбу, догляд за посівами рослин амаранту, вимірювання та збирання врожаю проводили згідно загальноприйнятих методик (Вовкодав, 2000) та «Методики проведення експертизи сортів амаранта (*Amaranthus L.*) на відмітність, однорідність і стабільність» (Гудим, 2018).

Основними, найбільш надійними критеріями чутливості рослин до дії мутагенного чинника є лабораторна й польова схожість насіння, виживаність рослин, ступінь пригнічення росту проростків і дорослих рослин (Моргун, 2001). На сортах амаранту виду *A. hypochondriacus* Студентський, Харківський 1, Сем установлено, що зниження польової схожості, виживаності рослин в M_1 , відбувалося внаслідок підвищення дози гамма-опромінення. Польова схожість для контрольного варіанту у середньому була в межах 58–50 %, під впливом дози 15 Гр – 55–49 %, 400 Гр – 3–2 %. Виживаність рослин у середньому за варіантами становила 78–75 % (15 Гр), 55–50 % (150 Гр) порівняно з контролем – 80–78 % (Рис. 3.3.8) (Гудим, 2014).



Примітка. 1) – різниця з контролем достовірна при $P=0,95$

Рис. 3.3.8. Вплив гамма-опромінення на польову схожість насіння сортів амаранту в M_1

Вивченням спектру морфологічних змін у рослин M_1 під впливом різних доз і концентрацій мутагену приділяли увагу багато дослідників (Гопцій та ін.,

2018; Гудим, 2018; Моргун, 2001). Фенотипово змінені рослини виділяли шляхом візуального огляду усіх рослин під час проходжень ними основних фаз росту й розвитку, при цьому спостерігали за типами змін стебла і листя, відмічали хлорофілові зміни в M_1 . Під час дозрівання проводили облік мутацій, використовували класифікацію запропоновану В.В. Моргуном та В.Ф. Логвиненко (Моргун, Логвиненко, 1995). У кінцевому результаті в кожній родині враховували усі випадки мутаційної мінливості (Karamac et. al, 2019).

У результаті опромінення різними дозами в поколінні M_1 було отримано ряд морфозів, пов'язаних зі зміною морфології рослин амаранту (Рис. 3.3.9).

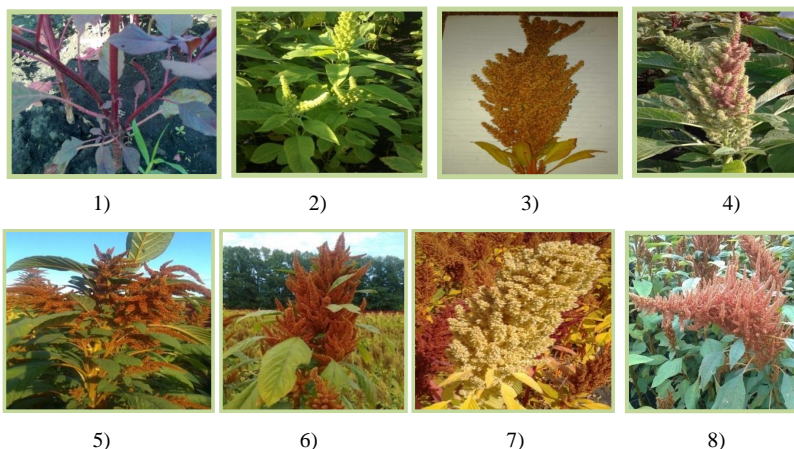


Рис. 3.3.9. Види морфозів ідентифіковані у досліджуваних сортів амаранту під впливом гамма-опромінення в M_1

- 1) Розгалуження основного стебла у нижній частині; 2) Роздвоєння волоті;
- 3) Фасціація волоті; 4) Зміна забарвлення волоті; 5) Розгалуження основного стебла у верхній частині; 6) Розгалуження волоті; 7,8) Зміна форми волоті.

Визначено, що при обробці насіння амаранту гамма-променями у дозах 400 та 700 Гр сходи були нормальними, але вже через тиждень ситуація різко змінювалася, сім'ядолі жовкли і засихали (Гопцій, 1999; Гудим, 2018). Опромінення призводило до загибелі нормальних рослин. Результати дослідження на сортах амаранту Студентський Сем, Харківський 1, показали, що порушення синтезу хлорофілу в рослині відбувається під впливом гамма-

опромінення внаслідок підвищення дози опромінення. На облікових ділянках були ідентифіковані два типи хлорофільних змін «albina» та «viridis», які були індуковані різними дозами опромінення (рис.3.3.10) (Hudym et. al, 2021; Гудим, 2018)



За типом viridis (150 Гр) За типом albina (400 Гр)

Рис. 3.3.10. Хлорофілові зміни у сорту Студентський

Морфологічні зміни у рослин амаранту ідентифіковані у мутантних поколіннях, було розділено на три групи: хлорофілові, морфологічні та господарсько цінні. Кожний із цих типів змін у M_1 індукувався певними дозами випромінювання. Найбільший відсоток хлорофілових змін (84–92 %) проявився під впливом високих доз гамма-опромінення – 400 та 700 Гр; морфологічні зміни індукувалися меншими дозами опромінення (30, 40, 150 Гр) і були в межах 3,8–20,0 %; господарсько цінні зміни виникали при опроміненні дозами 15 і 150 Гр та варіювали в межах 3,3–9,0 % (Гудим, Васько, 2015; Гудим, 2018).

Дози гамма-опромінення 400 та 700 Гр індукували хлорофілові зміни (типу Albina), які призводили до повного порушення синтезу хлорофілу в рослині. Найбільшу кількість рослин з хлорофіловими змінами отримано при обробці дозою 700 Гр, яка становила 87 % – для сорту Студентський, 92 % – для сорту Харківський 1 та 90 % – для сорту Сем. (табл. 3.3.2) (Гудим, Гопцій, 2015; Гудим, 2018).

Таблиця 3.3.2.

Загальна частота основних типів змінених рослин, індукована гамма - опроміненням в М₁

Варіант	Студентський								Харківський-1								Севд							
	Контроль	15Тр	30Тр	40Тр	150Тр	400Тр	700Тр	Контроль	15Тр	30Тр	40Тр	150Тр	400Тр	700Тр	Контроль	15Тр	30Тр	40Тр	150Тр	400Тр	700Тр			
Загальна частота змінених рослин, %	0,6	5,0	5,8	11,8	30,5	54,0	87,0	0,3	2,3	6,2	17,2	35,0	59,0	92,0	0,6	2,9	7,6	16,2	41,7	58	90			
НІР ₉₅	4,3	5	5	5	5	5	5	4,9	4,9	4,9	4,9	4,9	4,9	4,9	4,9	4,9	4,9	4,9	4,9	4,9	4,9			
Хлорофлові, %	0,3	2,0	5,0	8,0	54,0	87,0	0,3	2,4	1,0	7,0	10,0	59,0	92,0	0,6	2,3	2,0	8,0	12,0	58,0	90,0	90,0			
НІР ₉₅	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3			
Морфологічні, %	0,3	2,0	3,8	6,8	17,5	0,3	0,3	5,2	7,5	19,0	0,6	5,6	8,8	20,0	0,6	2,9	5,6	8,8	20,0	0,6	0,6			
НІР ₉₅	1,9	1,7	1,7	1,7	1,7	1,7	1,7	1,7	1,7	1,7	1,7	1,7	1,7	1,7	1,7	1,7	1,7	1,7	1,7	1,7	1,7			
Господарсько ¹⁾ пінні, %	0,3	3,3	0,3	5,0	0,3	0,3	0,3	0,3	2,7	6,0	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3			
НІР ₉₅	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9	0,9			

¹⁾ – різниця з контролем достовірна при $P=0,95$

Рослини M_1 , отримані з опроміненого насіння, різнилися помірною і значною депресією ростових процесів. Висота рослин у варіантах обробки різними дозами зменшувалася в середньому на 10–14 см, довжина волоті – на 15 см, а маса насіння з волоті – на 1–3 г порівняно з контролем (рис.3.3.11) (Гудим, 2014, 2018).

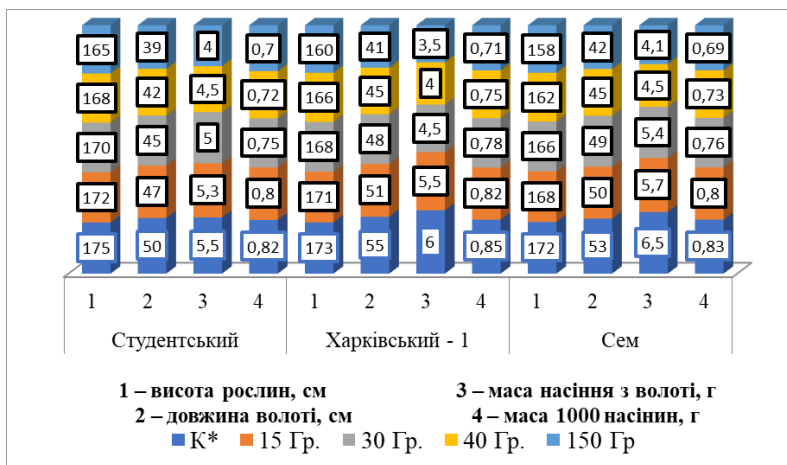


Рис. 3.3.11. Вплив гамма-опромінення на зміну біометричних параметрів рослин амаранту в M_1

Отже, в результаті проведених досліджень встановлено, що зниження показників польової схожості, виживаності рослин амаранту виду *hypochondriacus* в M_1 відбувається внаслідок підвищення дози опромінення. Польова схожість у середньому становила на контролі 58–50 %, під впливом дози 15 Гр – 55–49 %, 400 Гр – 3–2 %. Виживаність рослин у середньому за варіантами була на рівні 78–75 % (15 Гр), 55–50 % (150 Гр) порівняно з контролем – 80–78 % (Гудим, 2018). Рослини M_1 , що вирости з опроміненого насіння, характеризувалися помірною і значною депресією ростових процесів, що проявлялося в зменшенні біометричних показників на 10–15 см порівняно з контролем (Гудим, 2018). Крім того, опромінення насіння сприяло отриманню морфозів, пов'язаних зі зміною морфології рослин амаранту, індукованих

різними дозами в поколінні M_1 : фізіологічні (хлорофілові – 400, 700 Гр), ранньостиглі (дія дози 15 Гр); морфологічні (40, 150 Гр), господарсько цінні (15, 150 Гр) та виявлено летальні дози (400 та 700 Гр), які призводили до порушення синтезу хлорофілу і загибелі зовнішньо нормальних рослин) (Гудим, 2018).

3.3.3. Спектр мінливості ознак і ростові процеси рослин амаранту в другому поколінні.

Для отримання другого мутантного покоління (M_2) насіння, яке зібране із самозапилених рослин M_1 , висівали індивідуально на однорядкових ділянках, на яких залишали по 20 рослин (Моргун, 2001). При застосуванні методу підігрі у перехреснозапильних культур кількість виявлених мутацій вища, ніж при застосуванні змішаних популяцій. У кожній родині M_2 самозапилювали по три–п'ять рослин (Гопцій, 1999).

Ріст і розвиток рослин другого покоління характеризувався депресією кількісних ознак та ростових процесів рослин унаслідок впливу гамма-опромінення. Висота рослин в M_2 була меншою у всіх варіантах обробки мутагеном порівняно із контрольним. Для сорту Студентський на контролі вона становила 155 см, а при дозі 150 Гр – 145 см. У сортів Харківський 1 та Сем висота рослин зменшувалася на 5–13 см зі збільшенням дози опромінення (рис.3.3.12) (Hudym et. al, 2021; Гудим, 2018).

Для порівняння впливу мутагену на досліджувані ознаки у рослин використовували коефіцієнт варіації (V), який для доз 15 Гр і 30 Гр характеризувався слабкою мінливістю ознак і був у межах 3,8-10,5 %. Вплив дози 40 Гр відзначався середньою варіацією – 12,6-14,9 %. Сильна варіація була виявлена від опромінення дозою 150 Гр і становила 21,3-23,6 %. Найбільший коефіцієнт варіації у сорту Харківський-1 було отримано за ознакою «довжина волоті» – 23,6 % (Гудим, 2018).

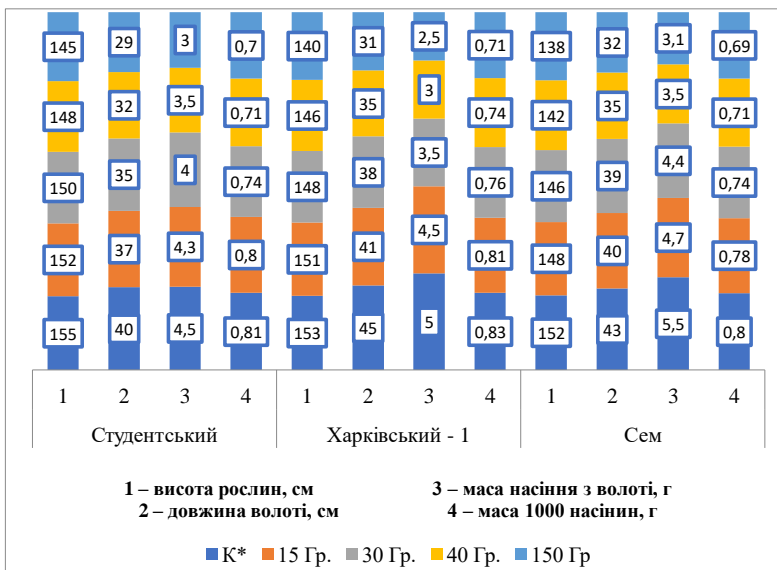


Рис. 3.3.12. Вплив гамма-опромінення на зміну біометричні показники у рослин амаранту в M_2

Морфо-фізіологічні зміни рослин амаранту, отримані в M_2 під впливом гамма-опромінення, розподілено на такі групи: зміни кореня, зміни стебла, зміни листя, зміни волоті, зміни насіння, фізіологічні зміни. Виділені групи змін були ідентифіковані у досліджуваних сортів амаранту з різною частотою залежно від сорту і дози опромінення. Для сорту Студентський характерними були зміни: стебла (6,3–7,7 % при дозі 150 Гр), волоті (1,6 % при 40 Гр, 5,0 % при 150 Гр), насіння (4,0 % при 150 Гр) та фізіологічні (ранньостиглі зразки, яких було ідентифіковано 3,3 % при 15 Гр). У сорту Харківський 1 проявилися наступні зміни: стебла (7,0–9,0 % – доза 150 Гр), волоті (2,3–6,0 % – 150 Гр), листя (5,0 % – 150 Гр). У сорту Сем були ідентифіковані зміни: стебла (9,0 % при 150 Гр), волоті (3,6–8,3 % при 150 Гр), насіння (4,0 % при 150 Гр) (табл.3.3.3) (Васько та ін., 2015; Гудим, 2018).

Таблиця 3.3.3.

Зміни рослин, індукованих гамма-опроміненням у сортів амаранту в М₂

Групи змін рослин	Сорт														
	Студентський					Харківський-1					Сем				
	Контроль	15Гр	30Гр	40Гр	150Гр	Контроль	15Гр	30Гр	40Гр	150Гр	Контроль	15Гр	30Гр	40Гр	150Гр
Зміни стебла,%	0,3	1,3	2,8	3,4	10,5	0,3	1,0	3,5	4,3	10,7	-	1,3	3,0	3,4	12,0
Зміни листя,%	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5,0	-	-	-	-	-
Зміни волоті,%	0,3	0,3	3,8	4,6	11,3	-	-	-	3,5	11,0	-	-	-	3,7	11,5
Зміни насіння,%	-	-	-	0,7	3,0	-	-	-	-	-	-	-	-	0,6	3,3
Фізіологічні зміни,%	-	3,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
\bar{x}	0,3	1,3	1,2	1,2	3,2	0,3	1,0	1,2	1,5	4,45	0,0	0,65	1,4	1,58	4,51
S	0,05	0,25	0,23	0,22	0,49	0,01	0,18	0,26	0,3	0,76	0,0	0,09	0,15	0,36	0,62
V, %	16,7	48,4	53,8	59,5	62,9	10,2	18,6	22,7	26,1	76,1	0,0	33,1	33,5	33,8	55,4

Таким чином, встановлено, що ріст і розвиток рослин другого покоління характеризується депресією рослин, внаслідок впливу гамма-опромінення. Висота рослин у М₂ була меншою у всіх варіантах обробки гамма-опроміненням порівняно із контрольним варіантом. Для сорту Студентський у контрольному варіанті вона становила 155 см, а в дозі 150 Гр – 145 см. У сортів Харківський-1 та Сем спостерігали також зменшення висоти зі збільшенням дози опромінення. Ідентифіковані морфологічні зміни в М₂ у рослин амаранту під впливом гамма-опромінення, розподілили на наступні групи: зміни кореня, стебла, листя, волоті, насіння, фізіологічні зміни. Виділені групи змін проявлялися в досліджуваних сортах амаранту з різною частотою (0,3–11,7 %), залежно від сорту і дози опромінення.

3.3.4. Спектр мінливості ознак і ростові процеси рослин амаранту в третьому поколінні

Для отримання третього мутантного покоління (M_3) окремими рядками висівали насіння від самозапилених рослин, залишаючи в кожному рядку по 20 рослин. У M_3 самозапильовали тільки змінені рослини. Потомство від цих рослин потім вивчали в розсаднику першого і другого років вивчення із застосуванням методу залишку (Гудим, 2018; Моргун, 2001).

Ріст і розвиток рослин третього покоління як і першого та другого характеризувався депресією біометричних ознак рослин, внаслідок впливу гамма-опромінення (Hudym et. al, 2021; Гудим, 2018). Так, висота рослин у контрольному варіанті сорту Харківський 1 становила 143 см, тоді як у варіантах із дозою опромінення насіння 15 і 150 Гр – 130 і 141 см відповідно. Довжина волоті в контролі була 35 см, 15 Гр – 31 см, а під дією дози 150 Гр зменшилась на 10 см. На варіантах із дозою опромінення 150 Гр, отримали 2,5 г насіння з волоті із масою 1000 насінин – 0,71 г. У контрольному варіанті ці показники становили – 5,0 г і 0,83 г відповідно (Гудим, 2018). У сортів Студентський та Сем біометричні показники також знижувалися з підвищенням дози опромінення (рис. 3.3.13) (Гудим, 2018).

У сортів амаранту M_3 було одержано мутації, які розподілили на групи, як в M_2 , але відсоток змін, особливо кореня і стебла, зафіксовано менше. Аналіз спектра і частоти мутацій у рослин M_3 підтверджує зменшення кількості груп та кількості рослин зі змінами, які утворилися під впливом гамма-опромінення. Так, у сорту Студентський в M_2 зміни забарвлення волоті, які індукувалися дозою 150 Гр, становили 5,0 %, а в M_3 – 3,3 % рослин, мутації насіння зменшилися на 2 % (2 %), фізіологічних мутацій було ідентифіковано 1,0–3,0 % (при 1,7–3,3 % у M_2) (рис.3.3.14) (Васько та ін., 2016; Гудим, 2018).

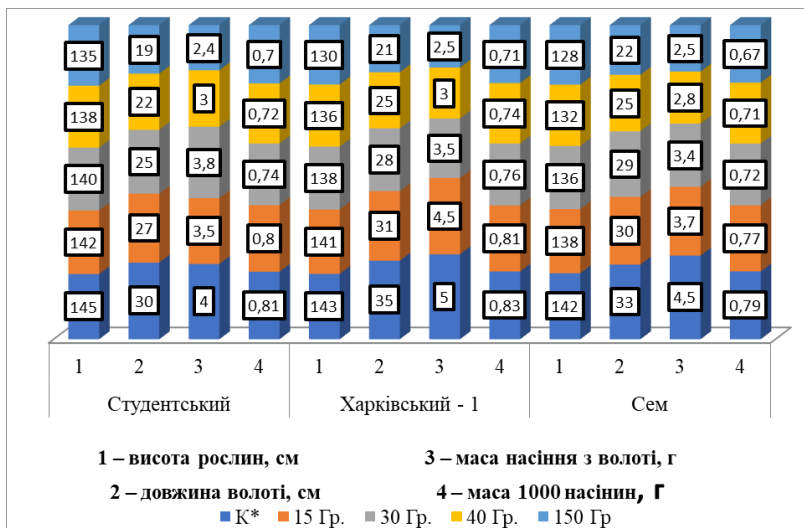


Рис. 3.3.13. Вплив гамма-опромінення на біометричні показники у рослин амаранту в М₃

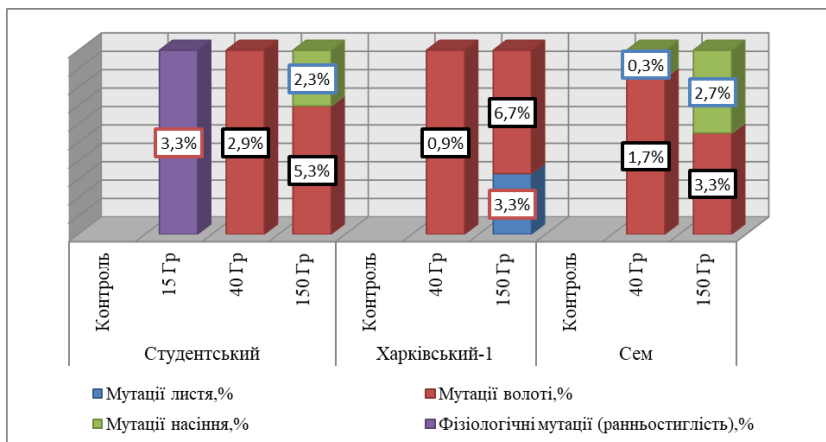
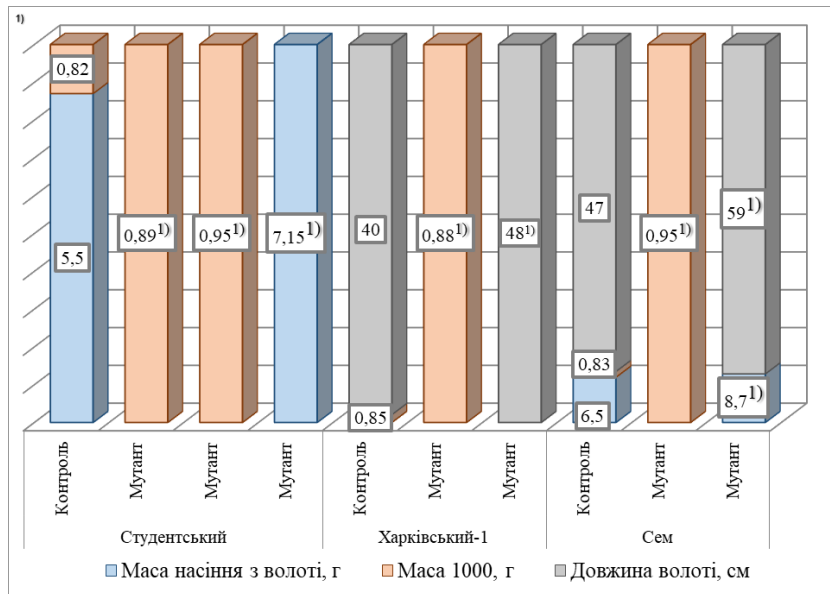


Рис. 3.3.14. Частота мутацій у сортів амаранту, індукована різними дозами гамма-опромінення в М₃

У досліджуваних сортів під дією гамма-опромінення були виділені мутанти, індуковані дозою опромінення 150 Гр, які характеризувалися

підвищеними показниками кількісних ознак. Зокрема, із сорту Студентський – три (за масою 1000 насінин та масою насіння з волоті вони перевищували контроль на 0,07–0,12 та 1,11 г відповідно). Із сорту Харківський 1 – два (за масою 1000 насінин і довжиною волоті перевищували контроль на 0,04 г і 5 см відповідно); із сорту Сем – п'ять (за висотою рослин, довжиною волоті та масою 1000 насінин перевищували контроль на 8–13 см, 8 см та 0,1 г відповідно) (рис.3.3.15) (Hudym et. al, 2021; Гудим, 2018).



Примітка. ¹⁾ – різниця з контролем достовірна при $P=0,95$

Рис. 3.3.15. Характеристика мутантів M_3 амаранту, індукованих гамма-опроміненням, за зміною біометричних показників

Також у досліджуваних сортів під дією гамма-опромінення виділено мутації, які можна використовувати в якості маркерних ознак у веденні мутаційної селекції амаранту (Гудим, 2018). Для сорту Студентський – червоне забарвлення волоті, для сорту Харківський 1 – гофроване листя та рожеві кінчики волоті, а для сорту Сем – рожеве забарвлення волоті (Гудим, 2018).

Отже, в результаті проведених досліджень встановлено, що зменшення груп морфофізіологічних змін та кількості рослин зі змінами в M_3 (на 1,7–4,8 % залежно від сорту), які індукувалися різними дозами гамма-опромінення. Зміни: листя, волоті, насіння та фізіологічні, ідентифіковані в M_1 та M_2 , успадкувалися в M_3 , що свідчить про прояв мутацій (Гудим, 2018). Крім того ріст і розвиток рослин третього покоління як і першого і другого характеризується депресією рослин, внаслідок впливу гамма - опромінення. Висота рослин в M_3 була меншою у всіх варіантах обробки гамма - опроміненням порівняно із контрольним варіантом. Для сорту Студентський у контрольному варіанті вона становила 145 см, а в дозі 150 Гр – 135 см. Фенотипова мінливість сортів амаранту проявляється в отриманні мутацій під дією гамма-опромінення, які можна використовувати як маркерні ознаки при веденні селекції амаранту. Для популяції сорту Студентський – червоне забарвлення волоті, для сорту Харківський 1 – гофроване листя та рожеві кінчики волоті, для сорту Сем – рожеве забарвлення волоті (Гудим, 2018). За результатами проведених досліджень виділено чотири мутантних лінії з сортів амаранту зі зміненими кількісними і якісними ознаками, що становлять цінний вихідний матеріал для селекції: з підвищеним вмістом білка (на 1,56–3,35 %), олії в зерні (на 0,43–0,76 %), зі збільшеною масою 1000 насінин (на 0,07–0,13 г), з підвищеним вмістом бегенової, лінолевої, олеїнової кислот (на 0,10 %, 1,2–2 % та 6,3 % відповідно), зі зменшеним вегетаційним періодом (на 10 діб) порівняно з контрольним варіантом (Гудим, 2018). Також доведено, що оптимальна доза опромінення насіння амаранту – 150 Гр. Вона сприяла розширенню спектра і частоти індукованої мутаційної мінливості й одержанню ліній із цінними ознаками для використання в селекційному процесі (Гудим, 2018).

3.3.5. Вплив доз гамма-опромінення на вміст білка, олії та її жирно-кислотний склад в насінні мутантних ліній амаранту.

Аналіз насіння амаранту за якістю проводили в лабораторії генетики, біотехнології та якості Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва. Вміст білка

визначали за методом К'ельдаля (за ГОСТ 10846–91), відбирався середній зразок вагою 5 г, на приладі ІнфалЮМФТ–10. (Iftikhar, Khan, 2019; Козаченко, 2010).

Аналізуючи отримані результати, можна зробити висновок, що обробка насіння гамма-опроміненням різними дозами мала як позитивний, так і негативний вплив на вміст білка в насінні мутантних рослин амаранту (рис. 3.3.16). Контрольний варіант сорту Студентський містив білка 14,7 %, а індукована дозою опромінення 15 Гр ранньостигла лінія, мала його на 0,2 % менше (14,5 %) (Гудим, 2018; Noptsi et. al, 2023).

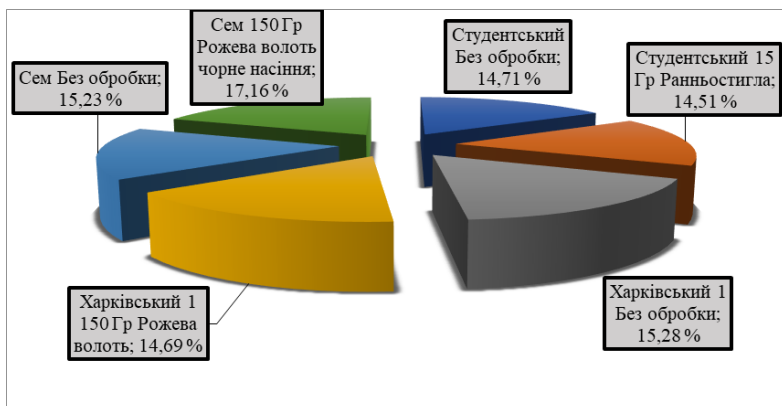


Рис. 3.3.16. Вміст білка в насінні мутантних ліній амаранту в М₃

Не опромінене насіння зразку сорту Харківський 1 містив 15,3 % білка, що на 0,59 % більше ніж у мутантної лінії, отриманої під впливом дози 150 Гр (рожева волоть) – 14,7 % (Гудим, 2018).

У контрольного варіанту сорту Сем вміст білка становив 15,2 %, а у мутанту з рожевою волоттю і чорним насінням, індукованого дозою 150 Гр, він становив 17,16 %, тобто досліджуваний зразок перевищував контроль на 1,9 % (Гудим, 2018).

На основі отриманих результатів досліджень було виділено мутантну лінію у сорту Сем з рожевою волоттю і чорним насінням, яка індукувалася дозою гамма-опромінення 150 Гр, і характеризувалася підвищеним вмістом білка в насінні 17,16 % (15,23 % контроль) (Гудим, 2018).

Враховуючи данні якості опроміненого насіння амаранту наступного покоління (M₄), було виділено мутанти у сорту Студентський з підвищеним вмістом білка, індуковані дозою гамма-опромінення 150 Гр: червона волоть – 18,05 %, чорне насіння – 17,17 % (при 15,41 % у контролі). Із сорту Харківський 1 був виділений мутант з гофрованою формою листа, індукований дозою 150 Гр, який характеризувався вмістом білка 19,94 %, що на 3,35 % більше порівняно з контролем (16,59 %). Крім того, мутант сорту Сем (150 Гр) з чорним насінням в M₃ і M₄ перевищував контроль за вмістом білка на 1,51 – 1,96 % (рис. 3.3.17) (Hoptsi et. al., 2023)

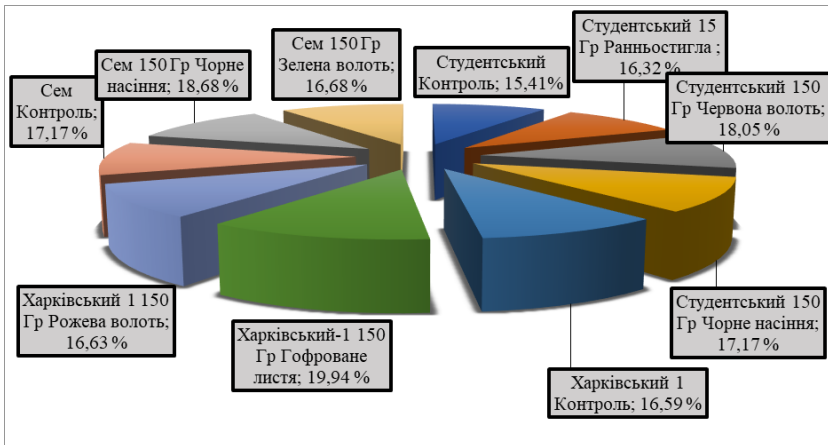


Рис. 3.3.17. Вміст білка в насінні мутантів амаранту M₄

Вміст олії в насінні амаранту визначали методом С. Р. Рушковського (Гудим, 2018). Отримані результати свідчать, що обробка насіння гамма-опроміненням різними дозами має як позитивний, так і негативний вплив на вміст олії в насінні мутантних ліній амаранту (рис. 3.3.18) (Гудим, 2014, 2018).

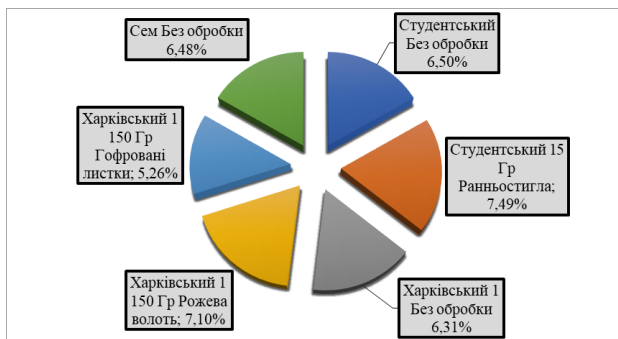


Рис. 3.3.18. Вміст олії в насінні мутантних ліній амаранту в M_3

У сорту Студентський контрольний варіант характеризувався вмістом олії 6,50 %, тоді як ранньостигла мутантна лінія, індукована дозою опромінення 15 Гр містила на 0,9 % олії більше (7,49 %).

У сорту Харківський 1 в контрольному варіанті вміст олії в насінні становив 6,31 %, що на 0,79 % менше ніж у мутантної лінії (рожева волоть – 7,10 %). Але з іншого боку контрольний варіант за цим показником перевищував на 1,05 % мутант з гофрованими листками (5,26 % олії), індукований дозою 150 Гр в цього ж сорту. Контрольний варіант сорту Сем характеризувався вмістом олії 6,48 % (Гудим, 2018).

За результатами проведених досліджень встановлено, що опромінення насіння амаранту не завжди викликає появу мутацій з підвищеним вмістом олії. Навіть в результаті відбору морфологічно змінених рослин в межах одного сорту (Харківський 1) під впливом дози 150 Гр, були відмічені мутації, як з підвищеним (рожева волоть – 7,10 %), так і зі зменшеним (гофровані листки 5,26 %) вмістом олії порівняно з контрольним варіантом – 6,31 %.

Виділені мутантні лінії наступного покоління (M_4) за вмістом олії були на рівні з контрольними варіантами (рис. 3.3.19). У виділеній з сорту Студентський ранньостиглої лінії під дією дози 15 Гр в M_3 успадкувався підвищений вміст олії, тому в M_4 вона перевершувала контроль за олійністю на 0,47 % (Гудим, 2018).

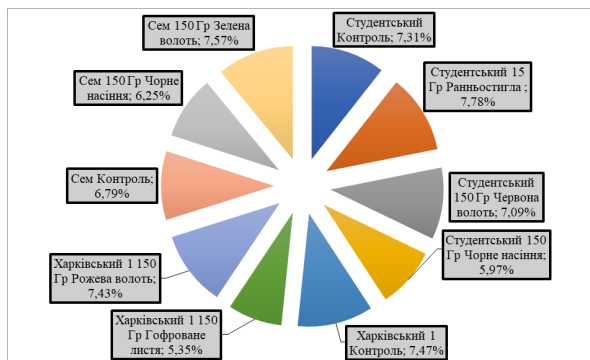


Рис. 3.3.19. Вміст олії в насінні мутантних ліній амаранту М₄

Також, було ідентифіковано мутант з зеленою волоттю у сорту Сем, індукований дозою 150 Гр, який на 0,78 % перевищував контроль (6,79 %) за досліджуваною ознакою (Гудим, 2018).

За складом ПНЖК олія амаранта виключно унікальна, займає особливе місце серед органічних рослинних олій та містить збалансований комплекс омега-3 та омега-6, ПНЖК – так званий комплекс «вітаміну F» (Brovarets, 2015; Янюк, Грюнвальд, 2022). Жирно-кислотний склад олії насіння мутантів визначали методом газової хроматографії на хроматографі «Селміхром» (Гудим, 2018).

Вміст міристинової кислоти майже не змінювався під впливом дози гамма-випромінювання, проте зменшення її кількості було у сорту Студентський – 15 Гр (ранньостигла лінія) 0,10 % (на 0,14 % контролі) та Харківський 1 – 150 Гр (гофроване листя) 0,15 % (при 0,13 % у контролі) (табл. 3.3.4) (Hoptsi et. al, 2023).

За даними таблиці 3.3.5 вміст пальмітинової кислоти зменшувався при збільшенні дози опромінення. У сорту Студентський – 15 Гр (ранньостигла лінія) її вміст був 20,07 %, в той час як у контрольному варіанті він становив 20,63 %. Мутантна лінія сорту Харківський 1 з гофрованим листям (150 Гр) характеризувався вмістом пальмітинової кислоти 19,70 % (у контролі 21,36 %) (Гудим, 2018).

Таблиця 3.3.4.

Жирнокислотний склад олій в мутантних рослин амаранту М₃

№ п/п	Сорт	Доза гамма-випромінювання	Мутантна форма	Миристинова	Пальмітинова	Пальмітолеїнова	5*	Стеаринова	Олеїнова	Лінолева	Ліноленова	Арахідова	Ейкозенова	Бегенова
				C14:0	C16:0	C16:1		C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0	C20:1	C
1	Студентський	Без обробки	-	0,14	20,63	0,37	0,39	3,40	36,50	37,27	0,70	0,40	0,10	22,0
2	Студентський	15 Гр	Ранньостигла	0,12	20,54	0,41	0,40	3,47	36,37	37,20	0,75	0,51	0,13	0,10
3	Харківський-1	Без обробки	-	0,11	20,07	0,48	0,39	3,72	35,73	37,80	0,70	0,55	0,15	0,30
4	Харківський-1	150 Гр	Рожева волоть	0,10	20,44	0,38	0,30	3,43	35,82	38,10	0,73	0,43	0,14	0,13
5	Харківський-1	150 Гр	Гофровані листки	0,13	21,36	0,40	0,54	3,37	36,00	36,70	0,77	0,48	0,12	0,13
6	Сем	Без обробки	-	0,12	21,60	0,43	0,44	3,20	36,08	36,80	0,72	0,40	0,11	0,10
				0,12	21,10	0,38	0,47	3,27	34,10	39,32	0,63	0,38	0,13	0,10
				0,11	21,88	0,29	0,51	3,45	34,13	39,20	0,65	0,41	0,25	0,12
				0,15	19,70	0,39	0,61	3,72	39,05	34,55	1,03	0,50	0,15	0,15
				0,15	19,94	0,41	0,55	3,58	39,15	34,41	1,05	0,51	0,15	0,10
				0,12	20,92	0,42	0,51	3,25	35,94	37,32	0,78	0,47	0,13	0,14
				0,13	21,11	0,39	0,47	3,12	36,05	37,40	0,73	0,40	0,10	0,10

Примітка. 5* – не ідентифікований компонент.

Опромінення насіння амаранту різними дозами значного впливу не мали на показники пальміт-олеїнової кислоти. Лише у лінії сорту Харківський-1 спостерігалось її зниження у мутантній лінії з рожевою волоттю (150 Гр) – 0,29 %, порівняно з контролем – 0,40 % (Гудим, 2018).

Враховуючи отримані результати вмісту стеаринової кислоти у мутантних ліній амаранту, можна відзначити, що гамма-опромінення мало не значний вплив на вміст цієї кислоти в насінні. Так, у мутантної ранньостиглої лінії сорту Студентський, індукованої дозою 15 Гр, вміст стеаринової кислоти був 3,72 %, а у контрольному варіанті на 0,32 % менше (3,40 %) (Гудим, 2018). Не опромінене насіння сорту Харківський-1 містило стеаринової кислоти 3,37 %, а мутантні лінії мали як менший – 3,27 % (рожева волоть) – при обробці 150 Гр, так і більший вміст цієї кислоти (3,72 % (гофровані листки) під дією дози 150 Гр (Гудим, 2018).

Вміст олеїнової кислоти значно варіював у досліджуваних варіантах за різних доз опромінення. Контрольний зразок сорту Студентський містив 36,50 % цієї кислоти, а виділена з його популяції ранньостигла лінія, індукована дозою 15 Гр – 35,73 %. Мутантні зразки виділені з сорту Харківський 1, індуковані дозою 150 Гр, мали змінений вміст олеїнової кислоти порівняно з контролем. Лінія з рожевою волоттю містили 34,10 %, а з гофрованим листям – 39,05 % (при 36,00 % у контролі) (Гудим, 2018).

Мутантні лінії сорту Харківський-1 різнилися за вмістом лінолевої та ліноленової кислоти порівняно з контролем. Так, наприклад, зразки без обробки мали вміст лінолевої кислоти на рівні 36,70 %, що на 2,62 % менше ніж у лінії з рожевою волоттю, індуковану дозою 150 Гр (39,32 %), і на 2,15 % більше ніж у лінії з гофрованим листям, яка була отримана під дією дози 150 Гр (34,55 %) (Гудим, 2018). Враховуючи отримані результати вмісту ліноленової кислоти за впливом гамма-опромінення у зразків, можна прослідкувати як позитивний так і негативний ефект порівняно з контролем, який містив 0,77 % кислоти, а мутантні лінії з рожевою волоттю (150 Гр) – 0,63 % та з гофрованим листям (150 Гр) – 1,03 % (Гудим, 2018).

Таблиця 3.3.5.

Жирнокислотний склад олії у мутантних рослин амаранту М₄

№ п/п	Сорт	Доза	Мирістинова		Пальмитинова		5*	Стеаринова		Олеїнова		Линолева		Линоленова		Сікозанова (Арахідова)		Сікозенова		Ретенова	
			С14:0	С16:0	С16:1	С18:0		С18:1	С18:2	С18:3	С18:0	С18:1	С18:2	С18:3	С20:0	С20:1	С22:0				
1	Студентський	контр	0.14	19.93	0.50	3.67	39.40	33.70	0.90	0.90	0.20	0.28									
		15Гр	0.15	20.04	0.55	3.61	39.23	33.77	0.90	0.87	0.25	0.27									
2	Студентський	контр	0.15	20.48	0.55	3.33	36.98	35.88	0.86	0.78	0.24	0.22									
		150Гр	0.15	20.60	0.50	3.56	37.05	35.80	0.90	0.72	0.18	0.20									
3	Студентський	контр	0.13	19.93	0.44	3.55	34.80	38.20	1.00	0.85	0.12	0.34									
		150Гр	0.15	20.21	0.40	3.57	34.67	38.07	1.13	0.85	0.18	0.23									
4	Студентський	контр	0.20	18.89	0.40	4.38	37.37	35.38	1.07	1.02	0.16	0.46									
		150Гр	0.23	18.80	0.47	4.45	37.25	35.45	1.12	1.04	0.20	0.29									
5	Харківський 1	контр	0.18	21.50	0.51	3.48	35.87	35.64	0.93	0.94	0.14	0.30									
		150Гр	0.19	21.55	0.50	3.42	35.70	35.80	1.04	0.87	0.20	0.28									
6	Харківський 1	контр	0.18	20.20	0.44	3.80	42.15	29.76	1.22	1.00	0.22	0.40									
		150Гр	0.17	20.40	0.48	3.70	42.23	29.92	1.08	0.94	0.16	0.27									
7	Харківський 1	контр	0.16	21.34	0.45	3.37	36.10	35.86	0.92	0.87	0.16	0.32									
		150Гр	0.17	21.30	0.54	3.30	36.24	35.72	0.98	0.83	0.18	0.21									
8	Сем	контр	0.21	22.20	0.52	2.90	33.63	37.60	1.20	0.77	0.19	0.25									
		150Гр	0.19	22.34	0.46	2.95	33.70	37.40	1.15	0.78	0.18	0.30									
9	Сем	контр	0.23	21.07	0.55	3.77	25.75	45.62	1.05	0.98	0.11	0.30									
		150Гр	0.20	21.30	0.55	3.82	25.70	45.39	1.00	0.92	0.12	0.42									
10	Сем	контр	0.17	21.15	0.48	3.30	37.83	34.41	0.95	0.76	0.22	0.36									
		150Гр	0.18	21.10	0.46	3.50	37.92	34.00	0.94	0.91	0.23	0.27									

Примітка. 5* – не ідентифікований компонент.

Мутантні лінії досліджуваних сортів амаранту відрізнялися за вмістом арахінової кислоти порівняно з контролем (табл. 3.3.4; 3.3.5) Для контрольного варіанту сорту Студентський її вміст становив 0,40 %, для ранньостиглої лінії, індукованої дозою 15 Гр – 0,55 %. Вміст арахінової кислоти у сорт Харківський 1 контрольного варіанту був 0,48 %, а у лінії з рожевою волоттю і гофрованими листками, індукованими гамма-променями дозою 150 Гр – 0,38 % і 0,50 % відповідно (Гудим, 2018).

Вміст ейкозенової та бегенової кислот істотно не змінювався при опроміненні насіння сортів різними дозами. Для досліджуваних зразків їх вміст був на рівні 0,10 – 0,15 %. Виділено було лише мутантну лінію сорту Харківський 1 з рожевою волоттю, індувану дозою 150 Гр, яка мала 0,25 % ейкозенової кислоти, в той час як контрольний варіант характеризувався вмістом 0,12 %. Також ранньостигла лінія сорту Студентський, отримана під дією дози 15 Гр, мала підвищений вміст бегенової кислоти 0,30 %, в контрольному варіанті – 0,10 % (Гудим, 2018).

Враховуючи отримані результати аналізу насіння мутантів амаранту М₄ за жирно-кислотним складом було виділено зразки з підвищеним вмістом деяких кислот (див. табл. 3.3.5). З популяції сорту Студентський –ранньостигла мутантна лінія, індукована дозою 15 Гр, яка містила 35,88 % лінолевої кислоти, в той час як у контролі – 33,70 %. Мутантна лінія з чорним насінням, отримана під впливом дози 150 Гр мала підвищений вміст стеаринової – 4,45 %, лінолевої – 35,45 %, ліноленової – 1,12 % та бегенової кислоти – 0,46 % порівняно з контролем (3,67 %, 33,70 %, 0,90 % та 0,28 % відповідно). Мутантна лінія, індукована дозою 150 Гр з червоною волоттю, характеризувалася вмістом лінолевої кислоти – 38,20 %, ліноленової – 1,13 % та бегенової – 0,43 % (при 33,70 %, 0,90 % та 0,28 % у контролі відповідно). Виділена мутантна лінія сорту Харківський-1 з гофрованими листками (дія дози 150 Гр) мала підвищений вміст олеїнової кислоти – 42,15 %, ліноленової – 1,22 %, бегенової – 0,40 % кислоти порівняно з контролем (35,87 %, 0,93 %, 0,30 % відповідно) (Гудим, 2018).

Таким чином, проаналізувавши мінливість біохімічних ознак у насінні виділених мутантних зразків із сортів амаранту у M_3 встановлено, що гамма-опромінення обумовлює індукування ліній, які відрізняються від контролю за вмістом білка. Контрольний варіант сорту Студентський характеризувався вмістом білка 14,7 %, а мутантна лінія, індукована дозою 15 Гр (ранньостигла – ЛМСт15) – 14,5 % (Гудим, 2018). У неопроміненого насіння сорту Харківський-1 вміст білка становив 15,3 %, а у мутанту (зелена волоть з рожевими кінцями – 14,7 %), одержаної під дією дози 150 Гр. У контрольного варіанту сорту Сем вміст білка становив 15,2 %, а у мутантного зразка з рожевою волоттю і чорним насінням, індукованого дозою 150 Гр, він складав 17,2 % (перевищував контроль на 1,9 %) (Гудим, 2018). Вміст білка в мутантних ліній M_4 свідчить про прояв біохімічних змін, тому виділені наступні мутанти, індуковані дозою 150 Гр: у сорту Студентський червона волоть (ЛМСт150ЧР) – 18,0 %, чорне насіння (ЛМСт150ЧН) – 17,2 % (при 15,4 % у контролі); із сорту Харківський 1 з гофрованою формою листя (ЛМХ150), яка характеризувалася вмістом білка 19,9 %, що на 3,4% більше порівняно з контролем (16,6 %) (Гудим, 2018). Мутант сорту Сем (150 Гр) з чорним насінням в M_3 і M_4 перевищував контроль за вмістом білка на 1,5–1,9 %. Значна мінливість притаманна олійності мутантних ліній амаранту. У ранньостиглого мутанта сорту Студентський ЛМСт15, індукованого дозою 15 Гр, ідентифіковано підвищений вміст олії, тому в M_3 і M_4 , тому вона перевершувала контроль за олійністю на 0,5–0,7 %. Враховуючи, отримані результати жирнокислотного складу олії в насінні мутантних ліній амаранту встановлено, що ранньостигла мутація сорту Студентський, індукована дозою 15 Гр (ЛМСт15), мала підвищений вміст пальміт-олеїнової (0,48 %), стеаринової (3,72 %), арахінової (0,55 %) та бегенової (0,30 %) порівняно з контролем (0,37 %, 3,40 %, 0,40 %, 0,10 % відповідно) (Гудим, 2018). Мутант з рожевою волоттю з сорту Харківський-1 (доза 150 Гр), характеризувався підвищеним вмістом лінолевої 39,32 % (у контролі 36,70 %) та ейкозенової 0,25 % (у контролі 0,12 %) кислоти. Виділена у сорту Харківський-1 мутація з гофрованим листям ЛМХ150 (вплив дози

150 Гр) мала підвищені показники кислот: стеаринової – 3,72 %, олеїнової – 39,05 %, ліноленої – 1,03 %, та ейкозенової – 0,15% порівняно з контролем (3,37 %, 36,00 %, 0,77 % та 0,12 % відповідно) (Гудим, 2018). Отримані результати жирно-кислотного складу в насінні мутантів амаранту М₄ свідчать про прояв змін, тому було виділено лінії з підвищеним вмістом окремих кислот (Гудим, 2018). Ранньостиглий мутантний зразок сорту Студентський, індукований дозою 15 Гр, мав 35,88 % лінолевої кислоти, а у контролі – 33,70 %. Мутант з чорним насінням (вплив дози 150 Гр) мав підвищений вміст стеаринової – 4,45 %, лінолевої – 35,45 %, ліноленої – 1,12 % та бегенової кислоти – 0,46 % порівняно з контролем (3,67 %, 33,70 %, 0,90 % та 0,28 % відповідно) (Гудим, 2018). Мутантна лінія з червоною волоттю, індукована дозою 150 Гр, характеризувалася вмістом лінолевої кислоти – 38,20 %, ліноленої – 1,13 % та бегенової – 0,43 % (при 33,70 %, 0,90 % та 0,28 % у контролі відповідно). Мутант виділений з популяції сорту Харківський 1 з гофрованим листям (вплив дози 150 Гр) мав підвищені показники олеїнової – 42,15 %, ліноленої – 1,22%, бегенова – 0,40 % кислоти порівняно з контролем (35,87 %, 0,93 %, 0,30 % відповідно) (Гудим, 2018).

3.3.6. Характеристика створених мутантних ліній амаранту за селекційно цінними ознаками.

1) Мутантна лінія зі зміненим забарвленням волоті (червона), індукована дозою гамма-випромінювання 150 Гр, у сорту амаранту Студентський.

Висота рослини – 118 см (120 см контроль); довжина волоті – 39 см (34 см контроль); Облистяність – 35 шт. (32 шт. контроль); маса насіння з волоті – 4,66 г (6,04 г контроль); маса 1000 насінин – 0,89 г (0,82 г контроль).

Вміст білка – 18,05 % (14,61 % контроль). Вміст жиру – 7,48 % (7,09 % контроль); жирно-кислотний склад: пальмітинова - 19,93 % (20,63 % контроль); пальміт - олеїнова – 0,44 % (0,41 % контроль); міристинова – 0,13 %



(0,14 % контроль), стеаринова – 3,64 % (3,47 % контроль); олеїнова – 34,80 % (35,50 % контроль); ліолева – 38,20 % (37,27 % контроль); ліноленова – 1,13 % (0,70 % контроль); арахінова – 0,85 % (0,40 % контроль); ейкозенова – 0,12 % (0,10 % контроль); бегенова – 0,34 % (0,10 % контроль) (Гудим, 2018).

2) Мутантна лінія з роздвоєною волоттю, індукована дозою гамма-випромінювання 150 Гр, у сорту амаранту Студентський.



Висота рослини – 111 см (120 см контроль); довжина волоті – 36 см (34 см контроль); облистяність – 27 шт. (32 шт. контроль); маса насіння з волоті – 5,06 г (6,04 г контроль); маса 1000 насінин – 0,71 г (0,82 г контроль) (Гудим, 2018).

3) Мутантна рослина зі зміненою формою волоті (дугоподібна волоть), індукована дозою гамма-випромінювання 40 Гр, у сорту амаранту Студентський.



Висота рослини – 116 см (120 см контроль); довжина волоті – 35 см (34 см контроль); облистяність – 33 шт. (32 шт. контроль); маса насіння з волоті – 4,24 г (6,04 г контроль); маса 1000 насінин – 0,68 г (0,82 г контроль) (Гудим, 2018).

4) Мутантна рослина з фасціацією верхівки волоті, індукована дозою гамма-випромінювання 150 Гр, у сорту амаранту Студентський.



Висота рослини – 113 см (120 см контроль); довжина волоті – 34 см (34 см контроль); облистяність – 28 шт. (32 шт. контроль); маса насіння з волоті – 5,94 г (6,04 г контроль); маса 1000 насінин – 0,78 г (0,82 г контроль) (Гудим, 2018).

5) Мутантна рослина зі зміненим забарвленням насіння (чорнонасінні), індукована дозою гамма-випромінювання 150 Гр, у сорту амаранту Студентський.

Висота рослини – 100 см (120 см контроль); довжина волоті – 35 см (34 см контроль); облистяність – 25 шт. (32



шт. контроль); маса насіння з волоті – 4,47 г (6,04 г контроль); маса 1000 насінин – 0,94 г (0,82 г контроль). Вміст білка – 17,17 % (14,61 % контроль); вміст жиру – 5,97 % (6,50 % контроль). Жирно-кислотний склад: пальмітинова – 18,90 % (20,63 % контроль), пальміт-олеїнова – 0,40 % (0,41 % контроль), міристинова – 0,20 % (0,14 % контроль), стеаринова – 4,45 % (3,47 % контроль), олеїнова – 37,37 % (35,50 % контроль), ліолева – 35,45 % (37,27 % контроль), ліноленова – 1,12 % (0,70 % контроль), арахінова – 1,04 % (0,40 % контроль), ейкозенова – 0,20 % (0,10 % контроль), бегенова – 0,46 % (0,10 % контроль) (Гудим, 2018).

6) Мутантна рослина зі зміненим вегетаційним періодом (ранньостигла), індукована дозою гамма-випромінювання 15 Гр, у сорту амаранту Студентський.



Висота рослини – 110 см (120 см контроль). Довжина волоті – 32 см (34 см контроль). Облистяність – 32 шт. (32 шт. контроль); маса насіння з волоті – 5,97 г (6,04 г контроль); маса 1000 насінин – 0,82 г (0,82 г контроль); вегетаційний період – 110 днів (128 днів контроль); вміст білка – 14,51 % (14,61 % контроль); вміст жиру – 7,48 % (6,50 % контроль). Жирно-кислотний склад: пальмітинова – 20,44 % (20,63 % контроль); пальміт-олеїнова – 0,48 % (0,41 % контроль); міристинова – 0,11 % (0,14 % контроль); стеаринова – 3,72 % (3,47 % контроль); олеїнова – 35,73 % (35,50 % контроль); ліолева – 37,80 % (37,27 % контроль); ліноленова – 0,70 % (0,70 % контроль); арахінова – 0,55 % (0,40 % контроль); ейкозенова – 0,15 % (0,10 % контроль); бегенова – 0,30 % (0,10 % контроль) (Гудим, 2018).

7) Мутантна рослина зі зміненим забарвленням волоті (зелена волоть з рожевими кінцями), індукована дозою гамма-випромінювання 150 Гр, у сорту амаранту Харківський-1.



Висота рослини – 125 см (128 см контроль); довжина волоті – 39 см (40 см контроль); облистяність – 38 шт. (43 шт. контроль); маса насіння з волоті – 6,47 г (6,58 г

контроль); маса 1000 насінин – 0,86 г (0,84 г контроль); вміст білка – 14,69 % (15,28 % контроль); вміст жиру – 7,10 % (6,31 % контроль); жирно-кислотний склад: пальмітинова – 21,10 % (21,36 % контроль), пальміт - олеїнова – 0,38 % (0,40 % контроль), міристинова – 0,12 % (0,13 % контроль), стеаринова – 3,45 % (3,37 % контроль), олеїнова – 34,10 % (36,00 % контроль), лінолева – 39,32 % (36,70 % контроль), ліноленова – 0,65 % (0,77 % контроль), арахінова – 0,41 % (0,48 % контроль), ейкозенова – 0,25 % (0,12 % контроль), бегенова – 0,12 % (0,13 % контроль) (Гудим, 2018).

8) Мутантна рослина зі зміненою формою волоті (дугоподібна волоть), індукована дозою гамма-випромінювання 150 Гр, у сорту амаранту Харківський-1.



Висота рослини – 109 см (128 см контроль); довжина волоті – 32 см (40 см контроль); облистяність – 31 шт. (43 шт. контроль); маса насіння з волоті – 4,98 г (6,58 г контроль); маса 1000 насінин – 0,69 г (0,84 г контроль) (Гудим, 2018).

9) Мутантна рослина зі зміненою формою листя (гофроване), індукована дозою гамма-випромінювання 150 Гр, у сорту амаранту Харківський 1.



Висота рослини – 125 см (128 см контроль); довжина волоті – 42 см (40 см контроль); облистяність – 44 шт. (43 шт. контроль); маса насіння з волоті – 5,52 г (6,58 г контроль); маса 1000 насінин – 0,84 г (0,84 г контроль); вміст білка – 19,94 % (16,59 % контроль); вміст жиру – 5,26 % (6,31 % контроль); Жирно-кислотний склад: пальмітинова – 19,70 % (21,36 % контроль), пальміт - олеїнова – 0,41 % (0,40 % контроль), міристинова – 0,15 % (0,13 % контроль), стеаринова – 3,72 % (3,37 % контроль), олеїнова – 39,05 % (36,00 % контроль), лінолева – 34,55 % (36,70 % контроль), ліноленова – 1,05 % (0,77 % контроль), арахінова – 0,51 % (0,48 % контроль), ейкозенова – 0,15 % (0,12 % контроль), бегенова – 0,15 % (0,13 % контроль) (Гудим, 2018).

10) Мутантна рослина зі зміненим забарвленням волоті (зелена), індукована дозою гамма-випромінювання 150 Гр, у сорту амаранту Сем.



Висота рослини – 129 см (119 см контроль); довжина волоті – 44 см (40 см контроль); облистяність – 37 шт (43 шт. контроль); маса насіння з волоті – 4,48 г (6,48 г контроль); маса 1000 насінин – 0,82 г (0,85 г контроль). Вміст білка – 16,68 % (17,58 % контроль); вміст жиру – 7,57 % (6,79 % контроль); жирно-кислотний склад: пальмітинова – 21,15 % (22,20 % контроль); пальміт - олеїнова – 0,48 % (0,52 % контроль), міристинова – 0,17 % (0,21 % контроль), стеаринова – 3,50 % (2,90 % контроль), олеїнова – 37,83 % (33,70 % контроль), лінолева – 34,41 % (37,60 % контроль), ліноленова – 0,95 % (1,20 % контроль), арахісова – 0,91 % (0,78 % контроль), ейкозенова – 0,22 % (0,19 % контроль), бегенова – 0,36 % (0,30 % контроль).

11) Мутантна рослина зі зміненим забарвленням волоті (рожева) та зміненим забарвленням насіння (чорнонасінні), індукована дозою гамма-випромінювання 150 Гр у сорту амаранту Сем.

Висота рослини – 118 см (119 см контроль); довжина волоті – 38 см (40 см контроль); облистяність – 34 шт. (43 шт. контроль); маса насіння з волоті – 3,92 г (6,48 г контроль); маса 1000 насінин – 0,80 г (0,85 г контроль).

12) Мутантна рослина зі зміненим забарвленням насіння (чорнонасінні), індукована дозою гамма-випромінювання 150 Гр, у сорту амаранту Сем.



Висота рослини – 130 см (119 см контроль); довжина волоті – 48 см (40 см контроль); облистяність – 38 шт. (43 шт. контроль); маса насіння з волоті – 5,62 г (6,48 г контроль); маса 1000 насінин – 0,95 г (0,85 г контроль). Вміст білка – 17,17 % (17,58 % контроль); вміст жиру – 6,25 % (6,79 % контроль). Жирно-кислотний склад: пальмітинова – 21,30 % (22,20 % контроль); пальміт-олеїнова – 0,55 % (0,52 % контроль); міристинова – 0,23 %

(0,21 % контроль); стеаринова – 3,82 % (2,90 % контроль); олеїнова – 25,70 % (33,70 % контроль); ліолева – 45,62 % (37,60 % контроль); ліноленова – 1,05 % (1,20 % контроль); арахінова – 0,98 % (0,78 % контроль); ейкозенова – 0,11 % (0,19 % контроль); бегенова – 0,42 % (0,30 % контроль) (Гудим, 2018).

Таблиця 3.3.6.

Характеристика цінних господарських ознак мутантних ліній амаранту, переданих до НЦГРРУ

Цінні господарські властивості	Сорт Студентський	ЛМСТ150ЧР	ЛМСТ15	ЛМСТ150ЧН	Сорт Харківський	ЛМХ150
- Урожайність, ц/га	23	25	22	21	25	21
Довжина волоті, см	39	37	35	38	40	42
Маса 1000 насінин, г	0,67	0,64	0,63	0,61	0,8	0,74
Продуктивність однієї волоті, г	7,2	7,7	6,5	6,2	9,2	8,7
- Вегетаційний період (дні)	128	125	110	110	110	105
- Висота рослини (см)	126	130	131	131	145	138
- Якість (біохімічний склад та технологічні властивості - вказати)						
Вміст білка, %	15,41	18,05	16,32	17,17	16,59	19,94
Вміст олії, %	7,78	7,09	7,31	5,97	7,47	5,35
ЖКС: пальмітинова, %	19,93	19,93	20,48	18,80	21,50	20,20
пальміт-олеїнова, %	0,50	0,44	0,50	0,47	0,51	0,48
міристинова, %	0,14	0,13	0,15	0,23	0,18	0,18
стеаринова, %	3,67	3,64	3,56	4,45	3,48	3,80
олеїнова, %	39,40	34,80	36,98	37,37	35,87	42,15
ліолева, %	33,70	38,20	35,80	35,45	35,64	29,92
ліноленова, %	0,90	1,13	0,90	1,12	0,93	1,22
арахінова, %	0,90	0,85	0,72	1,04	0,94	1,00
ейкозенова, %	0,20	0,18	0,24	0,20	0,14	0,22
бегенова, %	0,28	0,34	0,22	0,46	0,30	0,40

На основі проведених досліджень виділено селекційно цінні мутантні лінії ЛМСТ15, ЛМСТ150ЧР, ЛМСТ150ЧН (похідні від сорту Студентський) і ЛМХ150 (похідна від сорту Харківський) зі зміненими кількісними та якісними ознаками, які в подальшому можуть бути використані як цінний вихідний

матеріал для селекції: з підвищеним вмістом олії в насінні, зі збільшеною масою 1000 насінин, з підвищеним вмістом бегенової, лінолевої та пальмітолеїнової кислоти (табл. 3.3.6). Створену колекцію мутантних ліній передано до Національного центру генетичних ресурсів рослин України (НЦГРРУ) і рекомендовано для використання в селекційному процесі амаранту (Гудим, 2018).

Список використаних джерел

Бобак, Я. П. (2000). *Спонтанний та індукований рентгенівським опроміненням мутагенез у лінії lozenge Drosophila melanogaster та характеристика фенолоксидази у одержаних мутантів* (автореф. дис... канд. біол. наук). Ін-т фізіології рослин і генетики. Київ, Україна, 19 с.

Братушак, С. П., Моргун, В. В. (2007). Цитологічний моніторинг хромосомних порушень у клітинах кореневих апексів пшениці, індукованих радіонуклідними забрудненнями Чорнобильського аварійного викиду за різних умов впливу. *Вісн. Харків. аграр. ун-ту*, 3 (12), 76-81.

Васильківський, С. П., Кунах, В. А. (2012). *Індукований мутагенез в селекції рослин*. Біла Церква: БНАУ, 225 с.

Васько, В. О., Гудим, О. В., Рожак, О. Г. (2015). Застосування експериментального мутагенезу в селекції рослин. *Селекція і насінництво*, (107), 8-18.

Васько, В. О., Гудим, О. В., Кириченко, В. В., Гопцій, Т. І. (2016). Мінливість морфологічних ознак рослин під впливом гамма-променів. *Вісник ХНАУ ім. В.В. Докучаєва*. (1), 133-140.

Вовкодав, В.В. (ред.) (2000). *Методика державного сортовипробування сільськогосподарських культур*. Київ, 100 с.

Гаврилюк, В. Б. (2004). *Створення вихідного матеріалу для селекції гречки дією мутагенів на вегетуючі рослини* (автореф. дис... канд. с.-г. наук). Крим. держ. агротехнол. ун-т. Сімферополь, Україна, 24 с.

Гніцевич, В. А., Коршунова, Г. Ф., Сімакова, О. О., Ільдїрова, С. К. (2002). *Амарант. Перспективи використання*. Донецьк: ДонДУЕТ, 156 с.

Гопцій, Т. І., Воронков, М. Ф., Бобро, М. А., Мірошніченко, Л. О., Лиманська, С. В., Гудим, О. В., Гудковська, Н. Б., Дуда, Ю. В. (2018). *Амарант: селекція, генетика та перспективи вирощування*. Харків: ХНАУ, 362 с.

Гопцій, Т. І., Воронков, М. Ф., Криворученко, Н. І., Криворученко, О. М. (2001). *Спосіб отримання тимчасових давлених препаратів з корінців*

амаранту (Патент України №99094964474). Державна служба інтелектуальної власності України.

Гопцій, Т. І., Воронков, М. Ф., Криворученко, Н.І., Криворученко, О.М. (2001). *Спосіб підвищення активності мітозу у амаранту* (Патент України № 99063026). Державна служба інтелектуальної власності України.

Гопцій, Т. І., Воронков, М. Ф., Горбенко, Н. І. (2001). *Сорт амаранту Харківський 1* (Авторське свідоцтво України № 97099001).

Гопцій, Т. І., Воронков, М. Ф., Криворученко, О. М. (2001). *Сорт щириці Сем* (Авторське свідоцтво України № 02099001).

Гопцій, Т. І. (1999) Амарант: біологія, вирощування, перспективи використання, селекція. Харків: ХДАУ, 273 с.

Гопцій, Т. І., Лиманська, С. В. Гудим, О.В. (2022). Перспективи вирощування амаранту як нішевої культури в східній частині Лівобережного Лісостепу України. *Вісник Уманського НУС*, (2), 11-17.

Гудим, О. В., Васько В. О. (2015). Ефективність використання експериментального мутагенезу в селекції рослин. *Вісн. ХНАУ ім. В. В. Докучаєва*, (1), 87-97.

Гудим, О. В., Гопцій, Т. І. (2016). Вплив передпосівної обробки насіння амаранту гамма-променями на частоту виникнення мітотичних порушень в кореневій меристемі рослин. *Селекція і насінництво*. (109), 119-124.

Гудим, О. В., Гопцій, Т.І.(2015). Індукована мінливість морфологічних ознак у рослин амаранта при використанні гамма-опромінення. *Вісн. ХНАУ ім. В.В. Докучаєва* (2), 45-50.

Гудим, О. В. (2018) *Мінливість ознак у мутантних поколіннях амаранту під дією гамма опромінення* (дис... канд. с.-г. наук). Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН, Харків, Україна, 204 с.

Гудим, О. В. (2014). Господарська цінність амаранту та перспективи його використання. *Вісник ХНАУ ім. В. В. Докучаєва*, (8), 59– 65.

Гудим, О. В. (2014). Вплив мутагенних чинників на схожість, виживаність, ріст і розвиток рослин амаранту. *Вісн. ХНАУ ім. В.В. Докучаєва* (2), 62-67.

Гудим, О. В. (2018). *Спосіб визначення мітотичних порушень в корінцях амаранту для використання в мутаційній селекції* (Патент України № 124674). Державна служба інтелектуальної власності України.

Козаченко, М. Р., Кириченко В.В. (2007). Індукування хімічних і радіаційних мутацій ячменю та їх цито-генетичне і ботаніко-еволюційне дослідження. Теоретичні основи селекції польових культур. Харків: ІР ім.В.Я. Юрє`ва УААН, 122 с.

Козаченко, М. Р. (2010). Експериментальний мутагенез в селекції ячменю. Харків, 296 с.

Mekonnen, G., Woldesenbet M., Teshale T. (2018). *Amaranthus caudatus* Production and Nutrition Contents for Food Security and Healthy Living in Menit Shasha, Menit Goldya and Maji Districts of Bench Maji Zone, South Western Ethiopia. *Nutrition & Food Science International Journal*, 7 (3), 46-55. <https://doi.org/10.19080/NFSIJ.2018.07.555712>

Моргун, В.В. Логвиненко В.Ф. (1995) Мутаційна селекція пшениці. Київ: Наукова думка, 624 с.

Моргун, В. В. (2001). Спонтанна та індукована мутаційна мінливість і її використання в селекції рослин. Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть. Київ: Логос, (2), 144-174.

Положенець, В. М. (2009). Генетика. Житомир: Рута, 227 с.

Янюк, Т. І., Грюнвальд Н. В. (2022). Виробництво амаранту в Україні: стан і перспективи. *Продовольчі ресурси*, (18), 179-192.

Bonarosa, M. (2013) Cytogenetic studies in four cultivated *Amaranthus* (Amaranthaceae) species. *Comp Cytogenet.* 7 (1). 114 p.

Brovarets, O. O. (2015). How do long improper purine-purine pairs of DNA bases adapt the enzymatically competent conformation. Structural mechanism and its quantum-mechanical grounds. *Укр. фіз. журн*, (8), 748-756.

Guardianelli, L. M., Salinas, M. V., Puppo, M. C. (2019) Chemical and thermal properties of flours from germinated amaranth seeds. *Journal of Food Measurement and Characterization*, (13), 1078–1088. <https://doi.org/10.1007/s11694-018-00023-1>.

Hoptsi, T., Lymanska, S., Hudym, O., Chuiko, D., Myroshnychenko, L. (2023). Peculiarities of malate dehydrogenase isoenzyme composition and enzymatic activity in amaranth varieties and varietal populations of different ripeness groups. *AgroLife Scientific Journal*, 12 (1), 97–104. doi:10.17930/AGL2023112.

Hudym, O. V., Lymanska, S. V., Goptsiy, T. I., Turchynova, N. P., Mykhailenko, V. O., Kryvoruchenko, R. V., Rozhkov, R. V., Stankevych, S.V. (2021). Varietal specificity of amaranth and variability of its features at different doses of gamma radiation. *Ukrainian Journal of Ecology*, 11(8), 146-151.

Iftikhar, M., Khan M. (2019). Amaranth. Bioactive Factors and Processing *Technology for Cereal Foods*, 217–232. https://doi.org/10.1007/978-981-13-6167-8_13.

Karamać, M., Gai, F., Longato, E., Meineri, G., Janiak, M. A., Amarowicz, R., & Peiretti, P. G. (2019). Antioxidant activity and phenolic composition of amaranth (*Amaranthus caudatus*) during plant growth. *Antioxidants*, 8(6), 173. <https://doi.org/10.3390/antiox8060173>.

Zayachkivska, O. S., Konturek, S. J., Gzhegotsky, M. R. (2004). Influence of plant-originated gastroprotective and antiulcer substances on gastric mucosal repair: Rev. of lit. and own data. *Фізіол. журн*, (6), 118-127.

Наукове видання

КРИВОРУЧЕНКО Роман Володимирович

РОЖКОВ Роман Вікторович

ТУРЧИНОВА Ніна Петрівна

КРАВЧЕНКО Алла Іванівна

ЧУЙКО Дмитро Вікторович

МИХАЙЛЕНКО Вікторія Олександрівна

ГОПЦІЙ Тетяна Іванівна

ЛИМАНСЬКА Світлана Василівна

ГУДИМ Олена Володимирівна

ДУДА Олександр Миколайович

**НАУКОВО-МЕТОДИЧНІ АСПЕКТИ СЕЛЕКЦІЇ
СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР У СХІДНІЙ ЧАСТИНІ
ЛВОБЕРЕЖНОГО ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ**

Колективна монографія

В авторській редакції

Державний біотехнологічний університет

Підписано до друку 01.07.2024. Формат 60×84/16.

Ум. друк. арк. 28,83. Обл.-вид. арк. 25,29.

Тираж 100 пр. Зам. № 740

ТОВ «Видавничий дім «Право»,

вул. Харківських Дивізій, 11/2, м. Харків, Україна

Для кореспонденції: а/с 822, м. Харків, 61023, Україна

Тел.: (050) 409-08-69, (067) 574-81-20, (063) 254-50-84

Вебсайт: <https://pravo-izdat.com.ua>

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 8024 від 05.12.2023

Виготовлено ТОВ «Промарт»,

вул. Весніна, 12, Харків, 61023, Україна

Тел. (057) 717-25-44

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 5748 від 06.11.2017