

ISSN 2409–5524

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ
СЕЛЕКЦІЙНО-ГЕНЕТИЧНИЙ ІНСТИТУТ —
НАЦІОНАЛЬНИЙ ЦЕНТР
НАСІННЄЗНАВСТВА ТА СОРТОВИВЧЕННЯ

ЗБІРНИК НАУКОВИХ ПРАЦЬ

**СЕЛЕКЦІЙНО-ГЕНЕТИЧНОГО ІНСТИТУТУ —
НАЦІОНАЛЬНОГО ЦЕНТРУ
НАСІННЄЗНАВСТВА ТА СОРТОВИВЧЕННЯ**

*Відповідальний редактор
член-кореспондент НААН України В. М. Соколов*

Видання засноване у 1952 році

Випуск 29 (69)

Одеса
«Астропринт»
2017

УДК 633.1(051.2)

Засновник: Селекційно-генетичний інститут — Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ

СОКОЛОВ В. М. (відповід. ред.), к. с.-г. н.;
ЛИТВИНЕНКО М. А. (заст. відповід. ред.), д. с.-г. н.;
БАБАЯНЦ О. В., д. б. н.;
БЕЛОУСОВ А. О., д. б. н.;
ВАРЕНИК Б. Ф., к. с.-г. н.;
ВЛАСЕНКО В. А., д. с.-г. н., Сумський нац. аграр. ун-т;
ВОЛКОВА Н. Е., д. б. н.;
ДАВИДЕНКО О. Г., д. б. н., Ін-т генетики та цитології НАН Республіки Білорусь;
КІНДРУК М. О., д. с.-г. н.;
ЛАВРИНЕНКО Ю. О., д. с.-г. н., Ін-т зрош. землероб. НААН України;
ЛИФЕНКО С. П., д. с.-г. н.;
ЛІНЧЕВСЬКИЙ А. А., д. с.-г. н.;
ЛЯХ В. О., д. б. н., Запорізький нац. ун-т;
МАРТОН Л. Ч., д. н., Ін-т с.-г. Центру с.-г. досліджень Угорської АН;
ПУШКАРЕНКО О. Я., к. б. н.;
РИБАЛКА О. І., д. б. н.;
СІЧКАР В. І., д. б. н.;
СТЕЛЬМАХ А. Ф., д. б. н.;
ФАЙТ В. І., д. б. н.

У матеріалах збірника розглянуто питання щодо ефективності методу седиментації SDS-30 у селекції пшениці, добору на крупноплідність кондитерських зразків соняшнику, впливу густоти посіву на результативність селекції ярого ячменю на адаптивність та строків сівби на ступінь прояву морфологічних ознак у озимої пшениці. Наведено результати використання молекулярних маркерів для ідентифікації транслокації *amigo*-типу 1BL.1BS у пшениці та типування сортів і форм винограду, фізичного та хімічного мутагенезу для створення нового вихідного матеріалу соняшнику. Визначено успадкування морфологічних ознак у сафлора красильного, ознак кореневої системи у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh на різних фонах живлення, рівні яровизаційної потреби і фотоперіодичної чутливості та *Vrn* і *Ppd* генотипи за вказаними ознаками сучасних сортів та ліній ячменю. Також обговорюються перспективи селекції нуту продовольчого напрямку на основі вивчення білкового комплексу насіння, проблема поліпшення пшениці і продуктів її переробки та їх несприйняття окремими категоріями споживачів.

Збірник розрахований на науковців, селекціонерів, викладачів, аспірантів, студентів біологічного та сільськогосподарського профілів.

Видання під назвою «Збірник наукових праць Селекційно-генетичного інституту — Національного центру насіннєзнавства та сортовивчення» виходить з 2002 року

ЗМІСТ

СЕЛЕКЦІЯ

ЛИТВИНЕНКО М. А., ГОЛУБ Є. А. Ефективність методу седиментації SDS-30 в селекції пшениці м'якої озимої (<i>Triticum aestivum</i> L.) за хлібопекарськими властивостями	6
ВАЩЕНКО В. В., ШЕВЧЕНКО О. О. Оцінка сортів ячменю ярого (<i>Hordeum vulgare</i> L.) за різними густотами посіву	18
ВЕДМЕДЄВА К. В., МАХОВА Т. В., КИРПИЧОВА Н. М. Результат добору на крупноплідність у лінії соняшнику (<i>Helianthus annuus</i> L.) КП 11Б та сорту Запорізький кондитерський	26

НАСІННИЦТВО

ШПИКУЛЯК Є. А. Вплив способу сівби на ступінь прояву сортових морфологічних ознак пшениці м'якої озимої (<i>Triticum aestivum</i> L.) . . .	35
--	----

ГЕНЕТИКА

СТЕЛЬМАХ А. Ф., БАЛЬВІНСЬКА М. С., ФАЙТ В. І., ЗАХАРОВА О. О. Оцінка систем регуляції темпів початкового розвитку зразків ячменю (<i>Hordeum vulgare</i> L.) осіннього строку сівби	50
ГАЛАЄВ О. В. Ідентифікація і валідація мікросателітного маркера до транслокації amigo-типу 1BL.1BS-3Ae#1L, що містить гени стійкості <i>LR24/SR24</i> у м'якої пшениці (<i>Triticum aestivum</i> L.)	62
ВАСЬКО В. О. Вплив радіоактивних випромінювань ⁶⁰ Со та хімічного мутагена ДМС на порушення в мейозі у М ₁ та отримання мутацій ліній соняшнику (<i>Helianthus annuus</i> L.)	74
ЛЕУС Т. В. Успадковування блідо-жовтого забарвлення віночка квітки та форми поверхні листа у сафлора красильного (<i>Carthamus tinctorius</i> L.)	86
ХАБЛАК С. Г. Поліморфізм ознак кореневої системи <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh. на різних фонах живлення	93
КАРАСТАН О. М., МУЛЮКІНА Н. А., ПАПІНА О. С. Мікросателітні профілі сортів та форм винограду (<i>Vitis</i> L.) ампелографічної колекції ННЦ «ІВіВ ім. В. Є. Таїрова»	107

БІОХІМІЯ

МОЛОДЧЕНКОВА О. О., КАРТУЗОВА Т. В., СІЧКАР В. І., БЕЗКРОВНА Л. Я., ЛИХОТА О. Б., ПАСІЧНИК С. М. Дослідження білкового комплексу насіння нуту звичайного (<i>Cicer arietinum</i> L.) . . .	118
---	-----

ОГЛЯД

РИБАЛКА О. І. Чи справді пшениця (<i>Triticum</i> L.) є деструктивним харчовим продуктом?	134
--	-----

СОДЕРЖАНИЕ

СЕЛЕКЦИЯ

- ЛИТВИНЕНКО Н. А., ГОЛУБЬ Е. А. Эффективность метода седиментации SDS-30 в селекции пшеницы мягкой озимой (*Triticum aestivum* L.) на хлебопекарные свойства 6
- ВАЩЕНКО В. В., ШЕВЧЕНКО А. А. Оценка сортов ячменя ярового (*Hordeum vulgare* L.) при разных густотах посева 18
- ВЕДМЕДЕВА Е. В., МАХОВА Т. В., КИРПИЧОВА Н. М. Результат отбора на крупноплодность у линии подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) КП 11Б и сорта Запорожский кондитерский 26

СЕМЕНОВОДСТВО

- ШПИКУЛЯК Е. А. Влияние способа сева на степень проявления сортовых морфологических признаков пшеницы мягкой озимой (*Triticum aestivum* L.) 35

ГЕНЕТИКА

- СТЕЛЬМАХ А. Ф., БАЛЬВИНСКАЯ М. С., ФАЙТ В. И., ЗАХАРОВА О. А. Оценка систем регуляции скорости начального развития у образцов ячменя (*Hordeum vulgare* L.) осеннего срока сева 50
- ГАЛАЕВ А. В. Идентификация и валидация микросателлитного маркера к транслокации amigo-типа 1BL.1BS–3Ae#1L, содержащей гены устойчивости *LR24/SR24* у мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) 62
- ВАСЬКО В. А. Влияние радиоактивных излучений ^{60}Co и химического мутагена ДМС на нарушения в мейозе в M_1 и получение мутаций линий подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) ... 74
- ЛЕУС Т. В. Наследование бледно-желтой окраски венчика цветка и формы поверхности листа у сафлора красильного (*Carthamus tinctorius* L.) 86
- ХАБЛАК С. Г. Полиморфизм признаков корневой системы *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. на разных фонах питания 93
- КАРАСТАН О. М., МУЛЮКИНА Н. А., ПАПИНА Е. С. Микросателлитные профили сортов и форм винограда (*Vitis* L.) ампелографической коллекции ННЦ «ИВиВ им. В. Е. Таирова» 107

БИОХИМИЯ

- МОЛОДЧЕНКОВА О. О., КАРТУЗОВА Т. В., СИЧКАРЬ В. И., БЕЗКРОВНАЯ Л. Я., ЛИХОТА Е. Б., ПАСИЧНИК С. М. Исследование белкового комплекса семян нута обыкновенного (*Cicer arietinum* L.) 118

ОБЗОР

- РЫБАЛКА А. И. Действительно ли пшеница (*Triticum* L.) является деструктивным пищевым продуктом? 134

CONTENTS

BREEDING

- LYTVYNENKO M. A., GOLUB Ye. A. Method of sedimentation SDS-30 in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding for the baking properties 6
- VASHCHENKO V. V., SHEVCHENKO O. O. Estimation of spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars by different sowing densities 18
- VEDMEDEVA K. V., MAKHOVA T. V., KIRPICHOVA N. M. Result of selection for large seeds size of sunflower (*Helianthus annuus* L.) line KP 11B and cultivar Zaporizhskii kondyterskii 26

SEED SCIENCE

- SPYKULIAK Ye. A. Sowing method effect on development degree of morphological traits of bread winter wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars 35

GENETICS

- STELMAKH A. F., BALVINSKA M. S., FAYT V. I., ZACHAROVA O. O. Evaluation of systems regulating initial development rate in barley (*Hordeum vulgare* L.) of autumn sowing 50
- GALAEV O. V. Identification and validation of microsatellite marker to amigo-type translocation of 1BL.1BS-3Ae#1L carrying resistance gene *LR24/SR24* of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) 62
- VASKO V. O. Influence of ⁶⁰Co radioactive radiation and chemical mutagen DMS on irregularities in meiosis of M₁ and mutations creation of sunflower (*Helianthus annuus* L.) lines 74
- LEUS T. V. Inheritance of flower light-yellow coloring and leaf shape of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) 86
- HABLAKE S. G. Root system traits polymorphism of the *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. on different nutrition grounds 93
- KARASTAN O. M., MULYUKINA N. A., PAPINA O. S. Microsatellite profiles of grape (*Vitis* L.) varieties and selections of «Tairov Research Institute of Viticulture and Wine-making» ampelographic collection ... 107

BIOCHEMISTRY

- MOLODCHENKOVA O. O., KARTUZOVA T. V., SICHKAR V. I., BEZKROVNA L. Ya., LYKHOTA O. B., PASICHNYK S. M. Research of the chickpea (*Cicer arietinum* L.) seeds protein complex 118

REVIEW

- RYBALKO O. I. Is wheat (*Triticum* L.) indeed a destructive food product? 134

СЕЛЕКЦІЯ

УДК 633.11:631.527

М. А. ЛИТВИНЕНКО, д. с.-г. н., акад. НААН, зав. від.,
Є. А. ГОЛУБ, к. с.-г. н., ст. наук. співроб.
СГІ– НЦНС, Одеса
e-mail: dr_litvin@ukr.net

ЕФЕКТИВНІСТЬ МЕТОДУ СЕДИМЕНТАЦІЇ SDS-30 В СЕЛЕКЦІЇ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) ЗА ХЛІБОПЕКАРСЬКИМИ ВЛАСТИВОСТЯМИ

Подается система оценок селекционного материала пшеницы мягкой озимой за показниками хлебопекарской качества зерна в відділі селекції та насінництва пшениці СГІ–НЦНС. У ланках селекційного процесу досліджено мінливість показника седиментації SDS-30 у ліній пшениці м'якої озимої, створених гібридизацією сортів, контрастних за рівнем якості зерна та відмінних за походженням від різних схем схрещування. На основі коефіцієнтів кореляції та детермінації встановлено успадковування показника седиментації SDS-30 та ефективність добору за хлебопекарськими властивостями.

Ключові слова: пшениця м'яка, хлебопекарська якість, селекційні ланки, добір, успадковування, седиментація.

Вступ. Вагоме місце у зерновому балансі України займає цінна продовольча культура пшениця м'яка озима, високоякісне зерно якої знаходить досить широке використання як продукт споживання [1]. При створенні нового сорту пшениці селекціонери впродовж всієї історії роботи з цією культурою завжди велику увагу приділяли якості зерна. Адже виробництво такої продукції дає змогу значно підвищити її конкурентоспроможність на світовому ринку [2–4].

Поняття якості зерна складається із багатьох ознак, які зумовлюються сортовими особливостями, умовами вирощування, збирання, зберігання та переробки зерна. Якісні ж відмінності сортів пшениці, як відомо, виникли у процесі еволюції видів і під впливом штучного добору в процесі селекції [5; 6].

До якості зерна пшениці завжди пред'являлись високі вимоги: зерно має бути крупним, склоподібним, з високою об'ємною масою, мати відмінні борошномельно-хлебопекарські властивості. Тому в усіх зонах країни, в якому б напрямі не велася селекційна робота, вона обов'язково супроводжується відповідною оцінкою селекційного матеріалу.

Розроблена велика кількість способів оцінки та різноманітних показників якості зерна і борошна, але для масової оцінки селекційного матеріалу, що включає сотні і тисячі сортозразків, потрібні експрес-методи, що дозволяють здійснювати жорсткий добір генотипів з потрібною якістю зерна вже на ранніх етапах селекції [7; 8].

Адже результативність селекції на якість зерна будь-якої сільськогосподарської культури, зокрема й озимої пшениці, визначається, в основному, тим, за якими критеріями і на якому етапі селекційного процесу відбувається добір [9]. І чим раніше починається контроль означеного показника, тим успішнішою буде робота зі створення нових високоякісних сортів.

Метою досліджень було визначення ефективності використання методу седиментації SDS-30 в існуючій системі оцінки селекційного матеріалу за показниками якості зерна в ланках селекційного процесу у відділі селекції та насінництва пшениці Селекційно-генетичного інституту — Національного центру насіннєзнавства та сортовивчення (СГІ–НЦНС).

Матеріали та методи досліджень. Матеріалом для вивчення ефективності системи оцінок та добору зразків пшениці м'якої озимої за показниками хлібопекарської якості були зразки, створені шляхом гібридизації комерційних сортів та перспективних ліній відділу із сортами-тестерами з різним ступенем прояву показників хлібопекарської якості — сорт-філер Княгиня Ольга, сорт сильної пшениці Антонівка, екстрасильної — Епоха од.). Лінії вивчали у різних ланках селекційного процесу: при широкорядному посіві (міжряддя 45 см) в селекційному розсаднику та у суцільних посівах на етапах контрольного розсадника, а також конкурсного випробування. Лінії отримані від гібридизації за схемами прямих, зворотних та потрійних схрещувань. Польові дослідження велись у відділі селекції та насінництва пшениці СГІ–НЦНС за методами, прийнятими в селекційному процесі [10]; лабораторні аналізи якості зерна — у відділі генетичних основ селекції інституту. Погодні умови за роками досліджень дещо різнилися між собою, що враховувалось при аналізі експериментальних даних. Зокрема, сезони вирощування пшениці озимої 2010/11 та 2012/13 років в осінній та зимовий періоди характеризувалися сприятливими умовами для вирощування пшеничної рослини. Сезон вирощування пшениці озимої 2011/12 року характеризувався екстремальними умовами впродовж усього строку. В 2013/14 р. весняно-літня вегетація посівів проходила в умовах значного дефіциту вологи з суттєвим прискоренням розвитку рослин. Все це значною мірою вплинуло на формування якості зерна.

Результати досліджень та їхнє обговорення. Оцінку селекційного матеріалу на якість зерна на всіх етапах досліджень починали з його огляду за зовнішнім станом, зокрема і його виповненості (табл. 1), яка опосередковано пов'язана із продуктивністю, посухостійкістю, виходом борошна під час розмелу зерна, зольністю борошна, вмістом білка в

зерні, стійкістю до хвороб і загальним фізіологічним станом рослин [11]. Наступним (обов'язковим) етапом оцінки є непрямий метод визначення «сили» борошна — седиментація (SDS-30). У наших дослідженнях використовується методика седиментації SDS-30, яка розроблена у відділі генетичних основ селекції (Рибалка О. І.).

На етапі сортовипробувань усі лінії мають проходити повний технологічний аналіз, який включає в себе вивчення селекційного матеріалу за фізичними показниками, що характеризують борошномельні властивості зерна, і біохімічними, що дають оцінку білково-клейковинному комплексу зерна та борошна, а також визначення реологічних та хлібопекарських властивостей тіста (табл. 1).

Таблиця 1

Система оцінок селекційного матеріалу відділу селекції та насінництва пшениці СГІ–НЦНС за показниками хлібопекарської якості

Ланка селекційного процесу	Показник якості
Селекційний розсадник	оцінка виповненості
	оцінка матеріалу методом седиментації SDS-30
Контрольний розсадник	-//-
	-//-
Попереднє сортовипробування	-//-
	-//-
I та II конкурсне сортовипробування	оцінка виповненості
	визначення натурної маси зерна
	маса 1000 зерен
	визначення вмісту білка
	оцінка матеріалу методом седиментації SDS-30
	оцінка амілолітичної активності зерна (чп) (за потреби)
	оцінка твердозерності
	визначення вмісту клейковини
	індекс еластичності клейковини
	визначення «сили» борошна
	пружність тіста
	розтяжність тіста
	показник індексу конфігурації альвеограми
	визначення впз, стійкості тіста при замісі
	об'єм хліба
	шпаристість хліба
	загальна оцінка хліба

Як і зазначалось вище, для селекції на якість дуже важливо оцінювати і провадити вибірку матеріалу на якнайраніших етапах селекційного процесу. А для цього потрібні надійні методи, які б не потребували великих затрат та були достатньо інформативними. Одним із таких є седиментація SDS-30 [11]. Він передбачає попередній автоліз шроту або борошна протягом 30 хв і наступну седиментацію з додецилсуль-

фатом натрію. Цей метод моделює автолітичний процес тістоутворення та використовує унікальну здатність середовища SDS зумовлювати набування часток борошна, які мають безпосередній стосунок до хлібопекарської якості. Експресним його робить те, що для проведення аналізу потрібно лише 30 г зерна або 3,2 г борошна. У наших дослідженнях у всіх ланках вивчення селекційного матеріалу зразки пшениці м'якої озимої підлягали оцінці за цим експрес-методом.

Якість зерна пшениці м'якої є досить мінливим показником і залежить не лише від генотипових особливостей досліджуваного матеріалу, а й досить сильно варіює в залежності від умов вирощування та особливостей року, в який проводились дослідження. Показник седиментації також не є винятком (табл. 2).

У таблиці 2 показано варіабельність показника седиментації в різних ланках селекційного процесу залежно від джерела якості зерна у сорту-тестера та схеми схрещування, використаної при створенні ліній.

Середні показники седиментації також значно відрізняються по роках досліджень, що свідчить про їх велику фенотипову мінливість під впливом умов довкілля.

На етапі селекційного розсадника показник седиментації у середньому складав 54–60 мл і мав рівень варіації від 11,0 до 18,5 %, причому найбільший розмах спостерігався у ліній, створених на базі сильного сорту Антонівка у групі від потрібних схрещувань (18,5 %), а також у групі ліній від прямих схрещувань, створених на основі екстрасильного сорту Епоха од. (18,1 %). Найбільшу масову частку (від 50 до 89 %), незалежно від схеми та сорту-тестера, складали лінії, які відносились до групи із середнім рівнем седиментації у межах 40–60 мл (табл. 3).

При вивченні ліній у контрольному розсаднику показник седиментації був більш стабільним і варіював у межах 7,4–14,9 % (табл. 2). Це пояснюється, з одного боку, зменшенням ефекту широкорядного посіву, що мало місце в селекційному розсаднику, а з іншого — впливом стабілізуючого добору ліній у процесі селекції. Аналогічно до селекційного розсадника найвищий рівень варіації був у двох групах ліній від схрещування, де сортами-тестерами слугували сорти сильного та екстрасильного типу пшениці. Найбільш стабільний показник седиментації був у ліній, отриманих від прямих та зворотних схрещувань, де батьківською формою виступав сорт сильного типу Антонівка.

Але, на відміну від селекційного розсадника, у контрольному (також незалежно від схеми та джерела схрещування) значна кількість ліній (від 50 до 90 %) відносилась до групи сильних генотипів із рівнем седиментації у межах 60–80 мл (табл. 3).

Слід зазначити, що в 2012 році склалися досить сприятливі погодні умови для формування врожаю відносно високої якості, що дозволило за показником седиментації SDS-30 диференціювати селекційний матеріал за хлібопекарською якістю. На етапі попереднього сортовипробування,

Таблиця 2
Варіабельність показника седиментації SDS-30 у ліній пшениці м'якої озимої у різних ланках селекційного процесу

Сорт-тестер, походження ліній за типом схрещу- вання	*СР- 2011			КР-2012			ПСВ-2013			ІІ КСВ-2014		
	**η	Х	V, %	n	Х	V, %	n	Х	V, %	n	Х	V, %
Кн. Ольга	414			139			89			52		
Прямі	311	54,2±0,5	14,9	85	71,0±1,0	12,6	68	40,0±0,5	10,2	34	74,8±1,6	12,3
Потрійні	103	56,2±0,9	15,8	54	69,3±1,1	12,1	21	43,8±1,1	11,6	18	76,7±2,0	11,2
Антонівка	215			62			33					
Прямі	150	54,5±0,5	11,0	37	73,0±0,8	7,4	18	41,2±1,8	18,9	–	–	–
Зворотні	37	54,0±1,3	14,9	14	70,4±1,6	8,6	4	39,5±2,0	11,9	–	–	–
Потрійні	28	59,3±2,0	18,5	11	66,5±2,0	14,9	1	43	–	–	–	–
Епоха од.	53			16			3					
Прямі	43	60,2±1,6	18,1	10	73,8±3,4	14,8	3	39,0±2,3	10,0	–	–	–
Потрійні	10	63,2±2,7	13,9	6	71,3±3,6	12,5	–	–	–	–	–	–

Примітка: *СР — селекційний розсадник; КР — контрольний розсадник; ПСВ — попереднє сортопробування; ІІ КСВ — друге кон-
курсне сортопробування, **η — кількість ліній, шт.

Таблиця 3
Групування ліній пшениці м'якої озимої за показником седиментації залежно від схеми схрещування та джерела якості на рівні різних ланок селекційного процесу

Сорти-тестери, лан- ки сел. процесу, тип схрещування		SDS-30, мл													
		CP- 2011				KP-2012				PCB-2013				IKCB-2014	
		n	40-60	61-80	81-100	n	40-60	61-80	81-100	n	40-60	61-80	81-100	40-60	61-80
Кн.Ольга															
	Прямі	шт	251	60	-	85	12	62	11	68	67	1	-	34	1
	%		80,7	19,3	-		14,1	72,9	12,9		98,5	1,5	-		2,9
	Потрійні	шт.	81	26	2	54	8	41	5	21	21	-	-	18	1
Антонівка			78,6	25,2	1,9		14,8	75,9	9,2		100				5,5
	%														50
															44,4
	Прямі	шт	130	20	-	37	1	32	5	18	18				
	%		86,6	13,4	-		2,6	84,2	13,2		100				
	Зворотні	шт.	33	4	-	14	2	12	-	4	4				
			89,1	10,9	-		14,3	85,7	-		100				
	%														
	Потрійні	шт.	16	10	2	11	3	7	1	1	1				
	%		57,1	35,7	7,1		27,3	63,3	9,1		100				
Епоха од.															
	Прямі	шт	26	15	3	10	1	5	4	3	3				
	%		60,5	34,8	6,9		10	50	40		100				
	Потрійні	шт.	5	5	-	6	-	5	1						
	%		50	50				90	10						

через несприятливі погодні умови (2013 р.) у період формування якості зерна, середні показники седиментації у досліджуваному матеріалі (незалежно від типу та джерела схрещування) були досить низькі (39–43 мл) і варіювали в середньому у межах 10–18 %.

У конкурсному сортовипробуванні максимальна кількість відселектованих ліній показала седиментацію у межах 74–75 мл (табл. 3), завдяки чому найбільший відсоток відібраних ліній можна було віднести до групи сильних генотипів.

Отже, у сприятливі для формування якості роки, беззаперечно, опираючись на метод седиментації SDS-30, ми маємо змогу починати бракування матеріалу вже із селекційного розсадника.

Важливо було виявити ефективність добору за седиментацією у різних ланках селекційного процесу, а отже, дослідити успадковування цього показника. На основі кореляційних зв'язків між величинами седиментації одних і тих ліній, але в різних ланках селекційного процесу, було досліджено успадковування фактора седиментації, показник якої у даному випадку було визначено через квадрат кореляції (r^2), тобто коефіцієнт детермінації [12] (табл. 4).

Таблиця 4

Коефіцієнти кореляції та детермінації між величинами числа седиментації у ліній від різних схем схрещування в різних ланках селекційного процесу

Сорти-тестери, ланки сел. процесу	Прямі		Зворотні		Потрійні	
	r	r^2	r	r^2	r	r^2
Княгиня Ольга						
СР / КР	–0,21	0,04			–0,02	0,0004
КР / ПСВ	0,04	0,0016			–0,08	0,0064
ПСВ / II КСВ	–0,19	0,036			0,17	0,029
Антонівка						
СР / КР	0,05	0,0025	0,41**	0,17	–0,31	0,05
КР / ПСВ	–0,17	0,029	0,34**	0,11		
ПСВ / II КСВ						
Епоха од.						
СР / КР	0,37**	0,14			0,48	0,23
КР / ПСВ	0,97**	0,94				
ПСВ / II КСВ						

* — суттєво при $P_{0,5}$; ** — суттєво при $P_{0,1}$.

Як видно із таблиці 4, у більшості груп ліній не спостерігалось суттєвого зв'язку між величинами показника седиментації у суміжних ланках селекційного процесу незалежно від схем схрещувань, які використані при створенні ліній. Проте в деяких випадках такий зв'язок проявлявся на суттєвому рівні: $r = 0,41^{**}$ між селекційним і контрольним розсадниками у ліній від зворотних схрещувань із сортом сильної пшениці Антонівка; $r = 0,37^{**}$ між селекційним і контрольним розсадником у ліній від прямих схрещувань із сортом Епоха од.; $r = 0,34^{**}$ між контрольним розсадником

та попереднім сортовипробуванням у ліній від схрещування з Антонівкою. Найбільш тісний кореляційний зв'язок ($0,97^{**}$) між величинами седиментації у ліній із розсадників КР та ПСВ було виявлено у групі ліній від прямих схрещувань, де тестером використано сорт Епоха од.

Такий зв'язок має свідчити про можливість доборів високоякісних генотипів за показником седиментації, але лише за умови схрещування контрастних за показниками якості батьківських компонентів. Для виявлення ефективності добору високоякісних ліній за показником седиментації SDS-30 кореляційні зв'язки між основними хлібопекарськими властивостями та седиментацією було досліджено не в межах однієї ланки (одного року), де такий зв'язок має бути дійсно досить тісний [11], а в суміжних ланках селекційного процесу. І, як видно із таблиці 5, таких достовірно тісних зв'язків не спостерігається.

Таблиця 5

Зв'язок між показником седиментації і основними хлібопекарськими властивостями у суміжних селекційних ланках, 2010–2014 (n=26)

Ланки селекц. процесу, тип схрещування	Бі-лок, %	W, о. а	P	L	P/L	Об'єм хліба, см ³	Оцінка хліба, бал
СР/ІІКСВ							
Прямі	0,04	0,22	0,20	-0,15	0,10	-0,13	-0,13
Зворотні	0,27	0,30	-0,17	0,29	-0,27	0,13	0,11
Потрійні	-0,12	0,08	0,16	-0,02	0,08	-0,30	-0,34
КР/ІІКСВ							
Прямі	0,12	0,02	0,06	-0,04	0,27	-0,10	-0,10
Зворотні	0,04	0,26	0,03	-0,04	-0,05	0,19	0,16
Потрійні	-0,002	0,33	-0,28	0,56 ^{**}	-0,40	-0,03	-0,13
ПСВ/ІІКСВ							
Прямі	0,04	-0,21	0,02	-0,07	0,03	-0,10	-0,15
Зворотні	-0,39	0,06	0,14	0,02	0,07	-0,09	-0,15
Потрійні	–	–	–	–	–	–	–

Це можна пояснити тим, що низький рівень показника седиментації не забезпечує достатньої генетичної диференціації селекційного матеріалу та не дає об'єктивної інформації про його хлібопекарські властивості. Об'єктивне виявлення генетичного потенціалу та відмінностей за хлібопекарськими властивостями селекційних ліній можна спостерігати повною мірою лише на високих агрофонах. Важливо також, що показники якості значною мірою варіюють у залежності від умов вирощування (взаємодія генотип/середовище). Саме тому у наших дослідженнях не просліджується тісний кореляційний зв'язок між показником седиментації та хлібопекарськими властивостями зерна та борошна.

Висновки. Однією із головних передумов ефективної селекційної роботи зі створення високоякісних сортів пшениці м'якої озимої є використання досконалої системи оцінок селекційного матеріалу за визна-

чальними показниками. Така система розроблена і здійснюється співробітниками відділу генетичних основ селекції СГІ–НЦНС.

На початкових етапах селекції (селекційний і контрольний розсадники) найбільш прийнятним і експресним методом є седиментація SDS-30. Матеріал конкурсних сортовипробувань необхідно вивчати у залежності від його кількості за скороченою чи повною схемою технологічного аналізу.

Показник седиментації SDS-30 характеризується значною фенотиповою мінливістю в залежності від умов року, агрофону та способу сівби (широкорядний чи суцільний).

Рівень показника седиментації і розмах його мінливості визначається як факторами зовнішнього середовища, так і генетичними особливостями використовуваного матеріалу.

Найбільш стабільний показник седиментації ($V = 7,4\text{--}8,6\%$) спостерігався на етапі контрольного розсадника у ліній, створених у результаті гібридизації сортів та перспективних ліній відділу пшениці із сортом сильного типу Антонівка.

Найбільший розмах варіації SDS-30 спостерігався у ліній, створених на базі сильного сорту Антонівка у групі потрійних схрещувань (18,5 %) на етапі селекційного розсадника, у групі прямих схрещувань (18,9 %) на етапі попереднього сортовипробування, а також у ліній від прямих схрещувань, одержаних на основі екстрасильного сорту Епоха од. (18,1 %) на етапі розсадника.

Суттєвого позитивного чи негативного кореляційного зв'язку між величинами показника седиментації в різних селекційних ланках, незалежно від схеми схрещування, у більшості лінійних груп не спостерігалось.

Тісний кореляційний зв'язок на високому рівні було зафіксовано лише між величинами седиментації у генотипів із розсадників КР та ПСВ у групі ліній від прямих схрещувань, створених на основі екстрасильного сорту Епоха од.

Неможливо при низькому рівні седиментації (40–60 мл) отримати об'єктивну інформацію про генетичні відмінності селекційного матеріалу та виявити зв'язок цього показника з хлібопекарськими якостями. Диференціація матеріалу за хлібопекарськими властивостями підвищується зі зростанням рівня седиментації від 60 до 80 мл.

Кореляційний аналіз не виявив суттєвого позитивного зв'язку між показником седиментації та основними хлібопекарськими властивостями у суміжних ланках селекційного процесу. Тому застосування лише методу седиментації SDS-30 для оцінки та добору високоякісних генотипів не може бути високоефективним.

Ефективне позитивне успадковування показника седиментації, як виявлено у наших дослідженнях, можливе лише при схрещуванні контрастних за якістю сортів. У даному досліді таке успадковування стало можливим при схрещуванні комерційних сортів відділу із сортом, який за показниками хлібопекарської якості відноситься до групи екстрасильних генотипів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Пшеница и оценка ее качества / под ред. Козьминой Н. П. — М.: Колос, 1967. — С. 352–353.
2. Литвиненко М. А. Сортова політика як важливий фактор підвищення ефективності виробництва зерна озимої пшениці / М. А. Литвиненко // Посібник українського хлібороба. — Одеса, 2012. — Т. 2. — С. 157–159.
3. Литвиненко М. А. Особливості селекції екстрасильних за якістю зерна генотипів пшениці м'якої озимої / М. А. Литвиненко, Є. А. Голуб // Вісник аграрної науки. — Київ, 2013. — № 10. — С. 37–42.
4. Понятие о качестве зерна пшеницы и основы его товарной классификации // Пшеница / под ред. Животкова. — Киев: Урожай, 1989. — С. 160–173.
5. Нестеренко С. А. Урожай и качество зерна озимой пшеницы при интенсивной технологии ее возделывания в условиях Нечерноземья / С. А. Нестеренко, Ф. А. Федорова, А. Г. Петросян // Науч. основы хим. защ. с.-х. культур от болезней. — Л., 1997. — С. 90–95.
6. Казаков Е. Д. Качество зерна и факторы, его определяющие / Е. Д. Казаков // Хранение и переработка зерна. — М.: ЦНИИТЭИ Минзаг. СССР. Сер.: Элеваторная промышленность, 1978. — 59 с.
7. Максимов И. Л. Повышение качества зерна пшеницы / И. Л. Максимов, В. И. Понамарев // Обзорная информация. — М., 1981. — С. 10–18.
8. Шатилов Л. Г. Технологические методы отбора качественного зерна озимой пшеницы в процессе селекции / Л. Г. Шатилов // Пшеница и тритикале: матер. научно-практ. конф. «Зеленая революция П. П. Лукьяненко». — Краснодар: Сов. Кубань, 2001. — С. 375–378.
9. Казаков Е. Д. Методы оценки качества зерна / Е. Д. Казаков. — М.: Агропромиздат, 1987. — 125 с.
10. Методика державного сортови пробування сільськогосподарських культур. Заг. частина / під ред. В. В. Волкодава. — Київ, 2000. — Вип. 1. — С. 69–72.
11. Рибалка О. І. Оцінка якості зерна пшениці на ранніх етапах селекції / О. І. Рибалка, М. В. Червоніс, М. А. Литвиненко // Вісник аграрної науки. — Київ, 2009. — № 1. — С. 130–147.
12. Ершов Э. Б. Распространение коэффициента детерминации на общий случай линейной регрессии, оцениваемой с помощью различных версий метода наименьших квадратов / Э. Б. Ершов // ЦЭМИ РАН Экономика и математические методы. — ЦЭМИ РАН, 2002. — Т. 38, вып. 3. — С. 107–120.

Надійшла 27.03.2017.

UDC 633.11:631.527

Lytvynenko M. A., Golub Ye. A. Plant Breeding and Genetics Institute — National Center of Seed and Cultivar Investigations

METHOD OF SEDIMENTATION SDS-30 IN WINTER WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.) BREEDING FOR THE BAKING PROPERTIES

The system of valuation of breeding material for baking quality indices of bread winter wheat used in the wheat breeding and seed production department of PBGJ are presented. The sedimentation SDS-30 is the main method of estimation of breeding material for baking quality in the early stages of the breeding process. The phenotypical variability of sedimentation values of the lines created by crossing parental varieties with contrasting baking quality indices at the different stages of the breeding process have been investigated. The wide range of variation of this indicator depending on condition of year, stage of breeding, type of seeding and genetic quality sources have been established. On the basis of correlation between the values of sedimentation at different stages of the breeding process coefficient of heritability was determined. Significant positive heritability can be observed only on the lines from crossing presentable varieties contrasting for baking quality indices. It is impossible to obtain objective information about the genetic differences among breeding lines and value a low level of sedimentation. Analysis of correlation between of sedimentation values and the main baking properties demonstrated that no significant relations in adjoining stages of breeding process. Therefore, the use of only the method of SDS-30 sedimentation to evaluate and select high quality genotypes is not enough. This method is most effective for valuation of breeding material at the early stage of selection for discarding obviously low baking quality lines. The advance lines of yield trials should be estimated for haul complexes baking quality indices.

УДК 633.11:631.527

Литвиненко Н. А., Голубь Е. А. Селекционно-генетический институт– Национальный центр семеноведения и сортоизучения

ЭФФЕКТИВНОСТЬ МЕТОДА СЕДИМЕНТАЦИИ SDS-30 В СЕЛЕКЦИИ ПШЕНИЦЫ МЯГКОЙ ОЗИМОЙ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) НА ХЛЕБОПЕКАРНЫЕ СВОЙСТВА

Представлена система оценок селекционного материала на хлебопекарные показатели качества зерна пшеницы мягкой озимой, используемая в отделе селекции и семеноводства СГІ–НЦНС. Показано, что на начальных этапах селекционного процесса основным в оценке се-

лекционного материала на хлебопекарные качества является метод седиментации SDS-30. На линиях, созданных в результате гибридизации местных контрастных по уровню качества и происхождению сортов от разных схем скрещивания, исследована фенотипическая изменчивость седиментации на различных этапах селекционного процесса. Установлен широкий диапазон её изменчивости в зависимости от условий года, этапа селекционного процесса, а также способа сева и генетического источника качества. На основании корреляционных связей между величинами седиментации в различных звеньях селекционного процесса была изучена наследуемость показателя седиментации. У большинства линий, независимо от схемы скрещивания, не наблюдалось существенной положительной или отрицательной корреляционной связи между показателями седиментации. Показано, что существенная положительная наследуемость данного свойства возможна при скрещивании контрастных по хлебопекарному качеству сортов. Выявлено, что на низком уровне седиментации невозможно получить объективную информацию о генетических отличиях селекционного материала и установить связь этого показателя с хлебопекарными свойствами. Анализ корреляционных связей между показателем седиментации и основными хлебопекарными свойствами не показал существенных связей в смежных звеньях селекционного процесса. Поэтому использование только метода седиментации SDS-30 для оценки и отбора высококачественных генотипов в селекционном процессе недостаточно. Этот метод можно использовать для оценки материала на начальных этапах селекции для выбраковки явно низкокачественных образцов. Материал конкурсных сортоиспытаний необходимо оценивать по всем показателям хлебопекарной оценки.

УДК 633.16 «321»:631.527:631.524.85

В. В. ВАЩЕНКО, д. с.-г. н., проф., зав. каф.,

О. О. ШЕВЧЕНКО, к. с.-г. н., доц.

Дніпропетровський держ. аграр.- економ. ун-т

e-mail: aleksandra9890@ukr.net

ОЦІНКА СОРТІВ ЯЧМЕНЮ ЯРОГО (*HORDEUM VULGARE* L.) ЗА РІЗНИМИ ГУСТОТАМИ ПОСІВУ

Викладені результати досліджень мінливості кількісних ознак, а саме маси зерна з рослини у сортів ячменю ярого в залежності від градієнта густоти посіву рослин. Проведено оцінку сортів ячменю ярого за загальною адаптивною здатністю в залежності від різної густоти посіву. Рекомендовані як донори за ознакою «маса зерна з рослини» сорти Прерія, Галактик, Донецький 14 і Партнер. Параметри загальної адаптивної здатності сортів, диференціюючої здатності середовища рекомендується використовувати при доборі пар для схрещування і для об'єктивної оцінки гібридного матеріалу.

Ключові слова: ячмінь ярий, адаптивність, середовище, диференціююча здатність, маса зерна з рослини.

Вступ. Ячмінь відноситься до найбільш важливих зернових культур. Це пояснюється можливістю ефективно використовувати його у харчовій та тваринницькій галузях. Разом з добрими кормовими властивостями ярий ячмінь вирізняється і високою та стабільною урожайністю, пристосованістю до різних природних факторів, завдяки чому отримуємо зерно з порівняно невисокою собівартістю.

За сучасних технологій вирощування зернових культур реалізація їхньої потенційної врожайності та якісних показників дедалі більшою мірою залежить від нерегульованих факторів зовнішнього середовища [1–3]. Необхідність врахування умов середовища, які беруть участь у реалізації генотипу в фенотип, зумовлює і необхідність поглибленого вивчення механізмів формування цих умов [4–6].

Рослини агрофітоценозу за рахунок модифікації умов зовнішнього середовища формують специфічний комплекс параметрів, які утворюють інші, відносно вихідного стану, умови для реалізації генотипу. Вплив рослин на стан параметрів середовища можна розглядати як повноправний фактор середовища [7–8].

Ефективність добору значною мірою залежить від умов середовища, в яких здійснюється селекційний процес. Тобто великого значення набуває фон, на якому проводиться добір [9]. Він відіграє активну роль у формуванні специфічної пристосованості сортів до умов середовища.

Система фонів сприяє накопиченню селекційного матеріалу з широкою нормою реакції, що характеризує усю сукупність взаємодії «генотип–середовище». Отже, селекційний фон має забезпечувати при створенні сортів ефективне використання умов середовища [10].

Матеріал і методика досліджень. Вивчали 5 сортів ячменю ярого — Партнер, Донецький 14, Донецький 15, Прерія, Галактик на дослідному полі Дніпропетровського державного аграрно-економічного університету протягом 2015–2016 років. 2015 рік виявився посушливим, з високими температурами повітря, що негативно вплинуло на подальший розвиток рослин. 2016 рік був сприятливим для росту і розвитку ячменю — з помірною температурою і достатньою кількістю вологи. Отже, різні умови вирощування різною мірою позначились на вегетаційному періоді: 76 днів він тривав у перший рік і 90 днів — у другий рік дослідження.

Засівали ділянки площею 1 м² у трикратній повторності. Норма висіву складала 50, 150, 250, 350, 450 і 550 насінин на 1 м², що дозволило сформувати різні за густотою стояння рослин ценози.

Для оцінки адаптивної здатності та стабільності сортів ячменю ярого використовували двофакторний дисперсійний аналіз В. А. Доспехова [11], а також метод А. В. Кільчевського, Л. В. Хотильової [12].

Загальна адаптивна здатність (ЗАЗ) — це здатність культур давати постійно високий урожай у різних умовах вирощування. Специфічна адаптивна здатність (САЗ) — це здатність реагувати на специфічні умови і бути стійкими до них. ЗАЗ характеризує середнє значення ознаки в різних умовах середовища, а САЗ — відхилення від ЗАЗ у певному середовищі [12].

Для визначення внесків генотипів, параметрів середовищ і взаємодії між ними, що проявляються фенотиповою мінливістю, використовується двофакторний дисперсійний аналіз.

Порівняння генотипів за загальною адаптивною здатністю проводиться шляхом порівняння зі специфічною адаптивною здатністю. Для оцінки здатності i -того генотипу вступати у взаємодію з середовищами використовуємо варіансу взаємодії $\delta^2_{(G \times E)_{gi}}$. Як міру стабільності i -того генотипу застосовуємо варіансу САЗ — $\delta^2_{САЗ_i}$.

Відносна стабільність генотипу s_{gi} дозволяє порівнювати результати дослідів, які проведено з різним набором культур, генотипів, середовищ і ознак, що вивчаються. Диференційна здатність середовища дає інформацію про фон для добору. Чим більше $\delta^2_{ДССk}$ k -середовища, тим значніше буде поліморфізм у популяції за даною ознакою.

Відносна диференціююча здатність середовища s_{ek} дозволить порівнювати результати досліджень з різним набором культур, генотипів, середовищ і ознак [13; 14].

Відношення I_{ek} можна визначити як коефіцієнт нелінійності відповіді на середовище. При $I_{ek} \rightarrow 1$ мінливість в k -тому середовищі має переважно нелінійний характер, а при $I_{ek} \rightarrow 0$ — лінійний [12].

Результати досліджень. Найбільшою загальною адаптивною здатністю за ознакою «маса зерна з рослини» характеризувались сорти Донецький 15 та Донецький 14 у 2015–2016 рр. Високою стабільністю за ознакою «маса зерна з рослини» сорти не різнилися, показник коливався у межах 0,01 до 0,42 (табл. 1). Коефіцієнт компенсації (K_{gi}) знаходився в межах від 0,26 у сорту Галактик до 11,2 у Прерії. Всі сорти мали коефіцієнт компенсації вищий одиниці, що засвідчує перевагу ефекту дестабілізації сортів. Відносна стабільність сортів знаходилася в межах від 4,8 до 26,9. Коефіцієнт нелінійності I_{gi} показав, що реакція на середовище у майже всіх сортів мала лінійний характер, лише сорти Донецький 14 у 2015 і 2016 рр. ($I_{gi} = 1,01$ і 4,61 відповідно) і Донецький 15 ($I_{gi} = 1,04$) у 2016 р. показали нелінійну відповідь на умови середовища.

Таблиця 1

Параметри адаптивної здатності та стабільності сортів за ознакою «маса зерна з рослини»

Рік	x	ЗАЗ	$\delta_{(GxE)_{gi}}^2$	δ_{CA3}^2	δ_{CA3}	I_{gi}	s_{gi}	СЦГ _i	K_{gi}
Партнер									
2015	1,79	0,05	0,05	0,09	0,30	0,54	17,0	0,97	1,95
2016	1,97	-0,07	0,02	0,03	0,18	0,50	9,3	1,15	4,26
Донецький 14									
2015	1,84	0,11	0,06	0,06	0,24	1,01	13,1	1,19	1,23
2016	2,18	0,15	0,05	0,01	0,10	4,61	4,8	1,71	1,38
Донецький 15									
2015	1,71	0,08	0,03	0,13	0,37	0,19	20,2	0,82	2,8
2016	2,14	0,11	0,07	0,06	0,25	1,04	11,9	0,99	8,31
Прерія									
2015	1,57	-0,16	0,06	0,09	0,30	0,71	19,1	0,76	1,89
2016	1,84	-0,19	0,04	0,09	0,30	0,45	16,1	0,51	11,20
Галактик									
2015	1,66	-0,07	0,06	0,15	0,39	0,40	23,2	0,62	3,12
2016	2,04	0,01	0,03	0,08	0,27	0,5	13,4	0,81	9,61
Середнє									
2015	1,74	0	0,05	0,10	0,32	0,57	18,5	0,87	2,20
2016	2,04	0	0,04	0,05	0,22	1,41	11,1	1,03	6,95

Кращими зразками за показником ЗАЗ є сорти Прерія (0,35) і Галактик (0,29). Для одночасного добору сортів на ЗАЗ і стабільність визначаємо селекційну цінність генотипів (СЦГ_i). Сортами, які поєднують високу масу зерна з рослини зі стабільністю, були Донецький 14 (1,19 і 1,71 відповідно) і Партнер (0,97 і 1,15 відповідно) у 2015 і 2016 рр. (табл. 1).

Отже, тісного зв'язку між високою масою зерна з рослини і стабільністю сорту немає, та все ж вважаємо, що поєднати в одному генотипі ці показники можливо.

Найбільшу масу зерна з рослини (табл. 2) сорти показали при густоті стояння рослин 250, 450 і 350 шт./м², найменшу — при густоті 50 і 550 шт./м².

Таблиця 2

Параметри середовища як фону для добору за ознакою
«маса зерна з рослини»

Густота, шт./м²	Рік	x	d_k	$\delta^2_{(G \times E)_{ek}}$	$\delta^2_{ДЗС}$	$\delta_{ДЗС}$	l_{ek}	s_{ek}	K_{ek}
50	2015	1,47	-0,26	0,01	0,03	0,18	0,39	12,4	5,11
	2016	1,89	-0,14	0,03	0,04	0,21	0,78	11,0	3,50
150	2015	1,47	-0,27	0,02	0,02	0,14	0,93	9,5	2,97
	2016	1,89	-0,15	0,13	0,23	0,48	0,56	25,5	18,68
250	2015	1,69	-0,05	0,12	0,15	0,39	0,79	23,1	23,03
	2016	2,13	0,10	0	0	0,06	-0,02	2,7	0,27
350	2015	1,85	0,11	0,08	0,08	0,29	1,01	15,6	12,64
	2016	2,13	0,10	0	0	0,06	-0,02	2,7	0,27
450	2015	2,03	0,29	0,08	0,11	0,33	0,73	16,1	16,26
	2016	2,15	0,12	0,04	0,01	0,08	5,70	3,9	0,56
550	2015	1,91	0,18	0,01	0	0,02	23,48	1,1	0,06
	2016	2,11	0,07	0,04	0,04	0,19	1,05	9,2	3,06
Середнє	2015	1,74	0	0,05	0,07	0,22	4,55	13,0	10,01
	2016	2,05	0	0,04	0,06	0,21	1,42	10,4	4,91

Таблиця 3

Ефект диференціюючої здатності середовища за ознакою
«маса зерна з рослини»

Генотип	Рік	Ефекти ДЗС за різних густот стояння рослин, шт./м²					
		50	150	250	350	450	550
Партнер	2015	0,16	0,27*	-0,39*	0,05	0,21*	0,02
	2016	-0,03	-0,19*	0,15	0	-0,05	-0,27-
Донецький 14	2015	0,26*	0,03	0,55*	-0,15	-0,06	0,02
	2016	0,34*	0,48*	0,18*	0,07	-0,09	-0,11
Донецький 15	2015	-0,07	-0,10	0,05	0,39*	0,14	0,05
	2016	-0,23*	0,55*	0,15	0,03	-0,09	0,23*
Прерія	2015	-0,14	-0,07	-0,39*	0,12	-0,56*	0,05
	2016	-0,16	-0,55*	-0,29*	-0,17*	0,05	-0,04
Галактик	2015	-0,21*	-0,13	0,18*	-0,41*	0,27*	-0,15
	2016	0,07	-0,29*	-0,19*	0,07	0,18*	0,19*
Варіанси ДЗ середовищ	2015	0,03	0,02	0,15	0,08	0,11	0
	2016	0,04	0,04	0,04	0	0,01	0,04

Примітка: * — достовірно на 5 %-му рівні значущості.

Диференційна здатність середовищ була низька і знаходилася в межах від 0 до 0,23 і найбільшою за густоти 150 шт./м². Коефіцієнт нелінійності l_{ek} знаходився в межах від -0,02 за густоти 250 і 350 шт./м² в 2016 р. до 23,48 за густоти 550 шт./м² також в 2015 р. Сорти реагували нелінійно при густоті 350 шт./м² в 2015 р. і 550 шт./м² за два роки досліджень. У зв'язку з цим оцінку сортів за ознакою «маса зерна з рослини»

слід робити при густотах 150 і 250 шт./м² у селекційному розсаднику, а 350 і 450 шт./м² — у контрольному розсаднику.

Відносна диференціююча здатність середовищ s_{ek} знаходиться в межах від 1,1 за густоти 550 шт./м² в 2015 р. до 25,5 за густоти 150 шт./м² в 2016 р.

За ознакою «маса зерна з рослини» поліморфізм проявлявся у всіх середовищах ($d_k \rightarrow 0$). Найбільший ефект дестабілізації проявився за густоти 250, 350 і 450 шт./м² у 2015 р. ($K_{ek} = 23,03$; 12,64 і 16,26 відповідно) і при густоті 150 шт./м² у 2016 р. ($K_{ek} = 18,68$) (табл. 3).

Густоту 150, 250, 350 і 450 шт./м² можна вважати визначальною за даною ознакою. Нівелюючим фоном є густота 550 шт./м², мінімальний поліморфізм ($\delta^2_{дзс} = 0$) і сильний ефект компенсації ($K_{ek} = 0$).

Більш сприятливі умови для розкладу популяції і добору генотипів за ознакою «маса зерна з рослини» створюються за густоти посіву 150, 250, 350 і 450 шт./м².

Висновки.

Кращими сортами, які поєднують високу масу зерна з рослини зі стабільністю були з-поміж вивчених Донецький 14 і Партнер в обидва роки дослідження.

За ознакою «маса зерна з рослини» поліморфізм проявлявся у всіх середовищах. Найбільший ефект дестабілізації спостерігали за густоти 250, 350 і 450 шт./м² у посушливому 2015 році, а за густоти 150 шт./м² у вологому 2016 році.

Більш сприятливі умови для розкладу популяції і добору генотипів за ознакою «маса зерна з рослини» складаються за густоти посіву 150, 250, 350 і 450 шт./м².

У зв'язку з зазначеним оцінювати сорт за ознакою «маса зерна з рослини» слід при густотах 150 і 250 шт./м² у селекційному, а при 350 і 450 шт./м² — у контрольному розсаднику.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Алтухов А. И. Повышению качества зерна — комплексное решение / А. И. Алтухов // Зерновое хозяйство. — 2004. — № 7. — С. 29–33.
2. Жученко А. А. Эколого-генетические основы адаптивной системы селекции растений / А. А. Жученко // Сельскохозяйственная биология. — 2000. — № 3. — С. 55–60.
3. Жученко А. А. Адаптивный потенциал культурных растений / А. А. Жученко. — Кишинев: Штиинца, 1988. — 400 с.
4. Жученко А. А. Стратегия адаптивной интенсификации сельского хозяйства (концепция) / А. А. Жученко. — Пущино, 1994. — 148 с.
5. Жученко А. А. Ресурсный потенциал производства зерна в России / А. А. Жученко. — М.: ООО «Изд-во Агрорус», 2004. — 1109 с.
6. Yau S. K. Variance of relative yield as an agronomic type of stability measure / S. K. Yau // Proceeding of the eight Meeting EUCARPIA Section, Biometrics on Plant Breeding. 1–6 Juli 1991. — Brno, 1991. — P. 100–111.

7. Ceccarellis S. Breeding for yield stability in unpredictable environments: single traits, interaction between traits, and architecture of genotypes / S. Ceccarellis, E. Avecedo, J. Hamblin // *Euphutica*. — 1991. — P. 40–44.
8. Duvick D. N. Plant breeding: past achievements and expectations for the future / D. N. Duvick // *Econ. Bot.* — 1986. — 40, № 3. — P. 40–44.
9. Гаркавый П. Ф. Характер наследования и наследуемости количественных признаков у гибридов ячменя в различных условиях выращивания / П. Ф. Гаркавый, А. А. Линчевский, Д. М. Ходжакулов [и др.] // *Научно-технич. бюллетень / ВСГИ*. — 1980. — Вып. 36 (2). — С. 14–19.
10. Долотовский И. М. Фитоценогенетические аспекты формирования количественных признаков растений / И. М. Долотовский. — М., 2002. — 242 с.
11. Доспехов В. А. Методика полевого опыта и статистическая обработка результатов исследований / В. А. Доспехов. — М.: Агропромиздат, 1985. — 351 с.
12. Кильчевский А. В. Экологическая селекция растений / А. А. Кильчевский, Л. В. Хотылева. — Мн.: Технология, 1997. — 327 с.
13. Ващенко В. В. Дифференцирующая способность сред как метод отбора исходного материала в селекции ячменя ярового / В. В. Ващенко, О. О. Шевченко // *Селекція і насінництво*. — 2015. — Вип. 108. — С. 8–11.
14. Ващенко В. В. Дифференцирующая способность сред по признаку «общая кустистость сортов ячменя ярового» / В. В. Ващенко, О. О. Шевченко // *Вісник ДДАЕУ*. — 2014. — № 2 (34). — С. 77–80.

Надійшла 14.06.2017.

UDC 633.16«321»:631.527:631.524.85

Vashchenko V. V., Shevchenko O. O. Dnepropetrovsk State Agrarian-Economic University

ESTIMATION OF SPRING BARLEY (*HORDEUM VULGARE* L.) CULTIVARS BY DIFFERENT SOWING DENSITIES

For creation varieties with high productivity and its stability under difference environmental conditions we are in need of analyze of factors which determined genotype reaction to environment and interaction with it.

Results of investigations of quantity traits variability such as grain weight per plant of spring barley varieties depending on gradients of plant field density are summarized.

Spring barley varieties are estimated by general adaptive capability under different plant sowing density. Determination of such effects as environment differentiating capacity, variances of genotype-environment interaction, environment differentiating capacity, non-leaner coefficient, relative environment stability and compensation coefficients, that allowed to identificate of breeding-genetics specification of variability, level of manifestation, dependence of genotype and environment's conditions, variability of trait «thousand ker-

nel weight». Cultivars Preriya, Galaktik, Donetskiiy 14 and Partner are recommended as donors by trait «grain weight per plant». Donetskiiy 14 and Partner were the best cultivars which have high grain weight per plant and stability at both years.

Cultivar evaluation must be assess under plant density on 150 and 250 plant per square meter on breeding trial and 350 and 450 for control trial. Polymorphism of parameter «grain weight per plant» has been shown at all environments. The highest effect of destabilization was shown under plant density 250, 350 и 450 plant/m² in 2015 drought year and under density 150 plant/m² in 2016 wet year. The most favorable conditions for population classification and genotypes selection by «grain weight per plant» are at plant density 150, 250, 350 and 450 plant/m².

Such parameters as general adaptive capability, relative cultivar stability, environment differentiating capacity are recommended as one of the principals for couples selection for hybridization and more objective evaluation of hybrid material.

УДК 633.16«321»:631.527:631.524.85

Ващенко В. В., Шевченко А. А. Днепропетровский государственный аграрно-экономический университет

ОЦЕНКА СОРТОВ ЯЧМЕНЯ ЯРОВОГО (*HORDEUM VULGARE* L.) ПРИ РАЗНЫХ ГУСТОТАХ ПОСЕВА

Для создания сортов с высокой продуктивностью и ее стабильностью в разных условиях среды необходим анализ факторов, определяющих реакцию генотипов на среду и взаимодействие с ней.

Изложены результаты исследований изменчивости количественных признаков, а именно массы зерен с растения у сортов ячменя ярового в зависимости от градиента густоты посева растений.

Оценены сорта ячменя ярового по общей адаптивной способности в зависимости от разной густоты посева. В результате определения эффектов дифференцирующей способности среды, варианты взаимодействия генотипа и среды, дифференцирующей способности среды, коэффициента нелинейности, относительной стабильности сред и коэффициентов компенсации установлены селекционно-генетические особенности изменчивости, уровня проявления, зависимости от генотипа и условий среды, а также изменчивость признака «масса зерна с растения». Рекомендованы как доноры по признаку «масса зерен с растения» сорта Прерия, Галактик, Донецкий 14 и Партнер. Лучшими сортами, которые объединяют высокую массу зерен с растения со стабильностью, являются сорта Донецкий 14 и Партнер в оба года исследования.

Оценку сортов надо проводить при густоте стояния растений 150 и 250 шт./м² на уровне селекционного питомника, а 350 и 450 шт./м² — контрольного питомника. По признаку «масса зерна с растения» полиморфизм проявлялся во всех средах. Наибольший эффект дестабилизации проявлялся при густоте 250, 350 и 450 шт./м² в засушливом 2015 году и при густоте 150 шт./м² — в влажном 2016. Наиболее благоприятными для разложения популяции и отбора генотипов по признаку «масса зерна с растения» создаются при густоте 150, 250, 350 и 450 шт./м².

Параметры общей адаптивной способности, относительной стабильности сортов, дифференцирующей способности среды рекомендуется использовать как один из принципов для подбора пар для скрещиваний и более объективной оценки гибридного материала.

УДК 633.854.78:575.827.5:631.524.5

К. В. ВЕДМЕДЄВА, к. б. н., ст. наук. співроб., зав. лаб.,
Т. В. МАХОВА, наук. співроб.,
Н. М. КИРПИЧОВА, наук. співроб.
Інститут олійних культур НААН України
e-mail: vedmedeva_k@mail.ru

РЕЗУЛЬТАТ ДОБОРУ НА КРУПНОПЛІДНІСТЬ У ЛІНІЇ СОНЯШНИКУ (*HELIANTHUS ANNUUS* L.) КП 11Б ТА СОРТУ ЗАПОРІЗЬКИЙ КОНДИТЕРСЬКИЙ

Проведено добори за ознакою маси 1000 насінин у крупноплідної лінії КП 11Б та сорту Запорізький кондитерський. Досліджено мінливість ознак на різних ланках добору. Підтверджено, що оцінка мінливості ознак у вихідному матеріалі є добрим прогнозом щодо можливості зміни ознаки. У ході доборів підвищено масу 1000 насінин у лінії КП 11Б та сорту Запорізький кондитерський, зменшено висоту та підвищено олійність у лінії КП 11Б. Виявлено генетичний потенціал для збільшення показників олійності та врожайності.

Ключові слова: соняшник, лінія, сорт, крупність насіння, добір.

Вступ. Соняшник є основною олійною культурою в Україні. Це культура різностороннього використання. Він слугує джерелом для олійно-жирової, харчової, хімічної, фармацевтичної промисловостей. Крупність насіння — один з важливих показників насінневого матеріалу і особливо для кондитерського використання. Проведені дослідження були спрямовані на визначення особливостей і шляхів поліпшення крупноплідного сорту та лінії соняшнику.

Аналіз літературних джерел, постановка проблеми. За результатами наукових досліджень різних науковців зроблено висновок, що насіння крупних фракцій має перевагу над насінням середніх та дрібних фракцій тільки на перших етапах розвитку (на початку розвитку та за несприятливих умов проростання насіння) [1; 2]. Цей фактор може додати врожайності з одиниці площі, але не крупності. На цю ознаку насіння соняшнику впливає зміна умов вирощування, але в межах потенціалу генотипу [3]. Вченими доведено, що потенціал крупності насіння залежить від генетики, тобто від сорту соняшнику, від справжньої елітності насіння [4]. Проведені дослідження на мінливість крупності насіння у межах одного кошика [5], де показано, що для кожного сорту генетична мінливість характерна для різних зон його вирощування. Виявлені і сорти з фактичною відсутністю порожнього центра кошика. Наше вивчення на колекційному лінійному крупноплідному матеріалі

показало, що потенціал крупності насіння соняшнику зумовлений до-
вжиною насінини [6].

Селекція кондитерського соняшнику в Інституті олійних культур
НААН ведеться вже давно. Вона розпочалася з сорту Запорізький кон-
дитерський. На даний час створено лінійний матеріал крупноплідного
соняшнику, серед якого є лінія КП 11Б, насінництвом і поліпшенням якої
ми займаємось. У зв'язку з цим постало питання вивчення можливос-
тей поліпшення крупноплідного матеріалу за ознакою крупності насіння
та можливостей визначення напрямів добору за оцінкою вихідного ма-
теріалу.

Мета і задачі досліджень.

Метою дослідження було: визначити можливості створення насінне-
вого матеріалу лінії КП 11Б та сорту Запорізький кондитерський з масою
1000 насінин понад 120 г.

Задачі досліджень:

- проведення доборів сорту та лінії на основі оцінки окремих рослин
та їхніх потомств при розмноженні під груповими ізоляторами;
- визначення потенціалу поліпшення ознак за рівнем їхньої мінли-
вості на всіх етапах селекційного процесу.

Матеріал та методика.

Посіви соняшнику розміщали по парі. Передпосівну культивуацію
проводили на глибину 6–8 см із одночасним внесенням гербіциду Хар-
нес у дозі 2,5 л/га. Сівбу проводили поділянково ручними саджалками на
глибину 7–8 см. Обробляли міжряддя культиваторами, у рядках вручну
пропалювали. У фазі двох справжніх листків проривали в рядках — фор-
мували густоту стояння рослин. Перед цвітінням рослини накривали по-
ліпропіленовою сіткою, під якою здійснювалось самозапилення або пе-
резапилення відповідних рослин.

За звичайною методикою селекції сортів соняшнику, розробленою
В. Г. Пустовойтом, головним тут є індивідуальний добір за фенотипом з
подальшою оцінкою за потомством [7]. Цю методику ми і взяли за осно-
ву. У зв'язку з великим обсягом робіт за класичною схемою ми скоротили
кількість досліджуваних рослин, але додали повторний добір за феноти-
пом окремих рослин.

Робота проводилась у 2014–2016 рр. на матеріалі крупноплідної лі-
нії КП 11Б та сорту Запорізький кондитерський. Проведена оцінка вихід-
ного матеріалу за ознаками маси 1000 насінин та олійності — визначені
коефіцієнти варіації. У 2014 році було вирощено, з груповим пере-
запиленням, насіння лінії та сорту. З нього були відібрані кращі за габітусом та
нахилом кошика рослини і проаналізовані за показниками врожаю насін-
ня з рослини, маси 1000 насінин, олійності та розмірів насіння. Відібрано
рослини з крупним насінням, які висіяли у 2015 році окремими групами.
Кожну групу запилювали окремо і з кожної було відокремлено по п'ять
типових рослин, по яких проведені заміри. Краща за крупністю насіння

група висівалась для розмноження у 2016 році. У цей рік перезапилена проводили між всіма рослинами групи, для оцінки показників рослин було взято п'ять типових з них, а показники насіння визначали за середньою пробою з усього насіння.

Результати вимірювань статистично обробляли за методикою Б. А. Доспехова [8]. Розраховували помилки і коефіцієнти варіації та кореляції.

Варіацію ознаки меншу за 10 % вважали за незначний ступінь розсіювання даних, від 10 до 20 % — за середній, а більше 30 % — за значний.

Обговорення результатів. Результати досліджень з насінням сорту Запорізький кондитерський наведені у таблиці 1. Матеріал подається за роками досліджень і доборів. Спочатку — дані з польових досліджень загального масиву при вільному запиленні на дослідному полі у 2014 році. Далі показники окремих відібраних для розмноження рослин того ж року вирощування. Потім — результат від розмноження відібраних рослин у 2015 році. Останні — це різниця між показниками двох поколінь, 2014 та 2015 рр. За результатами доборів ми спостерігаємо збільшення середнього врожаю кошика, маси 1000 насінин та довжини насіння. Але порівняння окремих сімей з їхніми предками показує дуже різноманітний результат. Так, маса 1000 насінин у потомства від 11-ї рослини збільшилась на 97 г, практично у два рази. А потомство рослини 58 змінило цей показник лише на один грам, що в межах похибки. За іншими показниками спостерігаються також позитивні зміни, які у більшості випадків виходять за рамки похибки.

Таблиця 1

Результати циклу добору сорту Запорізький кондитерський на крупність насіння

Рік	№ рослини	Врожай кошика, г	Маса 1000 насінин, г	Олійність, %	Довжина насінини, см	Ширина насінини, см
2014	масив	62,7±20,18	108,20±2,53	33,33±3,85	1,55±0,08	0,69±0,09
2014	11	100,0	108,96±0,97	30,86±1,90	1,89±0,01	0,91±0,03
	28	93,0	109,57±2,39	33,41±2,00	1,75±0,03	0,83±0,01
	39	100,0	112,12±2,41	34,85±1,55	1,58±0,02	0,80±0,02
	58	98,0	129,40±1,10	33,70±1,84	1,70±0,04	0,82±0,03
	63	96,0	118,22±1,00	24,89±2,45	1,58±0,01	0,90±0,04
	101	100,0	119,12±1,25	36,59±2,62	1,55±0,01	0,80±0,01
	середнє	97,83±0,63	116,23±2,10	32,38±1,50	1,79±0,07	0,86±0,03
2015	11	130,1±3,41	206,40±2,86	31,88±1,85	1,91±0,04	1,15±0,16
	28	93,1±5,28	148,60±0,97	40,03±1,59	1,62±0,12	0,81±0,08
	39	79,6±4,43	129,60±2,39	37,17±1,42	1,72±0,07	0,92±0,04
	58	103,4±5,18	130,40±2,41	35,11±1,38	1,63±0,03	0,74±0,04
	63	105,0±5,27	129,40±1,10	40,68±1,56	1,70±0,05	0,78±0,03
	101	108,2±4,69	156,00±3,28	34,56±1,87	1,81±0,06	0,88±0,03
	середнє	103,23±1,53	150,73±4,30	36,58±2,11	1,73±0,02	0,88±0,03
	Різниця між 2014–2015 рр.	5,40±1,51	33,84±4,10	-4,20±0,82	0,06±0,03	0,04±0,03

Вимірювання показників висоти рослин вихідного матеріалу показало середню висоту $230,40 \pm 2,17$ см, відібрані з популяції рослини мали середній показник $170,40 \pm 3,51$ см, а в результаті доборів у наступному році середня висота рослин всіх популяцій склала $217,4 \pm 3,28$ см. Це вказує на практичну відсутність домінантних алелів, зумовлюючих зниження висоти рослин у популяції, з якою проводили добір.

Вимірювання показників діаметра центрального кошика у вихідної форми показало $18,00 \pm 1,27$ см, у відібраних рослин — $21,80 \pm 1,02$ см, а результат, отриманий наступного року, — $17,00 \pm 2,15$ см. Це також свідчить про значний вплив на цей досліджуваний показник умов вирощування.

У таблиці 2 наведені результати подібного добору, проведеного з крупноплідною лінією КП 11Б. При доборі вивчено більше показників, ніж у сортів. Вихідна лінія характеризувалась доволі високою мінливістю. Насінницька робота з нею розпочата лише 5 років тому. Вихідний матеріал лінії характеризувався: масою 1000 насінин — 121 г, низькою середньою олійністю — 22,9 % та довжиною насіння 1,49 см. У результаті добору мали несуттєві втрати врожаю з кошика, збільшення маси 1000 насінин до 172 г, зростання олійності до 32 %, при цьому діаметр кошика та ширина насінини суттєво не змінилися. Довжина насіння у 2014 році повністю збереглась, але добром вдалось зменшити висоту рослин на 29 см.

Для розуміння процесів, які відбуваються при селекційному доборі, було визначено коефіцієнти варіації ознак на кожний рік та на кожну групу. Розрахунок коефіцієнтів — у таблиці 3.

Вихідні форми та загальний масив доборів Запорізького кондитерського мають коефіцієнти варіації врожаю такі: маси 1000 насінин, ширини насінини — менше 10 %. У поколінні 2015 року після добору ці коефіцієнти з усіх показників, крім довжини насіння, збільшуються до 12,3–19,9 %, у ознаки довжини насіння — лише 6,4 %.

Щодо розрахунків варіації в лінії КП 11Б спостерігаються варіації вихідного матеріалу за кожною ознакою різні. За ознакою маси 1000 насінин, за якою вівся добір, коефіцієнт варіації від 15 % у вихідному матеріалі через 6 та 4 у доборах вийшов знову на 12 %, а за довжиною насіння спостерігались низькі коефіцієнти варіації, менше 10 %. Врожай кошика у всі роки досліджень був багатоваріантний, тоді як у сорту варіація по більшості показників була незначна. Саме тому врожай з кошика — це один з важливих показників добору для цієї лінії. Варіювання довжини насінин у процесі добору змінилося лише на 0,4 % і в усіх доборах сорту та лінії було менше 10 %, що свідчить про досягнення високої гомозиготизації за цією ознакою, а також про недоцільність подальшого такого добору. Наші попередні дослідження, проведені на вихідному колекційному лінійному матеріалі [8], показують, що дійсне збільшення маси 1000 насінин дуже сильно корелює з довжиною насінини. Результат, отриманий

Таблиця 2

Результати циклу добору лінії КП11Б на крупність насіння

Рік	№ рослини	Врожай ко- шика, г	Маса 1000 на- сінин, г	Висота рос- лин, см	Олійність, %	Діаметр цен- трального кошика, см	Довжина на- сінини, см	Ширина на- сінини, см
2014	масив	17,7±9,9	121,0±7,75	151,4±2,58	22,9±3,98	16,4±2,55	1,49±0,04	0,88±0,03
2014	1	13,9	165,71±7,77	129,0	25,8±1,82	18,0	1,75±0,02	0,81±0,01
	17	18,3	185,56±7,97	115,5	25,9±1,95	15,5	1,73±0,03	0,88±0,01
	12	36,9	135,00±9,50	110,0	31,4±2,58	14,0	1,61±0,02	0,81±0,01
	20	34,5	156,00±5,58	115,0	26,8±1,49	19,0	1,43±0,23	0,81±0,01
2015	середнє	25,90±1,49	160,57±2,01	117,37±1,25	27,48±0,71	16,63±0,66	1,63±0,17	0,83±0,08
	1	27,98±0,79	175,40±5,52	131,40±0,79	30,46±1,95	17,20±0,79	1,53±0,41	0,97±0,04
	17	28,18±5,88	192,30±6,48	118,60±2,59	26,63±2,03	14,60±0,42	1,77±0,41	0,90±0,07
	12	18,50±5,42	166,70±4,76	117,60±4,10	30,76±3,08	12,80±2,05	1,50±1,41	0,60±0,07
2016	20	18,28±7,00	153,80±5,22	120,40±2,28	26,23±1,48	17,80±1,47	1,80±0,71	0,80±0,07
	середнє	23,24±1,04	172,05±1,76	122,00±1,11	28,52±1,32	15,60±0,67	1,65±0,17	0,82±0,18
	Різниця між 2014– 2015 рр.	-2,67±1,81	11,48±1,66	-4,63±0,67	1,80±1,38	1,03±0,20	0,02±0,22	-0,01±0,17
	результат	17,9±3,82	113,80 ±2,75	131,90±1,90	32,62±1,54	21,40±2,30	1,50±0,06	0,83±0,04

Таблиця 3

Коефіцієнти варіації у доборі на крупність насіння сорту та лінії

Рік	Врожай ко- шика, г	Маса 1000 насінин, г	Висота рос- лин, см	Олійність, %	Діаметр центрального кошика, см	Довжина на- сінини, см	Ширина на- сінини, см
Сорт Запорізький кондитерський							
2014 масив	5,3	5,6	–	5,2	–	8,2	8,2
2014	2,9	6,7	–	8,7	–	7,8	5,8
2015	16,3	19,9	–	12,7	–	6,4	16,8
Лінія КП 11Б							
2014 масив	20,2	15,4	11,5	13,4	11,5	1,6	3,9
2014	38,5	11,3	6,0	8,4	11,9	7,8	3,7
2015	20,9	8,1	4,5	24,2	12,9	8,2	17,0
2016	15,8	17,3	12,4	12,3	9,0	1,0	1,4

у цьому дослідженні, переконує, що вивчений вихідний матеріал не має генетичного потенціалу для нарощування довжини насінин і відповідно їхньої маси. Проте вже досягнутий показник до 150 г у сорту та до 180 у лінії можна закріплювати при подальшому розмноженні та забезпечувати його прояв відповідними умовами вирощування. Для сучасних гібридів та сортів це й так надто високий рівень.

З вивчених параметрів лінії КП 11Б видно, що добори мають мінливість за ознаками олійності, врожаю та діаметра центрального кошика. Саме за цими показниками потрібно й далі проводити добори з поліпшуючого насінництва.

Отримані результати ще раз вказують на необхідність визначення параметрів добору та поліпшення ліній шляхом встановлення варіації ознаки у вихідному та відібраному матеріалі. При високих відсотках веси добір за цією ознакою раціонально, тому що він буде успішний. Якщо ж показник має невеликий відсоток варіації, подальші зусилля з удосконалення лінії за цим показником недоцільні.

На інших культурах, на яких проводити аналіз по потомству дуже складно (наприклад, багаторічні рослини), застосовується технологія оцінки потенціалу зразка виявленням мінливості ознаки у популяції чи потомстві [7]. Ми перевірили цю можливість для сорту та лінії соняшнику. З'ясувалось, що коефіцієнти варіації ознак у сортового матеріалу Запорізький кондитерський та вихідної лінії КП 11Б у доборів зменшувалися за показниками, на які проводився добір, оскільки у вихідний матеріал відбирались рослини з певними показниками: маса 1000 насінин та висота рослин у лінії. А потім при подальшому розмноженні вони знову зростали. Мінливість довжини насіння у обох випадках не вийшла за

межі 10 %. За методами, застосованими для багаторічних та вегетативно-розмножуваних культур, подальший добір за ознакою довжини насіння вважається недоцільним.

Оцінка коефіцієнтів варіації у вже відібраного матеріалу показує зростання варіації за багатьма ознаками при подальшому розмноженні, це вказує на можливість їх подальшого добору. Так, при порівнянні з вегетативно розмножуваними культурами, у яких варіації ознак у більшості випадків при доборі лише звужуються, перехресно запилюваний соняшник забезпечує повернення коефіцієнта варіації до високого рівня, навіть у лінійного матеріалу. Тоді як незначний коефіцієнт варіації залишається таким же і при доборах.

Практичним результатом проведених досліджень є визначення ознак і напрямів, за якими слід вести насінництво з поліпшення сорту та лінії. Для сорту Запорізький кондитерський можна продовжувати добір за ознакою маси 1000 насінин та врожаю з кошика, але досягти більш суттєвих генетично зумовлених показників складно, оскільки найбільш цінна складова цієї ознаки, за попередніми дослідженнями, — довжина насіння — не має генетичного потенціалу подальшого зростання. Для створення вихідного селекційного матеріалу з суттєвими змінами необхідно включити до сорту нові генотипи. Для лінії КП 11Б доцільно продовжувати добір на підвищення олійності та врожаю кошика (зав'язуваності), а добір за ознаками маси 1000 насінин та їхньої довжини не дасть бажаних результатів без залучення інших генотипів. Загалом показник маси 1000 насінин від 113 до 192 г для лінії дуже добрий, і тепер треба працювати над поліпшенням інших ознак.

Висновки. Підтверджено, що оцінка мінливості ознак у вихідному матеріалі є добрим прогнозом щодо можливості досягнення потрібних змін. В ході доборів підвищено масу 1000 насінин у лінії та сорту, зменшено висоту та підвищено олійність у лінії КП 11Б.

Виявлена наявність генетичного потенціалу для подальшого поліпшення показника олійності та врожайності у лінії КП 11Б.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Мельник А. В. О разнокачественности семян подсолнечника / А. В. Мельник // Селекция и семеноводство. — 1999. — № 2–3. — С. 64–65.
2. Белевцев Д. Н. Теоретическое обоснование, разработка и внедрение донских адаптивных, почвозащитных, энергосберегающих технологий возделывания подсолнечника и других масличных культур на семеноводческих и товарных посевах / Д. Н. Белевцев // Современные проблемы научного обеспечения производства подсолнечника: сб. докл. Междунар. науч. практ. конф. ВНИИМК. — Краснодар, 19–22 июля 2006. — С. 210–225.
3. Тишков Н. М. Продуктивность сортов кондитерского подсолнечника в зависимости от густоты стояния растений / Н. М. Тишков // Масличные культуры: Науч.-техн. бюл. ВНИИМК. — Краснодар, 2009. — Вып. 1(140). — С. 57–64.

4. Хатнянский В. И. Влияние размера высеваемых семян на крупность семян в потомстве у сортов подсолнечника кондитерского направления / В. И. Хатнянский [и др.] // Масличные культуры. Науч.-техн. бюл. Всерос. науч.-исслед. ин-та масличных культур. — 2013. — № 1. — С.153–154.
5. Васильева Т. А. Зависимость крупности семян подсолнечника от конкуренции между ними в пределах корзинки / Т. В. Васильева // Масличные культуры. Науч.-техн. бюл. Всерос. науч.-исслед. ин-та масличных культур. — 2012. — № 1 (150).
6. Буренко К. С. Ведмедева К. В., Першин А. Ф. Изучение коллекции подсолнечника по составляющим признакам крупноплодности / К. С. Буренко, К. В. Ведмедева, А. Ф. Першин // Наук.-техн. бюл. Института олійних культур НААН. — Запоріжжя, 2012. — Вип. 17. — С. 42–47.
7. Пустовойт В. С. Методы работы в области выведения высокомасличных сортов подсолнечника / В. С. Пустовойт // Труды Всесоюз. науч.-производ. совещ. по маслич. культурам, 25–29 июня 1951 г. — Краснодар: Советская Кубань, 1952. — С. 224–242.
8. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б. А. Доспехов. — 5-е изд., доп. и перераб. — М.: Агропромиздат, 1985. — 351 с.
9. Ведмедева К. В. Потенціал крупноплодності ліній соняшнику / К. В. Ведмедева, К. С. Буренко // Посібник українського хлібороба. — 2015. — № 1. — С. 212–214.
10. Трошин Л. П., Звягин А. С. Технология отбора лучших протоклонов винограда / Л. П. Трошин, А. С. Звягин // Технологии производства элитного посадочного материала и виноградной продукции, отбора лучших протоклонов. — Краснодар: АлВи-Дизайн, 2005. — С. 75–95.

Надійшла 06.04.2017.

UDC 633.854.78:575.827.5:631.524.5

Vedmedeva K. V., Makhova T. V., Kirpichova N. M. Institute of oil-seeds crops of the National Academy of Sciences of Ukraine

RESULT OF SELECTION FOR LARGE SEEDS SIZE OF SUNFLOWER (*HELIANTHUS ANNUUS* L.) LINE KP 11B AND CULTIVAR ZAPORIZHISKII KONDYTERSKII

A selection on grounds of mass 1000 seeds in large seeds KP11B line and grade Zaporizhia kondyterskii. Studied the variability of signs on different levels of selection. Confirmed that the assessment of variability characteristics in the material from which the selection is a good prognosis that the possibility of changing signs during selection. During the selections increased mass 1000 seeds in the selection of varieties and lines KP11B Zaporizhskii kondyterskii, reduced height and increased Oil content in line KP 11B. The presence of the genetic potential for increase in oil content and productivity.

УДК 633.854.78:575.827.5:631.524.5

Ведмедева Е. В., Махова Т. В., Кирпичова Н. М. Институт масличных культур НААН Украины

**РЕЗУЛЬТАТ ОТБОРА НА КРУПНОПЛОДНОСТЬ У ЛИНИИ
ПОДСОЛНЕЧНИКА (*HELIANTHUS ANNUUS* L.) КП 11Б И СОРТА
ЗАПОРОЖСКИЙ КОНДИТЕРСКИЙ**

Проведены отборы по признаку массы 1000 семян у крупноплодной линии КП 11Б и сорте Запорожский кондитерский. Исследована изменчивость признаков на разных звеньях отбора. Подтверждено, что оценка изменчивости признаков в материале, из которого ведется отбор, является хорошим прогнозом возможности изменения исследуемого признака. В ходе отборов повышена масса 1000 семян линии КП 11Б и сорта Запорожский кондитерский, уменьшена высота и повышена масличность в линии КП 11Б. Установлено наличие генетического потенциала для увеличения показателей масличности и урожайности.

НАСІННИЦТВО

УДК 631.527:633.16

Є. А. ШПИКУЛЯК, мол. наук. співроб.,
СГІ–НЦНС, Одеса
e-mail: labinsort@ukr.net

ВПЛИВ СПОСОБУ СІВБИ НА СТУПІНЬ ПРОЯВУ СОРТОВИХ МОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

Результатами експериментальних дослідів стосовно ступеня прояву сортових ідентифікаційних ознак пшениці м'якої озимої та їхньої фенотипової мінливості залежно від способів сівби виявлено, що вони мають різний ступінь поліморфізму. Контрастні за погодними умовами роки по-різному впливають на прояв морфологічних ознак, а рівень їхньої мінливості змінюється незначно. За показниками внутрішньосортової мінливості найбільш стабільними були: колір колоса та зернівки, висота рослини, довжина та форма колоса, кількість колосків у колосі та його щільність, а також ознаки зернівки — довжина, ширина та відношення довжини зернівки до її ширини. Значний поліморфізм характерний для таких ознак, як форма нижньої колоскової луски, форма плеча нижньої колоскової луски та її ширина, форма та довжина кільового зубця, а також довжина остюків або зубців на верхівці колоса. Виявлена закономірність: умови росту та розвитку рослин, які складаються в широкорядному посіві, призводять до збільшення показників мінливості усіх досліджуваних ознак, а сівба суцільним способом призводить до зменшення їхньої варіабельності. Тому для ідентифікації сортів слід використовувати групу конкретних ознак з урахуванням рівня їхньої мінливості.

Ключові слова: способи сівби, пшениця м'яка озима, сорт, ідентифікаційні ознаки, колос.

Вступ. Протягом більш ніж двох тисячоліть шляхом народної селекції створено багато сортів пшениці і її популяцій, а науково-методична селекція протягом останніх двох століть взагалі призвела до вибухоподібного сортоутворення. Тепер лише приблизно можна сказати, що сортів пшениці м'якої значно більше 10 тисяч. І цей показник стосується не лише колекцій науково-дослідних установ, а й виробництва. Якщо останніми роками минулого сторіччя в Україні кількість сортів, що їх занесено до Державного реєстру сортів рослин України, була у межах 10–15, то вже у 2015 р. аж 315. І усі вони допущені до використання у ви-

робництві. Тому постає проблема не лише ідентифікації сортів за морфологічними ознаками, але й виявлення чинників, котрі маскують їхній фенотиповий прояв.

Одними із них є способи сівби пшениці м'якої озимої. Вони дозволяють змінювати структуру агробіоценозу, регулювати водний, повітряний, світловий та живильний режими посівів. Від способу сівби залежить площа живлення рослин.

Окремі дослідники [1] зазначають, що при рівномірному і щільному розміщенні рослин суттєвіше проявляється їхня конкуренція в боротьбі за світло, вологу, живлення, а при збільшеній площі живлення ця властивість діє слабкіше чи відсутня зовсім. У зв'язку з цим можна припустити, що в загущених посівах окремі рослини матимуть певні переваги завдяки більшій конкурентоздатності, при цьому збільшуючи показники внутрішньосортової мінливості ідентифікаційних ознак.

Вивчення сортової модифікаційної мінливості залежно від площі живлення рослин у пшениці м'якої озимої і сьогодні залишається актуальним завданням. Адже дуже часто в насінницькій практиці для прискореного розмноження нових перспективних і дефіцитних сортів застосовують знижені норми висіву, широкорядні посіви тощо. Дехто з дослідників [2] кращим способом сівби для сортів пшениці вважають широкорядний з міжряддями 30 см, у якому забезпечуються оптимальні умови для росту і розвитку рослин культури, і, як наслідок, одержують найвищу урожайність та якість зерна. У ланках первинного насінництва широкорядні посіви є основними. Сортівий контроль і насінницькі прийоми, що базуються на використанні ідентифікації сортів і ліній, є найбільш важливими в усій системі насінництва. Тому дослідження закономірностей прояву та рівня мінливості вирізняльних ознак пшениці м'якої озимої дозволить виявити чинники, які маскують модифікаціями генотиповий ефект прояву окремих із них.

Мета роботи: визначення рівня мінливості сортових вирізняльних ознак пшениці м'якої озимої залежно від способів сівби та виявлення найбільш надійних для ідентифікації генотипів.

Матеріал та методи. Дослідження ознак виконувались за методикою проведення експертизи сортів пшениці м'якої озимої на відмінність, однорідність та стабільність [3]. У досліді були включені сорти, які суттєво відмінні за основними вирізняльними ознаками: Куяльник, Вікторія одеська, Одеська 267 та Розмай. Висівали насіння двома способами: 1) суцільним з міжряддями 15 см; 2) широкорядним з міжряддям 45 см. Кількість насіння в рядках однакова. Математичну обробку та аналіз результатів досліджень здійснювали за П. Ф. Рокицьким [4] на персональному комп'ютері за програмою Microsoft Excel 2007.

Обґрунтування отриманих результатів. У науковій літературі описані різні, але не всі відомі форми колоса пшениці м'якої озимої [5]. М. Пруцкова [6] за формою розділяє на: веретенovidні — звужуються до верху та

більшою чи меншою мірою — до основи; призматичні — по всій довжині мають однакову ширину і тільки вверху або внизу туповато загострені; булавовидні — мають вузьку основу та широку щільну верхівку. Деякі автори цим формам колоса дають синонімічні назви. Так, веретеноподібну форму часто називають пірамідальною, призматичну — циліндричною, булавовидну — скверхедною. Із усіх форм, на думку деяких дослідників [7], найбільш стійка булавовидна. Всі інші форми мінливі і значно залежать від умов року. В інших дослідженнях [8] підтверджують протилежне: булавоподібні форми колоса залежно від умов вирощування та площі живлення можуть дуже змінюватися — на загущених посівах скверхедність менш помітна, а на зріджених вона збільшується. Як бачимо, дослідження мінливості деяких морфологічних та морфометричних ознак хоч і є дуже важливими з точки зору ідентифікації генотипів, проте їхні результати розкидані в просторі і часі, не систематизовані та не узагальнені.

Форма колоса залежить не тільки від ступеня розвитку колосків у різних частинах стрижня, а й від кількості розвинених квіточок у колосках. Особливо це стосується веретеноподібного колосся. Крім того, схильність сорту до зав'язування зерен у 3–4, а інколи і у 5 квіточках — ознака дуже важлива щодо елементів структури урожаю.

Стосовно булавоподібного колоса у селекціонерів існують різні думки. По-перше, ця ознака притаманна лише сортам західноєвропейського та північного екотипів. По-друге, ця ознака від'ємно корелює з зимостійкістю та посухостійкістю. У степовій зоні України сорти з такою формою колоса майже не зустрічаються. Лише деякий час вирощувався сорт пшениці м'якої озимої Запорізька остиста, який мав булавоподібний колос. У звичайних сортів поява напівбулавоподібного колоса була ознакою суто фенотиповою. Нерідко вона утворюється через залом піхви листка на колосоносному міжвузлі.

Дослідження стосовно впливу способів сівби на форму колоса показали, що в усіх сортів вона залишається незмінною в різні за погодними умовами роки. Тому її завжди можна використовувати при ідентифікації сортів.

Висота рослини, а також особливості анатомічної будови стебла тісно пов'язані з розвитком інших біологічних та господарських ознак, зокрема з урожайністю та якістю зерна. Ця ознака за проведення ідентифікації генотипів дуже важлива, за нею сорти дуже відмінні між собою. Різна висота рослин може свідчити про генетичну дивергенцію сортів [9; 10]. Ознака генетично контрольована, але в межах генотипу може модифікуватися під впливом агроєкологічних умов та агротехнологій. Тому нашим завданням було виявити закономірності фенотипової мінливості ознаки «висота рослин» сортів пшениці м'якої озимої залежно від способів сівби, а фактично — від густоти стояння рослин на однаковій площі ділянок.

У процесі аналізу виявлено, що у досліджуваних низькорослих сортів Куяльник, Вікторія одеська та Розмай висота рослин зростає у ши-

рокорядному посіві. У середньорослого сорту Одеська 267 за комплексом екстремальних екологічних факторів 2011/12 вегетаційного року ця ознака, навпаки, збільшувалась при суцільному способі сівби, тоді як в оптимальний для росту та розвитку 2012/13 рік висота рослин змінювалась подібно до групи середньорослих сортів (табл. 1).

Таблиця 1

Фенотипова мінливість ознаки «висота рослини» залежно від способів сівби, по роках

Сорт (А)/ Спосіб сівби (В)	Куяльник		Вікторія од.		Одеська 267		Розмай	
	2 012	2 013	2 012	2 013	2 012	2 013	2 012	2 013
Суцільний (15 см)	62,0	94,8	61,8	97,5	73,7	114,7	59,7	92,8
CV, %	6,6	5,2	6,0	6,2	7,7	6,8	7,6	7,1
Широкорядний (45 см)	62,9	96,3	64,1	99,2	68,2	116,1	64,3	93,9
CV, %	6,7	6,4	6,4	6,7	8,8	8,2	8,6	8,0
Оцінка істотності часткових відмінностей								
HIP ₀₀₅ А	2,2							
HIP ₀₀₅ В	1,0							
Оцінка істотності середніх (головних) ефектів								
HIP ₀₀₅ А	1,5							
HIP ₀₀₅ В	0,5							

Рослини досліджуваних сортів характеризувались невисоким ступенем внутрішньосортової мінливості, коефіцієнт варіації в обох варіантах досліду був у межах 5,2–8,8 %. Проте аналіз отриманих результатів дає можливість стверджувати, що варіабельність цієї ознаки зростає в широкорядному посіві. Зазначимо ще раз, що кількість насіння в рядку як у широкорядному посіві, так і при суцільному, була однаковою. Тому в такому випадку рослини при збільшеній площі живлення потрапляють не в однакові умови росту, при цьому зростає конкуренція в боротьбі за елементи живлення, а звідси і збільшується внутрішньосортова мінливість ознаки.

Формування колоса та його подальший розвиток визначаються тими ж факторами, що й ріст усієї рослини: світло, температура та поживні речовини [11]. 2011/12 вегетаційний рік характеризувався винятково посушливими умовами другої половини літа та осені. Проте отримати задовільні сходи вдалось унаслідок невеликого дощу, 7–9 мм. Хоча вегетація рослин проходила завдяки позитивним температурним умовам, проте внаслідок дефіциту вологи в ґрунті рослини розвивалися дуже повільно. Такі умови вплинули на формування, розміри та розвиток морфологічних елементів колоса. Так, довжина колоса (табл. 2) в 2012 році була істотно меншою в усіх варіантах досліду порівняно з оптимальним 2012/13 вегетаційним роком.

Таблиця 2

Фенотипова мінливість ознаки довжина колоса залежно від способів сівби, по роках

Сорт (А)/ Спосіб сівби (В)	Куяльник		Вікторія од.		Одеська 267		Розмай	
	2012	2013	2012	2013	2012	2013	2012	2013
Суцільний (15 см)	8,5	9,7	9,4	10,2	8,1	9,6	8,3	8,7
CV, %	5,5	6,3	7,1	6,5	5,4	5,9	6,8	7,1
Широкорядний (45 см)	9,4	10,5	10,2	10,9	8,8	10,4	9,1	9,6
CV, %	5,5	6,8	7,9	7,7	6,3	8,2	8,6	8,4
Оцінка істотності часткових відмінностей								
HIP ₀₀₅ А	0,2							
HIP ₀₀₅ В	0,6							
Оцінка істотності середніх (головних) ефектів								
HIP ₀₀₅ А	0,1							
HIP ₀₀₅ В	0,3							

Щодо способів сівби конкретно по роках, то слід зазначити, що довжина колоса при широкорядному посіві значно збільшується порівняно з суцільним. У 2012 році за суцільного способу сівби вона була в межах 8,1–9,4 см, а при широкорядному 8,8–10,2 см. В оптимальному для росту та розвитку 2013 році ці показники були дещо більшими — 8,7–10,2 см та 9,6–10,9 см відповідно. Це свідчить про те, що норма реакції генотипу за даною ознакою досить широка.

Хоча показники довжини колоса істотно різнилися у всіх варіантах досліджу, проте внутрішньосортова мінливість була невисокою — 4,7–6,9 %. В свою чергу широкорядний спосіб сівби хоч і незначно, а все ж призводить до збільшення показників варіації досліджуваної ознаки.

Формування колоса [12] вважається другим етапом життєвого циклу пшеничної рослини, його ще називають фазою формування колосків. Кількість їх у колосі (ККК) визначається на четвертому етапі органогенезу пшениці. Дефіцит вологи, елементів живлення та інших факторів може призводити до різкого зменшення їхнього числа. За літературними даними, майже всі хромосоми по-різному впливають на кількість колосків. Так, Р. Моріс [13] методом моносомного аналізу показала, що гени, що детермінують кількість колосків у колосі, локалізовані в хромосомах 5A, 6A, 1B, 4B, 6B, 7B і 7D. За іншими даними ця ознака контролюється генами, розташованими в усіх хромосомах, крім 4A, 2B, 6D [14; 15]. Загальновідомо, що полігенні ознаки схильні до значно більшої фенотипової мінливості, ніж ознаки моногенні. Тому важливо було виявити, як за різних способів сівби змінюється кількість колосків у колосі, та визначити рівень внутрішньосортової мінливості даної ознаки.

Результати аналізу отриманих даних свідчать про те, що у несприятливий 2011/12 р., коли восени та під час відновлення вегетації спостерігали дефіцит вологи у ґрунті, кількість колосків у колосі була істотно меншою в порівнянні з 2012/13 р. (табл. 3).

Таблиця 3

Фенотипова мінливість ознаки «кількість колосків у колосі» залежно від способів сівби, по роках

Сорт (А)/ Спосіб сівби (В)	Куяльник		Вікторія од.		Одеська 267		Розмай	
	2 012	2 013	2 012	2 013	2 012	2 013	2 012	2 013
Суцільний (15 см)	18,0	19,1	19,4	19,6	19,3	20,8	18,5	19,0
CV, %	5,2	4,7	6,2	5,1	5,2	5,4	5,5	6,2
Широкорядний (45 см)	19,7	20,0	20,5	20,7	20,9	21,6	19,4	19,7
CV, %	5,8	5,1	6,2	6,0	5,2	6,3	6,9	6,7
Оцінка істотності часткових відмінностей								
HIP ₀₀₅ А	0,2							
HIP ₀₀₅ В	0,4							
Оцінка істотності середніх (головних) ефектів								
HIP ₀₀₅ А	0,2							
HIP ₀₀₅ В	0,2							

Найвищі показники цієї ознаки були у середньорослого сорту Одеська 267 як за всіма варіантами досліду, так і за роками — 19,3–21,6 шт. Група низькорослих сортів (Куяльник, Вікторія одеська, Розмай) характеризувалась дещо нижчими показниками ККК.

Варто зауважити, що відновлення весняної вегетації, а отже і проходження відповідного етапу органогенезу, під час якого визначається кількість колосків у колосі, у різних сортів проходить по-різному. Це, в першу чергу, залежить від фотоперіодичної чутливості генотипу. Генотипи чи сорти, які фотоперіодично нечутливі, раніше відновлюють вегетацію. Відповідно тривалість IV етапу органогенезу у них менша, отож і можливість формувати більшу кількість колосків у колосі вища. Не менш важливою ознакою є істотне збільшення кількості колосків у колосі при широкорядному способі сівби. У такому посіві кількість колосків була вищою на 5,6–8,6 % у порівнянні з посівом суцільного способу сівби. Тут вирішальним фактором є конкуренція в боротьбі за вологу, світло та елементи живлення, де перевагу мають рослини при широкорядному способі сівби.

Внутрішньосортова мінливість досліджуваної ознаки у межах двох варіантів порівняно невисока — 4,7– 6,9 %. Проте за умов широкорядного посіву варіабельність хоч і незначно, але зростає. Все ж невисокий ступінь мінливості ознаки кількості колосків свідчить про її надійність при ідентифікації генотипів.

Щільність колоса є складною ознакою, яку визначають кількість колосків у колосі та довжина члеників колосового стрижня. Окремі дослідники вважають, що щільність колоса досить мінлива ознака і сильно залежить від умов вирощування. Крім того, буває неоднаковою навіть на різних стеблах однієї рослини. Інші дослідження [16] зауважують тісну від’ємну кореляцію цієї ознаки з довжиною колоса. Але в літературі немає даних про внутрішньосортову мінливість ознаки залежно від умов вирощування, а зокрема — від способу сівби.

Таблиця 4

Фенотипова мінливість ознаки «щільність колоса» залежно від способів сівби, по роках

Сорт (А)/ Спосіб сівби (В)	Куяльник		Вікторія од.		Одеська 267		Розмай	
	2 012	2 013	2 012	2 013	2 012	2 013	2 012	2 013
Суцільний (15 см)	20,1	18,7	19,6	18,2	22,4	20,6	21,1	20,7
CV, %	5,7	4,8	5,2	5,0	4,7	4,5	6,8	5,2
Широкорядний (45 см)	19,9	18,1	19,2	18,1	22,5	19,8	20,2	19,5
CV, %	7,0	6,1	5,6	5,9	6,8	5,7	6,9	6,3
Оцінка істотності часткових відмінностей								
HIP ₀₀₅ А	0,2							
HIP ₀₀₅ В	0,5							
Оцінка істотності середніх (головних) ефектів								
HIP ₀₀₅ А	0,2							
HIP ₀₀₅ В	0,2							

Дані таблиці 4 свідчать про те, що показники щільності колоса майже в усіх досліджуваних сортів були істотно вищими за суцільного способу сівби.

Виняток становить лише сорт Одеська 267, в якого у рік з екстремальними екологічними факторами ця ознака була майже на одному рівні в обох варіантах досліду — 22,4 шт. (суцільний) та 22,5 шт. (широкорядний). Це пояснюється схильністю сорту за таких умов формувати більшу кількість колосків у колосі, тобто гомеостатичність цього сорту висока. Це ж підтверджується широким ареалом розповсюдження його за площею і за роками.

Іншим цікавим проявом є збільшення показників щільності колоса у несприятливий 2011/12 вегетаційний рік. Очевидно, умови, які склалися при проходженні IV етапу органогенезу у рослин, сприяли його скороченню в часі. Відповідно членики колосового стрижня не встигли відтворити свої оптимальні розміри, внаслідок чого довжина колоса була меншою, а звідси і підвищена його щільність. Умови 2012/13 року були сприятливішими в цей період, відповідно розміри колоса були вищими, а його щільність нижчою.

Внутрішньосортова мінливість ознаки «щільність колоса» є досить невисокою. За роки досліджень вона була в межах 4,5–7,0 %. Це свідчить про її надійність при сортовому контролі та ідентифікації генотипів. Але слід зазначити, що варіабельність її дещо збільшується при широкорядному способі сівби.

Остюки у пшениці були і залишаються об'єктом численних досліджень. Ф. М. Куперман виявила, що збільшення довжини остюків приводить до підвищення фотосинтезу за рахунок зростання хлорофіломісткої поверхні [17]. Ряд інших дослідників [18; 19] виявили, що остюки значно підвищують величину чистої продуктивності фотосинтезу. Є чимало публікацій про те, що у посушливих умовах остисті сорти мають істотну перевагу над безостими за урожайністю та крупністю зерна [20]. Це повідомлення важливе для селекціонерів, які працюють в умовах посушливого клімату, де остюки в період наливу зерна компенсують природно відмерлі листки рослини.

Довжина остюків передусім є ознакою для визначення різновиду пшениці. Крім того, вона входить до переліку ознак, за якими ідентифікують сорти.

Аналіз результатів досліду свідчить, що у широкорядних посівах довжина остюків на верхівці колоса була дещо вищою в порівнянні з суцільним способом сівби. Виняток становить лише безостий сорт Розмай, у якого в 2011/12 році показники ознаки «довжина остюкоподібних утворень» були вищими якраз у суцільному посіві (табл. 5).

Таблиця 5

Мінливість ознаки «довжина остюків/зубців» на верхівці колоса залежно від способів сівби, по роках

Сорт (А)/ Спосіб сівби (В)	Куяльник		Вікторія од.		Одеська 267		Розмай	
	2 012	2 013	2 012	2 013	2 012	2 013	2 012	2 013
Суцільний (15 см)	5,87	6,15	6,37	8,09	5,03	5,77	1,53	1,21
CV, %	8,4	5,9	8,0	7,3	13,2	8,1	59,8	23,2
Широкорядний (45 см)	6,62	6,75	6,73	8,43	5,07	6,09	1,42	1,30
CV, %	9,9	8,1	9,5	8,8	14,9	9,2	30,7	26,1
Оцінка істотності часткових відмінностей								
HIP ₀₀₅ А	0,13							
HIP ₀₀₅ В	0,11							
Оцінка істотності середніх (головних) ефектів								
HIP ₀₀₅ А	0,09							
HIP ₀₀₅ В	0,05							

Це можна пояснити тим, що посушливі умови, які спостерігалися протягом всієї вегетації, сприяли підвищенню конкурентності між рослинами в боротьбі за вологу в межах варіанта досліду, внаслідок чого на

окремих колосах формувалися остюкоподібні утворення. І, як наслідок, внутрішньосортова мінливість у цьому варіанті була досить високою — 59,8 %. У широкорядному посіві, за рахунок збільшення площі живлення, конкуренція між рослинами була дещо нижчою, а звідси і зменшення показника мінливості — 30,7 %.

Загалом слід відмітити, що внутрішньосортова мінливість досліджуваної ознаки в окремих сортів змінювалась у значному діапазоні залежно від року та варіанта досліду.

Екстремальні екологічні умови 2011/12 року сприяли зростанню цього показника. Зокрема, коефіцієнт мінливості довжини остюків на верхівці колоса у середньорослого сорту Одеська 267 відповідав середньому рівню градації і становив 13,2 % у суцільному посіві та 14,9 % у широкорядному. В інших двох сортів (Куяльник та Вікторія одеська) мінливість цієї ознаки була невисокою та не перевищувала 10 %. За таких результатів можна зробити висновок про те, що ознака «довжина остюків» на верхівці колоса є не зовсім надійною вирізняльною ознакою і використовувати її для ідентифікації сортів можна лише з деякими застереженнями, тобто з корекцією на умови вирощування рослин.

У комплексі сортовідрізнювальних ознак, які занесені до усіх методик сортової апробації, розміри і форми колоскової луски, кіль та його зубець, ширина і форма плеча колоскової луски вважаються основними морфологічними характеристиками сорту. Проте в науковій літературі дуже мало даних про фенотипову мінливість цих ознак залежно від умов вирощування, а про вплив способів сівби на їхню варіабельність інформація взагалі відсутня.

Кільовий зубець є продовженням кіля. У безостих сортів пшениці м'якої озимої він здебільшого короткий, більш-менш прямий, притуплений або гострий; у остистих сортів — може бути різної форми та довжини, іноді він переходить в остюкоподібне загострення. У досліді були включені контрастні сорти за проявом цієї ознаки. Так, у сортів Куяльник та Одеська 267 за роки досліджень за різних варіантів довжина його була середньою та становила 3,00–5,73 мм; сорт Вікторія одеська відрізнявся довгим кільовим зубцем — 6,94–9,00 мм, а у безостого сорту Розмай він був коротким — 0,42–0,60 мм (табл. 6). Проте умови, які склалися протягом років досліджень та за різних варіантів, істотно впливали на його довжину. Знову ж таки, як і у випадку з попередньою ознакою (довжина остюків), кільовий зубець збільшував свої розміри за несприятливих умов, компенсуючи зменшення розмірів інших органів пшениці, які відповідають за фотосинтез рослини, — стебло, листя тощо. У широкорядному посіві показники цієї ознаки на 11,7–19,3 % були вищими в порівнянні з показниками в суцільному посіві.

Як виявилось, ознака «довжина зубця нижньої колоскової луски» є досить поліморфною. Про це свідчать високі коефіцієнти варіації. Найвищий його показник виявився у сорту Одеська 267 при широкорядному способі

сівби — 40,4 % (2011/12 р.), тоді як у суцільному посіві в цьому ж році він був на середньому рівні і складав 19,3 %. Найменш мінливою ця ознака була у безостого сорту Розмай (11,5–19,5 %), де рівень її вираження був найнижчий. Умови широкорядного посіву зумовлюють до збільшення показників внутрішньосортової мінливості довжини кільового зубця.

Таблиця 6

Мінливість ознаки «довжина зубця нижньої колоскової луски» із середньої третини колоса залежно від способів сівби, по роках

Сорт (А)/ Спосіб сівби (В)	Куяльник		Вікторія од.		Одеська 267		Розмай	
	2 012	2 013	2 012	2 013	2 012	2 013	2 012	2 013
Суцільний (15 см), мм	4,23	4,04	7,27	6,94	3,0	3,15	0,53	0,42
CV, %	30,4	18,4	32,5	20,2	19,3	14,9	19,5	11,5
Широкорядний (45 см), мм	5,73	4,95	9,00	8,35	3,57	3,24	0,60	0,51
CV, %	30,7	23,2	29,4	26,1	40,4	18,5	18,9	14,8
Оцінка істотності часткових відмінностей								
HIP ₀₀₅ А	0,05							
HIP ₀₀₅ В	0,15							
Оцінка істотності середніх (головних) ефектів								
HIP ₀₀₅ А	0,04							
HIP ₀₀₅ В	0,08							

Слід також звернути увагу на те, що довжина зубця в межах колоса неоднакова. Вона збільшується поступово знизу доверху, а умови широкорядного посіву значно розширюють спектр цих змін. Довжина зубця верхньої колоскової луски на верхівці колоса у сорту Вікторія одеська при широкорядному способі сівби досягає розмірів остюків. У сорту Куяльник у цьому варіанті дослідів кільовий зубець також довший, але він все ж не перевищує за розмірами остюки квіткових лусок.

Аналіз результатів дослідів свідчить про те, що ця ознака досить варіабельна залежно від способів сівби. Тому при сортовій ідентифікації для аналізу доцільно брати збільшену кількість колосся, бажано з різних частин поля, особливо у тих випадках, коли воно строкате за рівнем родючості.

Щодо інших ознак нижньої колоскової луски, які входять до переліку тесту на відмінність, однорідність та стабільність, таких як опушення внутрішньої та зовнішньої її поверхні, наявність кіля, то слід зазначити, що їх оцінюють окомірно, і за роки досліджень вони проявили свою стабільність. Інші ознаки, такі як ширина та форма плеча, форма зубця, були найбільш поліморфними. Крім того, умови широкорядного посіву значно розширюють спектр їхньої варіабельності. Неоднорідність цих ознак у сортів може бути наслідком домішок біологічного походження, які виникають у результаті спонтанних процесів гібридизації і мутагенезу.

Ознаки зернівки пшениці м'якої озимої (колір, довжина та ширина, відношення довжини зернівки до її ширини) визначаються генетичною спадковістю рослини або сорту, а також тривалістю періоду наливу зерна. Чим тривалішим він є, тим більша ймовірність отримання крупних зернівок. Крім того, на розміри зернівки та мінливість неопосередкований вплив має забезпеченість рослин вологою, поживними речовинами, наявність хвороб та шкідників.

Не менш важливим фактором при формуванні лінійних розмірів зерна є площа живлення рослин, яка визначає конкуренцію між рослинами у боротьбі за поживні речовини, світло, вологу тощо. Тому цікаво було дослідити мінливість вищезгаданих ознак за таких умов.

Найбільш стабільною за роки досліджень виявилась ознака «колір зернівки». Усі сорти, незалежно від умов вирощування та року, мали червоне забарвлення зернівки. Але ця ознака, незважаючи на її стабільність, отриману в досліді у виробничих умовах, коли аналізи (інспектування) здійснюються з запізненнями після тривалих дощів, може втрачатися. Крім того, колір змінюється і під впливом фузаріозів. «Білобоке» зерно може бути і у посівах з дефіцитом азоту в ґрунті.

На прояв інших вирізняльних ознак істотний вплив мали як способи сівби, так і умови року. Наприклад, довжина зернівки в усіх досліджуваних сортів збільшувалась при широкорядному способі сівби (табл. 7).

Умови більш сприятливого 2012/13 року в період наливу зерна позитивно впливали на формування довшої зернівки. Найбільші її розміри мали сорти Вікторія одеська та Одеська 267 — 6,73–7,03 та 6,78–6,97 мм відповідно. Найкоротшою зернівка була у безостого сорту Розмай — 6,13–6,42 мм. Цей факт ще раз підтверджує важливість остюків як додаткового фотосинтетичного апарату при формуванні елементів продуктивності в посушливих умовах. Хоча умови вирощування мали неопосередкований вплив на довжину зернівки, проте ця ознака виявилась досить стабільною.

За роки досліджень в усіх сортів коефіцієнт варіації при різних варіантах не перевищував 6,6 %. Проте умови широкорядного посіву призводять до збільшення показників мінливості довжини зернівки.

Не менш стабільною виявилась ознака «ширина зернівки». Про це свідчать невисокі коефіцієнти її варіації, які за роки досліджень не перевищували 7,6 %. Проте слід відмітити той факт, що, як і в попередньому випадку, умови широкорядного посіву розширюють спектр вираження цієї ознаки, тим самим збільшуючи внутрішньосортову мінливість.

Якщо довжина зернівки за несприятливих умов вирощування зменшувалась, то показники її ширини в такому випадку, навпаки, збільшувались. Таке явище можливе лише у тих випадках, коли посуха і спека були найбільш впливовими на етапі формування ознаки «довжина зернівки», а в період наливу зерна погодні умови покращуються стосовно підвищення вологості і зменшення спеки.

Таблиця 7

Фенотипова мінливість ознак зернівки залежно від способів сівби, по роках

Сорт (А)/ Спосіб сівби (В)	Куяльник		Вікторія одеська		Одеська 267		Розмай	
	2012	2013	2012	2013	2012	2013	2012	2013
Довжина зернівки, мм								
Суцільний (15 см)	6,57	6,69	6,73	6,81	6,82	6,78	6,13	6,33
CV, %	5,0	4,5	6,5	5,2	4,7	5,0	4,2	4,5
Широкорядний (45 см)	6,71	6,84	6,82	7,03	6,94	6,97	6,23	6,42
CV, %	5,8	5,5	6,2	6,0	6,6	6,4	5,9	5,7
Оцінка істотності часткових відмінностей								
HIP ₀₀₅ А	0,08							
HIP ₀₀₅ В	0,17							
Оцінка істотності середніх (головних) ефектів								
HIP ₀₀₅ А	0,05							
HIP ₀₀₅ В	0,09							
Ширина зернівки, мм								
Суцільний (15 см)	3,41	3,08	3,44	3,39	3,43	3,32	3,22	3,14
CV, %	6,0	5,7	7,0	6,3	5,8	5,5	7,0	6,5
Широкорядний (45 см)	3,53	3,31	3,53	3,46	3,62	3,52	3,47	3,37
CV, %	6,5	6,3	7,1	7,2	6,1	6,3	7,6	7,1
Оцінка істотності часткових відмінностей								
HIP ₀₀₅ А	0,09							
HIP ₀₀₅ В	0,14							
Оцінка істотності середніх (головних) ефектів								
HIP ₀₀₅ А	0,07							
HIP ₀₀₅ В	0,07							
Відношення довжини зернівки до її ширини								
Суцільний (15 см)	1,93	2,17	1,96	2,01	1,99	2,04	1,90	2,02
CV, %	6,7	6,2	6,0	6,3	6,8	5,9	5,9	6,1
Широкорядний (45 см)	1,90	2,07	1,93	2,03	1,92	1,98	1,80	1,91
CV, %	7,3	7,1	6,4	6,9	8,1	6,7	8,1	7,5
Оцінка істотності часткових відмінностей								
HIP ₀₀₅ А	0,05							
HIP ₀₀₅ В	0,07							
Оцінка істотності середніх (головних) ефектів								
HIP ₀₀₅ А	0,03							
HIP ₀₀₅ В	0,04							

Невисоку внутрішньосортову мінливість проявила інша ознака зернівки — це відношення її довжини до ширини (CV — 5,9–8,1 %). Проте умови вирощування істотно впливали на прояв цієї ознаки за різних варіантів досліді. Так, цей показник коливався в межах 1,80–2,17. В 2012/13 році він

був вищий через те, що зернівка формувалась довшою та менш ширшою. Якщо умови широкорядного посіву збільшують ширину зернівки, то відповідно індекс відношення її довжини до ширини в такому посіві буде нижчим. Широкорядний посів може дещо покращувати умови наливу зерна щодо водного балансу «ґрунт — рослина». Звідси і виникає така залежність між умовами вирощування і морфометричними показниками зернівки.

Загалом ознаки зернівки за роки досліджень виявились досить надійними. Тому їх з легкістю можна використовувати при сортовому контролі та ідентифікації генотипів.

Висновки. 1. Широкорядний та суцільний способи сівби по-різному впливають на фенотиповий прояв сортових ознак. Встановлено, що умови широкорядного посіву зумовлюють збільшення показників внутрішньосортової мінливості.

2. Невисокий рівень мінливості притаманний ознакам: забарвлення колоса та зернівки, висота рослини, довжина та форма колоса, кількість колосків у колосі та його щільність, а також ознаки зернівки — довжина, ширина та відношення довжини зернівки до її ширини.

2. Середній та підвищений рівень мінливості характерний для таких ознак, як форма нижньої колоскової луски, форма плеча нижньої колоскової луски та її ширина, форма та довжина кільового зубця, а також довжина остюків або зубців на верхівці колоса.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Никитенко Г. Ф. Об отборе элитных растений зерновых культур в загущенных посевах / Г. Ф. Никитенко, А. Д. Кабашов. — М.: ВО Агропромиздат, 1991. — № 2. — С. 59–61.
2. Яхтанигова Ж. М. Влияние способов посева на продуктивность пшеницы озимой / Ж. М. Яхтанигова // Наукові праці Інституту біоенергетичних культур та цукрових буряків. — 2015. — Вип. 23. — С. 80–84.
3. Методика проведення експертизи та державного сорто випробування сортів рослин зернових, круп'яних та зернобобових культур // Охорона прав на сорти рослин: Офіційний бюлетень. — К., 2003. — № 2, ч. 3. — С. 519, 191–204.
4. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. — [изд. 3-е, испр.]. — Минск: Высшая школа, 1973. — 320 с.
5. Орлюк А. П. Генетичні маркери пшениці / А. П. Орлюк, О. М. Гончар, Л. О. Усик. — Київ: Алефа, 2006. — 144 с.
6. Пруцкова М. Г. Руководство по апробации сельскохозяйственных культур (зерновые, зернобобовые культуры) / М. Г. Пруцкова. — М.: Колос, 1976. — 376 с.
7. Шелепов В. В. Морфология, биология и хозяйственная ценность пшеницы / В. В. Шелепов и др. — Миронивка, 2004. — С. 156–166.
8. Филипченко Ю. А. Генетика мягких пшениц / Ю. А. Филипченко. — [изд. второе]. — М.: Наука, 1979. — 311 с.
9. Орлюк А. П. Принципы трансгрессивной селекции пшеницы: монография / А. П. Орлюк, В. В. Базалий. — Херсон: Наддніпрянська правда, 1998. — 274 с.

10. Майстренко О. И. Моносомный генетический анализ конечной высоты растений у сортов озимой пшеницы Кавказ и Скороспелка 35 / О. И. Майстренко, Л. С. Черных // Цитогенетические исследования анеуплоидов мягкой пшеницы. — Новосибирск, 1973. — С. 205–207.
11. Носатовский А. И. Пшеница / А. И. Носатовский. — Москва: Колос, 1965. — 568 с.
12. Заблуда Г. В. Влияние условий роста и развития на морфогенез и продуктивность хлебных злаков / Г. В. Заблуда // Агробиология. — 1948. — № 1. — С. 78–91.
13. Morris R. Chromosomal locations of gene for wheat chare eters / R. Morris // Ann. Wheat News letter. — Kansas, 1973. — V. IX–XIX.
14. Цильке Р. А. Изменчивость генетических параметров при диаллельном анализе количественных признаков мягкой яровой пшеницы. Сообщ. 1. Число колосков в колосе / Р. А. Цильке, О. Т. Качур, С. А. Садыкова // Генетика. — 1978. — Т. 14, № 8. — С. 1409–1422.
15. Ауземус Э. Р. Генетика и наследование / Э. Р. Ауземус, Ф. Х. Мак-Нил, Ю. У. Шмидт; пер. с англ. Н. А. Емельяновой; под ред. М. М. Якубцинера, Н. П. Козьминой, Л. Н. Любарского // Пшеница и ее улучшение. — М.: Колос, 1970. — С. 347–355.
16. Марченко Д. М. Изучение взаимосвязи морфобиологических признаков мягкой озимой пшеницы с зерновой продуктивностью: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: спец. 06.01.05 «Селекция и семеноводство с.-х. растений» / Д. М. Марченко. — Рассвет, 2012. — 22 с.
17. Куперман Ф. М. Биологические основы культуры пшеницы. — М.: Изд-во Московского университета, 1953. — С. 12–15.
18. Березина О. В. Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата сортов твердой и мягкой пшеницы в связи с их продуктивностью: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Казань, 1989. — 24 с.
19. Кумаков В. А. Физиология яровой пшеницы. — М.: Колос, 1980. — 207 с.
20. Орлюк А. П. Адаптивний і продуктивний потенціал пшениці: монографія / А. П. Орлюк, К. В. Гончарова. — Херсон: Айлант, 2002. — 274 с.

Надійшла 01. 03. 2017.

UDC 631.527:633.16

Spykulyak Ye. A. Plant Breeding and Genetics Institute — National Center of Seed and Cultivar Investigations

SOWING METHOD EFFECT ON DEVELOPMENT DEGREE OF MORPHOLOGICAL TRAITS OF BREAD WINTER WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.) CULTIVARS

The results of experimental experiments was established that the manifestation of identificational varietal traits of bread winter wheat depending on the sowing methods have different degree of polymorphism. Contrasting to weather conditions years differently influence on the manifestation of mor-

phological traits and the level of their variability varies slightly. The most stable indicators of intravariety the variability were identified: color of ears and caryopsis, plant height, length and shape of ears, number of spikelets per spike and density, and also traits of caryopsis — length, width, and the ratio of length to its width caryopsis. Considerable polymorphism observed at for such traits as the shape lower glume, shape shoulder lower glume and its width, shape and length of the keel of the also length of awns or prong on the top of ear. Regularity was revealed: conditions of growth plants which formed in wide-row sowing method lead to increase in indicators of variability of all investigated traits, and continuous sowing method lead to reduction of their variability. For identification of varieties necessary to use the group of specific characteristics considering the level of their variability.

УДК 631.527:633.16

Шпикуляк Е. А. Селекционно-генетический институт — Национальный центр семеноведения и сортоизучения

ВЛИЯНИЕ СПОСОБА СЕВА НА СТЕПЕНЬ ПРОЯВЛЕНИЯ СОРТОВЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПШЕНИЦЫ МЯГКОЙ ОЗИМОЙ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

Результатами экспериментальных опытов в отношении степени проявления идентификационных сортовых признаков пшеницы мягкой озимой и их фенотипической изменчивости в зависимости от способов сева установлено, что они имеют разную степень полиморфизма. Контрастные по погодным условиям годы по-разному влияют на проявление морфологических признаков, а уровень их изменчивости меняется незначительно. По показателям внутрисортовой изменчивости наиболее стабильными определены: цвет колоса и зерновки, высота растения, длина и форма колоса, количество колосков в колосе и его плотность, а также признаки зерновки: длина, ширина и отношение длины зерновки к ее ширине. Значительный полиморфизм характерен для таких признаков, как форма нижней колосковой чешуи, форма плеча нижней колосковой чешуи и ее ширина, форма и длина килевого зубца, а также длина остей или зубцов на верхушке колоса. Выявлена закономерность: условия роста и развития растений, которые складываются в широкорядном посеве, приводят к увеличению показателей изменчивости всех исследуемых признаков, а посев сплошным способом приводит к уменьшению их вариабельности. Поэтому для идентификации сортов следует использовать группу конкретных признаков с учетом уровня их изменчивости.

ГЕНЕТИКА

УДК 58.035.2/036.2 :[633.16+631.52]

А. Ф. СТЕЛЬМАХ¹, д. б. н., проф., акад. НААН, голов. наук. співроб.,
М. С. БАЛЬВІНСЬКА¹, к. б. н., старш. наук. співроб.,
В. І. ФАЙТ¹, д. б. н., чл.-кор. НААН, заст. дир. з наук. роб., зав. від.,
О. О. ЗАХАРОВА^{1,2}, к. б. н., зав. від.

¹СГІ–НЦНС, Одеса,

²ТОВ «КОТЕКНА Україна Лімітет»

e-mail: stegen@ukr.net

ОЦІНКА СИСТЕМ РЕГУЛЯЦІЇ ТЕМПІВ ПОЧАТКОВОГО РОЗВИТКУ ЗРАЗКІВ ЯЧМЕНЮ (*HORDEUM VULGARE* L.) ОСІНЬОГО СТРОКУ СІВБИ

Оцінено потреби в яровизації та фоточутливість 200 сортів і селекційних ліній ячменю селекції СГІ–НЦНС та ідентифіковано за молекулярними маркерами Vrn і Ppd генотипи 20 зразків ячменю осіннього строку сівби. Зразкам дворучок притаманна сильна фотоперіодична чутливість без явної потреби в яровизації, тоді як озимим властива істотна потреба в яровизації, що супроводжувалася різним рівнем фотореакції. Незважаючи на негативну кореляцію вивчених характеристик у загальному досліджуваному наборі, вона виявилася достовірно позитивною у наборі тільки озимих зразків. Селекція озимого ячменю з сильною фотореакцією реально можлива шляхом комбінування певних алелів Vrn (=Sh) та Ppd систем генів. А молекулярне маркування та ідентифікація цих алелів потребує додаткового обговорення для з'ясування збігу молекулярної різноманітності з фенологічними ефектами конкретних алелів.

Ключові слова: дворучки і озимий ячмінь, гени Vrn і Ppd, потреба в яровизації, фоточутливість, адаптація, ДНК-маркери.

Вступ. Основною еволюційною функцією будь-якого біологічного виду є природний добір систем пристосованості (адаптації) до екологічних умов його первісного ареалу для забезпечення отримання і успішного функціонування потомства. І генетично такі системи, як правило, контролюються домінантними генами (так званий «дикий тип»). А подальше розширення ареалу виду (просування в зони з іншими екологічними умовами) здійснюється за рахунок виникнення і відбору мутацій (як правило, рецесивних) цих основних генів адаптивності.

Еволюційні «інтереси» виду не повністю співпадають із завданнями добору, що здійснює селекціонер, в основному за утилітарними показниками врожайності і якості отримуваної продукції, хоча відносно харак-

теристик адаптивності вони багато в чому схожі. Проте показники адаптивності для конкретної зони далеко не завжди позитивно корелюють (за рахунок ефектів плейотропії, різного роду взаємодій та ін.) з рівнями формування окремих елементів структури урожаю, і тому селекціонер практично не в змозі створити універсальний сорт, що поєднував би в одному генотипі всі потенційно позитивні якості систем адаптивності і продуктивності. До того ж і за сезонами ліміти умов у конкретній зоні істотно розрізняються. Отож селекціонер змушений лавірувати при створенні нового сорту, оптимально komponуючи в одному генотипі позитивні й негативні ефекти конкретних генів (точніше, їхніх алелів) для усереднених умов певної виробничої зони. І він завжди створює сорт лише для цієї зони (більш-менш великої) з усередненими в ній параметрами умов, що лімітують у часі та просторі показники урожаю і його якості (або ж їхні окремі елементи).

Так було і є в історії селекції пшениць за системами генів, що контролюють адаптивність: потребу в яровизації, фотоперіодичну реакцію, період спокою, висоту рослини тощо. Селекціонер вимушений оперувати різними алелями (з їхніми різними ефектами щодо кінцевої продуктивності) цих складно генетично контрольованих систем адаптивності для досягнення оптимального балансу. Так само це здійснюється і в селекції ячменю.

Практично до середини минулого століття на виробничих площах України сіяли тільки ярі ячмені весняного строку сівби. Осінні посіви ячменю застосовували тільки на деяких площах Південного Криму, Північного Кавказу, Закавказзя і республік Середньої Азії, хоча було показано, що сорт Красний Дар у посівах осінніх строків дає істотно вищий урожай. І лише зі створенням П. Х. Гаркавим сорту Одеський 17 починається цілеспрямована селекція подібних сортів ячменю і розширюються площі під цією культурою [1]. Цей сорт виявився нетипово озимим, а так званою дворучкою (*alternative, intermediate, facultative*), придатною для сівби як восени, так і навесні [2]. Спочатку селекція здійснювалася добором з різних місцевих зразків, а в повоєнні роки вдалися до гібридизації з так званим «вихованням» гібридних поколінь, а по суті добором в умовах осінніх посівів [3].

Перша класична модель генетичних відмінностей ячменю за типом розвитку включала наявність 3 локусів *Sh/sh*, *Sh2/sh2* і *Sh3/sh3* (від *spring habit*) з двома алелями, причому передбачалося, що 2 з них зчеплені в хромосомі V і другий локус є епістатичним першому [4]. Пізніше ця символіка змінилася за аналогією з пшеницею (табл.1) на *Vrn-H2*, *Vrn-H1* і *Vrn-H3* (від *vernalization Hordeum*) відповідно (хоча деякі автори використовують і колишню символіку). А їхня локалізація уточнена в хромосомах 4HL, 5H і 7HS, відповідно, згідно нової нумерації хромосом, ґрунтованої не на їхній довжині, а на гомології з такими у споріднених і ортології у більш віддалених родів злаків [5].

Лише генотип, домінантний за локусом *Vrn-H2* (*Sh*) і рецесивний за іншими (*sh2 sh3* або *vrn-H1 vrn-H3*), виявляє істотну потребу в яровизації і може бути віднесений до типово озимих за фенотипом, у інших 7 можливих гомозиготних комбінацій цих алелів потреба в яровизації не виявляється. А дворучки виявилися повними рецесивами за даними генами (*sh sh2 sh3* або *vrn-H2 vrn-H1 vrn-H3*) [6].

І якщо вони не потребують яровизації, то що ж затримує їхній первинний розвиток на вегетативній стадії при сівбі восени для успішної перезимівлі при негативних температурах? Цьому сприяє сильна фотоперіодична чутливість дворучок [7], контрольована рецесивними алелями двох локусів *ppd-H1* *ppd-H2*, локалізованих у хромосомах 2HS і 5HL відповідно [8]. У типово озимих і ярих ячменів ці алелі можуть бути і домінантними, що знижує рівень фотоперіодичної реакції.

Отже, системи генів *Vrn* (= *Sh*) і *Ppd* у ячменю є найважливішими в контролі адаптації до певних строків сівби цієї культури. На жаль, у нашій країні з часів початку «подолання наслідків лисенківщини» тривалий період у селекційно-генетичних установах наукові дослідження за цими системами практично були згорнуті. А проте провідні селекціонери визнали, що тільки теоретичні дослідження з генетики яровизаційної потреби і фотоперіодичної чутливості та зв'язків їхніх ефектів з рівнями формування елементів структури урожаю можуть здійснити позитивний вплив при селекції на адаптивність і продуктивність [9].

Мета даного дослідження — феноменологічна оцінка рівнів яровизаційної потреби і фотоперіодичної чутливості та ідентифікація за алелями генів *Vrn* (*Vrn-H1*, *Vrn-H2*, *Vrn-H3*) і *Ppd* (*Ppd-H1*) зразків ячменю.

Матеріали і методи. Сорти, внесені до Реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні, і просунуті лінії конкурсного сортопробування, що люб'язно надані головним науковим співробітником відділу селекції та насінництва ячменю СГІ–НЦНС Лінчевським А. А., та зразки з робочої колекції відділу загальної та молекулярної генетики використані як вихідний матеріал для досліджень.

Для оцінки яровизаційної потреби і фотоперіодичної чутливості насіння пророщували при кімнатній температурі в паперових рулонах. П'ятидобові зелені проростки піддавали штучній яровизації в клімакамерах КНТ-1 упродовж 40, 30 і 20 діб (з урахуванням необхідності одночасної висадки заздалегідь розраховували дату початку пророщування + дні до сходів +5 днів зростання + термін яровизації = дата висадки) при 12-годинному освітленні щодобово лампами ДРЛФ-1000 і $t=2\pm 1^{\circ}\text{C}$. Висадку здійснювали наприкінці квітня для уникнення ризику дії яровизаційних температур при природно продовжуваному фотоперіоді від 14 до 16 годин. Рослини кожного варіанта висаджували в дві 5-літрові посудини з ґрунтом по 10 шт. і вирощували при природному фотоперіоді, а варіант максимальної 40-добової яровизації був повторений і для вирощування на штучно скороченому до 10 годин фотоперіоді (з 17.00 до 7.00

наступного дня судини були накриті світлонепроникними кабінами з вентиляцією). Дія скороченого фотоперіоду тривала 6 тижнів, коли основна кількість рослин на природному фотоперіоді вже виколосилася. У ході вегетації здійснювали необхідний полив, підживлення і обробку проти шкідників та збудників захворювань. У міру колосіння фіксували дати появи верхівки колоса з піхви прапорцевого листа головного стебла кожної індивідуальної рослини, їх перераховували в кількість днів від висадки до колосіння (КДК). Отримані дані обраховували за загальноприйнятими методиками варіаційної статистики [10].

Рівень фотоперіодичної реакції зразка оцінювали за різницею КДК між варіантами природного і скороченого фотоперіодів. Тривалість потреби в яровизації визначали орієнтовно за наявності істотної затримки колосіння між дослідними варіантами яровизації (з урахуванням того, що сусідні варіанти розрізнялися на 10 діб, а розрахункова величина $HIP_{0,05}$ відносилася до показника в 1 добу).

Для аналізу молекулярно-генетичного поліморфізму виділяли ДНК з паростків сортів ячменю «цетавлоновим» методом [11]. Ампліфікацію шляхом ПЛР зі спрямованими праймерами (табл. 1) проводили на приладі «Терцик» (Росія).

Таблиця 1

Характеристика праймерів, з якими проводили ПЛР-ампліфікацію ДНК

Праймер	Послідовність (5'–3')	Очікуваний ПЛР-продукт, п. н.	Наявність алеля
VRN1-HvBM5A-int1F3	TTTGTGCGAACTACAACCTTCA	1500 / - *	<i>vrn-H1</i> / <i>Vrn-H1</i>
VRN1-Intr1/H/R3	AAAGCTCCTGCCAACTACGA		
VRN2-Ha-F	GCCTCTTCTTCTTCTCGAC	208 / - *	<i>Vrn-H2</i> / <i>vrn-H2</i>
VRN2-Ha-R	ACTGGTACTCGTGCAGTGGG		
VRN3-654-F	CCATTCAACCACTCCTCAGT	770 / - *	<i>vrn-H3</i> / <i>Vrn-H3</i>
VRN3-1423-R	CGCTAGGACTTGGAGCATCT		
PP04 H1	GTGCAAAGCATAATATCAGTGTCC	1012 / - *	<i>ppd-H1</i> / <i>Ppd-H1</i>
PP05 H1	GGCCAAAGACACAAGAATCAG		

*«—» — відсутність ПЛР-продукту (нуль-алель).

Умови ПЛР-ампліфікації згідно з [12; 13]. Продукти реакції ампліфікації фракціонували методом електрофорезу в 2 %-му агарозному гелі в 1хТБЕ з використанням розчину бромистого етидію, візуалізували при ультрафіолетовому випромінюванні. Обробляли результати ПЛР-аналізу комп'ютерним забезпеченням.

Результати і обговорення. За період 2005–2016 років були оцінені параметри щодо яровизаційної потреби і фотоперіодичної чутливості у 200 зразків ячменю осіннього строку сівби. Частина зразків (108) показала достовірну реакцію на яровизацію і могла бути віднесена до типово озимих. Інші зразки при вивчених варіантах тривалості яровизації не ви-

явили істотних відмінностей щодо КДК в умовах природного фотоперіоду, вони могли бути або яровими, або типовими дворучками — залежно від рівня їхньої фотоперіодичної реакції. У стовпчиках таблиць 3–6 для характеристики тривалості потреби в яровизації ми наводимо величину <10 діб, оскільки в експерименті не використовували варіанти яровизації 10 діб і без неї. Щоб оцінити можливість порівняння зразків у сумарному наборі, представників якого вивчали в різні роки (особливо внаслідок впливу на КДК температурних відмінностей сезонів та інтенсивності природного освітлення), в таблиці 2 наведені результати оцінки однакових зразків у різні роки (тут і далі величина $HIP_{0,05}$ характеризує відмінності сезонів, а не варіантів яровизації).

Таблиця 2

Стабільність оцінюваних параметрів потреби в яровизації та фотоперіодичної чутливості зразка за різними роками, діб

Зразок	Рік	Потреба в яровизації, діб	Фотоперіодична чутливість, діб
Абориген	2005	<10	27,9
	2007	<10	27,1
Академічний	2008	~40	25,7
	2010	~40	25,6
Достойний	2005	<10	31,9
	2006	<10	32,1
	2010	<10	31,5
$HIP_{0,05}$			0,81

Як озимий сорт Академічний, так і два інші сорти (дворучки) Абориген та Достойний при вивченні їх у 2–3 несуміжні роки показали практично однакові потреби в яровизації і параметри фотоперіодичної реакції. Ці відносні показники, що оцінюються за різницями КДК між варіантами досліду, виявилися досить стабільними за роками і не залежали від рівня загальної «скоростиглості сезону», що оцінюється за середній КДК зразків у варіанті вирощування на природному фотоперіоді після максимальної яровизації. А її різниця між сезонами в зазначених у таблиці 2 зразків досягала 5–6 діб, засвідчуючи середовищні відмінності сезонів за їхнім впливом на загальну скоростиглість (але, як виявилось, не на величину оцінюваних показників, отже, ми їх можемо зіставляти в загальному наборі, вивченому в різні роки).

У процесі роботи кілька зразків показали поліморфізм за наявності або відсутності яровизаційної потреби у частини рослин (табл. 3). Цей поліморфізм виявляв у них негативний зв'язок між вивченими характеристиками: рослини з потребою в яровизації виявляли нижчий рівень фотоперіодичної реакції, ніж ті, що не потребували її, і це відповідає раніше виявленій закономірності у ячменю осіннього строку сівби [14]. Такий зв'язок може пояснюватися тим, що основний механізм затримки по-

чаткового розвитку в озимого ячменю і дворучок на вегетативній стадії контролюється переважно різними генетичними системами. У перших основну роль відіграє потреба в яровизації, а у інших її відсутність компенсується сильною фотоперіодичною чутливістю. (Нижче в обговоренні ми ще раз торкнемося зазначеного зв'язку).

Таблиця 3

Приклад виявлення озимих і дворучок субліній в одному зразку

Зразок	Рік	Частина лінії, %	Потреба в яровизації, діб	Фотоперіодична чутливість, діб
Зимур	2011	~70	~30	21,2
		~30	<10	27,7
КСВ 25/11	2011	~65	~35	22,6
		~35	<10	33,2
Паллідум 05–100–105	2012	~50	~35	26,5
		~50	<10	31,7
НІР _{0,05}				0,81

При виявленні подібного поліморфізму селекціонери прагнули брати від нас насіння хоча б однієї контрастної лінії цього зразка або ж самостійно, шляхом подальшого відбору, позбавитися у нім від лінії з меншою частотою (табл. 4). Можна переконалися, що і такий, останній, спосіб виявляється цілком ефективним: після щонайменше двох років добору зразок Снігова королева постав перед нами тільки лінією-дворучкою.

У таблиці 5 подані сумарні результати оцінки досліджуваних параметрів у наборі усіх 200 зразків за різні роки. Не виявлено істотної потреби в яровизації у 92 зразків (<10 діб), 83 з них цілком можна віднести до типових дворучок внаслідок явної їхньої фотоперіодичної реакції (>25 діб).

Таблиця 4

Приклад селекційного виділення генетично однорідної лінії із зразка Снігова королева

Рік	Частина лінії, %	Потреба в яровизації, діб	Фотоперіодична чутливість, діб
2010	~70	<10	32,5
	~30	~40	26,4
2011	~80	<10	33,1
	~20	~40	27,2
2015	100	<10	32,9
НІР _{0,05}			0,81

Інші 9 зразків могли б бути і ярими (фотоперіодична реакція 15–25 діб) з певною мірою морозостійкості, достатньої для перезимівлі у можливо не надто суворі зими попередніх років.

Для 108 зразків була характерною наявність достовірної потреби в яровизації (максимальний її рівень 40 діб у 38 зразків), що супрово-

джується різними рівнями фотоперіодичної реакції. При відборі озимих зразків селекціонери віддали перевагу комбінації (7+13+6+24=50 з усіх 108 озимих сортів) підвищених рівнів фотоперіодичної чутливості (25–30 або 30–35 діб) і потреби в яровизації (35 або 40 діб), що вказує на адаптивну цінність таких комбінацій для успішної перезимівлі.

Таблиця 5

Розподіл вивчених у 2005–2016 роках зразків за комбінаціями рівнів фотоперіодичної реакції та яровизаційної потреби, шт.

Фотоперіодична чутливість, діб	Потреба в яровизації, діб				Разом
	<10	~30	~35	~40	
15–20	2	4	4	12	22
20–25	7	8	12	6	33
25–30	32	9	24	13	78
30–35	51	3	6	7	67
Разом	92	24	46	38	200

Про роль різноманітності алелів контролю цих показників у визначенні рівнів стійкості до низьких температур є достатньо публікацій [15], як і повідомлень про їхній основний вплив на темпи вегетативного розвитку, що визначають швидкість переходу до закладання зачатків репродуктивних органів [16]. Тут ми маємо тільки підкреслити, що ці ефекти трошки розрізняються у ячменів та пшениць [17], як і показники домінування в деяких локусах. Раніше [14] ми констатували для ячменів осінньої сівби наявність негативного зв'язку між характеристиками, що вивчалися (компенсаторна взаємодія), а в озимих пшениць вона завжди позитивна (адитивно-епістатична взаємодія), і це не можна було пояснювати відсутністю зчеплення локусів обох систем. Скоріш за все тут діє гормональна взаємодія продуктів цих генів щодо їхніх ефектів на темпи розвитку. І в цьому наборі ячменів осінньої сівби кореляція вивчених параметрів дорівнювала $-0,51 \pm 0,053$ ($t=9,5$; $P<0,001$). Але при обчислюванні цієї кореляції тільки в наборі типово озимих генотипів вона виявилася достовірно позитивною, хай і невисокою ($r=+0,26 \pm 0,089$; $t=3,2$; $P \sim 0,001$). Тобто механізм зв'язку виявився схожим з таким у озимих пшениць, незважаючи на відмінність ячменів за домінантністю гена озимості. А розрахункові величини і знаки кореляцій залежать лише від особливостей генотипів набору, що вивчається. І це не суперечить принциповій можливості поєднання у ячменю високого рівня фоточутливості з тривалою потребою в яровизації, що може істотно поліпшити його адаптивність до низьких температур.

Для ідентифікації генів *Vrn* і *Ppd*, що контролюють відмінності за типом розвитку і фотоперіодичною чутливістю відповідно, використали ДНК-маркери. Шляхом ПЛР-аналізу і специфічними праймерами до відповідних локусів детектовано ампліфіковані фрагменти певного розміру або нуль-алелі, що відповідають наявності домінантного чи рецесивного алелів генів (табл. 6).

Таблиця 6

Генотипи досліджених сортів ячменю за алелями (п. н.) локусів *Vrn* та *Ppd*

Сорт	ПЛР-маркери за локусами <i>Vrn</i> та <i>Ppd</i>				Комбінація алелів за локусами <i>Vrn</i> та <i>Ppd</i>
	<i>Vrn</i> -H1	<i>Vrn</i> -H2	<i>Vrn</i> -H3	<i>Ppd</i> -H1	
Трембіта	1500*	208**	770*	1012*	<i>vrn-H1 Vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1</i>
Сармат	1500	208	770	1012	<i>vrn-H1 Vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1</i>
Михайло	1500	208	770	1012	<i>vrn-H1 Vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1</i>
Добриня	1500	208	770	1012	<i>vrn-H1 Vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1</i>
Кіндрат	1500	208	770	1012	<i>vrn-H1 Vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1</i>
Метелиця	1500	208	770	1012	<i>vrn-H1 Vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1</i>
Барвінок	1500	208	770	1012	<i>vrn-H1 Vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1</i>
Plaisant	1500	208	770	1012	<i>vrn-H1 Vrn-H2 vrn-H3 Ppd-H1</i>
Майбрит	1500	208	770	1012	<i>vrn-H1 Vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1</i>
Зимовий	1500	208	770	1012	<i>vrn-H1 Vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1</i>
Трудівник	1500	208	770	1012	<i>vrn-H1 Vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1</i>
Селена стар	1500	208	770	1012	<i>vrn-H1 Vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1</i>
Академічний	1500	208	770	1012	<i>vrn-H1 Vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1</i>
Буревій	1500	208	770	1012	<i>vrn-H1 Vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1</i>
Росава	1500	n/a	770	1012	<i>vrn-H1 vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1</i>
Основа	1500	n/a	770	1012	<i>vrn-H1 vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1</i>
Достойний	1500	n/a	770	1012	<i>vrn-H1 vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1</i>
Абориген	1500	n/a	770	1012	<i>vrn-H1 vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1</i>
Снігова королева	1500	n/a	770	1012	<i>vrn-H1 vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1</i>
Дев'ятий вал	1500	n/a	770	1012	<i>vrn-H1 vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1</i>

* — рецесивний, ** — домінантний; n/a — нуль-алель

Так, у вісьми досліджених озимих сортів з колекції відділу загальної та молекулярної генетики СГІ (Трембіта, Сармат, Михайло, Добриня, Кіндрат, Барвінок, Метелиця, Майбрит) та озимих (Зимовий, Трудівник, Селена стар, Академічний, Буревій) і дворучок (Росава, Основа, Достойний, Абориген, Снігова королева, Дев'ятий вал), внесених до Реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні, при використанні пари праймерів PP04 H1/PP05 H1 виявлено алель 1012 п. н., що відповідає рецесивному *ppd-H1*. У сорту ячменю озимого типу розвитку Plaisant детектований нуль-алель, наявність якого відповідає домінантному алелю *Ppd-H1*.

З використанням специфічних праймерів до регуляторного елемента HvBM5 у першому інтроні гена *Vrn-H1* виявлено ПЛР-фрагмент 1500 п. н., що відповідає рецесивному алелю *vrn-H1* (*sh2*). Аналогічну картину спостерігали і стосовно гена *Vrn-H3*. У всіх вивчених сортів, незалежно від типу розвитку, в спектрі ампліфікації присутній фрагмент розміром 770 п. н., притаманний носіям рецесивного алеля *vrn-H3* (*sh3*).

За ПЛР-аналізом локусу *Vrn-H2* (*Sh*) у всіх досліджених озимих сортів детектований ПЛР-фрагмент 208 п. н., який відповідає домінантно-

му алелю *Vrn-H2* [12; 18]. Сорти Росава, Основа, Достойний, Абориген, Снігова королева, Дев'ятий вал за описом зазначені як дворучки, мали нуль-алель, що свідчить про наявність у них алеля *vrn-H2* (*sh*). Ці сорти мають у своєму генотипі тільки рецесивні алелі *vrn-H1 vrn-H2 vrn-H3 ppd-H1*, що характерно для відповідного стану алелів локусів *Vrn* та *Ppd* у сортів-дворучок.

Той факт, що різні алелі цих генетичних систем мають неоднакову селекційну цінність для певних екологічних ніш (як внаслідок відмінностей за адаптивністю, їхнього впливу на кінцеву продуктивність, так і з точки зору генетичних і фізіолого-біохімічних взаємодій у цілісному організмі), має чітке експериментальне підтвердження. Наприклад, у величезній світовій колекції ячменів BIP з 8 можливих гомозиготних комбінацій генотипів за локусами *Vrn* (=Sh) генотипи *Vrn-H1 vrn-H2 Vrn-H3 (Sh sh2 Sh3)* і *vrn-H1 vrn-H2 Vrn-H3 (sh sh2 Sh3)* виявлені лише у окремих зразків з Китаю та Ефіопії [19]. А зі 139 ідентифікованих за локусами *Ppd* місцевих ячменів Дагестану гомозиготні комбінації *Ppd1 Ppd2* виявлені у 46 зразків, *Ppd1 ppd2* — тільки у 12, *ppd1 Ppd2* — у 111 і були зовсім відсутні зразки повністю рецесивного генотипу *ppd1 ppd2* [20]. Серед семи ярих сортів України, наведених у роботі М. М. Злотіної [21], присутній ген *Ppd-H1* лише у ярого сорту Одеський 22 на відміну від сортів Джерело, Єгипет, Неофіт, Одеський 115, Прерія, Харківський 99, що мали в своєму генотипі альтернативний алель *ppd-H1*. При цьому ярий тип розвитку сортів зумовлений присутністю в їхніх генотипах домінантного алеля *Vrn-H1* (*Sh2*).

Тому селекціонерам слід тільки враховувати вірогідність існування поліалелізму за деякими *Vrn* і *Ppd* локусами, ефекти конкретних алелів щодо темпів розвитку і їхніх впливів на кінцеву продуктивність у даній зоні з особливостями її лімітів, їхню селекційну цінність за частотою конкретних алелів у цій зоні. Разом з тим питання про пристайність фенологічних ефектів різних алелів з виявленим молекулярними маркерами поліморфізмом заслуговує окремого обговорення.

Висновки. У сучасних селекційних зразків ячменю СГІ–НЦНС осіннього терміну сівби для дворучок з практично відсутньою яровизаційною потребою затримка розвитку на початку онтогенезу зумовлюється сильною фотоперіодичною чутливістю. Для озимих зразків характерна потреба в яровизації до 40 діб. І вона цілком може поєднуватися з сильним рівнем реакції на фотоперіод, що підтверджується позитивною кореляцією цих характеристик у наборі тільки озимих зразків.

ПЛР-аналізом підтверджено приналежність сортів Трембіта, Сармат, Михайло, Добриня, Майбрит, Зимовий, Трудівник, Буревій, Академічний, Селена стар, Барвинок, Кіндрат та Метелиця до істинно озимих, а сортів Росава, Основа, Достойний, Абориген, Снігова королева, Дев'ятийвал — до дворучок з типовою комбінацією рецесивних алелів усіх трьох генів системи *Vrn* (*vrn-H1 Vrn-H2 vrn-H3* та *vrn-H1 vrn-H2 vrn-H3* відповідно) і

рецесивним алелем *ppd-H1*. Сорт озимого ячменю Plaisant на відміну від більшості досліджених озимих сортів характеризувався наявністю комбінації алелів *Vrn* (*vrn-H1 Vrn-H2 vrn-H3*) і домінантного алеля *Ppd-H1*.

Селекційні рекомендації щодо комбінацій конкретних алелів локусів *Vrn* та *Ppd1* будуть можливі лише після оцінки їхніх ефектів за основною ознакою темпів початкового розвитку в умовах певної зони вирощування і за їхнім впливом на кінцеву продуктивність.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Гаркавый П. Ф. Селекция озимого ячменя на основе направленного воспитания и гибридизации / П. Ф. Гаркавый // Научные труды (ВСГИ). — 1958. — Вып. 3. — С. 83–14.
2. Гаркавый П. Ф. О некоторых биологических особенностях двуручек ячменя / П. Ф. Гаркавый // Труды научной сессии биологов. — Одесса, 1959. — Ч. 2. — С. 15–8.
3. Гаркавый П. Ф. Основные итоги, задачи и методы селекции ячменя в СССР / П. Ф. Гаркавый // Вопросы генетики, селекции и семеноводства. — Одесса, 1970. — Вып. 9. — С. 37–52.
4. Takahashi R. Genetics of earliness and growth habit in barley / R. Takahashi, S. Yasuda // In: R. A. Nilan (Ed.), Barley Genetics II. Proc 2nd International Barley Genetics Symposium, Washington State University Press, — 1971. — P. 388–408.
5. RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci controlling flowering time in a winter x spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross / D. A. Laurie, N. Pratchett, J. H. Bezzant, J. W. Snape // Genome. — 1995. — V. 38. — P. 575–585.
6. Ходжакулов Т. Тип развития и вопросы селекционного улучшения узбекских ячменей: автореф. дис. ... к. с.-х. н.: спец. 06–01–05 «Селекция и семеноводство» / Т. Ходжакулов. — Одесса, 1980. — 18 с.
7. Гаркавый П. Ф. Особенности развития разных типов ячменя (двуручек и озимых) в связи с их зимостойкостью / П. Ф. Гаркавый // Вопросы генетики, селекции и семеноводства. — Одесса, 1974. — Вып. 13. — С. 80–97.
8. Genetic analysis of photoperiod response gene on the short arm of chromosome 2 (2H) of *Hordeum vulgare* L. (barley) / D. A. Laurie, N. Pratchett, J. H. Bezzant, J. W. Snape // Heredity. — 1994. — V. 72. — P. 619–627.
9. Лінчевський А. А. 85 років селекції ячменю / А. А. Лінчевський // Збірник наукових праць СГІ–НЦНС. — Одеса, 2002. — № 3 (43). — С. 57–68.
10. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. — М.: Колос, 1973. — 327 с.
11. Использование ПЦР-анализа в генетико-селекционных исследованиях: науч.-метод. рук-во; [под ред. Ю. М. Сиволапа]. — К.: Аграрна наука, 1998. — 156 с.
12. Nowak M. Identyfikacja genów *Vrn* (*Hordeum vulgare* L.) / M. Nowak // Biuletyn instytut uhodowlii aklimatyzacji roślin. — 2009. — Vol. 252. — P. 179–185.
13. Wang G. Association of barley photoperiod and vernalization genes with QTLs for flowering time and agronomic traits in a BC2DH population and a set of wild barley introgression lines / G. Wang, I. Schmalenbach, M. von Korf [et al.] // Theor. Appl. Genet. — 2010. — Vol. 120. — P. 1559–1574.

14. Стельмах А. Ф. Зв'язок реакцій яровизації та фоточутливості у дворучок і озимих сортів ячменю / А. Ф. Стельмах, А. А. Лінчевський, В. І. Файт // Збірник наукових праць СГІ–НЦНС. — Одеса. — 2006. — Вип. 10(50). — С. 3–12.
15. Von Zitzewitz J. The genetics of winterhardiness in barley: Abstr. Diss. PhD / J. von Zitzewitz. — Oregon St. Univ., 2004. — 116 p.
16. Ejaz M. The genetic control of reproductive development under high ambient temperature / M. Ejaz, M. von Korff // In «Plant physiology preview». — Amer. Soc. of Plant Biologists, 2016. — 40 p.
17. Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication and sustainable productivity / J. Cockram, H. Jones, E. Igaruta [et al.] // J. Exp. Bot. — 2007. — V. 58. — P. 1231–1244.
18. Dubcovsky J. Molecular characterization of the allelic variation at the VRN-H2 vernalization locus in barley / J. Dubcovsky, C. Chen, L. Yan // Mol. Breed. — 2005. — Vol. 15. — P. 395–407.
19. Звейнек И. А. Генетический контроль типа развития местных яровых ячменей из Китая и Эфиопии / И. А. Звейнек // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. — СПб.: ВИР, 2011. — Т. 168. — С. 50–54.
20. Использование аллель-специфичных маркеров генов *Ppd* и *Vrn* для прогнозирования продолжительности вегетационного периода сортов ячменя / М. М. Злотина, О. Н. Ковалева, И. Г. Лоскутов, Е. К. Потокина // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2013. — Т. 17, № 1. — С. 50–62.
21. Абдулаев Р. А. Генетическое разнообразие местных форм ячменя из Дагестана по адаптивно важным признакам: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.07 и 06.01.15. / Р. А. Абдулаев. — С.-П., 2015. — 126 с.

Надійшла 23.05.2017.

UDC 58.035.2/036.2:[633.16+631.52]

Stelmakh A. F., Balvinska M. S., Fayt V. I., Zacharova O. O. Plant Breeding and Genetic Institute — National Center of Seed and Cultivar Investigations

EVALUATION OF SYSTEMS REGULATING INITIAL DEVELOPMENT RATE IN BARLEY (*HORDEUM VULGARE* L.) OF AUTUMN SOWING

Levels of vernalization requirement and photosensitivity were evaluated in 200 cultivars and breeding lines of barley bred at PBGI-NCSCI. By molecular marking *Vrn* and *Ppd* genotypes were identified in 20 stocks of autumn sowing. Facultative stocks showed only the strong photosensitivity without any requirement in vernalization whereas winter ones revealed significant vernalization requirement followed by photoreaction of various levels. In spite of the negative correlation of studied traits in the total set, it was positive significantly in the winter set as such. To breed winter barley stocks of strong photosensitivity is really possible by combining certain alleles of *Vrn*(=*Sh*) and *Ppd* gene

systems. Nevertheless, their effects on the final productivity at planting in the certain zones with specific environmental limits need additional investigations. However, molecular marking and identification of these alleles require additional discussion to form a clear view of molecular variety coincidence with phenomenological effects of concrete alleles.

УДК 58.035.2/036.2:[633.16+631.52]

Стельмах А. Ф., Бальвинская М. С., Файт В. И., Захарова О. А.

Селекционно-генетический институт — Национальный центр семеноведения и сортоизучения

ОЦЕНКА СИСТЕМ РЕГУЛЯЦИИ СКОРОСТИ НАЧАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ У ОБРАЗЦОВ ЯЧМЕНЯ (*HORDEUM VULGARE* L.) ОСЕННЕГО СРОКА СЕВА

Оценена потребность в яровизации и фотопериодическая чувствительность 200 сортов и селекционных линий ячменя селекции СГІ–НЦСС и идентифицированы молекулярными маркерами *Vrn* и *Ppd* генотипы 20 образцов ячменя осеннего срока сева. Для образцов двуручек характерна сильная фоточувствительность без явной потребности в яровизации, а озимым — существенная потребность в яровизации, сопровождаемая различным уровнем фотореакции. Несмотря на отрицательную корреляцию изученных характеристик в общей выборке, она оказалась достоверно положительной только у озимых образцов. Селекция озимого ячменя с сильной фотореакцией реально возможна путем комбинирования определенных аллелей *Vrn*(=*Sh*) и *Ppd* систем генов. А молекулярное маркирование и идентификация данных аллелей требуют дополнительного обсуждения для выяснения совпадения молекулярного разнообразия с фенологическими эффектами конкретных аллелей.

УДК 575.22:631.523.11:633.111.1:632.4

О. В. ГАЛАЄВ, к. б. н., провід. наук. співроб.
СГІ–НЦНС, Одеса
e-mail: galaev7@ukr.net

ІДЕНТИФІКАЦІЯ І ВАЛІДАЦІЯ МІКРОСАТЕЛІТНОГО МАРКЕРА ДО ТРАНСЛОКАЦІЇ AMIGO-ТИПУ 1BL.1BS-3Ae#1L, ЩО МІСТИТЬ ГЕНИ СТІЙКОСТІ LR24/SR24 У М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

Гени стійкості до бурої та стеблової іржі Lr24 та Sr24, які локалізовані у чужорідному сегменті від *Thinopyrum ponticum* Podp. 1BL.1BS-3Ae#1L, є ефективними в Україні. Всі існуючі маркери до генів Lr24/Sr24 є домінантними або не диференціюють транслокації Amigo-типу 1BL.1BS-3Ae#1L від трьох інших типів пирійних транслокацій 3DS.3DL-3Ae#1, 3DS.3DL-3Ae#3 та 3DS.3DL-3Ae#14, що використовуються у світовій селекції. Тому метою даного дослідження був пошук кодомінантного мікросателітного маркера, який дозволяв би ідентифікувати гомозиготні та гетерозиготні генотипи. Виявлений кодомінантний маркер Xbarc194 ефективний для ідентифікації генів стійкості Lr24/Sr24 у сортах пшениці, що містять транслокацію Amigo-типу. Даний маркер дозволяє диференціювати транслокацію Amigo-типу 1BL.1BS-3Ae#1L від транслокацій 3DS.3DL-3Ae#1, 3DS.3DL-3Ae#3 та 3DS.3DL-3Ae#14. За результатами мікросателітного аналізу виявлено локалізацію транслокації 1BL.1BS-3Ae#1L у сателітному регіоні короткого плеча хромосоми 1B пшениці.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., транслокація, гени Lr24/Sr24, молекулярні маркери.

Вступ. Бура та стеблова іржа є дуже шкідливими та поширеними захворюваннями м'якої пшениці в світі. Завдяки здатності патогенів створювати нові раси, а також можливому занесенню інфекції з суміжних регіонів з'являються нові раси і біотики патогена, котрі долають стійкість пшениці [1]. Звуження різноманітності генів стійкості у сучасних сортів створює сприятливі умови для виникнення епіфітотій. Використання відомих ефективних головних генів стійкості є найбільш економічно вигідною стратегією запобігання епіфітотій іржі в посівах пшениці. Довгостроковий успіх цієї стратегії залежить від пірамідкування («об'єднання генів») відомих ефективних головних генів та ефективних з подоланими генами, які забезпечують стійкість до всіх переважаючих рас патогена.

Відомо, що гени стійкості до бурої та стеблової іржі Lr24 та Sr24 є ефективними в Україні, хоча до них спостерігається значна частота віру-

лентних ізолятів у окремі роки [2]. Дані гени у складі транслокації *Amigo*-типу 1BL.1BS-3Ae#1L широко застосовуються у селекції пшениці в Селекційно-генетичному інституті – Національному центрі насіннєзнавства та сортовивчення (СГІ–НЦНС), Миронівському інституті пшениці (МІП) та Інституті фізіології рослин і генетики (ІФРГ) [3–5]. Ген *Lr24* в комбінації з геном *Lr^{Amigo}* або *Lr34*, або з генами *Lr34+Lr^{Amigo}*, *Lr21+Lr34*, *Lr21+Lr^{Amigo}* та *Lr21+Lr^{Amigo}+Lr34* забезпечує ефективний і надійний рівень стійкості до листової іржі на півдні України [6].

Гени стійкості до бурої та стеблової іржі *Lr24* та *Sr24* були інтрогресовані в геном м'якої пшениці від *Agropyron elongatum* Host. (за новими даними від *Thinopyrum ponticum* Podp. [7]). Smith та ін. [8] описали стійкий до бурої та стеблової іржі сорт Agent, який був відібраний з рослин, отриманих від схрещування лінії, що несе у хромосомі 3DL спонтанну транслокацію хромосоми 3Ae A. *elongatum* (транслокація 3DL/3Ae#1), з сортом Triumph. Крім генів *Lr24* та *Sr24* чужорідна транслокація в сорті Agent містить в тому числі і гени, які визначають червоне забарвлення зерна (R-гени) [9; 10]. У зв'язку з тим, що австралійська селекція пшениць орієнтована на білозерні сорти, червонозерний сорт Agent не отримав там широкого використання як донор стійкості до іржі. Sears [11] за допомогою ph1 мутантних ліній Chinese Spring отримав кілька рекомбінантних ліній, в тому числі дві білозерні лінії з транслокаціями 3DL/3Ae#3 та 3DL/3Ae#14. Цитогенетичні дослідження підтвердили, що хромосомний сегмент пирію білозерних рекомбінантів менший, ніж у сорту Agent [12; 13]. Транслокації 3DL/3Ae#3 та 3DL/3Ae#14 набули значного поширення в Австралії та Північній Америці [13].

Іншим джерелом генів *Lr24/Sr24* є сорти Teewon [14] і Amigo, що походить від вищезазначеного сорту [15]. Сорт Amigo має транслокацію від *Secale cereale* L. 1AL.1RS та сегмент від *Thinopyrum ponticum* 1BL.1BS-3Ae#1L. Хромосомні структури описаних транслокацій показані на рисунку 1. Транслокацію *Amigo*-типу 1BL.1BS-3Ae#1L почали широко застосовувати в 80–90-ті рр. минулого сторіччя в селекції сортів пшениці США, в 90-х роках — у Європі [16], в тому числі і в Україні. Перший створений в Україні у 1996 році сорт пшениці, що несе в своєму геномі транслокації *Amigo*-типу та T1AL.1RS, є Експромт [17]. У 2011 році зареєстровані сорт Княгиня Ольга та у 2013 році Вихованка одеська селекції СГІ–НЦНС, що мають транслокації *Amigo*-типу та T1AL.1RS [18].

На підставі аналізу фенотипу (фітопатологічний тест) майже неможливо здійснити добір генотипів, що є носіями двох та більше генів стійкості до іржі через відсутність авірулентних/вірулентних ізолятів до конкретної комбінації генів стійкості. Також при повному домінуванні хоча б одного гена стійкості у комбінації неможливо відрізнити домінантні гомозиготи від гетерозигот і, отже, добирати окремі рослини для схрещування в поточному поколінні [19]. Молекулярні маркери, щільно зчеплені з генами стійкості, ідеальні інструменти для вирішення даних завдань.

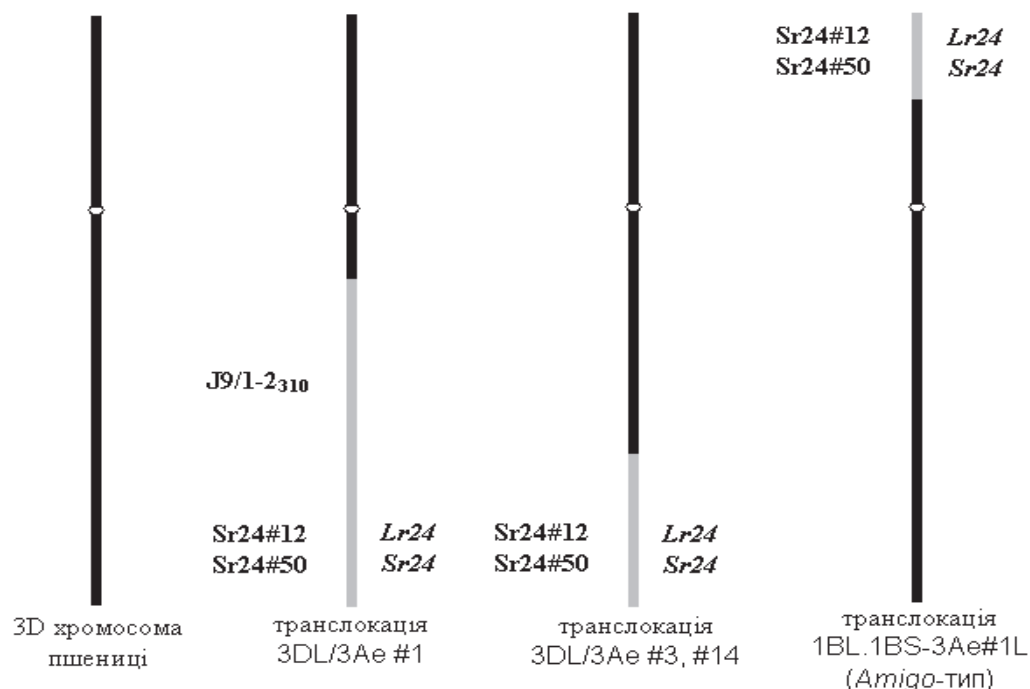


Рис. 1. Схематичне зображення транслокацій та положення ПЛР-маркерів, які використовуються для їхньої детекції [23]. Хроматин пшениці позначено чорним кольором, транслокація пирію — сірим

На сьогодні для ідентифікації генів *Lr24/Sr24* у селекційному матеріалі розроблено кілька типів молекулярних маркерів (STS, SCAR) [20–23] і всі вони є домінантними, а єдиний кодомінантний мікросателітний маркер *Xbarc71* не дозволяє диференціювати транслокацію *Amigo*-типу 1BL.1BS-3Ae#1L від транслокацій 3DS.3DL-3Ae#1, 3DS.3DL-3Ae#3, 3DS.3DL-3Ae#14 [23], що ускладнює добір гомозиготних генотипів з певними комбінаціями генів стійкості у вихідному селекційному матеріалі.

У зв'язку з цим **метою роботи** був пошук кодомінантного мікросателітного маркера, який дозволить диференціювати гомозиготні та гетерозиготні генотипи за транслокацією *Amigo*-типу, що утримує гени стійкості *Lr24/Sr24*, а також відрізнити транслокацію *Amigo*-типу 1BL.1BS-3Ae#1L від транслокацій 3DS.3DL-3Ae#1, 3DS.3DL-3Ae#3, 3DS.3DL-3Ae#14.

Матеріали і методи. *Рослинний матеріал.* Дві популяції F_2 та їх сім'ї F_3 , отримані від схрещування американського, стійкого до бурі іржі, сорту *Amigo*, з чутливими сортами СГІ–НЦНС Білява та СГІ–100. Для валідації виявленого мікросателітного маркера були використані сорти та лінії — носії генів *Lr24/Sr24* у складі різних типів транслокацій 3DS.3DL-3Ae#1, 3DS.3DL-3Ae#3, 3DS.3DL-3Ae#14 та 1BL.1BS-3Ae#1L. Сорти *Amigo*, *Agent*, *Tasman*, *Mira*, *Giles*, *Century*, *Niobrara*, *Avint*, *TAM-107*, *Thather* та ізогенна лінія *TcLr24* надані USDA, Germplasm Resources Information Network (<http://www.ars-grin.gov>). Сорти Експромт, Колумбія, Смуглян-

ка, Золотоколоса, Веснянка, Раставиця, Монолог, Княгиня Ольга, Вихованка одеська, Білява та СГІ-100 надані відділом селекції та насінництва озимої пшениці СГІ–НЦНС.

Виділення ДНК. ДНК виділяли з 5-денних паростків або зеленого листя з застосуванням СТАВ-буфера [24].

ПЛР-аналіз. Для підтвердження присутності генів *Lr24/Sr24* у генотипі вже відомих сортів та ідентифікації окремих рослин двох популяцій F_2 за зазначеними генами використовували домінантні маркери J9/1–2₃₁₀ [20], Sr24#12 та Sr24#50 [23] (табл. 1). Для виявлення кодомінантного маркера з метою ідентифікації транслокації *Amigo*-типу та відповідно генів *Lr24/Sr24* тестували ряд мікросателітних локусів — *Xgwm33*, *Xgwm 264*, *Xgwm 550*, *Xbarc194*, *Xwmc230*, *Xgprw1170*, *Xmag1362*, що були картовані раніше на короткому плечі хромосоми 1В пшениці (<http://wheat.pw.usda.gov>).

ПЛР проводили у 0,6 мкл- чи 0,2 мкл-мікропробірці з використанням ампліфікатора PeqStar 96x Universal Gradient («PEQLab», Великобританія). Реакційна суміш об'ємом 25 мкл містить: 16,6 мМ (NH₄)₂SO₄, 67 мМ Трис-HCl, рН 8,4 (25 °C), 2 мМ MgCl₂, 0,03 % Tween-20, 0,2 мМ кожного dNTP, 0,25 мкМ праймера. Суміш об'ємом 25 мкл вміщувала 40–50 нг ДНК і 1 од. Taq-полімерази. Продукти ПЛР-ампліфікації фракціонували в 10 %-му неденатуруючому поліакриламідному гелі в 1xTBE-буфері. Поліакриламідні гелі фарбували сріблом відповідно методики «Silver sequence TM DNA Sequencing System Technical Manual» («Promega», США). Відеозображення електрофоретичних профілів ампліфікованої ДНК та оцінку довжини продуктів ампліфікації одержували за допомогою системи геледокументації omniDOC («Cleaver Scientific Ltd», Великобританія).

Таблиця 1

ПЛР-праймери для ампліфікації маркерів до генів *Lr24/Sr24*

Маркер	Послідовність праймера 5'–3'	Температура відпалювання	Продукт ампліфікації, п. н.
J9/1–2 ₃₁₀	F: CTAGTCTGTACATGGGGGC	60 °C	310
	R: GGCACATGAACCTCCATACG		
Sr24#12	F: CACCCGTGACATGCTCGTA	60 °C	500
	R: AACAGGAAATGAGCAACGATGT		
Sr24#50	F: CCCAGCATCGGTGAAAGAA	60 °C	200
	R: ATGCGGAGCCTTCACATTTT		

Фітопатологічний аналіз. Розвиток бурої іржі пшениці в польових умовах вивчали на дорослих рослинах у природному інфекційному фоні на Півдні України (м. Одеса, поля СГІ–НЦНС) у 2014–2017 рр. (батьківські сорти, лінія Tc*Lr24* та сорт Thatcher), у 2015 р. (гібридні популяції F_1), у 2016 р. (гібридні популяції F_2). У 2017 р. провели оцінку стійкості F_3 сімей до стеблової іржі в польових умовах. Інтенсивність ураження визначали за 9-бальною шкалою, інтегрованою РЕВ [2]. Контролем чутливості був сорт Thatcher.

Статистичну обробку результатів проводили за загальноприйнятими методиками [25]. Зчеплення між геном *Lr24* та мікросателітним маркером визначено за комп'ютерною програмою «JOINMAP ver. 4.0» [26].

Результати та обговорення. Фенотиповий аналіз. При проведенні оцінки стійкості до бурої іржі батьківських сортів у 2014–2016 рр. виявлено, що сорт *Amigo* мав високу стійкість (8 балів), сорти Білява та СГІ-100 були чутливі (3–4 бали). Оцінюючи стійкість до іржі, брали до уваги, що сорт *Amigo*, окрім транслокації від пірію 1BL.1BS-3Ae#1L, має транслокацію від іржі 1AL.1RS, яка містить ген *Lr^{Amigo}*. Але, згідно з попередніми дослідженнями, зауважено, що ключовим геном, який забезпечує стійкість до бурої іржі, в комбінації *Lr24+Lr^{Amigo}* є *Lr24*, а одиничний ген *Lr^{Amigo}* не забезпечує стійкості [6]. Тому при проведенні фенотипового аналізу всі стійкі рослини оцінювали такими, що містять ген *Lr24*. Результати фенотипового аналізу рослин популяцій F_2 Білява х *Amigo* та СГІ-100 х *Amigo* наведено в таблиці 2.

Ідентифікація *Lr24* за домінантними молекулярними маркерами. Для підтвердження наявності генів *Lr24/Sr24* у батьківському сорті *Amigo* та ідентифікації окремих рослин двох популяцій F_2 за вказаними генами здійснювали ПЛР-аналіз за домінантними маркерами *Sr24#12* та *Sr24#50*. Результати ПЛР-аналізу наведені в таблиці 2. Співвідношення класів розщеплення у двох популяцій F_2 за молекулярними маркерами відповідає очікуваному. Дані генотипування гібридів F_2 і фенотипового прояву стійкості до бурої листової іржі співпали.

Таблиця 2

Розщеплення у двох гібридних популяцій F_2 , отримане за даними молекулярно-генетичного та фітопатологічного аналізу

Гібридна комбінація	Кількість генотипів F_2	ПЛР-аналіз		Фітопатологічний аналіз		χ^2
		+	–	R	S	
Білява х <i>Amigo</i>	80	59	21	59	21	0,07*
СГІ-100 х <i>Amigo</i>	94	68	26	68	26	0,11*

Примітка: «+» — присутність маркерного фрагмента ампліфікації;

«–» — відсутність маркерного фрагмента ампліфікації; * — $\chi^2_{0,05}=3,84$ при $df=1$.

Виявлення кодомінантного мікросателітного маркера. Всі маркери, які використовують для ідентифікації генів *Lr24/Sr24*, є домінантними, а єдиний кодомінантний мікросателітний маркер *Xbarc71* не дозволяє диференціювати транслокацію *Amigo*-типу 1BL.1BS-3Ae#1L від транслокацій 3DS.3DL-3Ae#1, 3DS.3DL-3Ae#3 та 3DS.3DL-3Ae#14. Для пошуку маркера до транслокації *Amigo*-типу та відповідно генів *Lr24/Sr24* тестували ряд мікросателітних локусів — *Xgwm33*, *Xgwm264*, *Xgwm550*, *Xbarc194*, *Xwmc230*, *Xgprw1170*, *Xmag1362*, які локалізовані на короткому плечі хромосоми 1В пшениці. Тільки з застосуванням одного локусу *Xbarc194* було виявлено поліморфний фрагмент, що відрізнявся за

розміром у стійких та чутливих генотипів популяції F_2 (рис. 2). Маркер *Xbarc194* є кодомінантним — усі гомозиготні генотипи з генами *Lr24/Sr24* мали діагностичний фрагмент 170 п. н., генотипи, в яких відсутні гени *Lr24/Sr24*, виявляли фрагмент 158 п. н., у гетерозиготних генотипів, відповідно, детектували два фрагменти ампліфікації 158 п. н. / 170 п. н.

Мікросателітний аналіз за локусом *Xbarc194* дозволив розподілити 59 стійких рослин популяції F_2 Білява х Amigo на 19 гомозиготних та 40 гетерозиготних, а також 68 стійких рослин популяції F_2 СГІ-100 х Amigo на 23 гомозиготні та 45 гетерозиготних генотипів (табл. 3). За допомогою комп'ютерної програми «JOINMAP ver. 4.0» визначили відстань маркера *Xbarc194* від гена стійкості *Lr24*, яка склала на хромосомній карті пшениці 0 сМ (рис. 3). Відомо, що мікросателітний маркер *Xbarc194* локалізовано в сателітному регіоні хромосоми 1В пшениці, тому можна припустити, що транслокація Amigo-типу 1BL.1BS-3Ae#1L розташована в сателітному регіоні короткого плеча хромосоми 1В (рис. 3). Це припущення підтверджується даними Jiang та ін. [27], отриманими з використанням *in situ* гібридизації.

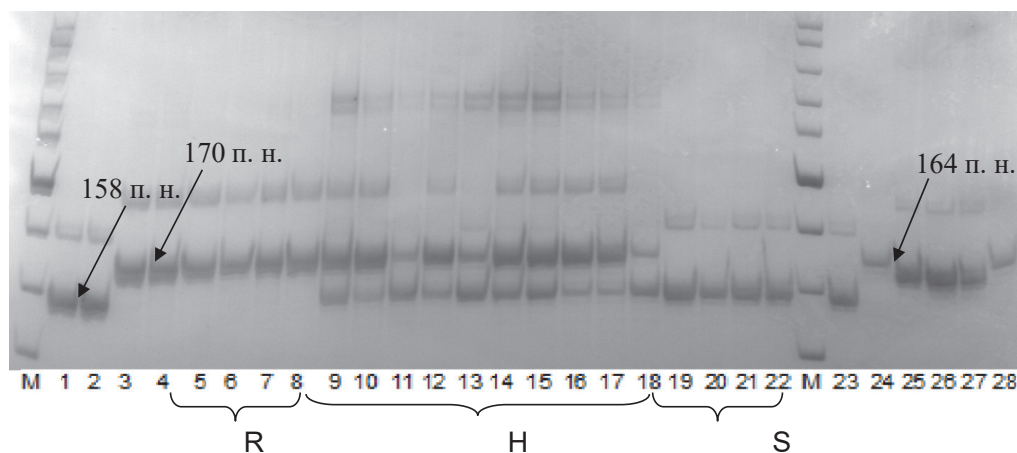


Рис. 2. Електрофореграма продуктів ампліфікації ДНК сортів та окремих рослин F_2 від схрещування Білява х Amigo за мікросателітним локусом *Xbarc194*. М — маркер молекулярної маси 20 bp ladder; 1, 2 — Білява; 3, 4 — Amigo (T1BL.1BS-3Ae#1L); 23 — СГІ-100; 24 — Century (T1BL.1BS-3Ae#1L); 25 — Agent (T3DS.3DL-3Ae # 1); 26, 27 — Tasman (T3DS.3DL-3Ae # 3); 28 — Експромт (T1BL.1BS-3Ae#1L); 5–8 — гомозиготні стійкі генотипи (R); 9–18 — гетерозиготні стійкі генотипи (H); 19–22 — гомозиготні чутливі генотипи (S)

Валідація мікросателітного маркера Xbarc194 для виявлення транслокації Amigo-типу та відносно генів Lr24/Sr24.

Для перевірки маркувальної здатності виявленого маркера планували оцінити стійкість F_3 сімей до бурої іржі, що були добрані за допомогою маркера *Xbarc194*. Проте у 2017 році неможливо було адекватно оцінити стійкість F_3 сімей через несприятливі погодні умови для розвитку бурої

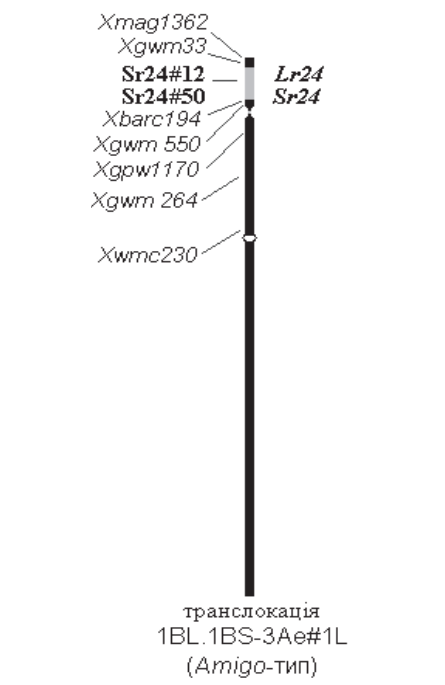


Рис. 3. Схематичне зображення транслокації *Amigo*-типу 1BL.1BS-3Ae#1L в сателітному регіоні короткого плеча хромосоми 1B та положення ПЛР-маркерів, які використовуються для її детекції у дослідженні. Хроматин пшениці позначено чорним кольором, транслокація пирію — сірим

іржі та відносно низький інфекційний фон у польових умовах. Але у 2017 році рослини досліджуваних F_3 сімей були уражені стебловою іржею, що дозволило провести фітопатологічну оцінку за стійкістю до цього захворювання. Ген стійкості до стеблової іржі *Sr24* разом з геном *Lr24* знаходяться в одній чужорідній транслокації, яка не рекомбінує у пшениці. Отже, маркер до гена *Sr24* є водночас і маркером до *Lr24*. Результати ПЛР-аналізу рослин популяцій F_2 та фенотипового аналізу сімей F_3 за стійкістю до стеблової іржі у двох комбінаціях схрещувань Білява х *Amigo* та СГП-100 х *Amigo* наведені в таблиці 3. Дані генотипування гібридів F_2 і фенотипового прояву стійкості F_3 сімей до стеблової іржі співпали. Це свідчить про те, що виявлений маркер *Xbarc194*: 1) щільно зчеплений з транслокацією *Amigo*-типу та, відповідно, з генами *Lr24/Sr24*; 2) здатний ефективно та точно диференціювати домінантні гомозиготи від гетерозигот і, отже, ефективно добирати рослини для схрещувань у поточних поколіннях.

Таблиця 3
Розщеплення у двох комбінаціях схрещувань, отримане за даними мікросателітного та фітопатологічного аналізу

Гібридна комбінація	Кількість сімей F_3	ПЛР-аналіз рослин популяцій F_2 за маркером <i>Xbarc194</i>			Фітопатологічний аналіз сімей F_3			χ^2
		170 п. н.	170+158 п. н.	158 п. н.	R	H	S	
Білява х <i>Amigo</i>	80	19	40	21	19	40	21	0,1*
СГП-100 х <i>Amigo</i>	94	23	45	26	23	45	26	0,36*

Примітка: * — $\chi^2_{0,05}=5,99$ при $df=2$.

Для підтвердження ефективності маркера *Xbarc194* для різних джерел зародкової плазми пшениці, які мають транслокацію *Amigo*-типу 1BL.1BS-3Ae#1L, а також його специфічності до зазначеної транслокації, провели ідентифікацію сортів пшениці, що, за даними літератури, є носіями генів *Lr24/Sr24*.

Ідентифікацію генів *Lr24/Sr24* у сортах пшениці виконували також за молекулярними маркерами J9/1–2₃₁₀, Sr24#12 та Sr24#50. Результати ПЛР-аналізу наведені в таблиці 4.

Таблиця 4

Ідентифікація генів *Lr24/Sr24* у сортах м'якої пшениці з застосуванням маркерів J9/1–2₃₁₀, Sr24#12, Sr24#50 та *Xbarc194*

№	Сорт, лінія	Тип транслокації	Молекулярний маркер			
			J9/1–2 ₃₁₀	Sr24#12	Sr24#50	<i>Xbarc194</i>
1	Agent	3DS.3DL-3Ae#1	+	+	+	–
2	Tc <i>Lr24</i>	3DS.3DL-3Ae#1	+	+	+	–
3	Tasman	3DS.3DL-3Ae#3, #14	–	+	+	–
4	Mira	3DS.3DL-3Ae#3, #14	–	+	+	–
5	Giles	3DS.3DL-3Ae#3, #14	–	+	+	–
6	Amigo	1BL.1BS-3Ae#1L	–	+	+	+
7	TAM-107	1BL.1BS-3Ae#1L	–	+	+	+
8	Century	1BL.1BS-3Ae#1L	–	+	+	+
9	Niobrara	1BL.1BS-3Ae#1L	–	+	+	+
10	Avint	1BL.1BS-3Ae#1L	–	+	+	+
11	Експромт	1BL.1BS-3Ae#1L	–	+	+	+
12	Колумбія	–	–	–	–	–
13	Смуглянка	–	–	–	–	–
14	Золотоколоса	–	–	–	–	–
15	Веснянка	–	–	–	–	–
16	Раставиця	1BL.1BS-3Ae#1L	–	+/-	+/-	+/-
17	Монолог	–	–	–	–	–
18	Княгиня Ольга	1BL.1BS-3Ae#1L	–	+/-	+/-	+/-
19	Вихованка одеська	1BL.1BS-3Ae#1L	–	+	+	+

Примітка: «+» — присутність генів *Lr24/Sr24*, «–» — відсутність генів *Lr24/Sr24*, «+/-» — гетерогенний за генами *Lr24/Sr24*

Використаний STS маркер J9/1–2₃₁₀ виявляв гени *Lr24/Sr24* тільки в сорті Agent та ізогенній лінії Tc*Lr24*, оскільки з літературних джерел відомо, що цей маркер є діагностичним тільки для довгої транслокації 3DS.3DL-3Ae#1 і не є ефективним для виявлення більш коротких транслокацій, які несуть гени *Lr24/Sr24* (3DS.3DL-3Ae#3, 3DS.3DL-3Ae#14; 1BL.1BS-3Ae#1L) [28]. Незважаючи на це, деякі автори [29; 30] використовують для детекції генів *Lr24/Sr24* у сортах пшениці тільки маркер J9/1–2₃₁₀, а не універсальні маркери Sr24#12 та Sr24#50, що може призвести до неправдиво негативних результатів. Маркер *Xbarc194* ідентифікував гени *Lr24/Sr24* тільки у складі транслокації 1BL.1BS-3Ae#1L, що свідчить про специфічність виявленого маркера до транслокації *Amigo*-типу.

Висновок. Отже, вперше за допомогою мікросателітного аналізу виявлено кодомінантний маркер *Xbarc194*, який є специфічним для

ідентифікації генів *Lr24/Sr24* у складі транслокації *Amigo*-типу 1BL.1BS-3Ae#1L і дозволяє диференціювати транслокацію *Amigo*-типу 1BL.1BS-3Ae#1L від транслокацій *3DS.3DL-3Ae#1*, *3DS.3DL-3Ae#3* та *3DS.3DL-3Ae#14*. Цей маркер можна ефективно використовувати в селекційних програмах для добору гомозиготних за генами *Lr24/Sr24* генотипів при добиранні піраміди генів стійкості, що дозволить скоротити об'єми селекційного матеріалу і терміни створення сортів. За результатами мікросателітного аналізу виявлено локалізацію транслокації 1BL.1BS-3Ae#1L у сателітному регіоні короткого плеча хромосоми 1В пшениці.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Kolmer J. A. Genetics of resistance to wheat leaf rust / J. A. Kolmer // Annu. Rev. Phytopathol. — 1996. — 34. — P. 435–455.
2. Бабаянц О. В. Основы селекции и методология оценок устойчивости пшеницы к возбудителям болезней / О. В. Бабаянц, Л. Т. Бабаянц; НААН, СГІ–НЦСС. — Одесса: ВМВ, 2014. — 401 с.
3. Галаєв О. В. Ідентифікація генотипів пшениці м'якої за комплексом генів, які забезпечують стійкість до листової іржі в умовах Півдня України / О. В. Галаєв, А. Ф. Гораш, Л. Т. Бабаянц // Методичні рекомендації. — 2015. — 12 с.
4. Кочмарський В. С. Селекція пшениці м'якої озимої у Миронівському інституті пшениці ім. В. М. Ремесла НААН / В. С. Кочмарський, Л. А. Коломієць, В. В. Кириленко // Вісник аграрної науки. — 2012. — Вип. № 12. — С. 51–54.
5. Власенко В. А. Устойчивость коммерческих сортов пшеницы озимой против бурой ржавчины в условиях северо-восточной Лесостепи Украины / В. А. Власенко, А. Д. Кадхим // Вісник Сумського національного аграрного університету: серія «Агрономія і біологія». — Вип. 2 (23). — С. 161–167.
6. Gorash A. Leaf rust resistance of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) lines derived from interspecific crosses / A. Gorash, A. Galaev, O. Babayants, L. Babayants // Zemdirbyste-Agriculture. — 2014. — V. 101, No. 3. — P. 295–302.
7. Wang Richard R.-C. Agropyron and Psathyrostachys / Richard R.-C. Wang // Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources, Cereals. C. Kole (ed.), 2011. — XXIII. — C. 77–108.
8. Smith E. L. Registration of agent wheat / E. L. Smith, A. M. Schlehuber, H. C. Jr. Young, L. H. Edwards // Crop Sci. — 1968. — Vol. 8. — P. 511–512.
9. McIntosh R. A. Catalogue of gene symbols for wheat. 2008 / R. A. McIntosh, Y. Yamazaki, J. Dubcovsky [et al.] [Electronic resource]. — Access mode: <http://www.grs.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/>
10. Erayman M. Demarcating the gene-rich regions of the wheat genome / M. Erayman, D. Sandhu, D. Sidhu [et al.] // Nucl. Acids Res. — 2004. — Vol. 32. — P. 3546–3565.
11. Sears E. R. Agropyron-wheat transfers induced by homoeologous pairing / E. R. Sears // In: Sears ER, Sears LMS (eds) Proc 4th Int Wheat Genet Symp. University of Missouri, Columbia, Mo. — 1973. — P. 191–199.
12. McIntosh R. A. Inheritance of leaf rust and stem rust resistances in wheat varieties Agent and Agatha / R. A. McIntosh, P. L. Dyck, G. J. Green // Aust. J. Agric. Res. — 1976. — Vol. 28. — P. 37–45.

13. Friebe B. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status / B. Friebe, J. Jiang, W. J. Raupp, R. A. McIntosh, B. S. Gill // *Euphytica*. — 1996. — Vol. 91. — P. 59–87.
14. Sebesta E. E. Registration of Teewon wheat germplasm / E. E. Sebesta, E. L. Smith, H. C. Young, D. R. Porter, J. A. Webster // *Crop Sci.* — 1995. — Vol. 35. — P. 294.
15. Sebesta E. E. Registration of Amigo wheat germplasm resistant to greenbug / E. E. Sebesta, E. A. Wood, D. R. Porter [et al.] // *Crop Sci.* — 1995. — Vol. 35. — P. 293.
16. Rabinovich S. V. History, Achievements and Perspectives of Using Wheat-Rye Translocations and Substitutions in Bread Wheat Breeding / S. V. Rabinovich // Morgounov A. I., V. A. Vlasenko, A. McNab and H.-J. Braun. eds. 1996. *Wheat Breeding Objectives, Methodology and Progress: Proceedings of the Ukraine-CIMMYT Workshop. Wheat Special Report No. 37.* Mexico, OF: CIMMYT. — 1996. — P. 34–40.
17. Патент на сорт рослин, Україна. Вид: Пшениця м'яка. Назва сорту: Експромт. Номер патенту 50. Дата реєстрації 15.11.2001. Номер заявки 96007012. Дата надходження заявки 10.10.1996. Власник та код держави: Миронівський інститут пшениці ім. В. М. Ремесла УААН, UA. Автори: Животков Л. А., Шелепов В. А., Власенко В. А., Васильківський С. П., Прокопенко Л. Д., Басанець А. С., Коломієць Л. А., Бершадська Л. П., Колючий В. Т., Ковалишина А. М.
18. Державний реєстр сортів рослин, придатних для поширення в Україні на 2016 рік. — 2016. — 364 с.
19. Литвиненко М. А. Удосконалена технологія селекційного процесу пшениці м'якої озимої з використанням біотехнологічних і молекулярно-генетичних методів / М. А. Литвиненко, М. М. Топал, О. Л. Шестопал, І. С. Замбриборщ, О. В. Галаєв // *Науково-методичний посібник*. — 2015. — 40 с.
20. Schachermayer G. Identification of molecular markers linked to the *Agropyron elongatum*-derived leaf rust resistance gene *Lr24* in wheat / G. Schachermayer, M. Messemer, C. Feuillet [et al.] // *Theor. Appl. Genet.* — 1995. — Vol. 90. — P. 982–990.
21. Dedryver F. Molecular markers linked to the leaf rust resistance gene *Lr24* in different wheat varieties / F. Dedryver, M-F. Jubier, J. Thouvenin, H. Goyeau // *Genome*. — 1996. — Vol. 39, № 5. — P. 830–835.
22. Prabhu K. V. SCAR marker tagged to the alien leaf rust resistance gene *Lr19* uniquely marking the *Agropyron elongatum*-derived gene *Lr24* in wheat: a revision / K. V. Prabhu, S. K. Gupta, A. Charpe, S. Koul // *Plant Breeding*. — 2004. — Vol. 123, № 5. — P. 417–420.
23. Mago R. Development of PCR markers for the selection of wheat stem rust resistance genes *Sr24* and *Sr26* in diverse wheat germplasm / R. Mago, H. S. Bariana, E. I. S. Dundas [et al.] // *Theor. Appl. Genet.* — 2005. — V. 111 (3). — P. 496–504.
24. Использование ПЦР-анализа в генетико-селекционных исследованиях: Науч.-метод. руководство. — К.: Аграр. наука, 1998. — 156 с.
25. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. — М.: Колос, 1973. — 327 с.
26. Stam P. Construction of integrated genetic linkage maps by means of a new computer package: JoinMap // *Plant Journal*. — 1993. — Vol. 3. — P. 739–744.

27. Jiang, J. Chromosome painting of Amigo wheat / J. Jiang, B. Friebe, B. S. Gill // Theor. Appl. Genet. — 1994. — Vol. 89. — P. 811–813.
28. McIntosh R. A. Wheat rusts: an atlas of resistance genes / R. A. McIntosh, C. R. Wells, R. F. Park // CSIRO Publ, Victoria, Australia. — 1995. — 205 p.
29. Тырышкин Л. Г. Наличие ДНК-маркеров как критерий постуляции *Lr*-генов устойчивости пшеницы *Triticum aestivum* L. к листовой ржавчине *Puccinia triticina* Erikss.: критический взгляд / Л. Г. Тырышкин // Сельскохозяйственная биология. — 2010. — № 3. — С. 76–81.
30. Давоян Э. Р. Использование молекулярных маркеров в селекции пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине в Краснодарском НИИСХ им. П. П. Лукьяненко / Э. Р. Давоян, Л. А. Беспалова, Р. О. Давоян, Ю. С. Зубанова [и др.] // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2014. — Том 18, № 4/1. — С. 732–738.

Надійшла 16.06.2017.

UDC 575.22:631.523.11:633.111.1:632.4

Galaev O. V. Plant Breeding and Genetics Institute — National Center of Seed and Cultivar Investigations

**IDENTIFICATION AND VALIDATION OF MICROSATELLITE MARKER
TO AMIGO-TYPE TRANSLOCATION OF 1BL.1BS-3Ae#1L CARRYING
RESISTANCE GENE *LR24/SR24* OF BREAD WHEAT (*TRITICUM
AESTIVUM* L.)**

The wheat leaf and stem rust resistance genes *Lr24* and *Sr24*, localized to the alien segment from *Thinopyrum ponticum* Podp. 1BL.1BS-3Ae#1L, are effective in Ukraine. All existing markers to genes *Lr24/Sr24* are dominant or not differentiate translocation Amigo-type 1BL.1BS-3Ae#1L from the other three types of wheatgrass translocations 3DS.3DL-3Ae#1, 3DS.3DL-3Ae#3 and 3DS.3DL-3Ae#14, which are used in the world breeding. Therefore, the aim of this study was to find co-dominant microsatellite marker that will allow identification of homozygous and heterozygous genotypes. Co-dominant marker *Xbarc194* effective to identify resistance genes *Lr24/Sr24* in wheat varieties carrying translocation Amigo-type was detected. This marker allows differentiating the Amigo-type translocation of 1BL.1BS-3Ae#1L from translocations of 3DS.3DL-3Ae#1, 3DS.3DL-3Ae#3 and 3DS.3DL-3Ae#14. According to the results of microsatellite analysis showed the localization of translocation 1BL.1BS-3Ae # 1L in the satellite region of the short arm of wheat chromosome 1B.

УДК 575.22:631.523.11:633.111.1:632.4

Галаев А. В. Селекционно-генетический институт — Национальный центр семеноведения и сортоизучения

**ИДЕНТИФИКАЦИЯ И ВАЛИДАЦИЯ МИКРОСАТЕЛЛИТНОГО
МАРКЕРА К ТРАНСЛОКАЦИИ AMIGO-ТИПА 1BL.1BS-3Ae#1L,
СОДЕРЖАЩЕЙ ГЕНЫ УСТОЙЧИВОСТИ *LR24/SR24* У МЯГКОЙ
ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)**

Гены устойчивости к бурой и стеблевой ржавчине *Lr24* и *Sr24*, локализованные в чужеродном сегменте от *Thinopyrum ponticum* Podp. 1BL.1BS-3Ae#1L, являются эффективными в селекции в Украине. Все существующие маркеры к генам *Lr24/Sr24* являются доминантными либо они не дифференцируют транслокацию *Amigo*-типа 1BL.1BS-3Ae#1L от трех других типов пырейных транслокаций 3DS.3DL-3Ae#1, 3DS.3DL-3Ae#3 и 3DS.3DL-3Ae#14, которые используются в мировой селекции. Поэтому целью данного исследования был поиск кодоминантного микросателлитного маркера, который позволил бы идентифицировать гомозиготные и гетерозиготные генотипы. Обнаруженный кодоминантный маркер *Xbarc194* эффективен для идентификации генов устойчивости *Lr24/Sr24* в сортах пшеницы, содержащих транслокацию *Amigo*-типа. Данный маркер позволяет дифференцировать транслокацию *Amigo*-типа 1BL.1BS-3Ae#1L от транслокаций 3DS.3DL-3Ae#1, 3DS.3DL-3Ae#3 и 3DS.3DL-3Ae#14. По результатам микросателлитного анализа показали локализацию транслокации 1BL.1BS-3Ae#1L в сателлитном регионе короткого плеча хромосомы 1В пшеницы.

УДК 631.531.027.34:[631.524.01:633.854.78]

В. А. ВАСЬКО, препод.

Харьковский нац. аграр. ун-т им. В. В. Докучаева

e-mail: viktorija-vasko.1991@mail.ru

ВЛИЯНИЕ РАДИОАКТИВНЫХ ИЗЛУЧЕНИЙ ^{60}Co И ХИМИЧЕСКОГО МУТАГЕНА ДМС НА НАРУШЕНИЯ В МЕЙОЗЕ В M_1 И ПОЛУЧЕНИЕ МУТАЦИЙ ЛИНИЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА (*HELIANTHUS ANNUUS* L.)

Создание новых гибридов подсолнечника как важнейшей масличной культуры требует исходного материала, характеризующегося высокими показателями качества продукции и других агрономических свойств. Одним из эффективных методов получения такого материала является химический и физический мутагенез. Целью наших исследований является получение мутантных форм подсолнечника в M_3 с измененными морфологическими признаками как исходного материала для селекции. Использовали две инбредные линии-закрепители стерильности подсолнечника (Х1008Б, Х1002Б) и две линии-восстановители фертильности пыльцы (Х0816В, Х1Р1Г (Х201В) селекции Института растениеводства им. В. Я. Юрьева НААН. Семена линий обрабатывали гамма-лучами в дозах 120 и 150 Гр и диметилсульфатом (ДМС) в концентрации 0,01 и 0,05 %. Контролем служили необработанные семена. Для выявления влияния гамма-лучей на мейоз в клетках M_1 линий подсолнечника использовали метафазно-анафазный метод. Анализ частоты хромосомных перестроек показал, что гамма-лучи повлияли на структуру хромосом, нарушив ход мейоза в материнских клетках пыльцы. Установлено, что по сравнению с ДМС гамма-лучи вызывают больше нарушений мейоза. То же наблюдается и при повышении дозы и концентрации мутагенов. Во всех четырех опытных образцах, семянки которых были облучены гамма-лучами, количество дефектных клеток больше, чем в образцах, обработанных ДМС.

Ключевые слова: подсолнечник, самоопыленная линия, селекция, индуцированная мутация, мутаген, хромосома, мейоз, абберация.

Введение. Хромосомные абберации являются одним из надежных показателей повреждающего действия мутагенов и основным показателем генетической изменчивости организмов на клеточном уровне. По поводу механизма образования хромосомных аббераций существует много гипотез, но до сих пор нет единого мнения [1]. Ход мейоза высших растений контролируется генами *As* (отвечают за конъюгацию гомологичных хромосом), *Ds* (влияют на возникновение и частоту хиазм) и *ms* (вызывают нарушение мейоза в микроспорогенезе) [2].

Изучение зависимости цитогенетической активности от генотипа вызвано необходимостью поиска новых высокомутабильных сортов и гибридов. Среди широкого многообразия изученных мутагенов, исследованных в широком диапазоне концентраций, наиболее эффективными в индукции хромосомных перестроек оказались гамма-лучи, с увеличением дозы которых значительно возрастают количество поврежденных клеток и число перестроек на одну клетку [3], что доказано и в наших исследованиях.

В исследованиях действия гамма-лучей (^{60}Co), быстрых нейтронов и этилметансульфоната (ЭМС) на M_1 семян пяти инбредных линий подсолнечника [4] установлено, что наибольший мутагенный эффект имели γ -лучи, за ними — быстрые нейтроны и затем — ЭМС в различных дозах. В дальнейших исследованиях [5] теми же мутагенами были обработаны восемь инбредных линий. Проявление мутаций отмечено в M_2 и M_3 . Выделены семь мутантов: один раннецветущий, два низкорослых, один высокорослый, два с высоким содержанием масла, один ветвистый.

О важности мутационных опытов в селекции подсолнечника, в том числе на качество продукции, свидетельствуют результаты многочисленных исследований во всем мире. Так, изучение генетических особенностей мутанта Первенец с содержанием олеиновой кислоты в семенах до 65 % проводили французские ученые [6]. Они установили FLP, связанные с высоким содержанием олеиновой кислоты, но природа доминантной мутации Первенца еще до конца не изучена. Группа исследователей из США и Германии установили, что химически индуцированная доминантная мутация подсолнечника *OI* значительно повышает содержание олеиновой кислоты и коррелирует со снижением экспрессии в семенах FAD2–1. Ими разработаны SSR- и INDEL-маркеры для определения наличия или отсутствия *OI*-мутации. Это упрощает подбор исходного материала в селекции высокоолеинового подсолнечника [7].

Важным достижением в мутационной селекции подсолнечника является исследование J. M. Fernandez-Martinez et al. [8] по созданию мутанта CAS-12 с высоким содержанием пальмитиновой ($\approx 30\%$) и пальмитоолеиновой ($\approx 7\%$) кислоты на фоне высокого содержания олеиновой кислоты. Мутант создан методом рентгеновского облучения сухих семян инбредной линии с нормальным содержанием пальмитиновой ($\approx 3\%$) и высоким ($\approx 88\%$) — олеиновой кислоты.

Широко развернута мутационная селекция подсолнечника в Украине. Мутагенез как химический, так и физический, использовали В. В. Кириченко с сотрудниками [9]. Ими создано более 97 мутантных высокоолеиновых (75–92 %), высокопальмитиновых (25 %), низкопальмитиновых и низкостеариновых (с суммой этих кислот не более 8 %) форм. При этом лучшим исходным материалом были признаны самоопыляющиеся линии [10].

А. И. Сорока изучал мутационную изменчивость двух линий подсолнечника при воздействии ЭМС 0,02 %, которым обрабатывали незрелые семянки, что влияло на экспрессию морфологических и физиологических признаков растений M_1 — они зацветали с существенным опозданием, отличались по высоте. В результате обработки ЭМС в M_2 получен широкий спектр мутаций, среди них — табакоподобное растение [11].

Так как индуцированные мутации по-прежнему остаются одним из основных способов повышения генетической изменчивости у подсолнечника, необходимо исследовать эффективность мутагенных факторов. Arslan O. et al. [12] в результате обработки семян подсолнечника сорта Ekiz 1 гамма-лучами в дозах 10, 20, 30, 40 и 50 Гр получены генотипы, у которых отмечали наличие в мейозе унивалентов, мультивалентов и слипания в диакинезе, отставания и слипания в метафазе I, мостов и аутсайдеров в анафазе и телофазе I-II и микроядра в телофазе II [12].

Исследованиями влияния химических и физических мутагенов на частоту ценных хозяйственных мутаций занимались S. Jayakumar, R. Selvaraj [13], S. Goyal, S. Khan [14], G. Kumar, V. Singh [15]. P. Prabakaran, S. Jayakumar исследовали влияние гамма-лучей (доза облучения 10, 15, 20, 25 Гр, источник облучения ^{60}Co) и ЭМС (0,5, 0,1, 0,15, 0,2 и 0,25 % концентрации) на нарушения в хромосомах в мейозе в M_1 подсолнечника сорта СО-4. С увеличением дозы / концентрации обоих мутагенов частота хромосомных aberrаций возрастает, гамма-лучи провоцируют больший процент хромосомных нарушений по сравнению с химическим мутагеном ЭМС [16], что подтверждено и в наших исследованиях.

А. А. Калайджян с сотрудниками [17; 18] в результате обработки семян 0,08 %-ным раствором NEU получили мутанты с очень коротким стеблем, т. е. карликовые формы М-1748, М-1595, М-1610 и полукарликовые — М-951, 1988 и 1904 (NEU 0,05 % и 0,05 % DMS).

М. Christov, V. Nikolova [19] обнаружили значительные агрономически полезные мутации в M_2 и M_3 , такие как снижение высоты стебля, ранний срок созревания, увеличение площади листовой поверхности, корзинки и размера семян, высокая самофертильность, увеличение массы 1000 семян, высокое содержание масла, измененный состав жирных кислот.

J. R. Lofgren, N. V. Ramaraje-Lers [20], обработав семена подсолнечника разными дозами химических мутагенов, получили отдельные растения с ранним сроком цветения и дополнительной устойчивостью к подсолнечниковой ржавчине в M_2 и M_3 .

В отличие от предыдущих работ мы использовали в наших исследованиях по влиянию γ -лучей и химического мутагена на подсолнечник в качестве исходного материала не сорт, а самоопыляющиеся линии. Источником гамма-лучей также был ^{60}Co , но в дозах 120 и 150 Гр, а химический мутаген ДМС — в концентрациях 0,01 и 0,05 %. Мы пришли к тому же выводу, что и ряд вышеупомянутых ученых: с увеличением дозы / кон-

центрации мутагена процент клеток с нарушениями растёт. Так, количество полученного материала с нарушениями у линии-закрепителе стерильности подсолнечника Х1008Б является существенным и составляет в дозах 120 и 150 Гр $15,84 \pm 1,09$ и $20,38 \pm 1,14$ % соответственно. При этом в результате обработки семян этой же линии ДМС частота клеток с нарушениями в мейозе была меньше, чем в опыте с физическим мутагеном (ДМС 0,01 % — $9,23 \pm 0,08$ %, ДМС 0,05 % — $19,88 \pm 1,09$ %).

Материалы и методы исследования. Исследование проведено в условиях опытного поля Харьковского национального аграрного университета им. В. В. Докучаева в 2014–2016 гг.

В качестве исходного материала использовали две гомозиготные линии-закрепители стерильности подсолнечника (Х1008Б, Х1002Б) и две линии-восстановители фертильности пыльцы (Х0816В, Х1Р1Г (Х201В) селекции Института растениеводства им. В. Я. Юрьева НААН. Семена линий были обработаны γ -лучами в дозах 120 и 150 Гр или диметилсульфатом (ДМС) в концентрации 0,01 и 0,05 %. Контролем были необработанные семена. Источник излучения — ^{60}Co .

В 2014 году первым этапом селекционной работы с индуцированным мутагенезом подсолнечника было исследование последствий ДМС и гамма-лучей на полевую всхожесть, протекание мейоза, возникновение морфозов, исследование влияния мутагенов на количественные признаки (диаметр корзины, высота растений, количество листьев) M_1 гомозиготных линий. Для изучения мейоза в M_1 подсолнечника отделяли сегменты корзинок ($d = 2\text{--}3$ см) с пыльниками, фиксировали в уксусном спирте (1:3) в течение 24 часов. Затем трижды промывали этиловым спиртом и оставляли на хранение в 70 %-м растворе этилового спирта при температуре $+4^\circ\text{C}$ [22].

Окрашивали хромосомы материнских клеток пыльцы 2 %-м раствором ацетоорсеина. Мейоз изучали на раздавленных в капле 40 % уксусной кислоты временных препаратах. Для установления влияния мутагенов на мейоз в клетках M_1 линий использовали метафазно-анафазный метод, подсчитывали общее количество клеток в этих фазах и количество нормальных тетрад, определяли процент клеток с нарушениями от общего количества клеток и для каждой фазы отдельно.

В 2015 году на втором этапе работы с мутантными поколениями проведён отбор мутантных растений в семьях M_2 по морфологическим и количественным признакам, отличным от исходной формы. Среди большого количества семей M_2 отобраны отдельные растения, которые дали начало мутантным семьям M_3 . Семьи M_2 характеризовались высоким варьированием количественных признаков, что связано со спецификой M_2 давать расщепление. Полученные мутантные формы изучены и оценены в 2016 году. В 2016 году, на третьем этапе работы с мутантными поколениями, из семян отобранных в 2015 году мутантных растений M_2 , выращены мутантные семьи M_3 , среди которых отобраны лучшие семьи с изменен-

ными количественными признаками и морфологическими изменениями, которые были унаследованы от M_2 и могут считаться мутациями.

Результаты и обсуждение. В результате исследования хромосом в M_1 подсолнечника выявлено, что стадии мейоза проходили с многочисленными нарушениями (рис.). Несмотря на наличие аномалий в мейозе, у линий подсолнечника преобладали внешне нормально развитые тетрады.

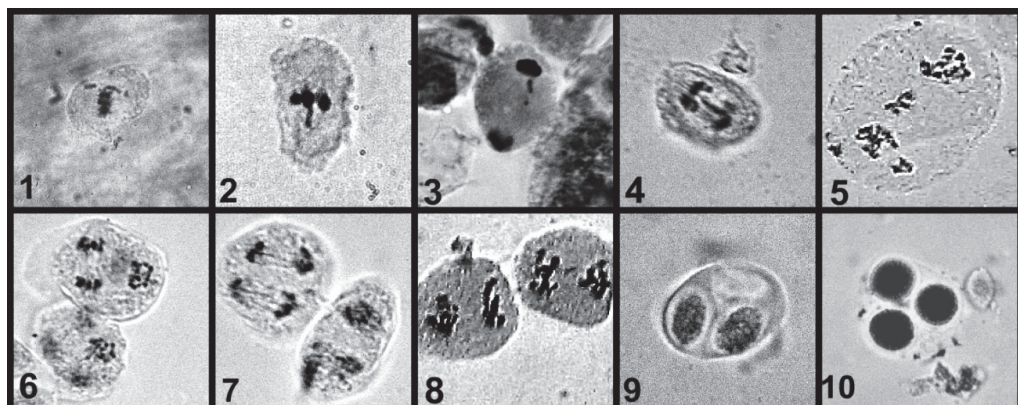


Рис. Нарушения мейоза в M_1 подсолнечника вследствие обработки семян гамма-лучами (120 и 150 Гр): 1, 2 — отдельные фрагменты хромосом в метафазе I; 3 — хромосомы аутсайдеры в анафазе I; 4 — мосты в анафазе I; 5 — отставание (слипание) хромосом и образование мультивалентов в метафазе II; 6 — несинхронное расхождение хромосом к полюсам в анафазе II; 7 — мосты из хромосом в анафазе II; 8 — деформации при расхождении хромосом к полюсам в анафазе II; 9 — диада; 10 — триада

Влияние гамма-лучей на генотип линии-закрепителя стерильности подсолнечника X1008Б является существенным, поскольку доля клеток с нарушениями при облучении в дозе 120 Гр составляла $15,84 \pm 1,09$ % и 150 Гр — $20,38 \pm 1,14$ %, что значительно превышает контрольный вариант ($0,07 \pm 0,07$ %) (табл. 1).

С повышением дозы мутагена процент клеток с нарушениями увеличивается. У линии X1008Б, обработанной ДМС, частота таких клеток в мейозе была меньше, чем в опыте с физическим мутагеном, однако значительно выше, чем в контроле. Так, при обработке ДМС в концентрации 0,01 % доля клеток с нарушениями составляла $9,23 \pm 0,08$ %, в концентрации 0,05 % — $19,88 \pm 1,09$ %, тогда как в контроле — $0,07 \pm 0,07$ %.

В контрольном варианте с линией X1002Б были исследованы 1219 клеток на разных стадиях мейоза, из них выделены $0,16 \pm 0,11$ % клеток с нарушениями. В исследованиях по химическому мутагенезу в зависимости от концентрации мутагена ДМС обнаружены клетки с хромосомными абберациями — $13,63 \pm 1,02$ и $15,49 \pm 1,12$ % соответственно. Однако γ -лучи вызвали больший выход клеток с нарушениями мейоза. Так, в вариантах облучения 120 и 150 Гр было $16,81 \pm 0,95$ и $24,52 \pm 1,12$ % клеток

Таблиця 1

Частота материнських кліток пилецьки з порушеннями на різних стадіях мейоза в М₁ підсолнечника вследствие обработки семян гамма-лучами, 2014 год

Доза γ-излуче- ния, Гр	Изучено клеток на разных стадиях мейоза		Метафаза I		Анафаза I		Метафаза II		Анафаза II		Тетрады	
	Всего	% с нарыше- ниями P±Sp	Всего	% с нарыше- ниями P±Sp	Всего	% с нарыше- ниями P±Sp	Всего	% с нарыше- ниями P±Sp	Всего	% с нарыше- ниями P±Sp	Всего	% с нарыше- ниями P±Sp
♀ X1008 Б												
Контроль	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	25,0±4,25	232	42,24±3,24	119	20,17±3,68	670	13,58±1,32
♀ X1002 Б												
Контроль	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	50,0±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
♂ X08–16 Б												
Контроль	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	37,0±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	16,0±1,34
♂ X IP 1Г(X 201В)												
Контроль	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

Примечание: * — достоверно отличается от контроля при уровне вероятности P<0,99.

с нарушениями соответственно. При этом в вариантах с γ -излучением по сравнению с вариантами обработки ДМС процент тетрад с нарушениями больше. Так, при дозе облучения 120 Гр доля тетрад с нарушениями составляла $10,91 \pm 1,49 \%$, 150 Гр — $13,73 \pm 1,70 \%$, тогда как в вариантах обработки ДМС в концентрации 0,01 % — $5,70 \pm 1,01 \%$, 0,05 % — $6,58 \pm 1,07 \%$ соответственно.

В M_1 гомозиготной линии (восстановителя фертильности пыльцы) X08–16В также выявлена значительная часть клеток с нарушениями в мейозе. При облучении в дозе 120 Гр таких клеток было $15,79 \pm 0,92 \%$, в дозе 150 Гр — $21,42 \pm 1,02 \%$, что значительно превышает процент клеток с нарушениями у контрольного варианта — $0,19 \pm 0,11 \%$. Нарушения проявлялись, в основном, в отстаивании хромосом при формировании метафазной пластины в метафазе II. В частности, при облучении в дозе 120 Гр доля клеток с отдельными фрагментами хромосом составляла $37,0 \pm 3,41 \%$, 150 Гр — $35,77 \pm 2,90 \%$. При расхождении к полюсам в анафазе I процент нарушений в зависимости от дозы облучения был разным — при 120 Гр $16,46 \pm 2,95$, при 150 — $27,70 \pm 3,68 \%$. В результате многочисленных нарушений выход дефектных тетрад составил при облучении в дозе 120 Гр $11,69 \pm 1,21$, 150 — $16,0 \pm 1,34 \%$.

Следует отметить высокий процент материнских клеток пыльцы (МКП) с нарушениями у опытного образца ХИР1Г (Х201В) в зависимости от дозы облучения. Так, в варианте облучения 120 Гр процент МКП с нарушениями был $18,78 \pm 1,10 \%$, 150 Гр — $25,26 \pm 1,27 \%$. Как и у других образцов, мейоз проходил со значительными отклонениями, однако выход тетрад с нарушениями в процентном соотношении был выше и составил при облучении 120 Гр $16,81 \pm 2,03$, 150 — $27,10 \pm 2,18 \%$.

По сравнению с облучением обработка химическим мутагеном дала менее значительные результаты. Так, при обработке этой же линии ХИР1Г (Х201В) мутагеном ДМС получили меньший, чем при облучении, процент тетрад с нарушениями (ДМС 0,01 % — $1,55 \pm 0,51$, ДМС 0,05 % — $5,48 \pm 1,09 \%$), несмотря на высокий общий процент клеток с нарушениями на всех стадиях мейоза (ДМС 0,01 % — $6,70 \pm 0,6$, ДМС 0,05 % — $11,87 \pm 0,89 \%$).

Таким образом, результаты наших исследований свидетельствуют о сильном мутагенном действии гамма-лучей на генотипы всех изученных гомозиготных линий, выращенных из обработанных мутагеном семян, что проявилось в частоте аберраций в M_1 .

Выделение мутантных форм. В результате воздействия мутагенов на семена опытного образца X08–16В выделены мутантные формы с измененной высотой — № 465 ($124,2 \pm 9,6$ см) в варианте с действием ДМС в концентрации 0,05 %, № 1028 ($127,1 \pm 5,1$ см), № 1035 ($115,1 \pm 6,9$ см) в варианте с действием гамма-лучей в дозе 120 Гр и № 1048 ($123,7 \pm 12,3$ см), № 1039 ($119,0 \pm 5,5$ см) в варианте с действием гамма-лучей в дозе 150 Гр. При этом высота контрольного образца составляла $139,6 \pm 9,7$ см.

У линии ХИР1Г (Х201В) выделены более интересные мутантные формы — не только с измененной высотой, но и с новыми морфологическими признаками. В результате действия ДМС 0,01 % индуцированы низкорослые формы — № 666 ($112,4 \pm 9,6$ см) и № 63 ($101,0 \pm 4,8$ см) при $139,8 \pm 5,5$ см в варианте без обработки. При последствии ДМС 0,05 % выделены низкорослые формы № 724 ($117,3 \pm 6,8$ см), № 727 ($109,1 \pm 7,3$ см), а также принципиально отличающаяся от исходной формы многолиственная семья № 7426 (153–245 шт. листьев) с высотой $151,4 \pm 7,1$ см (при $139,8 \pm 5,5$ см у контроля) и измененной формой и размером корзинки. Кроме того, в варианте с действием γ -излучения в дозе 120 Гр отобрана семья № 1133л с высотой $122,0 \pm 9,6$ см и лимонной окраской лепестков (у контроля оранжевая), а в дозе 150 Гр — № 1159 (высота $116,8 \pm 6,1$ см) и № 1143 ($108,3 \pm 4,9$ см). Высота контроля составляла $139,8 \pm 5,5$ см (табл. 2). Некоторые линии имеют меньший коэффициент вариации по высоте, чем у контроля, что указывает на их стабильность по изученному признаку.

Таблица 2

Мутантные формы M_3 подсолнечника с измененной высотой, 2016 г.

Вид воздействия мутагена, № формы	Высота растений (h), см	Lim (см)	Коэффициент вариации V, %	Критерий t Стюдента $t_{факт.} > t_{теор.}$
X1002Б				
Контроль	175 ± 4,7	169–185	2,7	$t_{факт.} > t_{теор.}$
(ДМС 0,01 %) 204	152 ± 12,5	135–167	8,2	5,4 > 2,1
(ДМС 0,01 %) 209	144 ± 8,7	133–156	6,0	9,4 > 2,1
(γ -лучи 120 Гр) 870	154 ± 6,1	145–162	4,0	8,2 > 2,1
(γ -лучи 150 Гр) 886	158 ± 7,1	151–170	4,5	5,9 > 2,1
(γ -лучи 150 Гр) 981	147 ± 6,7	141–156	4,5	8,9 > 2,1
X1008Б				
Контроль	156,0 ± 5,7	146–163	3,6	$t_{факт.} > t_{теор.}$
(ДМС 0,01 %) 245	100 ± 0	100	0,0	19,3 > 2,1
(ДМС 0,01 %) 269	95 ± 13,6	80–106	14,3	13,7 > 2,1
(ДМС 0,05 %) 327	119 ± 7,6	111–126	6,4	5,9 > 2,1
(ДМС 0,05 %) 309	94 ± 18,3	80–115	19,4	11,0 > 2,1
(γ -лучи 120 Гр) 897	125 ± 22,9	87–148	18,3	4,1 > 2,1
(γ -лучи 120 Гр) 896	118 ± 21,8	87–135	18,5	5,3 > 2,1
(γ -лучи 150 Гр) 819	124 ± 12,9	95–141	10,4	7,1 > 2,1
(γ -лучи 150 Гр) 941	100 ± 12,9	80–115	13,0	12,3 > 2,1
(γ -лучи 150 Гр) 821	78 ± 2,8	76–80	3,6	32,0 > 2,1
X08–16В				
Контроль	139,6 ± 9,7	128–154	7,0	$t_{факт.} > t_{теор.}$
(ДМС 0,05 %) 465	124 ± 6,4	115–134	5,2	3,4 > 2,1
(γ -лучи 120 Гр) 1028	127 ± 5,1	120–135	4,0	3,4 > 2,1
(γ -лучи 120 Гр) 1035	115 ± 6,9	104–125	6,0	6,3 > 2,1
(γ -лучи 150 Гр) 1048	124 ± 12,3	110–143	9,9	2,9 > 2,1
(γ -лучи 150 Гр) 1039	119 ± 5,5	110–125	4,6	4,3 > 2,1

Окончание табл. 2

Вид воздействия мутагена, № формы	Высота растений (h), см	Lim (см)	Коэффициент вариации V, %	Критерий t Стьюдента $t_{\text{факт.}} > t_{\text{теор.}}$
ХИР 1Г (Х201В)				
Контроль	140 ± 5,5	133–150	3,9	$t_{\text{факт.}} > t_{\text{теор.}}$
(ДМС 0,01 %) 666	112 ± 9,6	92–123	8,6	7,5 > 2,1
(ДМС 0,01 %) 663	101 ± 4,8	95–108	4,8	13,4 > 2,1
(ДМС 0,05 %) 742 б.	151 ± 7,1	140–164	4,7	4,1 > 2,1
(ДМС 0,05 %) 724	117 ± 6,8	110–126	5,8	7,3 > 2,1
(ДМС 0,05 %) 727	109 ± 7,3	100–120	6,7	10,5 > 2,1
(γ-лучи 120 Гр) 1133л.	122 ± 9,6	115–136	7,8	4,7 > 2,1
(γ-лучи 120 Гр) 1135	114 ± 8,6	105–125	7,5	7,2 > 2,1
(γ-лучи 150 Гр) 1159	117 ± 6,1	110–125	5,2	7,4 > 2,1
(γ-лучи 150 Гр) 1143	108 ± 4,9	100–115	4,5	12,8 > 2,1

Выводы. Во всех четырех опытных образцах, семечки которых были облучены γ-лучами, выход дефектных клеток был выше, чем у образцов, обработанных ДМС. Несмотря на высокую частоту аномалий в мейозе, в пыльниках растений M_1 преобладали внешне нормально развитые тетрады. Вероятнее всего это можно объяснить тем, что большая часть нарушений в мейозе, наблюдаемых на ранних стадиях, нивелируются системами репарации клеток.

В результате изучения мейоза и учета морфологических изменений, биометрических измерений, отбора из популяций M_1 – M_3 линий подсолнечника мы выделили ряд мутантных форм с разного рода морфологическими мутациями, с изменением высоты растения, продолжительности периода вегетации. Эти образцы можно использовать в селекционном процессе в качестве исходных форм.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Козаченко М. Р. Экспериментальный мутагенез в селекции ячменю / М. Р. Козаченко. — Харьков: НААН України, Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва. — 2010. — С. 206.
2. Gottshalk W. The genetics control of meiosis / W. Gottshalk // Тез. XII МБК. — 1975. — № 1. — С. 215.
3. Škorić D. et al. Sunflower genetics and breeding: international monography / D. Škorić et al. — Novi Sad: Graphics, 2012. — С. 520.
4. Cvejic S. Radio sensitivity of sunflower restorer lines to different mutagenic treatments / S. Cvejic, S. Bado // Proceed. 5th confer. of young scientists and specialists. — Krasnodar, 2009. — P. 255–259.
5. Cvejic S. New genetic variability in sunflower inbred lines created by mutagenesis / S. Cvejic, S. Josic, M. Jockovic, I. Imerovski, A. Dimitrijevic, D. Miladinovic, S. Prodanovic // Romanian agricultural research. — 2015. — № 32. — P. 27–34. Available at www.incda-fundulea.ro.
6. Lacombe S. 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 / S. Lacombe, A. Berville // *Molecular Breeding*. — 2001. — № 8, Issue 2. — P. 129–137. DOI: 10.1023/A:1013358711651.
7. Shuppert G. F. The sunflower high-oleic mutant *O*/carries variable tandem repeats of FAD2–1, a seed-specific oleoyl-phosphatidyl choline desaturase / G. F. Shuppert, Sh. Tang, M. B. Slabaugh, S. J. Knapp // *Molecular Breeding*. — 2006. — № 17, Issue 3. — P. 241–256. DOI: 10.1007/S11032–005–5680-y.
 8. Fernandez-Martinez J. M. Sunflower mutant containing high levels of palmitic acid in high oleic background / J. M. Fernandez-Martinez, M. Mancha, J. Osorio, R. Garces // *Euphytica*. — 1997. — № 97. — P. 113–116.
 9. Кириченко В. В. Мутантна дія диметилсульфату на мейоз M_1 соняшнику / В. В. Кириченко, В. О. Васько // *Селекція і насінництво*. — 2015. — Вип. 108. — С. 99–105.
 10. Кириченко В. В. Селекция и семеноводство подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) / В. В. Кириченко. — Харьков: Ин-т растениеводства им. В. Я. Юрьева, 2005. — С. 385.
 11. Сорока А. И. Мутационная изменчивость у подсолнечника при воздействии мутагеном на незрелые зародыши / А. И. Сорока // *Наук.-техн. бюл. Института олійних культур*. — 2013. — № 18. — С. 19–24.
 12. Arslan O. Meiotic studies in the M_2 generation of *Helianthus annuus* L. variety EKIZ 1 / O. Arslan, S. Bal, S. Mirici, N. Yenice // *Helia*. — 2001. — № 24, вып. 35. — С. 33–38.
 13. Jayakumar S. Mutagenic effectiveness and efficiency of Gamma rays and ethylmethane sulphonate in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / S. Jayakumar, R. Selvaraj // *Madras Agricultural Journal*. — 2003. — № 90. — P. 574–576.
 14. Goyal S. Induced mutagenesis in urdbean (*Vigna mungo* L. Hepper): A review / S. Goyal, S. Khan // *Int. J. Botany*. — 2010. — № 6. — P. 194–206.
 15. Kumar G. Comparative analysis of meiotic abnormalities induced by gamma rays and EMS in barley / G. Kumar, V. Singh // *JIBS*. — 2002. — № 45. — P. 139–142.
 16. Prabakaran P. Effect of Gamma rays and EMS on meiotic Chromosomal behavior in Sunflower (*Helianthus annuus* L.) / P. Prabakaran, S. Jayakumar // *Indian Journal of Advances in Plant Research*. — 2014. — № 1(7). — P. 1–4.
 17. Калайджян А. А. Российский солнечный цветок / А. А. Калайджян, Л. В. Хлевной, Н. Н. Нецадим, В. П. Головин [и др.]. — Краснодар: Совет. Кубань, 2007. — С. 1–352.
 18. Калайджян А. А. Кубанский подсолнечник — подарок миру / А. А. Калайджян, Н. Н. Нецадим, В. О. Осипян, Д. Шкорич. — Краснодар, 2009. — С. 1–498.
 19. Christov M. A new sunflower mutant form / M. Christov // *Helia*. — 1996. — № 19(24). — P. 39–46.
 20. Lofgren J. R. Chemically induced mutations in sunflower. In: *Proc. 10th Int. sunflower conf. Surfers Paradise* / J. R. Lofgren, N. V. Ramaraje-Lers // *Australia, March 15–18. — Int. Sunflower Assoc. Toowoomba, Australia*. — 1982. — P. 264–267.
 21. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений / З. П. Паушева. — М.: Агропромиздат, 1988. — С. 267.
 22. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. — М.: Высшая школа, 1990. — С. 348.

Получена 16.02.2017.

UDC 631.531.027.34:[631.524.01:633.854.78]

Vasko V. O. Kharkiv National Agrarian University nd.a V. V. Dokuchaiev

**INFLUENCE OF ^{60}Co RADIOACTIVE RADIATION AND CHEMICAL
MUTAGEN DMS ON IRREGULARITIES IN MEIOSIS OF M_1
AND MUTATIONS CREATION OF SUNFLOWER
(*HELIANTHUS ANNUUS* L.) LINES**

Creation of new sunflower hybrids as the leading oil crop requires starting material with high indices of product quality and other agronomic properties. Chemical and physical mutagenesis is an effective method for obtainment of such material. The purpose of our research is to obtain mutant forms of a sunflower in the M_3 with modified morphological characteristics as the starting material for breeding. The starting material was two inbred sunflower lines — sterility fixers (Kh1008B, Kh1002B) and two lines — pollen fertility restores (Kh0816V, KhIR1H (Kh201V) bred at the Plant Production Institute nd. a V. Ya. Yuryev NAAS. Seeds of lines were irradiated with γ -rays at the doses of 120 and 150 Gy treated with DMS at the concentrations of 0.01 % and 0.05 %. Untreated seeds served as the control. To investigate the effect of γ -rays on meiosis in cells of M_1 sunflower lines, metaphase-anaphase method was used. Analysis of the chromosomal rearrangement frequency showed that γ -rays influenced the chromosome structure, disturbing meiosis in pollen cells. Has been established that, compared with dimethyl sulfate (DMS), gamma rays cause greater disturbances in meiosis. The same is observed with increasing doses and concentrations of mutagens. In all four prototypes whose achenes had been irradiated with gamma rays, the number of defective cells is greater than that of the samples treated with DMS.

УДК 631.531.027.34:[631.524.01:633.854.78]

Васько В. О. Харківський національний аграрний університет ім. В. В. Докучаєва

**ВПЛИВ РАДІОАКТИВНИХ ВИПРОМІНЮВАНЬ ^{60}Co ТА ХІМІЧНОГО
МУТАГЕНА ДМС НА ПОРУШЕННЯ В МЕЙОЗІ В M_1 ТА ОТРИМАННЯ
МУТАЦІЙ ЛІНІЙ СОНЯШНИКУ (*HELIANTHUS ANNUUS* L.)**

Створення нових гібридів соняшнику як провідної олійної культури вимагає вихідного матеріалу, що характеризується високими показниками якості продукції та інших агрономічних властивостей. Одним з ефективних методів отримання такого матеріалу є хімічний і фізичний мутагенез. Метою досліджень є отримання мутантних форм соняшнику в M_3 зі зміненими морфологічними ознаками як вихідного матеріалу

для селекції. Вихідним матеріалом були дві інбредні лінії — закріплювачі стерильності соняшнику (Х1008Б, Х1002Б) і дві лінії — відновлювачі фертильності пилку (Х08–16В, ХІР1Г (Х201В) селекції Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН. Насіння ліній було оброблено гама-променями в дозах 120 і 150 Гр та диметилсульфатом (ДМС) в концентрації 0,01 і 0,05 %. Контролем слугувало необроблене насіння. Для встановлення впливу гама-променів на мейоз у клітинах M_1 ліній соняшнику використовували метафазно-анафазний метод. Аналіз частоти хромосомних перебудов показав, що гама-промені вплинули на структуру хромосом, порушивши хід мейозу в материнських клітинах пилку. Встановлено, що в порівнянні з ДМС гама-промені викликають більше порушень мейозу, те саме спостерігається і при підвищенні дози та концентрації мутагенів. У всіх чотирьох дослідних зразках, сім'янки яких були опромінені гама-променями, кількість дефектних клітин більше, ніж у зразках, оброблених ДМС.

УДК 633.854.797:631.524.7

Т. В. ЛЕУС, науч. сотруд.
Институт масличных культур НААН
e-mail: tatiana_leus@list.ru

НАСЛЕДОВАНИЕ БЛЕДНО-ЖЕЛТОЙ ОКРАСКИ ВЕНЧИКА ЦВЕТКА И ФОРМЫ ПОВЕРХНОСТИ ЛИСТА У САФЛОРА КРАСИЛЬНОГО (*CARTHAMUS TINCTORIUS* L.)

Изучено наследование бледно-желтой окраски венчика цветка и формы поверхности листа у сафлора красильного. Работа проводилась на материале коллекции Института масличных культур НААН. Родительские образцы имели следующие фенотипы: гладкий и курчавый лист; красная, оранжевая, желтая и бледно-желтая окраска венчика цветка. Показано, что признак бледно-желтой окраски венчика цветка контролируется 1 геном и наследуется по типу доминантного эпистаза. Признак курчавой формы поверхности листа наследуется по типу некумулятивной полимерии, для его проявления необходимо наличие обоих генов в состоянии рецессивной гомозиготы.

Ключевые слова: сафлор, наследование, скрещивание, окраска венчика цветка, форма поверхности листа, взаимодействие генов, эпистаз, полимерия.

Введение. Растение сафлор красильный (*Carthamus tinctorius* L.) семейства сложноцветных является одной из масличных культур, произрастающих в Азии, Америке, а также на территории Украины. Несмотря на давнюю историю его использования, он применяется не столь широко, как другие масличные культуры, например подсолнечник, и не столь хорошо изучен. В настоящее время основной упор в изучении сафлора делается на применение его как масличного растения и как сырья в медицине [1]. Ранее мы описывали наследование красной, оранжевой, желтой и белой окраски венчика цветка у сафлора красильного [2–6]. Бледно-желтая окраска была нами выделена в коллекции недавно. Хотя другими исследователями было выделено несколько желтых пигментов у сафлора [7], наследование данного типа окраски нигде не описывается. У образцов с желтой окраской венчика, как правило, можно заметить красный оттенок у основания цветка во время цветения. При увядании венчики таких цветков приобретают оранжевый оттенок. Однако у некоторых образцов указанный признак отсутствует. При увядании цветки этих растений выцветают, приобретая бледно-желтый оттенок.

Форма поверхности листа может быть гладкая или курчавая. Во втором случае лист имеет волнистый край. Данный признак не описан в литературе и обнаружен нами впервые.

Целью работы было изучение наследования признаков бледно-желтой окраски венчика цветка и формы поверхности листа у сафлора.

Материалы и методы. Исследование проводилось в 2014–2016 годах на базе Института масличных культур НААН Украины. В скрещиваниях участвовало 4 образца коллекции (табл. 1).

Таблица 1

Морфологические признаки образцов, участвовавших в скрещивании

Образец	Признак	
	окраска венчика цветка	форма поверхности листа
БПК2	красная	гладкая
Курчавый	оранжевая	курчавая
Салют	жёлтая	гладкая
Янтарь	бледно-желтая	гладкая

Сначала была произведена оценка исходного материала и отбор растений, обладающих контрастными морфологическими признаками. Отобранные растения изолировались и проходили несколько циклов самоопыления для получения гомозиготных линий. Для изучения наследования признаков мы использовали как данные, полученные при свободном опылении чистых линий, так и результаты скрещиваний. Для получения гибридов была разработана методика гибридизации [8–11]. Преимуществом нашей методики перед имеющимися является то, что она более щадяще действует на пестики материнских цветков, а растение можно использовать и как отцовское, и как материнское одновременно. Это расширяет возможности проведения генетического анализа.

Корзинка вскрывается за 1–2 дня до цветения лезвием или ножницами. После этого верхняя часть цветка вместе с пыльниками разрывается тонкой иглой. Когда все цветки в корзинке таким образом вскрыты, корзинка прополаскивается в стакане с водой. В результате пыльца оказывается либо смытой, либо гибнет из-за повышенного содержания влаги. Использование целлофановых изоляторов в течение 1–2 дней до вытягивания пестиков повышает их шансы к выживанию, а также улучшает стерилизацию.

Пыльцу собирают с распустившихся отцовских растений, накрытых индивидуальными изоляторами. Для сбора и хранения пыльцы используют пластиковые индивидуальные контейнеры с закручивающимися крышками. Для каждого образца берется отдельный контейнер. Сбор пыльцы производится мягкой кисточкой путем стряхивания в контейнер пыльцы с пестиков.

Опыление проводят несколько дней подряд с того времени, как начинают вытягиваться пестики. После начала опыления целлофановый

изоляторы не надевают, вместо него используют тканевый. Опыление проводят путем нанесения пыльцы на рыльца пестиков мягкой кисточкой. Перед первой процедурой опыления, после снятия целлофанового изолятора, следует дать время рыльцам просохнуть.

Полученные в результате гибридизации семена гибридов первого поколения на следующий год высаживают в питомнике, следя за тем, чтобы посадка была разреженной. Перед цветением растения накрывают индивидуальными изоляторами и вешают этикетки с обозначением гибрида. Успешность гибридизации подтверждается отличием полученных растений от материнской формы.

В случае использования для анализа гибридов от свободного опыления также отбирают и изолируют растения, отличающиеся от материнской формы по одному или нескольким морфологическим признакам.

Полученные гибриды F_1 описываются по всем материнским и отцовским признакам и фотографируются. После созревания семена вымачивают вручную.

На третий год высаживают семена F_2 , каждое потомство на отдельной делянке. Если семян много, их количество отбирают с учетом максимально возможной разницы по генам. Так, для дигибридного анализа необходимо получить не менее 80 потомков, для тригибридного — 320. При небольшом количестве семян высевают все.

Результаты и обсуждение. При изучении наследования бледно-желтой окраски венчика учитывались как данные скрещиваний, так и анализ родословной. Полученные из ВИРа образцы были высеяны в 2014 году, из них отобрали растения с бледно-желтой окраской венчика. Полученное от них в результате свободного опыления потомство в 2015 году расщеплялось на растения с желтой (1 шт.) и бледно-желтой (6 шт.) окраской венчика цветка. Семена с каждого растения были собраны и высеяны в 2016 году. При анализе потомства 2016 года наблюдалась следующая картина.

Потомство растения с желтой окраской венчика было единообразно и также имело желтую окраску венчика. В потомствах 4 из 6 растений с бледно-желтой окраской наблюдалось расщепление на желтые и бледно-желтые цветки. В потомстве № 155 это соотношение составляло 7 бледно-желтых к 2 желтым, в потомстве № 157 — 12 бледно-желтых к 2 желтым, в потомстве № 158 — 2 бледно-желтых к 2 желтым, в потомстве № 159 — 8 бледно-желтых к 3 желтым.

В скрещивании получены следующие данные (табл. 2).

У номера 51–55/2016 при скрещивании образца Янтарь с бледно-желтой окраской венчика цветка с образцом БПК2 с красной окраской во втором поколении наблюдалось расщепление по схеме 12:3:1 на растения с бледно-желтой, желтой и красной окраской венчика цветка соответственно. Это дигибридное скрещивание.

Таблица 2

Наследование бледно-желтой окраски венчика цветка сафлора

№ / год	Материнское растение	Отцовское растение	окраска F ₁	Окраска F ₂				Сум-ма	Модель расщепления	χ ²
				бледно-желтый	желтый	оранжевый	красный			
51–55 /2016	Янтарь (бледно-желтый)	БПК2 UE0900049 (красный)	бледно-желтый	103	26	–	6	135	12:3:1	0,75
58–59 /2016	Курчавый UE0900044 (оранжевый)	Янтарь (бледно-желтый)	бледно-желтый	306	81	17	2	406	48:12:3:1	3,51

$\chi_{20,05}^2(df=2) = 5,99$; $\chi_{20,05}^2(df=3) = 7,81$.

При скрещивании образца Курчавый с оранжевой окраской венчика цветка с образцом Янтарь с бледно-желтой окраской (58–59/2016) во втором поколении наблюдалось расщепление по схеме 48:12:3:1 на растения с бледно-желтой, желтой, оранжевой и красной окраской венчика. Тут мы наблюдаем тригибридное скрещивание.

Таким образом, можно сделать вывод, что данный признак контролируется 1 геном, который взаимодействует с другими по типу доминантного эпистаза.

Признаком курчавого листа в нашей коллекции обладает образец Курчавый. Образцы Салют и Янтарь в нашем исследовании имели гладкий лист. В таблице 3 представлены результаты скрещивания.

В скрещивании 211–213/2015 образец Курчавый с курчавым листом скрещивается с образцом Салют, имеющим гладкий лист. В первом поколении гибриды имели гладкую форму листа, во втором наблюдалось расщепление по схеме 1:15 на растения с курчавой и гладкой формой листа соответственно. Аналогичные данные получены в скрещивании 58–59/2015 в результате скрещивания образцов Курчавый и Янтарь. Данный признак наследуется по типу полимерии, за его проявление отвечают 2 гена. Для проявления признака курчавой формы поверхности листа необходимо, чтобы оба гена находились в рецессивном состоянии.

Таблица 3

Наследование признака курчавого листа у сафлора

№ /год	Комбинация скрещивания	фенотип потомков F ₁	Потомки F ₂		Модель расщепления	χ ²
			курчавый лист	гладкий лист		
211–213 /2015	Курчавый (курчавый лист) × Салют (гладкий лист)	гладкий лист	13	249	1:15	0,74
58–59 /2016	Курчавый (курчавый лист) × Янтарь (гладкий лист)	гладкий лист	17	393	1:15	3,10

$$\chi^2_{0,05}(df=1)=3,84.$$

Выводы.

1. Признак бледно-желтой окраски венчика цветка контролируется 1 геном, который взаимодействует с другими генами окраски венчика цветка по типу доминантного эпистаза.

2. Признак гладкой формы поверхности листа контролируется 2 генами, которые взаимодействуют по типу некумулятивной полимерии. Для проявления признака курчавой формы необходимо, чтобы оба гена находились в рецессивном состоянии.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Li Dajue, Hans-Henning Mündel. Safflower. *Carthamus tinctorius* L. Promoting the conversation and use of underutilized and neglected crops.7 / Li Dajue, Hans-Henning Mündel. — Rome: IPGRI, 1996. — 83 p.
2. Леус Т. В., Ведмедева Е. В. Наследование признака белой окраски цветков у некоторых образцов сафлора красильного / Т. В. Леус, Е. В. Ведмедева // Вісник Харківського національного аграрного університету. Сер. Біологія. — 2012. — Вип. 1, № 25. — С. 92–95.
3. Леус Т. В. Наследование окраски цветков у сафлора красильного / Т. В. Леус // Матеріали VIII Міжн. конф. молодих учених «Біологія: від молекули до біосфери» (3–6 грудня 2013 р.). — Харків, 2013. — С. 96–97.
4. Леус Т. В. Наследование четырех типов окраски цветков у сафлора красильного *Carthamus tinctorius* Linnaeus, 1753 / Т. В. Леус // XXI Межд. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов–2014»; секция «Биология» (7–11 апреля 2014 г.). — Москва, 2014. — С. 92–93.
5. Леус Т. В. Наследование желтой окраски у сафлора красильного / Т. В. Леус // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2015. — Т. 19, № 1. — С. 58–62.
6. Леус Т. В. Типы взаимодействия генов при наследовании окраски цветков у сафлора красильного / Т. В. Леус // Вестник СПбГУ. Сер. 3: Биология. — 2016. — Вып. 4. — С. 108–116.

7. Hartman A. Inheritance of corolla color in safflower (*Carthamus tinctorius* L.). / A. Hartman // MS Thesis, Univ California, Davis CA USA. — 1967. — 76 p.
8. Леус Т. В., Ведмедева Е. В. Усовершенствование методики кастрации цветков сафлора / Т. В. Леус, Е. В. Ведмедева // Сб. тезисов V Межд. науч.-практ. конф. молодых ученых «інноваційно-інвестиційний розвиток рослинницької галузі — стан та перспективи» (4–6 червня 2012 р.). — Харьков, 2012. — С. 51–52.
9. Леус Т. В., Ведмедева Е. В. Методика селекции сафлора / Т. В. Леус, Е. А. Ведмедева. — LAP LAMBERT Academic Publishing. — 2014. — 52 с.
10. Леус Т. В., Ведмедева Е. В. Способ скрещивания сафлора красильного методом смыва пыльцы / Т. В. Леус, Е. В. Ведмедева // Наук.-техн. бюл. Института олійних культур НААН. — 2013. — Вип. 19. — С. 13–17.
11. Пат. № 84640 від 25.10.2013 Спосіб схрещування сафлора красильного. Патент / Т. В. Леус, К. В. Ведмедева; Інститут олійних культур Національної академії аграрних наук України. — Заявка у 2013 05591; дата подання 29.04.2013; опубл. 25.10.2013, Бюл. № 20.

Получена 16.02.2017.

UDC 633.854.797:631.524.7

Leus T. V. Institute of oilseed crops of NAAS

INHERITANCE OF FLOWER LIGHT-YELLOW COLORING AND LEAF SHAPE OF SAFFLOWER (*CARTHAMUS TINCTORIUS* L.)

Inheritance of the light-yellow flower colour and leaf shape in safflower was studied. The work was provided on the material of the Institute of oilseed crops of NAAS collection. The parental samples had following phenotypes: smooth and curly leaf; red, orange, yellow and light-yellow flower colour. It was shown light-yellow flower colour was controlled by 1 gene and inherited as dominant epistasis. The curly leaf sign was inherited polygenically, the both genes in recessive gomosis were needed for its manifestation.

УДК 633.854.797:631.524.7

Леус Т. В. Інститут олійних культур НААН

УСПАДКОВУВАННЯ БЛІДО-ЖОВТОГО ЗАБАРВЛЕННЯ ВІНОЧКА КВІТКИ ТА ФОРМИ ПОВЕРХНІ ЛИСТА У САФЛОРА КРАСИЛЬНОГО (*CARTHAMUS TINCTORIUS* L.)

Вивчено успадковування блідо-жовтого забарвлення віночка квітки та форми поверхні листа у сафлора красильного. Робота проводилася на матеріалі колекції Інституту олійних культур НААН. Батьківські зраз-

ки мали такі фенотипи: рівний і кучерявий (пухирчастий) лист; червоне, оранжеве, жовте і блідо-жовте забарвлення віночка квітки. Виявлено, що ознака блідо-жовтого забарвлення віночка квітки успадковується за типом домінантного епістазу. Ознака кучерявої поверхні листа успадковується за типом некумулятивної полімерії, для її прояву необхідна наявність обох генів у стані рецесивної гомозиготи.

УДК 575:581.144.2:581.133.8:582.683.2

С. Г. ХАБЛАК, к. б. н., доц., заст. кер. наук.-досл. від.

Агропромхолдинг «Кернел»

e-mail: serhab211981@yandex.ua

ПОЛІМОРФІЗМ ОЗНАК КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) НЕУНН. НА РІЗНИХ ФОНАХ ЖИВЛЕННЯ

Оцінено ознаки кореневих систем у мутантних ліній Arabidopsis thaliana на різних фонах живлення. Досліджено їхню генотипову специфіку чутливості на елементи живлення. У рослин мутантних ліній, у яких порушено розвиток кореневої системи, виявлено поліморфізм за ознаками кореневого живлення і адаптації до стресів мінерального живлення.

Ключові слова: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh., коренева система, корінь, розгалуження коренів, мутантна лінія.

Вступ. Коренева система як частина цілісного рослинного організму знаходиться в тісному взаємозв'язку з надземними органами [1]. У життєдіяльності рослин їй належить важлива роль. Вона закріплює рослину у ґрунті, поглинає з нього воду і розчинені в ній речовини, синтезує найважливіші органічні сполуки [2]. У деяких рослин корені служать місцем відкладення запасних органічних речовин, а також органами вегетативного розмноження [3].

У багатьох видів і сортів культурних рослин добре вивчена їхня надземна частина за основними морфологічними ознаками та фізико-біохімічними показниками, в тій чи тій мірі пов'язаними з продуктивністю рослин. Однак коренева система менш досліджена як стосовно морфологічних, так і фізіологічних особливостей [4–6]. Питанням генетичного контролю розвитку кореневих систем та поглинанням і засвоюванням ними елементів живлення вчені приділяють недостатньо уваги. Проведення експериментів з генетики кореневих систем та їхнього мінерального живлення пов'язано з низкою об'єктивних методичних труднощів. Розвиток і характер успадкування кореневої системи істотно модифікується умовами зовнішнього середовища. Тому генетики і селекціонери відносять кореневу систему до досить важливої, але важко обліковуваної кількісної ознаки [7].

У результаті недостатніх даних про генетично детерміновані властивості вирощуваних сортів лише деяких культур (пшениця яра, ячмінь, кукурудза) виробництво щорічно недоотримує: від незбалансованості азоту, фосфору і калію в удобренні до 28 % врожаю зерна (середнє за 186 сортами); від невідповідності генетики сорту ґрунтовим умовам —

до 19 % врожаю (середнє за 118 сортами). Отже, тільки з цих причин недобирається мінімум 47 % продукції. При цьому слід врахувати, що через нереалізовані агроценозами комплексні енергетичні витрати собівартість отриманої продукції зростає [8].

З метою комплексного вивчення кореневої системи, генетичного контролю поглинання і засвоєння елементів живлення вчені рекомендують використовувати як об'єкт досліджень модельну рослину *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. [9]. Дослідження на модельних об'єктах є завжди випереджаючими. Вони дозволяють розробляти нові генетичні підходи, які у подальшому можуть бути використані і на інших об'єктах.

Галуження коренів вважається одним з важливих біологічних процесів у рослин, який значною мірою зумовлює їхню продуктивність.

Мета нашого дослідження полягала у вивченні співвідношення надземної маси і коренів у процесі формування врожаю у рослин мутантних ліній арабідопсиса, що розрізняються за будовою кореневої системи. Ці дослідження мають не тільки теоретичне, а й практичне значення. Вони дозволяють з'ясувати, в якому напрямі слід вести селекцію культурних рослин за ознаками використання добрив, адаптації до стресів мінерального живлення і удосконалювати їхню технологію вирощування.

Матеріали та методи. Матеріалом для досліджень служили рослини *A. thaliana* екотипу (раси) Columbia (Col-O) і мутантних ліній, у яких порушено розвиток кореневої системи. Насіння ліній були отримані з Ноттінгемського центру зразків арабідопсису (Nottingham Arabidopsis Stock Centre, UK). Загальна характеристика мутантних ліній арабідопсису, що використані у дослідженнях, наводиться нижче [10].

Short-root-1 (*shr-1*). Номер за каталогом NASC, ABRC — N6503, CS6503. Ген *SHORT-ROOT (SHR1)*. Продукт гена — транскрипційний фактор SHR1. Фенотип: коріння аномально коротке; не відбувається позовжній поділ клітин кореня; відсутній шар ендодерми; нульовий алель.

Scarecrow-1 (*scr-1*). Номер за каталогом NASC, ABRC — N8539, CS8539. Ген *SCARECROW1 (SCR1)*. Продукт гена — транскрипційний фактор SCR1. Фенотип: значно знижена довжина коренів; відсутній шар клітин кори між епідермісом та перициклом; нульовий алель.

Auxin resistant3–1 (*axr3–1*). Номер за каталогом NASC, ABRC — N57504, CS57504. Ген *AUXIN RESISTANT3/INDOLE-3-ACETIC ACID17 (AXR3/IAA17)*. Продукт гена — транскрипційний фактор AXR3/IAA17. Фенотип: знижена чутливість до ауксину; збільшене апікальне домінування; скручене листя; знижений ріст коренів і немає кореневих волосків.

Wooden leg-1 (*wol-1*). Номер за каталогом NASC, ABRC — N9817, CS9817. Ген *WOODEN LEG1 (WOL1)*. Продукт гена — мембранний рецептор гістидинкіназа WOL1. Фенотип: відсутній периклінальний поділ клітин в апікальній меристемі кореня; дефекти в зародку насінини в поділі клітин уперек позовжньої осі в ділянці зародкового корінця і в зоні нижньої частини гіпокотилля.

Superroot1–1 (sur1–1). Номер за каталогом NASC, ABRC — N8156, CS8156. Ген *SUPERROOT1 (SUR1)*. Продукт гена — фермент C-S-ліази. Фенотип: порушений метаболізм ауксину; короткий гіпокотиль; інгібування росту пагонів; додаткові кореневі меристеми на гіпокотилі і справжніх листках; надпроліферація бічних коренів.

Binding-1 (big-1). Ген *BINDING (BIG)*. Продукт гена — мембранний білок BIG. Фенотип: дефекти в розвитку бічного коріння.

Auxin resistant1–3 (axr1–3). Номер за каталогом NASC, ABRC — N3075, CS3075. Ген *AUXIN RESISTANT1 (AXR1)*. Продукт гена — убіквітин-активуючий фермент E₁. Фенотип: ауксин-стійкі; нерегулярне розеткове листя, як правило, згорнуте донизу; на коротких черешках; злегка зменшена висота рослин; збільшено число бічних пагонів (в 2 рази).

Transport inhibitor response1–1 (tir1–1). Номер за каталогом NASC, ABRC — N3798, CS3798. Ген *TRANSPORT INHIBITOR RESPONSE1 (TIR1)*. Продукт гена — рецептор ауксину TIR1. Фенотип: напівдомінантна мутація; дефіцит ауксин-регульованих процесів росту, включаючи знижене утворення бічних коренів і помірне зниження домінування верхівки.

G protein alpha subunit1–3 (gpa1–3). Номер за каталогом NASC, ABRC — N6533, CS6533. Ген *G PROTEIN ALPHA SUBUNIT1 (GPA1)*. Продукт гена — α -субодиниця гетеротримерних ГТФ-зв'язуючих білків (G-білки). Фенотип: зменшена маса кореневої системи у порівнянні з диким типом (менше бічних коренів); тупі стручки; знижене домінування верхівки щодо дикого типу.

Arabidopsis histidine kinase2–5 (ahk2–5). Ген *ARABIDOPSIS HISTIDINE KINASE2 (AHK2)*. Продукт гена — мембранний рецептор гістидинкіназа AHK2. Фенотип: знижена чутливість до цитокинінів; невелике розходження у вмісті хлорофілу в порівнянні з диким типом; раннє проростання в порівнянні з диким типом.

Ethylene response sensor1–2 (ers1–2). Номер за каталогом NASC, ABRC — N2360, CS2360. Ген *ETHYLENE RESPONSE SENSOR1 (ERS1)*. Продукт гена — мембранний рецептор гістидинкіназа ERS1. Фенотип: знижена чутливість до етилену; довге коріння.

Ethylene insensitive 2–1 (ein2–1). Номер за каталогом NASC, ABRC — N3071, CS3071. Ген *ETHYLENE INSENSITIVE 2 (EIN2)*. Продукт гена — мембранний ядерний білок EIN2. Фенотип: не чутливий до етилену; велика розетка.

Arabinogalactan protein1–2 (agb1–2). Номер за каталогом NASC, ABRC — N6536, CS6536. Ген *ARABINO GALACTAN PROTEIN1 (AGP1)*. Продукт гена — β -субодиниця гетеротримерних ГТФ-зв'язуючих білків. Фенотип: збільшена маса кореневої системи у порівнянні з диким типом; довгі бічні корені; широкі (тупі) стручки; кругле листя; збільшене домінування верхівки щодо дикого типу.

Aberrant lateral root formation4–1 (alf4–1). Ген *ABERRANT LATERAL ROOT FORMATION4 (ALF4)*. Продукт гена — транскрипційний фактор ALF4. Фенотип: дефекти в ініціації бічних коренів.

Short hypocotyl2–2 (shy2–2). Ген *SHORT HYPOCOTYL2/INDOLE-3-ACETIC ACID3 (SHY2/IAA3)*. Продукт гена — транскрипційний фактор SHY2/IAA3. Фенотип: збільшені сім'ядолі, короткий гіпокотиль; дорослі рослини з трохи загнутим догори листям, коротке коріння.

Non-phototrophic hypocotyl4–1 (nph4–1). Ген *NON-PHOTOTROPHIC HYPOCOTYL4/AUXIN RESPONSE FACTOR7 (NPH4/ARF7)*. Продукт гена — транскрипційний фактор NPH4/ARF7. Фенотип: утворюється менше бічних коренів у порівнянні з диким типом; при вирощуванні рослин вертикально в умовах низької освітленості орієнтація росту гіпокотіля порушується в порівнянні з диким типом.

Solitary-root-1/indole-3-acetic acid14 (slr-1). Ген *SOLITARY-ROOT1/INDOLE-3-ACETIC ACID14 (SLR1/IAA14)*. Продукт гена — транскрипційний фактор SLR1/IAA14. Фенотип: відсутні бічні корені.

Auxin resistant2–1/indole-3-acetic acid7 (axr2–1). Номер за каталогом NASC, ABRC — N3077, CS3077. Ген *AUXIN RESISTANT2/INDOLE-3-ACETIC ACID7 (AXR2/IAA7)*. Продукт гена — транскрипційний фактор AXR2/IAA7. Фенотип: темно-зелена рослина; розеткове листя маленьке, кругле, має короткі черешки; суцвіття вигнуті, скручені; не вистачає кореневих волосків; стійкі до ауксину, етилену і абсцизової кислоти.

Massugu1–2/indole-3-acetic acid19 (msg1–2). Ген *MASSUGU1/INDOLE-3-ACETIC ACID19 (MSG1/IAA19)*. Продукт гена — транскрипційний фактор MSG1/IAA19. Фенотип: ріст коріння значно знижений (приблизно на дві третини від дикого типу).

Iaa-alanine resistant2–1/indole-3-acetic acid28 (iar2–1). Ген *IAA-ALANINE RESISTANT2/INDOLE-3-ACETIC ACID28 (IAR2/IAA28)*. Продукт гена — транскрипційний фактор IAR2/IAA28. Фенотип: утворюється менше бічних коренів у порівнянні з диким типом.

Cobra-1 (cob-1). Номер за каталогом NASC, ABRC — N8541, CS8541. Ген *COBRA1 (COB1)*. Продукт гена — білок GPI. Фенотип: збільшений діаметр коренів через збільшення ширини і зниження довжини клітин.

Lion's tail-1 (lit-1). Ген *LION'S TAIL1 (LIT1)*. Продукт гена — каталітична субодиниця целюлозосинтази. Фенотип: дефекти у мультимерному комплексі ферментів розетки; знижена кількість мікрофібрил целюлози в клітинній стінці.

Saber1–1 (sab1–1). Ген *SABER1 (SAB1)*. Продукт гена — білок, який блокує дію етилену. Фенотип: викликає аномальне розширення клітин кореня.

Рослини вирощували в асептичній пробірочній культурі на агаризованому живильному середовищі Кнопа, збагаченому мікроелементами [11]. Поживну суміш розливали в хімічні пробірки розміром 14x120 мм і закривали щільними ватяними пробками.

Насіння до висівання готували методом яровизації протягом 5 діб при температурі 4–6 °С і подальшого однодобового пророщування при кімнатній температурі. Пробірки для запобігання від нагрівання і потрапляння світла на коріння обгортали двома шарами паперу. Рослини культивували при температурі 18–20 °С, освітленість цілодобова в межах 4000–7000 лк.

При проведенні спостережень за рослинами керувалися загально-прийнятими методиками вегетаційних і порівняльно-морфологічних досліджень [12]. Співвідношення маси надземної частини і коренів у рослин характеризували коефіцієнтом продуктивності, який показує інтенсивність роботи кореневої системи [4]. Коефіцієнт продуктивності (К) — відношення маси надземної частини рослини до маси коренів — оцінюється нами у фазу дозрівання насіння. Чим вищий цей коефіцієнт, тим більша надземна маса створюється корінням і, навпаки, чим нижчий даний коефіцієнт, тим менша надземна маса виробляється корінням.

Дослідження з вивчення дії нестачі основних макроелементів (N, P₂O₅ і K₂O) на врожайність мутантних ліній проводили у вегетаційному досліді на різних рівнях забезпеченості елементами живлення. Схема досліді складалася з 5 варіантів (дози д. р. мг/л поживної суміші): 1) N₄₇P₃₈K₈₀ (фон — контроль); 2) фон + N₄₇P₃₈; 3) фон + N₄₇K₈₀; 4) фон + P₃₈K₈₀; 5) фон + N₄₇P₃₈K₈₀.

Обсяг вибірки у раси Col-0 і досліджуваних мутантних ліній становив по 30 рослин. Математичний аналіз результатів досліджень проводили дисперсійним методом [12; 13].

Результати та обговорення. Результати досліджень у порівнянні середніх значень співвідношення між масою надземної частини рослин і масою коренів вихідної раси Col-0 та мутантних ліній з порушеною будовою кореневої системи узагальнені в таблиці 1. За її даними можна сказати, що у рослин мутантних ліній коефіцієнт продуктивності неоднаковий. Співвідношення між масою надземної частини і масою коренів коливається у великому інтервалі (від 0,5 до 6,3). Розмах варіювання ознаки становить 5,8.

Достовірне перевищення коефіцієнта продуктивності стосовно контролю (Col-0) виявлено у 14 мутантних ліній: *shr-1*, *scr-1*, *axr3-1*, *wol-1*, *slr-1*, *alf4-1*, *gpa1-3*, *shy2-2*, *msg1-2*, *axr1-3*, *tir1-1*, *big-1*, *iar2-1* і *nph4-1*. Всі вони мають зменшений порядок галуження коренів. Особливістю рослин даних мутантних ліній є те, що їхня надземна маса у багато разів перевищує підземну частину, корені.

У мутантних ліній *shr-1*, *scr-1*, *axr3-1* і *wol-1* коефіцієнт продуктивності перевищує контроль на 30,0–40,0 %, у мутантних ліній *shy2-2*, *msg1-2*, *axr1-3*, *tir1-1*, *big-1*, *iar2-1* і *nph4-1* — 1–50,0–60,0 %, а у мутантних ліній *slr-1*, *alf4-1* і *gpa1-3* — 140,0–530,0 %. Максимальний коефіцієнт продуктивності показана лінія *slr-1* — 6,3.

Таблиця 1

Співвідношення між масою надземної частини рослин та масою коренів у раси Col-0 і мутантних ліній, у яких порушено розвиток кореневої системи, у фазу дозрівання насіння (середня маса сирої маси в мг з 1 рослини)

Раса, мутант-на лінія	Біологічний урожай, мг	Маса надземної частини рослини, мг	Маса коренів		Коефіцієнт продуктивності
			мг	% від біологічного врожаю	
Col-0	724,1±0,1	353,7±0,1	370,4±0,2	51,2	1,0
axr3-1	498,5±0,3	289,6±0,1	208,9±0,2	41,9	1,4
shr-1	486,9±0,1	283,1±0,4	203,8±0,3	41,9	1,4
scr-1	513,8±0,4	301,4±0,2	212,4±0,1	41,3	1,4
wol-1	497,3±0,2	284,3±0,3	213,0±0,1	42,8	1,3
slr-1	358,5±0,2	309,3±0,2	49,2±0,3	13,7	6,3
alf4-1	367,6±0,1	312,7±0,2	54,9±0,2	14,9	5,7
gpa1-3	486,8±0,2	343,4±0,1	143,4±0,1	29,5	2,4
shy2-2	534,2±0,2	319,8±0,1	214,4±0,2	40,1	1,5
msg1-2	534,6±0,3	323,5±0,2	211,1±0,1	39,5	1,5
axr1-3	521,6±0,2	320,1±0,1	201,5±0,1	38,6	1,6
tir1-1	519,8±0,2	309,7±0,2	210,1±0,2	40,4	1,5
big-1	531,9±0,1	321,2±0,1	210,7±0,4	39,6	1,5
iar2-1	534,0±0,2	324,9±0,1	209,1±0,2	39,2	1,6
nph4-1	529,4±0,3	323,6±0,1	205,8±0,1	38,9	1,6
sur1-1	693,5±0,2	240,4±0,3	453,1±0,2	65,3	0,5
axr2-1	701,4±0,1	240,9±0,4	460,5±0,1	65,7	0,5
agb1-2	672,7±0,1	210,3±0,2	462,4±0,1	68,7	0,5
ahk2-5	678,0±0,2	215,5±0,2	462,5±0,2	68,2	0,5
ers1-2	702,8±0,1	221,2±0,3	481,6±0,3	68,5	0,5
ein2-1	668,2±0,3	219,4±0,1	448,8±0,2	67,2	0,5
cob-1	517,8±0,2	219,4±0,2	298,4±0,1	57,6	0,7
lit-1	505,6±0,2	216,4±0,1	289,2±0,2	57,2	0,7
sab1-1	515,9±0,1	214,8±0,2	301,1±0,2	58,4	0,7
HIP ₀₅	8,9	4,1	4,4	0,5	0,1

Рослини 11 мутантних ліній — *shr-1*, *scr-1*, *axr3-1*, *wol-1*, *shy2-2*, *msg1-2*, *axr1-3*, *tir1-1*, *big-1*, *iar2-1* і *nph4-1* мають близькі показники із співвідношення надземної маси і коренів. Коефіцієнт продуктивності у них коливається в одному інтервалі — від 1,3 до 1,6. Відсоток маси коренів від загальної маси рослини становить 38,6– 42,8 %. У рослин мутантних ліній *shr-1*, *scr-1*, *axr3-1* і *wol-1* утворюється мичкувата коренева система, яка складається з додаткових і бічних коренів різних порядків галуження.

Мичкувата система коренів зазвичай властива однодольним видам. Для рослин мутантних ліній *shy2-2*, *msg1-2*, *axr1-3*, *tir1-1*, *big-1*, *iar2-1* і *nph4-1*, незважаючи на зменшену кількість бічних коренів різних порядків галуження, не характерна зміна типу кореневої системи. У цих

мутантних ліній, як і у дикого типу Col-0, формується змішана коренева система з головного та додаткового коріння.

Високу інтенсивність кореневої системи показала мутантна лінія *gra1-3*. У рослин лінії *gra1-3* розвивається стрижнева коренева система, у якій виділяється головний корінь, де формуються бічні корені різних порядків галуження. Відсоток маси коренів від загальної маси рослини у них становить 29,5 %, а коефіцієнт продуктивності — 2,4. Стрижнева система коренів, як правило, характерна для дводольних рослин.

Припускають, що коріння дводольних характеризуються кращою пристосованістю до несприятливих умов середовища в порівнянні з корінням однодольних рослин. Цим, мабуть, пояснюється їхня підвищена здатність до безперервного росту у поживних середовищах, у порівнянні з однодольними рослинами [1].

Особливо високу продуктивність кореневої системи мають рослини мутантних ліній *slr-1* і *alf4-1*. Вони мають відносно невелику масу коренів, а коефіцієнт продуктивності — найвищий. Відсоток маси коренів у загальній масі рослини у них становить відповідно 13,7 і 14,9 %, тоді як коефіцієнт продуктивності — 6,3 і 5,7. Це й зрозуміло, якщо зважити на те, що у рослин ліній *slr-1* і *alf4-1* утворюється тільки головний корінь, який зазвичай не формує бічних коренів. У таких випадках поняття «корінь» і «коренева система» збігаються. У цьому зв'язку у рослин *slr-1* і *alf4-1* коренева система працює з більшою інтенсивністю, ніж у інших мутантних ліній.

Як правило, така особливість характерна для високоврожайних зернових культур, у яких надземна маса у багато разів перевищує підземну частину рослини. У той же час культурні види рослин дуже вибагливі до умов вирощування. Зазвичай селекція, спрямована на створення інтенсивних сортів і гібридів, значно послаблює пристосувальні функції рослин, вироблених ними в процесі еволюції.

Достовірно зниження коефіцієнта продуктивності в порівнянні з вихідною расою Col-0 виявлено у 9 мутантних ліній: *sur1-1*, *axr2-1*, *agp1-2*, *ahk2-5*, *ers1-2*, *ein2-1*, *cob-1*, *lit-1* і *sab1-1*. З них рослини ліній *sur1-1*, *axr2-1*, *agp1-2*, *ahk2-5*, *ers1-2* і *ein2-1* характеризуються підвищеним ступенем галуження коренів. Важливою їхньою властивістю є те, що у них підземна маса у багато разів перевищує надземну частину. У рослин мутантних ліній *cob-1*, *lit-1* і *sab1-1* зменшується цей показник на 30, а у рослин ліній *sur1-1*, *axr2-1*, *agp1-2*, *ahk2-5*, *ers1-2* і *ein2-1* — 50 %. Мінімальний коефіцієнт продуктивності мають мутантні лінії *sur1-1*, *axr2-1*, *agp1-2*, *ahk2-5*, *ers1-2* і *ein2-1* — 0,5.

Рослини ліній *cob-1*, *lit-1* і *sab1-1* характеризуються однаковим коефіцієнтом продуктивності. Співвідношення надземної маси і коренів у них невисоке і дорівнює 0,7. Відсоток маси коренів від загальної маси рослини варіює в межах від 57,2 до 58,4 %. Суттєвою особливістю кореневих систем цих мутантних ліній є формування у них нетипових коренів у вигляді корневих шишок, які фактично є потовщеними бічними та

додатковими коренями. Видозміна коренів у рослин *cob-1*, *lit-1* і *sab1-1* пов'язана з порушенням росту клітин епіблеми, первинної кори і центрального циліндра в радіальному напрямку.

Зазначений факт цікавий тим, що зазвичай від кількості вмісту та ступеня співвідношення кори в структурі кореня змінюється поглинальна дія коренів і кореневих систем рослин. Чим більший обсяг кори в корені, тим краще відбувається процес поглинання речовин і води корінням і кореневими системами [1].

Більш низьким співвідношенням маси надземної частини і коренів вирізняються мутантні лінії *sur1-1*, *axr2-1*, *agp1-2*, *ahk2-5*, *ers1-2* і *ein2-1*. У них велика маса коренів, тоді як коефіцієнт продуктивності — найнижчий. Відсоток маси коренів від загальної маси рослини у них змінюється в межах 65,3–68,7 %. Коефіцієнт продуктивності становить 0,5. Коренева система у даних ліній працює з меншою інтенсивністю в порівнянні з іншими мутантними лініями. Це пояснюється тим, що у рослин зазначених ліній розвивається потужна коренева система, здатна сильно галузитися і глибоко проникати в ґрунт.

Зазвичай у рослин така коренева система характеризується підвищеною життєздатністю і кращою пристосованістю до умов середовища у порівнянні з високоврожайними польовими культурами, у яких надземна маса у багато разів перевищує підземну частину. Адже не дарма бур'янисті рослини і степова польова рослинність за масою мають більш велику кореневу систему, ніж польові зернові культури. Це робить їх більш стійкими у конкуренції з культурними рослинами.

Зрозуміло, що пояснити рівень продуктивності тієї чи іншої мутантної лінії у *A. thaliana* тільки характером розвитку коренів неможливо. У зв'язку з цим особливо слід зупинитися на результатах порівняльного вивчення впливу основних елементів живлення (N , P_2O_5 і K_2O) на врожай мутантних ліній, що порушують будову кореневої системи при різних рівнях мінеральної забезпеченості (табл. 2).

Як показали наші дослідження, на контролі $N_{47}P_{38}K_{80}$, де в живильній суміші була половина концентрації основних елементів живлення, і на 3 варіантах досліду — фон + $N_{47}P_{38}$, фон + $N_{47}K_{80}$ і фон + $P_{38}K_{80}$ з різним поєднанням додаткової кількості азоту, фосфору і калію, досліджувані мутантні лінії розташовувалися за середнім врожаєм насіння з 1 рослини в такій послідовності: *ers1-2*, *agp1-2*, *axr2-1*, *ahk2-5*, *sur1-1*, *ein2-1* > *sab1-1*, *cob-1*, *lit-1* > Col-0 > *tir1-1*, *shy2-2*, *big-1*, *iar2-1*, *msg1-2*, *axr1-3*, *nph4-1* > *axr3-1*, *scr-1*, *wol-1*, *shr-1* > *gpa1-3*, *alf4-1*, *slr-1*.

Рослини ліній *ers1-2*, *ahk2-5*, *agp1-2*, *axr2-1*, *sur1-1*, *ein2-1*, *sab1-1*, *cob-1* і *lit-1* мали більший врожай насіння, ніж вихідна раса Col-0. У них врожай насіння перевищував контроль (Col-0) на варіанті досліду $N_{47}P_{38}K_{80}$ (фон) в середньому на 18,7–39,0 %, на варіанті досліду фон + $N_{47}P_{38}$ — 17,4–37,7 %, на варіанті досліду фон + $N_{47}K_{80}$ — 16,8–38,6 %, а на варіанті досліду фон + $P_{38}K_{80}$ — 18,5–39,6 %. Характерною особливістю

цих мутантних ліній є низьке співвідношення між масою надземної частини рослин і масою коренів. Найбільший врожай насіння мали лінії *ahk2-5* і *axr2-1* на варіанті досліді фон + $N_{47}P_{38}$.

Таблиця 2

Вплив елементів живлення (N , P_2O_5 і K_2O) на врожай раси Col-0 і мутантних ліній, що порушують будову кореневої системи

Мутантна лінія	Середній врожай насіння з 1 рослини, мг				
	Варіант живлення				
	$N_{47}P_{38}K_{80}$ (фон — контроль)	фон + $N_{47}P_{38}$	фон + $N_{47}K_{80}$	фон + $P_{38}K_{80}$	фон + $N_{47}P_{38}K_{80}$
Col-0	18,2	18,3	18,4	18,2	20,5
axr3-1	13,3	13,2	13,3	13,2	24,1
shr-1	12,6	12,4	12,3	12,7	24,2
scr-1	13,2	13,3	13,2	13,2	23,6
wol-1	13,2	13,2	12,8	12,5	23,6
slr-1	10,5	10,4	10,3	10,5	23,5
alf4-1	10,5	10,4	10,6	10,5	23,4
gpa1-3	10,6	10,3	10,3	10,4	23,3
shy2-2	16,0	16,3	16,2	16,3	26,4
msg1-2	15,6	15,5	15,5	15,5	26,3
axr1-3	15,3	15,4	15,3	15,5	27,3
tir1-1	16,3	16,2	15,7	17,3	26,3
big-1	15,7	15,5	15,5	15,4	26,2
iar2-1	15,7	15,3	15,3	15,4	27,3
nph4-1	15,3	15,2	15,2	15,3	27,2
sur1-1	24,6	24,4	24,5	24,6	15,3
axr2-1	25,3	25,2	25,4	25,3	15,3
agb1-2	25,3	25,1	25,3	25,2	14,7
ahk2-5	25,2	25,2	25,5	25,4	14,6
ers1-2	25,3	25,2	25,3	25,0	14,7
ein2-1	24,5	24,4	24,3	24,6	15,5
cob-1	22,2	22,4	22,3	21,8	18,3
lit-1	21,6	21,5	21,5	21,6	18,2
sab1-1	22,2	22,3	22,3	22,3	17,6
HIP ₀₅ , мг	0,5	0,5	0,5	0,8	0,5

Для рослин ліній *shy2-2*, *tir1-1*, *msg1-2*, *big-1*, *iar2-1/iaa28*, *nph4-1/arf7*, *axr1-3*, *scr-1*, *wol-1*, *axr3-1*, *shr-1*, *gpa1-3*, *alf4-1* і *slr-1* був характерний менший врожай насіння у порівнянні з диким типом Col-0. У цих рослин зменшення врожаю насіння стосовно контролю відбувалося на варіанті досліді $N_{47}P_{38}K_{80}$ (фон) в середньому на 10,4–42,3 %, на варіанті досліді фон + $N_{47}P_{38}$ — 10,9–43,2 %, на варіанті досліді фон + $N_{47}K_{80}$ — 12,0–44,0 %, тоді як на варіанті досліді фон + $P_{38}K_{80}$ — 4,9–42,3 %. Важливою властивістю даних мутантних ліній є високе співвідношення між масою надземної частини рослин і масою коренів. Найменший врожай насіння мали лінії *slr-1* і *gpa1-3* на варіанті досліді фон + $N_{47}K_{80}$.

При одночасному додаванні в живильну суміш додаткової кількості всіх трьох основних макроелементів на варіанті досліду фон + N₄₇P₃₈K₈₀ від дії азоту, фосфору і калію порядок розташування мутантних ліній за врожаєм насіння з 1 рослини ставав наступним: *iar2-1*, *axr1-3*, *nph4-1*, *shy2-2*, *tir1-1*, *msg1-2*, *big-1* > *shr-1*, *axr3-1*, *wol-1*, *scr-1*, *slr-1*, *alf4-1*, *gpa1-3* > Col-0 > *cob-1*, *lit-1*, *sab1-1* > *ein2-1*, *sur1-1*, *axr2-1*, *agp1-2*, *ers1-2*, *ahk2-5*.

У цьому випадку у мутантних ліній *shy2-2*, *tir1-1*, *msg1-2*, *big-1*, *iar2-1*, *nph4-1*, *axr1-3*, *scr-1*, *wol-1*, *axr3-1*, *shr-1*, *gpa1-3*, *alf4-1* і *slr-1* врожай насіння був на 13,7–33,2 % вищий, ніж на контролі (Col-0). Виняток становили лінії *ers1-2*, *ahk2-5*, *agp1-2*, *axr2-1*, *sur1-1*, *ein2-1*, *sab1-1*, *cob-1* і *lit-1*, у яких вихід насіння був на 10,7–28,8 % нижчий у порівнянні з екотипом Col-0. Максимальний врожай насіння був характерний для мутантних ліній *iar2-1* і *axr3-1*, тоді як мінімальний — для мутантної лінії *ahk2-5*.

Отже, отримані результати досліду свідчать про те, що досліджувані мутантні лінії показують неоднакову реакцію за врожаєм насіння на рівень живлення, а значить розрізняються між собою за ознаками мінерального живлення. Це свідчить, що культурні рослини містять велику різноманітність генів, які контролюють здатність рослини ефективно поглинати і засвоювати мінеральні речовини з ґрунту і добрив. Використовуючи ефективні прийоми селекції та відповідні методики відбору, можна на основі прихованого в культурних формах і дикорослих їхніх родичів поліморфізму за ознаками мінерального живлення створити набір ліній, найбільш раціонально поглинаючих і трансформуючих у продукцію елементи живлення. Ці лінії будуть цінним матеріалом для селекції агрохімічно ефективних сортів і гібридів культурних рослин.

У зв'язку з цим в залежності від характеру реакції досліджуваних мутантних ліній за врожаєм насіння на рівень живлення їх можна поділити на дві групи. До першої групи відносяться мутантні лінії, які в умовах високої забезпеченості елементами живлення здатні ефективно поглинати і використовувати необхідні речовини для свого росту і розвитку. Такими мутантними лініями є *axr1-3*, *nph4-1*, *iar2-1*, *big-1*, *msg1-2*, *tir1-1*, *shy2-2*, *shr-1*, *axr3-1*, *wol-1*, *scr-1*, *gpa1-3*, *slr-1* і *alf4-1*. Вони характеризуються низькою відносною масою коренів, але високим коефіцієнтом продуктивності кореневої системи. У таких рослин надземна маса у багато разів перевищує підземну частину.

До другої групи входять лінії, які в умовах недостатньої забезпеченості живильної суміші елементами живлення можуть найбільш раціонально поглинати і використовувати з неї необхідні речовини для процесів свого розвитку. До них відносяться мутантні лінії *ers1-2*, *ahk2-5*, *agp1-2*, *axr2-1*, *sur1-1*, *ein2-1*, *sab1-1*, *cob-1* і *lit-1*. Їм притаманна висока відносна маса коріння, але низький коефіцієнт інтенсивності роботи кореневої системи. У цих рослин підземна частина значно перевищує надземну масу.

Наші результати добре узгоджуються з наявними літературними даними про те, що істотна нестача одного з елементів живлення у ґрунтовому розчині особливо чітко диференціює сорти за здатністю забезпечувати найбільший синтез органічної речовини і відносно до інших факторів повітряного і кореневого живлення, а найбільша продуктивність кожної із форм досягається тільки при відповідному співвідношенні доступного азоту, фосфору і калію, властивого природі сорту [8].

Екстраполяція отриманих даних з ознак кореневої системи у *A. thaliana* на різних фонах живлення на об'єкти, які мають практичне значення, переконує нас у тому, що селекція культурних рослин на чутливість до добрив має вестися у двох напрямках:

1) створення інтенсивних сортів і гібридів, найбільш раціонально поглинаючих та трансформуючих у продукцію елементи живлення, для вирощування їх на високих фонах живлення;

2) отримання екологічно стабільних (напівінтенсивних) сортів і гібридів з високою адаптацією до несприятливих факторів середовища, що здатні ефективно поглинати та утилізувати речовини в екстремальних умовах існування.

Інтенсивні сорти та гібриди дадуть можливість використовувати з високим ефектом основні фактори інтенсифікації (добрива, зрошення, пестициди і так далі), а екологічно стабільні сорти та гібриди забезпечать постійний врожай на низьких агрофонах вирощування з невисоким рівнем доступних елементів живлення в ґрунті.

Отримані результати цілком підтверджуються даними про те, що за генетичним потенціалом та вимогами до умов вирощування сорти озимої пшениці поділяються на інтенсивні, напівінтенсивні та універсальні. Інтенсивні сорти потребують високого агрофону, дотримання всіх елементів технології вирощування. Сорти напівінтенсивного типу найбільш адаптовані до несприятливих умов довкілля. Їх можна сіяти по гірших попередниках. Універсальні сорти можуть дати добрий урожай як на високих, так і на низьких агрофонах [14].

Однак селекція озимої пшениці у цьому напрямі розвивається емпірично: у програмах немає завдання цілеспрямовано оцінити селекційний матеріал з погляду чутливості до мінеральних добрив. Селекціонер, не володіючи вичерпними відомостями про фізіологічні особливості кореневого живлення вихідних форм рослин при схрещуванні, не ставить цілеспрямованого завдання створити сорти і гібриди із бажаними властивостями мінерального живлення [8].

Успіхи у створенні сортів озимої пшениці інтенсивного, напівінтенсивного та універсального типів є результатом селекції на короткостеблові форми, що викликало зміни окремих систем у структурі поглинання і метаболізму елементів живлення в рослинному організмі [15].

Є досить велика кількість робіт з питання неоднакової реакції різних сортів культурних рослин на добрива, в яких виявлені істотні відмінності

між сортами і гібридами сільськогосподарських культур у їхній реакції на мінеральні добрива. Однак, на жаль, більшість з них мало наближають нас до пізнання основ генетики мінерального живлення сортів культурних рослин, використання отриманих результатів у селекції для створення сортів і гібридів із заданими властивостями мінерального живлення. Багато в чому ці дослідження не привели до істотних висновків для селекції, не дозволили виділити для селекційної роботи форми з високою реакцією на кореневе живлення, а лише обмежилися фактом існування неоднакової чутливості різних сортів на добрива.

Проте важливо відзначити недавні успіхи у створенні компаніїю «Евраліс Семенс» (Франція) за селекційною програмою Roots Power™ перших гібридів кукурудзи з більш потужною кореневою системою (ЕС Сенсор (ФАО 370) та ін.). Нові гібриди мають найдовшу первинну кореневу систему, найбільш розгалужену і вторинну систему, найширшу величину кута розгалуження коріння, найкращий компенсаційний ефект, що забезпечує значну стійкість до посухи та вилягання, стабільність результатів урожайності. Створення «глибококорених» (deeprooted) рослин вважається важливою стратегією для удосконалення процесу отримання рослиною води і досягнення стабільності врожаю [5].

Висновки. 1. У рослин мутантних ліній, у яких порушена будова кореневої системи, виявлена наявність поліморфізму за ознаками кореневого живлення і адаптації до стресів мінерального живлення. За оцінкою відповідної їхньої реакції на рівень мінерального живлення виділились лінії (*ers1–2*, *ahk2–5*, *agp1–2*, *axr2–1/iaa7*, *sur1–1*, *ein2–1*, *sab1–1*, *cob1–1* і *lit1–1*), що володіють високою адаптацією до низького вмісту в живильній суміші поживних елементів, і лінії (*axr1–3*, *nph4–1/arf7*, *iar2–1/iaa28*, *big1*, *msg1–2/iaa19*, *tir1–1*, *shy2–2/iaa3*, *shr1–1*, *axr3–1/iaa17*, *wol1–1*, *scr1–1*, *gpa1–3*, *slr1–1/iaa14* і *alf4–1*), які ефективно поглинають і використовують поживні речовини із суміші з високим вмістом елементів живлення.

2. Наявність поліморфізму у мутантних ліній *A. thaliana* з порушеним розвитком кореневої системи на чутливість до вмісту елементів живлення свідчить про те, що можна вести спрямовану селекцію сортів і гібридів за зміною рівня ознак, пов'язаних з ефективним використанням рослинами поживних речовин з ґрунту і добрив.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Корневые системы и продуктивность сельскохозяйственных растений / Н. Г. Городний, А. С. Устименко, П. В. Данильчук [и др.]. — Урожай, 1975. — 368 с.
2. Plant roots. The hidden half / A. Eshel, T. Beeckman (Eds.). — CRC Press, NY, USA, 2013. — 450 p.
3. Satbhai S. Underground tuning: quantitative regulation of root growth / S. Satbhai, D. Ristova, W. Busch // J. Exp. Bot. — 2015. — Vol. 66, No. 4. — P. 1099–1112.
4. Станков Н. З. Корневая система полевых культур / Н. З. Станков. — М. : Колос, 1964. — 289 с.

5. Волкова Н. Е. Роль кореневої системи в посухотолерантності кукурудзи: анатомічні, фізіологічні, молекулярно-генетичні аспекти (огляд) / Н. Е. Волкова, Г. І. Сліщук // Вісник УТГіС. — 2016. — Т. 14, № 2. — С. 245–253.
6. Єфіменко Т. С. Генетичний контроль формування архітектури кореневої системи рослин та її зв'язок із зимостійкістю / Т. С. Єфіменко, Т. К. Терновська // Наукові записки. — 2015. — Т. 171. — С. 10–17.
7. Гамзикова О. И. Генетика признаков пшеницы на фонах питания / О. И. Гамзикова, Н. А. Калашник. — Новосибирск : Наука, 1988. — 128 с.
8. Климашевский Э. Л. Генетический аспект минерального питания растений / Э. Л. Климашевский. — М. : Агропромиздат, 1991. — 415.
9. Doddema H. Uptake of nitrate by mutants of *Arabidopsis thaliana*, disturbed in uptake or reduction of nitrate / H. Doddema, J. J. Hofstra, W. J. Feenstra // Physiologia Plantarum. — 1978. — Vol. 43, № 4. — P. 343–350.
10. Seed List. The Nottingham Arabidopsis Stock Centre. — Nottingham : The University of Nottingham, 1994. — 147 p.
11. Квитко К. В. Асептическая культура *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. и перспективы ее использования в ботанических исследованиях / К. В. Квитко // Вестник Ленинградского университета. — 1960. — Т. 3. — С. 47–56.
12. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б. А. Доспехов. — М. : Агропромиздат, 1985. — 351 с.
13. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.
14. Ковтун В. И. Модели сортов озимой пшеницы разной интенсивности для засушливых условий юга России / В. И. Ковтун, Л. Н. Ковтун // Вестник ОрелГАУ. — 2010. — № 6 (27). — С. 119–122.
15. Литвиненко Н. А. Сортовая политика по озимой пшенице / Н. А. Литвиненко // Зерно. — 2012. — № 4 (72). — С. 38–44.

Надійшла 29.03.2017.

UDC 575:581.144.2:581.133.8:582.683.2

Hablak S. G. Agricultural company «Kernel»

ROOT SYSTEM TRAITS POLYMORPHISM OF THE *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH. ON DIFFERENT NUTRITION GROUNDS

The traits of root systems in mutant lines of *Arabidopsis thaliana* on different nutrition backgrounds were estimated. Their genotypic specificity of sensitivity to elements of nutrition is investigated. The plants have mutant lines in which the development of the root system has been disrupted, the presence of polymorphism on the grounds of root nutrition and adaptation to the stresses of mineral nutrition.

УДК 575:581.144.2:581.133.8:582.683.2

Хаблак С. Г. Агропромхолдинг «Кернел»

ПОЛИМОРФИЗМ ПРИЗНАКОВ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) НЕУНН. НА РАЗНЫХ ФОНАХ ПИТАНИЯ

Проведена оценка признаков корневых систем у мутантных линий *Arabidopsis thaliana* на разных фонах питания. Исследована генотипическая специфика их чувствительности на элементы питания. Отмечено у растений мутантных линий, у которых нарушено развитие корневой системы, наличие полиморфизма по признакам корневого питания и адаптации к стрессам минерального питания.

УДК 634.8:581.167:631.532

О. М. КАРАСТАН, наук. співроб.,

Н. А. МУЛЮКІНА, д. с.-г. н., зав. від.,

О. С. ПАПІНА, мол. наук. співроб.

ННЦ «Інститут виноградарства і виноробства ім. В. Є. Таїрова»

e-mail: olga_tashoglo@ukr.net

МІКРОСАТЕЛІТНІ ПРОФІЛІ СОРТІВ ТА ФОРМ ВИНОГРАДУ (*VITIS L.*) АМПЕЛОГРАФІЧНОЇ КОЛЕКЦІЇ ННЦ «ІВІВ ім. В. Є. ТАЇРОВА»

Визначено алельний склад мікросателітних локусів ДНК (VVS2, ZAG62, VVMD7, VVMD27, VVMD5, VVMD25, VVMD28, ZAG79, VVMD32) для 80 сортів та форм винограду ампелографічної колекції ННЦ «ІВІВ ім. В. Є. Таїрова».

Ключові слова: мікросателітний локус, алель, виноград, сорт.

Вступ. За різними оцінками [1–3] у світі нараховують від 10 до 16 тисяч найменувань сортів винограду, серед яких лише 5–6 тисяч є сортами власними [4].

Тривалий історичний період культивування винограду, його міграція по різних континентах та мовні особливості населення цих регіонів зумовили відмінності у найменуваннях вирощуваного матеріалу та існування великої кількості синонімів та омонімів таких назв [4–6].

Чітка ідентифікація сортозразків є базовою вимогою для раціонального керування та використання зародкової плазми, тому виявлення випадків синонімії, омонімії, верифікація сортів із невідомими назвами або з неправильними назвами є першочерговою задачею в усіх 130 існуючих у світі колекціях зародкової плазми [7].

Традиційно сорти винограду ідентифікуються та описуються за стандартними ампелографічними методами шляхом порівняння основних морфологічних ознак листків, верхівки пагона, грона та ягоди.

Проте ампелографічна експертиза має кілька суттєвих обмежень та недоліків. В першу чергу це значний сортимент винограду та обмежена кількість фахівців, які частіше за все достовірно визначають лише сорти свого регіону [8–10] та не володіють повною інформацією щодо світових сортів, оскільки увесь світовий асортимент не представлений у жодній з існуючих колекцій винограду [11].

Крім того, характер прояву морфологічних ознак залежить від чинників навколишнього середовища, біології, санітарного стану та історії життя окремої рослини [10], а в ювенільних стадіях розвитку не завжди

виявляються типові морфологічні риси [8]. В окремих випадках на фенотип впливає взаємодія між прищепними та підщепними сортами [11; 12] та взаємодія ознак одного з одним [13].

Генетична подібність сортів винограду внаслідок близькості споріднених схрещувань зумовлює морфологічну подібність [9; 14]. Водночас клони одного сорту, отримані в результаті клонової селекції, можуть значно відрізнятися за фенотипом, навіть якщо вони мають практично однакові профілі ДНК [15].

Всі ці фактори додатково ускладнюють диференціацію сортів шляхом візуальної оцінки, тому з метою подолання зазначених обмежень у 90-х роках XX століття у методологію досліджень були впроваджені різні типи молекулярних маркерів ДНК.

Мікросателітні маркери завдяки значному рівню поліморфізму, відтворюваності результатів та кодомінантній природі успадкування [11] виявилися найбільш зручними та надійними маркерами для сортової ідентифікації, дослідження походження та оцінки генетичних ресурсів винограду [3; 16].

Кількість маркерів, достатніх для надійного визначення сортів, залежить від характеру і розпізнавальної потужності кожного з них [17]. Здебільшого шість пар праймерів є достатніми для диференціації генотипів [8], тому з метою уніфікації результатів досліджень різних лабораторій було запропоновано [8] ідентифікацію сортів винограду з використанням стандартного ряду з шести мікросателітних маркерів (VVS2, VVMD5, VVMD7, VVMD27, ZAG62 та ZAG79). При цьому дискримінація близькості споріднених сортів винограду може вимагати використання більшої, ніж шість, кількості маркерів [18].

В Україні ідентифікація сортів, форм та клонів винограду була розпочата в кінці минулого десятиріччя, в першу чергу з метою захисту прав оригінаторів. Наразі через поживавлення євроінтеграційних процесів чітке оцінювання генетичного матеріалу у вигляді сортів, форм та клонів стає першочерговим завданням.

Мета роботи. Визначення алельних характеристик мікросателітних локусів сортів та форм винограду.

Матеріал та методи. Рослинний матеріал: сорти та форми винограду ампелографічної колекції ННЦ «ІВіВ ім. В. Є. Таїрова» (80 зразків найменувань). ДНК виділяли із замороженого (–20 °C) листового матеріалу з використанням комерційного набору DNA Plant Kit (QIAGEN, Нідерланди) за методикою виробника. Якість та кількість виділеної ДНК оцінювали електрофорезом у 0,8 %-му агарозному гелі.

ПЛР проводили із використанням 9 мікросателітних маркерів: VVS2, ZAG62, ZAG79, VVMD5, VVMD7, VVMD27, VVMD28, VVMD25, VVMD32. Капілярний електрофорез продуктів ПЛР здійснювали на аналізаторі ДНК ABI Prism 310 (Applied Biosystems, США). Розміри алелів мікросателітних фрагментів визначали за допомогою стандарту молекулярної маси ABI LIZ та комп'ютерної програми Gene Mapper 4.0.

Результати дослідження та обговорення. У роботі наведені результати мікросателітного аналізу 80 сортів та форм ампелографічної колекції винограду ННЦ «ІВіВ ім. В. Є. Таїрова» (табл.1). Сорти Каберне Совіньон та Шардоне були використані як референтні.

Для отримання алельних характеристик зразки винограду були досліджені за дев'ятьма мікросателітними локусами — VVS2, VVMD5, VVMD7, VVMD25, VVMD27, VVMD28, VVMD32, ZAG62 та ZAG79. Шість з використаних локусів (VVS2, VVMD5, VVMD7, VVMD27, ZAG62 та ZAG79) входять до стандартного ряду, рекомендованого для ідентифікації та аналізу походження сортів в рамках європейського проекту Genres081 [18].

Локуси VVMD25, VVMD28 та VVMD32 є розширенням складу стандартного ряду та використовуються додатково при аналізі споріднених сортів, виявлення випадків синонімії/омонімії тощо [9]. У результаті проведених досліджень вперше визначені алельні характеристики стандартного ряду мікросателітних локусів 54 сортів та форм винограду селекції ННЦ «ІВіВ ім. В. Є. Таїрова» (табл. 1).

Алельні характеристики деяких сортів досліджуваної вибірки вже були нами опубліковані у попередніх роботах [20–23].

У дослідженнях співробітників сектору молекулярної генетики ННЦ «ІВіВ ім. В. Є. Таїрова», що передували нашим [8;14;18], алельний склад окремих мікросателітних локусів (VVS2, VVMD5, VVMD7, VVMD27, ZAG62, ZAG79, VMC2h4, VMC2b3, VVMD28, VVMD36, VVlv70, VVlp37, VVlb66 та VMC6e10) був визначений для обмеженої кількості — 18 сортів та форм селекції інституту.

Наші дослідження істотно збільшили кількість сортів ампелографічної колекції із визначеним алельним складом мікросателітних локусів, що дозволяє надати алельні характеристики для завантаження у Європейський каталог сортів винограду VIVC (Vitis international variety catalogue — міжнародний каталог сортів «Bitic») або створити власну (українську) базу даних з відкритим або обмеженим доступом у мережі Інтернет.

У дослідженнях ми отримали повні алельні профілі дев'яти мікросателітних локусів 26 інтродукованих сортів винограду (табл. 2). Вони здебільшого є результатом європейської (Каберне Совіньон, Аліготе, Мерло, Шардоне, «Жемчуг Саба», Русалка 1, Русалка 3, Марсельський ранній, Мускат гамбурзький, Біанка тощо) селекційної роботи різних періодів.

Значно менша частка американських («Інтерлейкін», «Ромулус», «Flame seedless»), середньоазійських («Рушакі», «Чауш рожевий», «Афуз Алі») та «радянських» (Сірануш, «Восторг», Молдова) сортів винограду.

Для верифікації надійності отриманих молекулярних даних алельні характеристики інтродукованих сортів було порівняно із опублікованими у відкритому доступі генотипами, при цьому для кожного локусу був визначений відповідний фактор конверсії (табл. 3).

Таблиця 1

Алельні характеристики (п. н.) мікросателітних локусів сортів та форм винограду української селекції

№ з/п	Сорт	VWS2	ZAG62	VWMD7	VWMD27	VWMD5	VWMD25	VWMD28	ZAG79	VWMD32
1	Агат таїровський	127:153	188:196	251:253	176:191	233:239	252:252	240:274	248:258	274:274
2	Айваз	135:137	188:196	251:253	178:182	239:243	244:258	242:274	254:258	254:258
3	Аркадія	137:137	188:190	245:251	176:191	239:239	258:0	242:274	258:258	254:258
4	Ароматний	127:135	196:206	249:254	182:186	231:241	244:244	250:252	250:264	242:242
5	«Восток»	135:153	188:198	249:251	176:191	231:235	244:252	250:250	258:260	266:274
6	Геркулес	135:153	188:190	245:251	186:191	227:231	244:252	250:274	260:262	266:274
7	Голубок	131:135	186:190	241:243	178:180	239:249	240:242	250:258	258:262	242:274
8	8 Дністровський рожевий	135:153	196:198	241:249	178:186	231:237	252:252	250:274	260:262	236:242
9	Добриня	139:153	190:198	241:259	186:204	243:271	240:252	226:242	250:266	242:242
10	Етюд	135:145	186:196	243:253	176:182	231:241	244:258	242:250	242:250	242:258
11	Загадка	135:137	188:190	245:251	182:191	231:241	252:258	240:250	242:260	258:274
12	Загрей	127:139	196:206	241:249	176:180	231:239	242:252	234:250	246:258	240:274
13	«Золотистий устойчивий»	137:153	198:206	249:249	178:186	231:237	252:258	224:250	258:260	236:274
14	Іділія мускатна	145:153	196:202	251:253	182:186	235:239	252:258	242:274	248:254	242:276
15	Іллічівський ранній	137:145	186:190	243:245	180:191	239:241	252:258	250:258	248:258	242:274
16	Іскорка	135:137	190:206	245:249	178:186	229:239	244:258	224:274	254:264	252:276
17	Кардишак	135:137	188:196	241:251	176:182	229:239	252:258	240:274	254:258	242:254
18	Кишмиш ОСГІ*	137:153	190:190	251:255	176:191	237:241	252:258	224:240	252:254	52:266
19	Кобзар	137:157	190:196	245:253	178:191	239:243	248:258	242:0	260:262	258:258
20	Комета	137:139	190:204	237:249	176:182	231:239	244:258	250:250	254:262	252:274
21	Королева таїровська	137:143	188:190	251:255	176:182	239:243	258:258	240:250	252:258	258:274
23	Ланка	131:135	190:196	245:253	176:186	239:239	244:258	240:250	250:264	242:274
22	Ланжерон	145:157	190:196	241:253	176:178	243:243	248:252	242:242	254:262	258:266
24	«Мечта»	137:153	198:204	251:251	176:178	237:249	252:258	240:252	250:254	252:274
25	«Мускат жемчужний»	135:137	188:190	249:251	176:176	239:241	244:258	224:264	252:258	266:274
26	Овідіопольський	127:131	190:206	245:249	178:180	239:241	252:258	240:250	258:260	240:252

27	Огоньок таїровський	137:145	188:190	245:251	178:186	239:239	258:258	240:250	262:264	242:258
28	Одеський сувенір	137:139	194:202	249:251	176:176	235:239	244:258	240:242	242:0	258:274
29	Одеський чорний	135:153	190:190	241:245	186:191	229:235	244:252	242:250	250:260	242:274
30	Одисей	137:151	188:198	249:251	176:191	229:231	252:258	240:264	258:260	258:260
31	Опаловий	135:147	188:190	245:251	176:191	241:241	244:258	240:264	248:258	258:274
32	Оригінал	135:145	190:196	251:253	176:182	239:241	244:258	240:264	242:252	274:274
33	Оригінал білий	137:153	190:196	251:253	176:182	239:241	252:258	240:264	242:250	258:274
34	Персей	135:145	196:196	241:253	176:178	229:243	252:258	242:274	258:262	242:258
35	Подарунок селекціонера	137:157	190:206	245:249	191:191	243:243	248:272	248:0	254:260	252:258
36	Призер	147:153	196:196	253:259	186:191	235:241	252:258	240:242	248:248	258:274
37	Приморський	135:135	188:206	251:257	182:182	229:229	242:252	250:264	252:254	274:274
38	Рішельє	137:137	188:196	251:253	186:191	239:243	252:258	242:250	258:260	258:274
39	Роднічок	137:153	186:190	241:243	178:191	239:247	252:258	250:266	248:250	252:252
40	Рубін таїровський	127:147	190:190	245:245	186:191	235:241	252:258	240:240	248:264	258:274
41	Рум'яний	145:151	190:196	241:251	176:182	239:243	252:258	240:264	242:254	260:274
42	Селена	135:153	196:206	249:253	182:186	235:239	244:252	240:274	248:254	240:242
43	«Смена»	137:145	186:188	243:251	178:186	239:241	258:258	240:250	262:264	258:260
44	Сухолиманський білий	135:145	198:206	241:251	178:182	237:249	242:258	224:254	246:254	242:254
45	Таїр	135:139	190:196	249:253	176:182	239:239	244:244	240:250	242:254	258:274
46	Таїрян	137:137	190:196	241:251	176:182	239:243	258:258	240:264	242:254	242:274
47	Український 85	145:157	198:206	251:251	176:178	239:249	244:252	264:274	252:254	252:274
48	Стійкий Докучаєвої	135:135	190:196	245:253	182:191	227:241	244:244	242:274	242:260	258:274
49	Флора	137:143	190:190	245:255	182:191	239:241	252:258	250:250	252:252	274:274
50	Чарівний	145:153	188:190	245:251	176:191	237:239	252:258	250:274	258:268	242:250
51	Шкода	137:147	188:190	245:251	176:186	235:241	258:258	240:264	258:264	274:274
52	Янтар таїровський	137:151	188:198	249:251	182:191	229:241	252:258	250:250	258:260	242:258
53	Ярило	137:145	190:206	241:249	176:178	229:239	244:258	244:266	250:258	252:258
54	«40 лет Октября»	135:147	190:190	241:241	178:178	241:249	242:244	234:250	246:262	254:274

Примітка: * — сорти селекції Одеського державного аграрного університету (колишній ОСГ), решта — сорти та форми селекції ННЦ «Вів ім. В. Є. Таїрова»; 0 — нульовий алей.

Таблиця 2

Алельні характеристики (п. н.) мікросателітних локусів сортів винограду закордонної селекції

№ з/п	Сорт	VVS2	ZAG62	VMD7	VMD27	VMD5	VMD25	VMD28	ZAG79	VMD32
1	«Афуз Алі»	135:137	188:190	241:251	182:182	229:235	252:258	240:264	246:254	260:274
2	Агат донський	137:153	204:206	249:251	178:191	237:243	252:272	224:248	254:256	244:252
3	Аліготе	135:139	196:198	241:241	176:186	231:243	242:242	234:242	246:248	242:274
4	«Альфонтс Лавалле»	135:137	188:206	251:257	182:182	229:241	242:258	250:250	242:254	254:274
5	Біанка	135:153	196:196	245:253	182:186	231:239	244:252	224:242	242:264	258:274
6	Белградський безнасіненний	135:137	190:204	251:251	178:182	229:237	244:258	224:240	250:254	252:274
7	«Восторг»	137:151	196:198	241:249	176:182	229:243	252:258	250:264	254:258	242:260
8	«Жемчуг Саба»	135:157	188:206	249:251	176:178	239:239	244:244	224:274	258:262	274:274
9	«Інтерлейкін»	125:153	190:206	249:255	178:182	237:241	244:252	232:250	250:268	252:252
10	«Іршаї Олівер»	137:157	206:206	249:251	176:178	229:239	244:258	224:274	254:258	252:274
11	Каберне Совіньйон	141:153	190:196	241:241	172:186	235:243	242:252	240:242	250:250	242:242
12	Кардинал	137:137	188:188	251:251	176:182	229:239	258:258	250:272	254:258	254:274
13	Кишмиш ВІРА	153:153	190:204	251:251	176:191	231:237	242:252	252:264	250:252	252:274
14	Королева виноградарників	135:137	188:206	249:251	176:182	229:239	244:258	240:274	254:258	274:274
15	Марсеський ранній	135:139	188:190	245:251	176:186	231:231	242:244	224:264	248:258	254:274
16	Мерло	141:153	196:196	241:249	186:188	229:239	242:252	234:240	260:260	242:242
17	Молдова	135:137	190:196	245:253	178:191	239:243	244:0	234:242	250:258	254:258
18	Мускат гамбурзький	137:151	188:194	249:251	176:182	235:241	252:258	242:250	242:258	274:274
19	«Плевен устійчивий»	135:145	182:188	239:251	186:191	239:239	244:258	240:250	260:264	258:274
20	Ромулус	127:153	190:206	241:249	178:182	237:241	244:252	236:250	250:250	242:252
21	Русалка 1	135:157	202:206	249:251	176:182	237:239	242:244	250:264	246:258	252:274
22	Русалка 3	147:157	190:202	251:255	176:191	241:243	242:248	242:250	258:260	252:274
23	«Рушакі»	153:153	190:190	241:249	176:178	237:241	252:252	224:242	250:262	252:274
24	«Flame seedless»	135:153	190:190	241:255	178:182	237:239	244:252	250:250	250:254	252:274
25	«Чауш рожевий»	137:145	190:198	241:251	176:176	241:249	252:258	240:264	252:254	266:274
26	Шардоне	139:145	190:198	241:245	178:186	237:241	242:258	224:234	246:248	242:274

Таблиця 3
Визначення за допомогою референтних сортів фактора конверсії для мікросателітних локусів, опублікованих у VVC

	Алельні характеристики (п. н.) мікросателітних локусів								
Сорт	WS2	ZAG62	WMD7	WMD27	WMD5	WMD25	WMD28	ZAG79	WMD32
Каберне Совіньйон ¹	141:153	190:196	241:241	172:186	235:243	242:252	240:242	250:250	242:242
Каберне Совіньйон ²	139:151	188:194	239:239	176:190	234:242	239:249	234:236	247:247	240:240
Різниця	-2	-2	-2	+4	-1	-3	-6	-3	+2
Шардоне ¹	139:145	190:198	241:245	178:186	237:241	242:258	224:234	246:248	242:274
Шардоне ²	137:143	188:196	239:243	182:190	236:240	239:255	218:228	243:245	240:272
Різниця	-2	-2	-2	+4	-1	-3	-6	-3	+2
Мерло ¹	141:153	196:196	241:249	186:188	229:239	242:252	234:240	260:260	242:242
Мерло ²	139:151	194:194	239:247	190:192	228:238	239:249	228:234	259:259	240:240
Різниця	-2	-2	-2	+4	-1	-3	-6	-3	+2
Фактор конверсії	-2	-2	-2	+4	-1	-3	-6	-3	+2

Примітка: алельний склад генотипів зразків винограду: 1 — отриманий за власними дослідженнями; 2 — опублікований у VVC.

За абсолютний розмір були прийняті розміри алелів мікросателітних локусів європейських сортів винограду [23].

Поширені та стародавні сорти (Каберне Совіньйон, Шардоне і Мерло) були використані як референтні.

Алельні профілі інтродукованих сортів у складі дослідженої вибірки виявилися ідентичними мікросателітним характеристикам, розміщеним у Європейському каталозі сортів винограду. Це свідчить про можливість використання отриманих у роботі алельних профілів сортів спільно із мікросателітними профілями сортів, розміщених у VIVC, для аналізу походження, визначення найменувань сортів з неправильними назвами, відслідковування успадкування окремих алелів тощо.

При порівнянні отриманих алельних характеристик із наявними в базах даних та літературних джерелах слід брати до уваги можливість неспівпадіння розмірів в 1–2 локусах через різні способи округлення отриманих первинних даних [8].

Крім того, під назвами сортів можуть бути досліджені та опубліковані невідповідні генотипи. Так, наприклад, опублікований D. Katula-Debreceni [24] генотип сорту Рупестріс дю Ло відрізняється від розміщеного у VIVC та визначеного іншими дослідниками [25].

Тому перед використанням опублікованих алельних характеристик мікросателітних локусів сортів необхідне додаткове їх порівняння з аналогічними даними інших лабораторій та генотипами батьківських сортів.

Висновки. Отримано алельні характеристики мікросателітних локусів стандартного ряду для 80 досліджуваних зразків винограду.

Аналіз вибірки зразків показав високу поліморфність досліджених у роботі мікросателітних локусів: загалом виявлено 108 алелів у дев'яти локусах.

Використаний ряд мікросателітних маркерів виявився придатним для розрізнення навіть близькоспоріднених зразків із значною подібністю алельного складу генотипу.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. A 48 SNP set for grapevine cultivar identification [Електронний ресурс] / J. A. Cabezas, J. Ibanez, D. Lijavetzky [et al.] // BMC plant biology. — 2011. — Vol. 11, № 153. — Режим доступу: <http://www.biomedcentral.com/1471-2229/11/153/>.
2. A grapevine (*Vitis vinifera* L.) deoxy-D-xylulose synthase gene colocates with a major quantitative trait loci for terpenol content / E. Duchene, G. Butterlin, P. Claudel [et al.] // Theor. Appl. Genet. — 2009. — Vol. 118, № 3. — P. 541–552.
3. Genetic characterization of old slovenian grapevine varieties of *Vitis vinifera* L. by microsatellite genotyping / N. Stajner, D. Rusjan, Z. Korosec-Koruza, B. Javornik // Am. J. Enol. Viticult. — 2011. — Vol. 62, № 2. — P. 250–255.
4. Downy mildew (*Plasmopara viticola*) epidemics on grapevine under climate change / F. Salinari, S. Giosue, F. N. Tubiello [et al.] // Global Change Biol. — 2006. — Vol. 12. — P. 1299–1307.

5. Оцінка генетичної подібності безнасінневих сортів винограду ампелографічної колекції навчально-наукового центру «Інститут виноградарства та виноробства імені В. Є. Таїрова» та їх ймовірних батьківських форм / О. Карастан, Н. Мулюкіна, Г. Плачинда [та ін.] // Вісник Київського нац. ун-ту ім. Тараса Шевченка. Сер.: Проблеми регуляції фізіологічних функцій. — 2015. — Вип. 1 (18). — С. 60–64.
6. The use of microsatellites for germplasm management in a Portuguese grapevine collection / M. S. Lopes, K. M. Sefc, E. E. Dias [et al.] // Theor. Appl. Genet. — 1999. — Vol. 99, № 3–4. — P. 733–739.
7. Genomic variability in *Vitis vinifera* L. «Sangiovese» assessed by microsatellite and non-radioactive AFLP test [Електронний ресурс] / R. Vignani, M. Scallì, E. Masi, M. Cresti // Electron. J. Biotechnol. — 2002. — Vol. 5, № 1. — Режим доступу: http://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0717-34582002000100007.
8. Characterization of Iranian grapevine cultivars using microsatellite markers / R. Fatahi, A. Ebadi, N. Bassil [et al.] // Vitis. — 2003. — Vol. 42, № 4. — P. 185–192.
9. Marker assisted selection (MAS) for powdery mildew resistance in a grapevine hybrid family / S. Molnar, Z. Galbacs, G. Halasz [et al.] // Vitis. — 2007. — Vol. 46, № 4. — P. 212–213.
10. Marker assisted selection for seedlessness in table grape breeding / E. Karaagac, A. Vargas, M. T. De Andres [et al.] // Tree Genet. Genomes. — 2012. — Vol. 8, № 5. — P. 1003–1015.
11. Parentage of Merlot and related winegrape cultivars of southwestern France: discovery of the missing link / J. M. Boursiquot, T. Lacombe, V. Laucou [et al.] // Aust. J. Grape Wine R. — 2009. — Vol. 15. — P. 144–155.
12. Validation assay of p3_VvAGL11 marker in a wide range of genetic background for early selection of stenospermocarp in *Vitis vinifera* L. / C. Bergamini, M. F. Cardone, A. Anaclerio [et al.] // Mol. Biotechnol. — 2013. — Vol. 54, № 3. — P. 1021–1030.
13. Jones G. V. Climate change and global wine quality / G. V. Jones, M. A. White, O. R. Cooper, K. Storchmann // Climat Change. — 2005. — Vol. 73. — P. 319–343.
14. Genetic characterization and relationships of traditional grape cultivars from Serbia / Z. Bešlić, S. Todić, N. Korać [et al.] // Vitis. — 2012. — Vol. 51, № 4. — P. 183–189.
15. Galet P. Dictionnaire encyclopedique des cepages / P. Galet. — Paris: Hachette, 2000. — 936 p.
16. Merkouropoulos G. Ampelographic description, berry oenological traits, and molecular characterisation of grapevine varieties grown in northern Greece [Electronic resource] / G. Merkouropoulos, I. Ganopoulos, A. Argiriou [et al.] // Ampelos: 3rd International Symposium, 30–31 May 2013: proceedings of conference, Santorini Island, Greece, 2013. — Access mode: http://ampelos2013.conferences.gr/fileadmin/ampelos2013/Papers/Ampelos_2013_Nikolaou.pdf
- Molecular marker systems in plant breeding and crop improvement [Electronic resource] / Eds: H. Lords, G. Wenzel. — 2005. — XXII. — 476 p. — Access mode: <http://www.springer.com/978-3-540-20689-7>
17. Microsatellite variability in grapevine cultivars from different European regions and evaluation of assignment testing to assess the geographic origin of cultivars

- / K. M. Sefc, M. S. Lopes, F. Lefort [et al.] // Theor. Appl. Genet. — 2000. — Vol. 100. — P. 498–505.
18. Sefc K. M. Microsatellite markers for grapevine: A state of the art / K. M. Sefc, F. Lefort, S. Grando // K. A. Roubelakis-Angelakis editor. — Amsterdam: Kluwer Publishers. — 2001. — P. 433–463.
19. Ідентифікація та походження безнасінневих сортів винограду колекції ННЦ «Інститут виноградарства і виноробства ім. В. Є. Таїрова» // О. М. Карастан, Н. А. Мулюкіна, Г. В. Плачинда, О. С. Папіна // Зб. наук. праць СГІ. — 2014. — Вип. 24 (64). — С. 76–84.
20. Мікросателітний аналіз походження сортів та форм винограду селекції ННЦ «ІВіВ ім. В. Є. Таїрова» / О. М. Карастан, Н. А. Мулюкіна, Г. В. Плачинда [та ін.] // Виноградарство і виноробство: міжвідомчий тематичний науковий збірник. — Одеса: ННЦ «ІВіВ ім. В. Є. Таїрова», 2014. — Вип. 51. — С. 139–144.
21. Карастан О. М. Реконструкція генотипів та аналіз походження сортів винограду Северний, Одеський стійкий та Декоративний / О. М. Карастан // Вісник ОНУ. Сер.: Біологія. — 2015. — Т. 20, вип. 1(36). — С. 82–91.
22. Microsatellite characteristics of grapevine cultivars included to Ukrainian state register of plant varieties [Electronic resource] / O. Karastan, N. Mulukina, O. Papina [et al.] // Наукові доповіді Національного університету біоресурсів і природокористування України. — 2015. — № 3. — Access mode: http://www.irbis-nbuv.gov.ua/cgi-bin/irbis_nbuv/cgiirbis_64.exe?C21COM=2&I21DBN=UJRN&P21DBN=UJRN&IMAGE_FILE_DOWNLOAD=1&Image_file_name=PDF/Nd_2015_3_15.pdf
23. Katula-Debreceni D. Molecular identification of fungi resistant grape genotypes: PhD Thesis / D. Katula-Debreceni. — Gödöllő, 2011. — 29 p.
24. Investigations into the origin of «Norton» grape using SSR markers / E. Stover, M. Aradhya, J. Yang [et al.] // Proceedings of the Florida State Horticulture Society. — 2009. — Vol. 122. — P. 19–24.

Надійшла 30. 06. 2017.

UDC 634.8:581.167:631.532

Karastan O. M., Mulyukina N. A., Papina O. S. NSC «Tairov Research Institute of Viticulture and Wine-Making»

MICROSATELLITE PROFILES OF GRAPE (*VITIS* L.) VARIETIES AND SELECTIONS OF «TAIROV RESEARCH INSTITUTE OF VITICULTURE AND WINE-MAKING» AMPHELOGRAPHIC COLLECTION

The DNA microsatellite loci (VVS2, ZAG62, VVMD7, VVMD27, VVMD5, VVMD25, VVMD28, ZAG79, VVMD32) allelic composition of 80 grapes varieties and forms from the ampelographic collection of the NSC «ІВіВ V. E. Tairova» was investigated.

УДК 634.8:581.167:631.532

Карастан О. М., Мулюкина Н. А., Папина Е. С. ННЦ «Институт виноградарства и виноделия им. В. Е. Таирова»

**МИКРОСАТЕЛЛИТНЫЕ ПРОФИЛИ СОРТОВ И ФОРМ ВИНОГРАДА
(*VITIS L.*) АМПЕЛОГРАФИЧЕСКОЙ КОЛЛЕКЦИИ ННЦ
«ИВиВ им. В. Е. ТАИРОВА»**

Определен аллельный состав микросателлитных локусов ДНК (VVS2, ZAG62, VVMD7, VVMD27, VVMD5, VVMD25, VVMD28, ZAG79, VVMD32) для 80 сортов и форм винограда ампелографической коллекции ННЦ «ИВиВ им. В. Е. Таирова».

БІОХІМІЯ

УДК 577.112.083

О. О. МОЛОДЧЕНКОВА, д. б. н., с. н. с., зав. лаб.,

Т. В. КАРТУЗОВА, наук. співроб.,

В. І. СІЧКАР, д. б. н., проф., гол. наук. співроб.,

Л. Я. БЕЗКРОВНА, ст. наук. співроб.,

О. Б. ЛИХОТА, к. б. н., ст. наук. співроб.,

С. М. ПАСІЧНИК, мол. наук. співроб.

СГІ–НЦНС, Одеса

e-mail: olgamolod@ukr.net

ДОСЛІДЖЕННЯ БІЛКОВОГО КОМПЛЕКСУ НАСІННЯ НУТУ ЗВИЧАЙНОГО (*CICER ARIETINUM* L.)

Вивчено особливості вмісту та компонентного складу основних фракцій білкового комплексу насіння сортів нуту української селекції. Застосуванням електрофоретичного та денситометричного аналізів виявлені сортові відмінності — за інтенсивністю смуг, наявністю-відсутністю певних компонентів у електрофоретичних спектрах альбумінів, глобулінів, глютелінів, які впливають на харчову цінність насіння. Виявлені також сортові відмінності за вмістом білка, вмістом, співвідношенням та компонентним складом 7S та 11S глобулінів. Отриманими результатами можна скористатися при доборі генотипів нуту продовольчого напрямку.

Ключові слова: нут, білок, альбуміни, глобуліни, глютеліни, віцилін, легумін.

Вступ. Високі темпи виробництва зернобобових культур і велика їхня питома вага у групі рослин, багатих на білок, пояснюється, головним чином, особливостями їхнього хімічного складу. У зернобобових культур рідкісне для рослин поєднання білковості й олійності з цінним набором вітамінів, зольних елементів та біологічно активних речовин. Білки зернобобових за якістю близькі до тваринних, а за амінокислотним складом — до ідеального білка (за виключенням наявності сірковмісних амінокислот). Отож останніми роками в Україні і розширилися площі посівів під такою цінною культурою, як нут звичайний (*Cicer arietinum* L.). Його білки характеризуються більш високими харчовими перевагами в порівнянні з білками інших бобових культур. Декотрі дослідники навіть порівнюють білок нуту з казеїном молока. Борошно нуту використовують і в кондитерській промисловості як добавку до різних сумішей для підвищення їхньої харчової та смакової цінності [1].

Однак у зернобобових культур є і ряд антипоживних сполук (інгібітори трипсину, уреаза, ліпоксигеназа), які негативно впливають на харчову і кормову цінність насіння та є основною причиною появи небажаних запахів та присмаків, руйнування цінних жирних кислот, пігментів та вітамінів [2; 3].

Вважається, що найбільш перспективними білками зернобобових культур для виготовлення продуктів харчування є глобуліни, а саме їхні 7S та 11S фракції, що мають четвертинну структуру та неоднаково збалансовані за амінокислотним складом. У нуті вони представлені двома основними фракціями: 11S (легумін) та 7S (віцилін) протеїнами. Молекулярна маса легуміна нуту становить 320–400 кДа. Легумін є гексамером і складається із окремих субодиниць з молекулярною масою 54–60 кДа, кожна із яких включає α - та β - субодиниці з молекулярною масою 32 та 22 кДа, що пов'язані між собою дисульфідними зв'язками [4]. Структура 7S глобуліну нуту (віциліну) менш досліджена. За даними SDS електрофорезу, молекулярна маса компонентів віциліну гороху складає 50, 35, 33, 19, 15 та 13 кДа [5]. Віцилін нуту має структуру, подібну до віциліну гороху [3]. Його дослідження, як і всього білкового комплексу насіння нуту, дуже важливе з перспективою добору сортів продовольчого напрямку, особливо для виготовлення продуктів дитячого харчування, оскільки відомо, що окремі компоненти білків нуту (2S альбумін, віцилін (50 кДа), субодиниця легуміну (20 кДа) можуть викликати алергійну реакцію у людини [6].

Метою даного дослідження і було вивчення вмісту та компонентного складу основних білкових фракцій насіння сортів нуту української селекції у зв'язку з перспективою їхнього продовольчого використання.

Матеріал і методика. У дослідження взяли насіння 10 сортів нуту: Антей, Пегас, Пам'ять, Розанна, Буджак, Триумф, Одисей, Скарб, Аргумент, Адмірал селекції СГІ–НЦНС.

Вміст білка визначали методом К'ельдаля з застосуванням аналізатора азоту/білка Kjeltec Auto-1030 («FOSS», Швеція), вміст жиру — екстракційним методом [7], вміст вуглеводів — антроновим методом [8], вміст клітковини — методом з використанням проміжної фільтрації [9] за допомогою напівавтоматичної системи «FIBERTEC SYSTEM 1020 HotExtracor» («FOSS», Швеція). Активність ліпоксигенази визначали спектрофотометричним методом у реакції зв'язаного β -каротину в присутності лінолевої кислоти при довжині хвилі 440 нм [10]. Активність інгібітору трипсину визначали за зменшенням швидкості гідролізу казеїну ензимом у присутності інгібітору [11], фракційний склад білків нуту — за модифікованою методикою Осборна [9] за наступною схемою (рис.1).

Глобулінові фракції 11S та 7S виділяли за методом, розробленим у нашій лабораторії [12]. Електрофорез білків проводили в 15 %-му ПААГ при рН 8,3 у присутності 0,1 % SDS на приладі фірми «Hem-Hoff» (США).

Які маркери молекулярної маси використовували наступну білкову суміш з широким діапазоном молекулярних мас: 200 кДа — міоглобін, 109 кДа — колагеназа, 97 кДа — фосфорілаза В, 67 кДа — бичачий сироватковий альбумін, 45 кДа — альбумін яєчний, 30 кДа — карбонатгідролаза, 20,1 кДа — інгібітор трипсину, 14,4 кДа — α -лактальбумін («Serva», Німеччина). Вміст компонентів в електрофоретичних спектрах білків визначали за допомогою програми аналізу зображень «ImageJ» («Ліцензія не потрібна»).

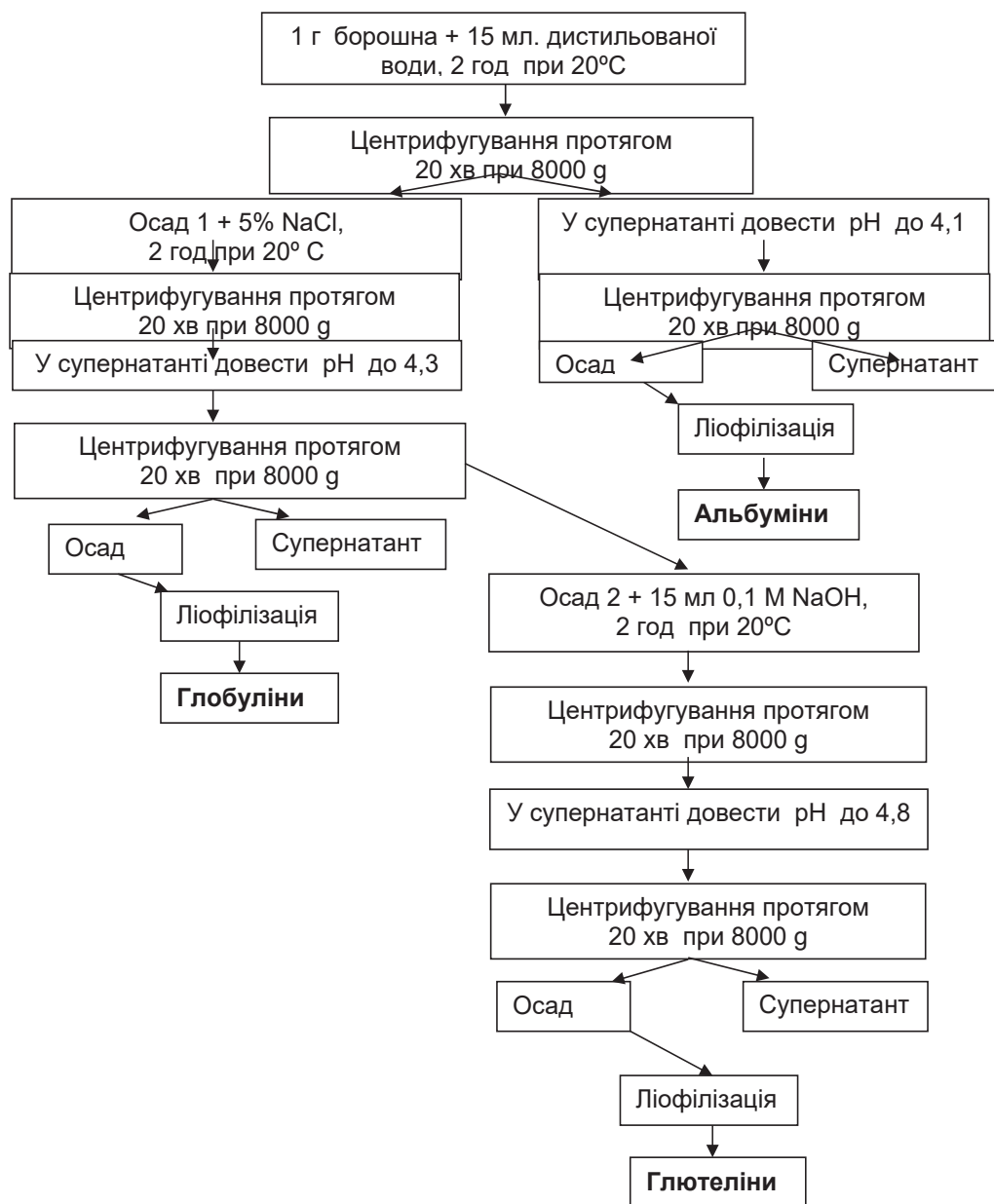


Рис.1. Схема виділення основних білкових фракцій насіння нуту

Статистичний аналіз результатів досліджень проводили за допомогою програми LibreOffice Calc (GNU Lesser General Public License v3).

Результати та обговорення. Проведений біохімічний аналіз 10 сортів нуту показав їхню відмінність за основними показниками насіння, які визначають харчову цінність (вміст білка, жиру, клітковини, вуглеводів, активність інгібітору трипсину, ліпоксигенази). Найбільш високим вмістом білка вирізнялися сорти Адмірал, Пам'ять, Розанна та Антей (від 16,7 до 17,3 %), а сорти Пам'ять, Одисей, Аргумент, Розанна, Скарб, Адмірал, Буджак, Пегас — значною активністю ліпоксигенази та інгібітору трипсину (або одного із антипоживних факторів), що важливо враховувати при доборі сортів продовольчого напрямку (табл. 1).

Таблиця 1

Біохімічна характеристика сортів нуту

Сорт	Білок, %	Волога, %	Жир, % на с. р.	ІТ, г/кг	ЛОГ, ΔЕ/мг	Клітковина, %	Вуглеводи, %
Адмірал	17,3 ±0,14	9,4 ±0,04	8,8 ±0,03	1,21 ±0,04	0,87 ±0,009	2,4 ±0,03	50,6 ±0,06
Антей	16,7 ±0,23	9,2±0,06	7,7±0,05	1,20±0,02	0,78±0,005	2,3 ±0,02	43,5 ±0,79
Аргумент	14,8±0,12	8,9 ±0,03	9,5 ±0,06	1,18 ±0,03	0,98 ±0,006	2,5 ±0,04	45,8 ±0,46
Буджак	14,8±0,15	9,3±0,02	8,5±0,03	1,27±0,06	0,88 ±0,004	2,2 ±0,02	45,9 ±0,89
Одисей	14,9 ±0,11	9,2 ±0,03	9,1 ±0,04	1,33 ±0,04	0,84 ±0,004	2,5 ±0,02	46,8 ±0,68
Пам'ять	17,1 ±0,18	9,4±0,06	7,6±0,03	1,45 ±0,07	0,89 ±0,007	2,8 ±0,01	41,0 ±0,91
Пегас	13,5±0,12	9,1±0,04	9,1±0,04	1,25±0,03	0,87 ±0,008	4,0 ±0,04	47,0 ±0,85
Розанна	16,8 ±0,19	9,6±0,04	7,7±0,04	1,36 ±0,04	0,59±0,003	3,2 ±0,03	49,0 ±0,76
Тріумф	15,2±0,13	9,1 ±0,14	8,6±0,03	1,13±0,03	0,82±0,009	3,0 ±0,03	42,3 ±0,85
Скарб	13,6 ±0,08	9,4 ±0,05	9,1 ±0,05	1,27 ±0,05	0,89 ±0,005	2,8 ±0,03	45,1 ±0,51
min	13,5	8,9	7,6	1,13	0,59	2,2	41,0
max	17,3	9,6	9,5	1,45	0,98	4,0	50,6
— x	15,4±0,44	9,3 ±0,06	8,5±0,21	1,26±0,03	0,84±0,03	2,8 ±0,17	45,2 ±0,95

Відомо, що білки нуту представлені в основному глобуліновою фракцією, вміст якої складає 56 % від загального вмісту білка. Насіння нуту відрізняється від інших бобових культур і наявністю значної кількості глютелінів (18,1 %). Значно меншу частину складають альбуміни (12 %), а також проламіни (2,8 %) [1]. Для вивчення основних білкових фракцій була відпрацьована методика їхнього виділення із насіння нуту (рис. 1). З ви-

користанням цієї методики одержали альбуміни, глобуліни та глютеліни і вивчали їхній компонентний склад методом електрофорезу. У результаті вихід альбумінової фракції білків склав у середньому за сортами 36,74 % на наважку з вмістом білка у фракції 42,56 %; вихід глобулінової фракції білків 9,27 % з вмістом білка 89,56 %; вихід глютелінової фракції 17,42 % з вмістом білка 25,54 % (табл. 2). Отримані дані з виходу досліджених білкових фракцій узгоджуються з результатами інших авторів, які проводили виділення їх з насіння нуту [4; 13; 14].

Таблиця 2

Вихід основних білкових фракцій, виділених із насіння нуту, % від маси наважки

Сорт	Альбуміни	Глобуліни	Глютеліни
Адмірал	36,64± 0,14	5,82±0,13	15,38 ± 0,24
Антей	36,03± 1,23	7,93 ± 0,55	16,46 ± 0,22
Аргумент	43,86± 0,72	7,82±0,16	20,36 ± 0,36
Буджак	41,25± 0,85	9,67 ± 0,13	17,19 ± 0,26
Одисей	48,76 ± 1,11	12,34±0,44	14,39± 0,24
Пам'ять	26,72± 0,18	8,41 ± 0,13	14,46 ± 0,17
Пегас	42,05± 0,82	8,22 ± 0,24	22,86 ± 0,43
Розанна	31,54± 0,91	16,67 ± 0,14	14,84 ± 0,24
Тріумф	44,0± 0,93	6,34 ± 0,13	17,68 ± 0,33
Скарб	16,59 ± 0,18	9,57±0,15	20,59± 0,34
min	16,59	6,34	14,39
max	48,76	16,67	22,86
$\bar{x}$	36,74± 3,04	9,27 ± 1,00	17,42 ± 0,93
Кількість білка, %	42,56 ± 0,87	89,56 ± 1,24	26,54 ± 1,45

Результати електрофоретичного аналізу альбумінової фракції білків насіння нуту дозволили виявити 15 компонентів альбумінів з молекулярною масою 93,6 кДа (А), 63,6 кДа (В), 55,3 кДа (С), 51,0 кДа (D), 41,7 кДа (Е), 38,9 кДа (F), 36,3 кДа (G), 28,5 кДа (H), 25,9 кДа (I), 24,3 кДа (J), 21,0 кДа (K), 19,0 кДа (L), 16,5 кДа (M), 8,0 кДа (N), 5,3 кДа (O). Згідно з літературними даними [13;14], можна зробити припущення, що компонент А може бути віднесений до ліпоксигенази нуту, а компонент N — до 2S альбуміну. Досліджені сорти відрізнялися за кількісним вмістом компонентів альбумінів. Так, в електрофоретичному спектрі сорту Скарб виявлена низька інтенсивність компонентів з молекулярною масою від 21,0 до 63,6 кДа. У сортів Адмірал, Одисей, Тріумф виявлена висока інтенсивність компонентів з молекулярною масою від 19,0 до 25 кДа. Сорти Скарб, Буджак, Адмірал, Одисей відрізнялися підвищеним вмістом високомолекулярних компонентів (рис. 2). Найбільшою інтенсивністю компонента А характеризувалися сорти Скарб (13,9) та Розанна (10,3), найменшою — Аргумент (6,8). Підвищений вміст компонента з молекулярною масою 8,0 кДа (N) у сортів Одисей (12,7), Адмірал (12,3) та Скарб (12,3), найменший — у Аргументу (6,1), Розанни (6,5) та Пегаса (6,9) (табл. 3).

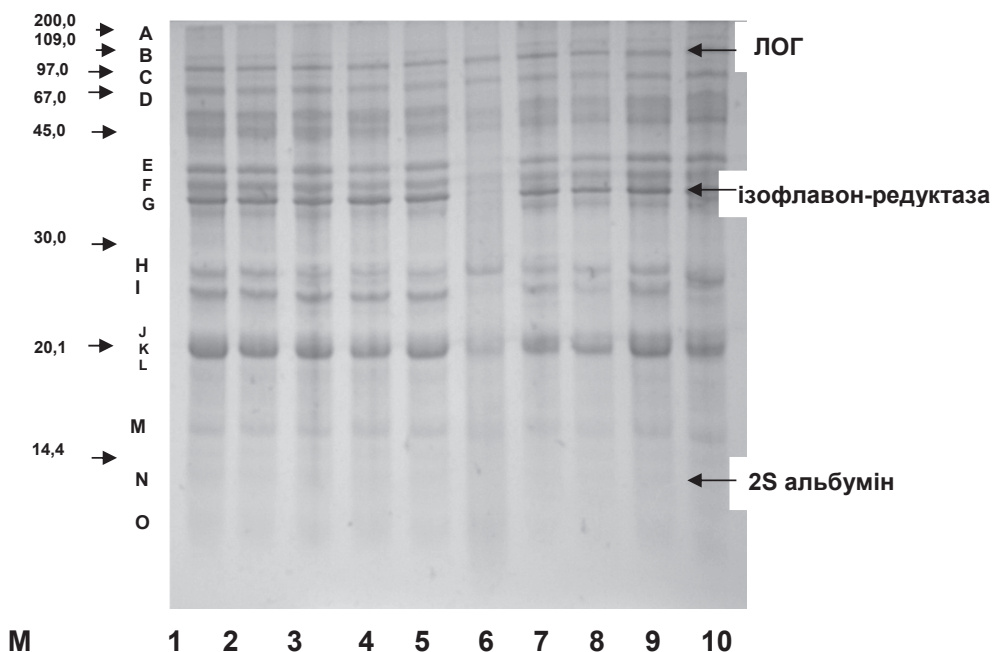


Рис. 2. Електрофорез альбумінів із насіння нуту: 1 — Буджак; 2 — Триумф; 3 — Одисей; 4 — Пам'ять; 5 — Антей; 6 — Скарб; 7 — Пегас; 8 — Аргумент; 9 — Адмірал; 10 — Розанна. М — маркери молекулярної маси, А–О — компоненти альбумінів, ЛОГ — ліпоксигена

Дослідження глобулінової фракції білків нуту показало наявність 15 білкових компонентів у електрофоретичному спектрі цих протеїнів з молекулярними масами: 93,6 кДа (А), 63,6 кДа (В), 56,0 кДа (С), 51,0 кДа (Д), 40,7 кДа (Е), 38,0 кДа (F), 34,6 кДа (G), 29,2 кДа (H), 26,5 кДа (I), 25,2 кДа (J), 22,4 кДа (K), 19,2 кДа (L), 17,8 кДа (M), 15,3 кДа (N), 14,9 кДа (O). За даними літератури [13;15;16], компоненти Е, F, I, J, K можуть відноситися до α - β -субодиниць легуміну, а D, G, L, M, N, O компоненти — до субодиниць віциліну. Tiemann et al. [17] описали ізофлавіон-редуктазу з молекулярною масою 35,4 кДа в насінні нуту. Нео et al. [18] ідентифікували інгібітор α -амілази з молекулярною масою 56,2 кДа у глобуліновій фракції білків нуту. Досліджені сорти характеризувалися значною інтенсивністю компонентів у зонах з молекулярною масою від 29 до 40 кДа та від 19,2 до 26,5 кДа. Сорт Скарб вирізнявся низькою інтенсивністю компонентів А (93,6 кДа), В (63,6 кДа), М (17,8 кДа) та О (14,9 кДа). Висока інтенсивність компонентів Е (40,7 кДа), F (38,0 кДа), I (26,5 кДа), J (25,2 кДа) та K (22,4 кДа) спостережена у сортів Одисей, Триумф, Буджак, Розанна. Найменшою інтенсивністю компонентів Е та F виділявся сорт Скарб, а компонентів I, J, K — сорти Аргумент, Адмірал, Пегас. Висока інтенсивність компонента D (51 кДа) була у сортів Буджак, Триумф, Одисей, мінімальна — у Розанни та Скарбу. Максимальна кількість компонента G (35,3 кДа) виявлена у сортів Пам'ять, Триумф та Одисей, L–O компонентів — у сорту Пам'ять, мінімальна кількість компонента G (34,6 кДа) — у сортів Скарб,

Таблиця 3

Компонентний склад альбумінів насіння сої

Питома маса компонентів в електрофоретичному спектрі, частки															
Компоненти	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O
ММ компонентів, кДа	93,6	63,6	55,3	51,0	41,7	38,9	36,3	28,5	25,9	24,3	21,0	19,0	16,5	8,0	5,3
Сорт															
Антей	7,8	10,2	9,7	10,2	10,5	9,4	11,1	10,6	9,8	10,2	10,2	9,2	11,2	10,1	11,2
Пегас	9,2	10,5	10,0	9,0	9,6	8,8	9,9	9,1	9,9	9,0	8,4	7,2	9,0	6,9	5,4
Пам'ять	7,4	9,8	9,7	11,0	9,4	8,1	10,7	11,7	10,2	10,3	9,3	9,3	11,5	11,6	13,1
Розанна	10,3	4,9	10,6	9,5	11,9	9,8	7,6	6,6	6,5	4,9	12,7	7,3	7,8	6,5	4,7
Буджак	9,7	14,2	11,3	12,6	9,9	11,4	12,8	13,4	11,4	9,7	10,3	9,9	8,8	10,0	8,3
Тріумф	8,0	11,6	10,3	11,9	11,3	10,2	11,5	12,4	10,9	10,6	10,2	8,5	10,7	11,6	10,6
Одисей	8,9	12,1	10,5	11,9	11,0	10,4	11,7	13,2	9,9	21,3	10,3	10,8	10,7	12,7	10,2
Скарб	13,9	7,6	6,6	6,7	5,1	4,9	5,5	10,7	6,8	5,9	5,9	7,1	11,5	12,3	22,7
Аргумент	6,8	7,8	8,0	6,8	8,1	7,7	8,1	6,5	7,9	6,4	7,3	6,4	7,0	6,1	1,5
Адмірал	9,0	11,2	13,4	10,4	13,2	9,3	11,1	9,7	12,7	11,6	11,4	9,5	11,7	12,3	12,4

Примітка: ММ — молекулярна маса.

Таблиця 4

Компонентний склад глобулінів насіння нуту

Компоненти	Питома маса компонентів у електрофоретичному спектрі, долі														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
A	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O
ММ компонентів, кДа	93,6	63,6	56,0	51,0	40,7	38,0	35,3	29,2	26,5	25,2	22,4	19,2	17,8	15,3	14,9
Сорт															
Антей	0,3	7,2	7,4	8,5	6,8	8,3	10,5	9,2	6,3	9,6	6,9	10,6	4,3	7,8	1,5
Пегас	0,2	8,5	8,9	8,0	8,6	7,5	9,4	9,6	5,8	8,5	5,4	6,0	4,1	6,5	1,4
Пам'ять	0,3	7,1	6,5	8,1	8,6	6,9	11,1	10,0	7,2	9,4	10,5	12,1	11,5	11,6	1,3
Розанна	0,3	5,6	6,2	5,6	15,4	14,9	7,8	8,6	7,7	14,5	14,3	7,0	2,0	4,3	1,1
Буджак	0,3	17,2	17,2	15,3	16,5	15,9	10,9	10,4	12,5	14,8	17,2	13,8	7,3	6,5	1,8
Тріумф	0,4	18,6	18,8	17,6	18,9	19,1	12,7	12,0	13,1	14,8	17,1	13,6	5,5	7,1	1,9
Одисей	0,3	18,2	16,8	15,5	15,6	17,5	13,1	12,1	11,3	13,7	16,2	12,4	5,6	6,9	1,9
Скарб	0,1	3,5	5,0	6,5	5,5	5,6	6,6	10,3	8,9	12,3	10,2	9,7	0,1	6,5	2,8
Аргумент	0,1	7,4	8,4	8,0	7,2	6,9	8,0	8,4	5,3	5,9	6,9	5,1	3,8	6,1	1,6
Адмірал	0,1	6,5	4,9	6,8	7,0	7,2	9,9	9,4	6,6	6,4	5,3	9,4	14,3	6,6	1,3

Примітка: ММ — молекулярна маса.

Розанна, низька інтенсивність L–O компонентів — у сортів Антей, Розанна, Аргумент і мінімальна кількість компонента М (17,8 кДа) — у сорту Скарб. Значна інтенсивність компонента С (56 кДа) виявлена у сортів Тріумф, Одисей, Буджак, мінімальна — у сортів Адмірал та Скарб (рис. 3, табл. 4).

В електрофоретичних спектрах глютелінів насіння нуту ми виявили 14 білкових компонентів з молекулярними масами: 200 кДа (А), 69,3 кДа (В), 62,5 кДа (С), 51,0 кДа (D), 48,6 кДа (Е), 40,8 кДа (F), 38,1 кДа (G), 36,7 кДа (H), 33,5 кДа (I), 26,2 кДа (J), 21,5 кДа (K), 19,0 кДа (L), 17,8 кДа (M), 16,1 кДа (N). Компоненти А, Е, К, L нуту за молекулярною масою подібні до глютелінів рису [19], компоненти В, С, Н, I, J, N — до глютелінів вівса [20]. Взяті у дослідження сорти нуту вирізнялися як за інтенсивністю смуг компонентів глютелінів, так і за їхньою кількістю. Буджак, Тріумф, Одисей, Пам'ять, Антей, Адмірал, Розанна характеризувалися високою інтенсивністю практично всіх компонентів електрофоретичного спектру, особливо компонентів D, F, G, H, I, J, K, L, M. У сорту Пегас відсутні компоненти А, F, G та низька інтенсивність смуг компонентів С, Е, Н, I.

кДа

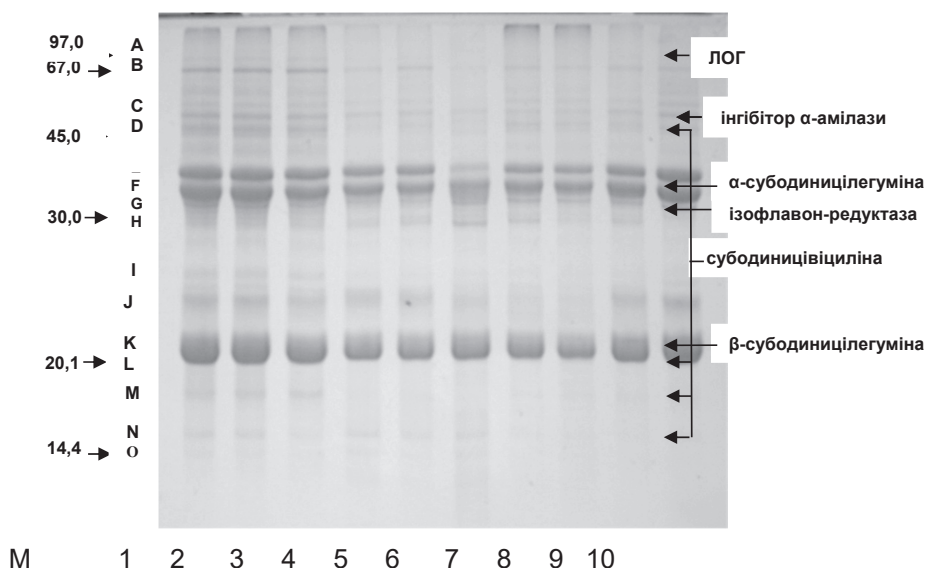


Рис. 3. Електрофорез глобулінів із насіння нуту: 1 — Буджак; 2 — Тріумф; 3 — Одисей; 4 — Пам'ять; 5 — Антей; 6 — Скарб; 7 — Пегас; 8 — Аргумент; 9 — Адмірал; 10 — Розанна. М — маркери молекулярної маси, А–О — компоненти глобулінів; ЛОГ — ліпоксигеназа

В електрофоретичному спектрі сорту Аргумент відсутні компоненти А, Е, F, G та низька інтенсивність смуг компонентів у зонах з молекулярною масою 33,5–69,3 кДа. У сорту Скарб відсутні в електрофоретичному спектрі компоненти А, Е та низька інтенсивність смуг компонентів В та F (рис. 4, табл. 5).

Таблиця 5

Компонентний склад глютелінів насіння нуту

Компоненти	Питома маса компонентів в електрофоретичному спектрі, долі													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
A		B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N
ММ компонентів, кДа	200,0	69,3	62,5	51,0	48,6	40,8	38,1	36,7	33,5	26,2	21,5	19,0	17,8	16,1
Сорт														
Антей	7,1	5,1	3,9	12,6	4,6	8,7	8,7	9,0	7,5	14,84	15,6	19,0	13,2	10,1
Пегас	–	6,8	3,3	7,9	3,8	–	–	4,4	2,6	10,1	12,9	13,4	12,1	8,1
Пам'ять	6,1	4,8	4,8	9,4	3,9	6,7	4,7	4,7	7,2	15,1	10,5	15,2	9,5	5,3
Розанна	9,2	5,9	5,5	17,2	–	15,7	14,4	10,3	12,6	15,6	12,2	13,2	13,2	8,0
Буджак	8,1	11,0	13,1	20,4	9,3	12,5	14,5	12,7	18,4	15,1	16,9	18,3	12,8	11,5
Тріумф	11,0	7,2	10,5	17,8	6,1	11,7	12,7	13,7	19,5	20,9	12,6	19,5	15,8	10,6
Одисей	11,7	6,4	12,5	19,5	4,2	7,5	6,1	11,2	18,4	20,8	15,6	19,4	16,1	10,0
Скарб	–	2,4	6,7	9,2	–	3,6	8,2	10,5	6,5	15,0	8,8	10,4	7,7	8,9
Аргумент	–	3,4	3,2	3,4	–	–	–	4,2	3,4	12,9	12,9	15,3	14,4	10,9
Адмірал	9,7	6,9	2,3	15,5	5,7	10,5	9,6	10,1	15,7	4,8	15,8	6,2	12,9	8,6

Примітка: ММ — молекулярна маса.

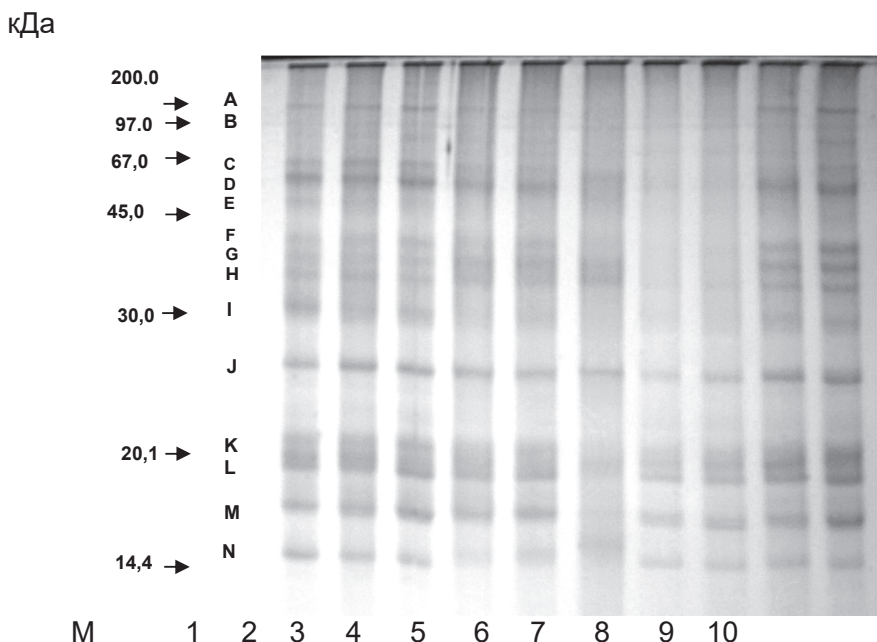


Рис. 4. Електрофорез глютелінів із насіння нуту: 1 — Буджак; 2 — Триумф; 3 — Одисей; 4 — Пам'ять; 5 — Антей; 6 — Скарб; 7 — Пегас; 8 — Аргумент; 9 — Адмірал; 10 — Розанна. М — маркери молекулярної маси; А–N — компоненти глютелінів

Отже, за даними електрофоретичного та денситометричного аналізів виявлено, що у сортів нуту спостерігаються значні відмінності за інтенсивністю смуг компонентів альбумінів та глобулінів, інтенсивністю та наявністю — відсутністю компонентів у електрофоретичних спектрах глютелінів. Виявлені за допомогою SDS електрофореzu білкові компоненти альбумінів та глобулінів, згідно літературних даних, за молекулярною масою подібні до 2S альбуміну (8 кДа [N]), α -субодиниць легуміну (40,7 кДа [E], 38,0 кДа [F]), β -субодиниць легуміну (26,5 кДа [I], 25,2 кДа [J], 22,4 кДа [K]), субодиниць віциліну (51,0 кДа [D], 19,2 кДа [L], 17,8 кДа [M], 15,3 кДа [N], 14,9 кДа [O]), ліпоксигенази (93,6 кДа [A]), інгібітору α -амілази (56,0 кДа [C]) та ізофлавоно-редуктази (35,3 кДа [G]).

Наступним етапом наших досліджень було виділення фракцій легуміну та віциліну з насіння за допомогою розробленого в лабораторії методу виділення 7S та 11S глобулінів і визначення вмісту та співвідношення цих фракцій у насінні різних сортів. Отримані результати показали, що в насінні вміст фракції 7S білків коливався від 27,9 до 37,7 %, що в 1,5 раза нижче, ніж у глобуліновій фракції білків з насіння гороху, та практично не відрізнявся від вмісту 7S білків у насінні сої. Вміст 11S білків у цій фракції коливався від 26,6 до 56,7 %, що вище вмісту 11S білків у насінні сої та гороху. Співвідношення 11S/7S глобулінів складало від 1,35 до 2,56 у різних сортів нуту (табл. 6).

Таблиця 6

Вміст та співвідношення 11S та 7S глобулінів у насінні нуту

Сорти	Білок, %	Вміст, % від білка		11S/7S
		7 S	11 S	
Антей	16,7±0,23	35,0± 0,23	41,1 ± 0,45	1,17
Пегас	13,5±0,12	28,9 ±0,19	26,6 ± 0,29	0,92
Пам'ять	17,1±0,18	37,7 ±0,23	36,7 ± 0,27	0,97
Розанна	16,8±0,19	35,9 ±0,32	43,8 ± 0,37	1,22
Буджак	14,8±0,15	34,0 ±0,28	45,4 ± 0,31	1,33
Тріумф	15,2±0,13	35,5 ±0,24	44,5 ± 0,32	1,25
Одисей	14,9 ±0,11	29,7 ±0,34	43,3 ±0,45	1,46
Скарб	13,6 ±0,08	31,0 ±0,25	54,8 ±0,34	1,77
Аргумент	14,8±0,12	27,9 ±0,35	37,6 ±0,41	1,35
Адмірал	17,3±0,14	32,6 ±0,31	56,7 ±0,29	1,72
min	13,5	27,9	26,6	0,92
max	17,3	37,7	56,7	1,77
$\bar{X}$	15,4±0,44	32,8 ±1,05	43,3±2,74	1,32 ±0,09

Проведений електрофоретичний аналіз 11S та 7S глобулінових фракцій підтвердив дані за кількістю та інтенсивністю смуг білкових компонентів у фракції сумарних глобулінів. Роздільна здатність методу виділення 11S та 7S фракцій вища в порівнянні з виділенням сумарної фракції глобулінів, проте цей метод не дає можливості виділити фракції леугміну та віциліну з високим ступенем очистки білків (рис. 5).

Подальші дослідження поліморфізму та характеру успадковування кількісного вмісту й компонентного складу основних фракцій білка нуту відкриває можливість використання цих результатів при доборі генотипів, що перевершують інші сорти за якістю білка.

Висновки. З застосуванням електрофоретичного та денситометричного аналізів виявлені сортові відмінності за інтенсивністю смуг, наявністю-відсутністю окремих компонентів у електрофоретичних спектрах альбумінів, глобулінів, глутелінів насіння нуту. Виявлені сортові особливості за вмістом білка, вмістом, співвідношенням та компонентним складом 7S та 11S глобулінів (вміст білка — 13,5–17,3 %; співвідношення 11S/7S глобулінів — від 1,35 до 2,56). Показано, що сорти нуту характеризуються неоднаковим вмістом у електрофоретичних спектрах альбумінів, глобулінів, 7S та 11S глобулінів компонентів, які за молекулярною масою подібні до 2S альбуміну, α -, β -субодиниць леугміну та субодиниць віциліну, що можуть викликати алергічну реакцію в організмі людини.

Маючи дані кількісного вмісту загального білка, антипоживних факторів (інгібітору трипсину, ліпоксигенази), вмісту та компонентного складу основних білкових фракцій, враховуючи їхні функціональні властивості,

наявність у компонентному складі білків субодиноць, які негативно впливають на здоров'я людини, можна буде на ранніх етапах селекції добирати генотипи, біохімічні показники яких відповідають потребам, необхідним для створення сортів продовольчого напрямку.

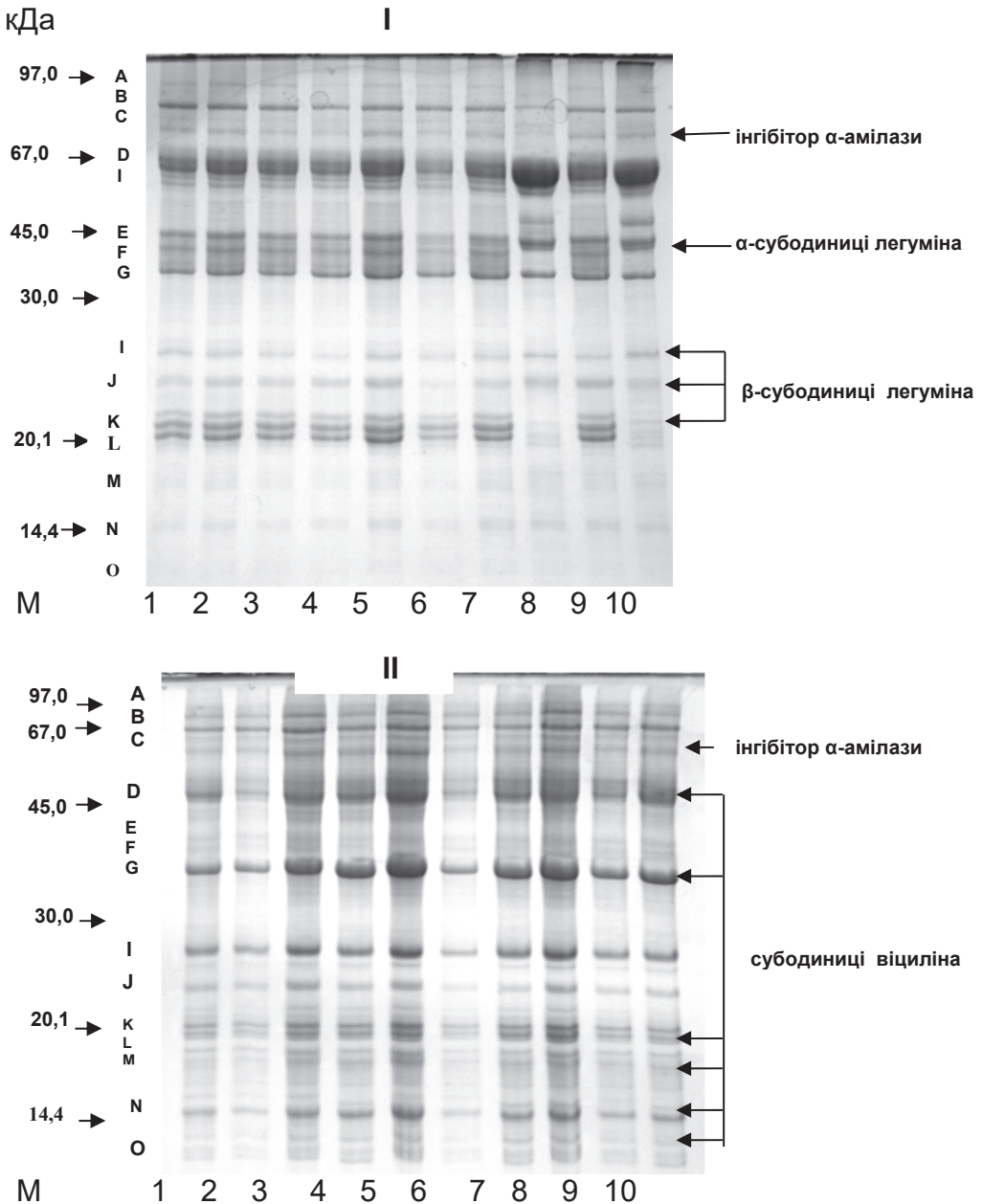


Рис. 5. Електрофорез 11S (легуміна) та 7S (віциліна) глобулінів насіння нуту: 1 — Буджак, 2 — Триумф, 3 — Одисей, 4 — Пам'ять, 5 — Антей, 6 — Скарб, 7 — Пегас, 8 — Аргумент, 9 — Адмірал, 10 — Розанна. М — маркери молекулярної маси, А–О — компоненти глобулінів, I — 11S глобуліни, II — 7S глобуліни

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Бушулян О. В. Нут: генетика, селекція, насінництво, технологія вирощування / О. В. Бушулян, В. І. Січкарь. — Одеса, 2009. — 248 с.
2. Шпырко Т. В. Биотехнологические подходы к уменьшению антинутритивных веществ зернобобового сырья / Т. В. Шпырко, Л. В. Капрельянц, О. Ф. Щапина // Сб. науч. тр. ОНАПТ. — Одесса: ОНАПТ, 2008. — Вып. 30. — С. 42–44.
3. Асатуллоев И. Белковые ингибиторы протеаз семян нута / И. Асатуллоев, Г. Карпиленко, И. Витол // Хлебопродукты. — 2008. — № 1. — С. 58–59.
4. Liu L. H. Extraction and characterization of chickpea (*Cicer arietinum* L.) albumins and globulins / L. H. Liu, T. V. Hung, L. Bennett // Journal of Food Science. — 2008. — Vol. 73, № 5. — P. 299–305.
5. Casey R. Pear: genetics, molecular biology and biotechnology / R. Casey, C. Domoney, A. M. Smith // In: R. Casey, D. R. Davies, Biotechnology in agricultural series. — Wallingford, Oxon, UK: CAB International, 1993. — P. 121–164.
6. Rao J. A. V. Purification and immunochemical characterization of vicilin storage protein of chickpea (*Cicer arietinum* L.) / J. A. V. Rao, A. Qadri, K. R. Koundal // International Journal of Biological Technology. — 2011. — Vol. 2(3). — P. 21–28.
7. Dadon S. B. E. Vicilin and the basic of legumin are putative chickpea allergens / S. B. E. Dadon, C. Y. Pascual, D. Eshel, P. Teper-Bamnolker, M. D. P. Ibanez, R. Ram // Food chemistry. — 2013. — Vol. 138. — P. 13–18.
8. Левицкий А. П. Экстракционный метод определения жира в растительном сырье с использованием экстракторов нового типа / А. П. Левицкий // Биохимические методы исследования селекционного материала. — Одесса: ВСГИ, 1979. — Т. 15. — С. 78–84.
9. Ермаков А. И. Методы биохимического исследования растений / А. И. Ермаков, В. В. Арасимович, Н. П. Ярош. — Л.: Агропромиздат, 1987. — 430 с.
10. Будницкая Е. В. Исследование активности липоксигеназы кормовых трав методом окисления каротина / Е. В. Будницкая // Биохимия. — 1955. — Т. 20, вып. 5. — С. 615–621.
11. Левицкий А. П. Методы определения ингибиторов трипсина / А. П. Левицкий // Биохимические методы исследования селекционного материала. — Одесса: ВСГИ, 1979. — Т. 15. — С. 68–72.
12. Патент на корисну модель № 107671, Україна. Спосіб добору генотипів сої продовольчого напрямку / Адамовська В. Г., Молодченкова О. О., Картузова Т. В., Січкарь В. І., Лаврова Г. Д.; заявник та власник патенту Селекційно-генетичний інститут; заявл. 24.06.2016.
13. Change Y. Isolation and characterization of chickpea (*Cicer arietinum* L.) seed protein fraction / Y. Change, I. Alli, A. Molina, Y. Konishi, J. Boye // Food and Bioprocess Technology. — 2012. — Vol. 5. — P. 618–625.
14. Vioque J. Purification and partial characterisation of chickpea 2S albumin / J. Vioque, K. Sanchez-Vioque, A. Clemente, J. Pedroche, J. Bautista, F. Millan // Journal of Agricultural and Food Chemistry. — 1999. — V. 47(4). — P. 1405–1409.
15. Hameed A. Genotypic variability and mutant identification in *Cicer arietinum* L. by seed storage protein profiling / A. Hameed, A. Saddiqa, S. Nadeem, N. Iqbal, B. Atta, T. M. Shah // Pak. J. Bot. — 2012. — V. 44(4). — P. 1303–1310.
16. Gueguen J. Pea and fababean proteins / J. Gueguen // In: B. J. F. Hudson. Development in food protein. — 1999. — V. 7. — P. 35–78.

17. Tiemann K. Pterocarpin phytoalexin biosynthesis in elicitor-challenged chickpea (*Cicer arietinum* L.) cell cultures. Purification, characterization and cDNA cloning of NADPH: isoflavone oxidoreductase / K. Tiemann, D. Inze, M. Van-Montagu, W. Barz // Eur. J. Biochem. — 1991. — V. 200. — P. 751–757.
18. Hao X. Characterization of novel legumin alpha-amylase inhibitor from chickpea (*Cicer arietinum* L.) seeds / X. Hao, J. Li, Q. Shi, J. Zhang, X. He, H. Ma // Biosci. Biotechnol. Biochem. — 2009. — V. 73. — P. 1200–1202.
19. Agboola S. Characterisation and functional properties of Australian rice protein isolates / S. Agboola, D. Ng, D. Mills // Journal of Cereal Science. — 2005. — V. 41(3). — P. 283–290.
20. Lasztity R. Oat proteins. The chemistry of cereal proteins / R. Lasztity // Boca Raton. Fla: CRS Press. — 1996. — P. 275–292.

Надійшла 07.06.2017.

UDC 577.112.083

Molodchenkova O. O., Kartuzova T. V., Sichkar V. I., Bezkravna L. Ya., Lykhota O. B., Pasichnyk S. M. Plant Breeding and Genetics Institute–National Center of Seed and Cultivar Investigations

RESEARCH OF THE CHICKPEA (*CICER ARIETINUM* L.) SEEDS PROTEIN COMPLEX

Study of peculiarities of content and component composition of main fractions of chickpea seeds protein complex of Ukrainian breeding varieties is realized. The variety features of component intensity, presence-absence in the electrophoretic spectrum of chickpea albumins, globulins, glutelins which affect on seed food value were evaluated using electrophoretic and densitometric analyses. The variety differences in protein content, content, ratio and component composition of 7S and 11S globulins of chickpea seeds were established. The obtained results could be used for selection of chickpea genotypes in food direction.

УДК 577.112.083

Молодченкова О. О., Картузова Т. В., Сичкар В. И., Бескровная Л. Я., Лихота Е. Б., Пасичник С. М. Селекционно-генетический институт–Национальный центр семеноведения и сортоизучения

ИССЛЕДОВАНИЕ БЕЛКОВОГО КОМПЛЕКСА СЕМЯН НУТА ОБЫКНОВЕННОГО (*CICER ARIETINUM* L.)

Проведено изучение особенностей содержания и компонентного состава основных фракций белкового комплекса семян сортов нута

украинской селекции. С использованием электрофоретического и денситометрического анализов выявлены сортовые особенности по интенсивности компонентов, наличию-отсутствию некоторых компонентов в электрофоретических спектрах альбуминов, глобулинов, глютелинов, оказывающих влияние на пищевую ценность семян. Установлены сортовые отличия по содержанию белка, содержанию, соотношению и компонентному составу 7S и 11S глобулинов. Полученные результаты могут использоваться при отборе генотипов нута продовольственного направления.

ОГЛЯД

УДК 575.113.2:577.112.82

О. І. РИБАЛКА, д. б. н., ст. н. співроб., зав. від.

СГІ–НЦНС, Одеса

e-mail: rybalkaalexander@gmail.com

ЧИ СПРАВДІ ПШЕНИЦЯ (*TRITICUM* L.) Є ДЕСТРУКТИВНИМ ХАРЧОВИМ ПРОДУКТОМ?

Подається огляд патологій людини, таких як целиакія, алергія на пшеницю, нецелиакійна чутливість до пшениці, малабсорбція фруктози, синдром подразнення кишківника, які тісно пов'язані з певними компонентами зерна пшениці та продуктів її переробки. Особлива увага зосереджена на білках клейковини різних видів та генотипів, роль яких у харчуванні людини досить активно дискутується. Варіювання їхньої реактивності вивчається і у зв'язку з сучасними технологіями переробки зерна. Причини зростання патологічної чутливості до пшениці за останні 50 років до кінця не з'ясовані, однак сучасні технології переробки зерна можуть підвищувати вміст імунореактивних і токсичних компонентів у харчових продуктах із пшениці.

Ключові слова: пшениця, клейковина, токсичні пептиди, імунореактивність, целиакія, малабсорбція фруктози, NCWS, IBS.

Згідно даних археологічних досліджень, людство вживає пшеницю як харч уже впродовж щонайменше 9000 років, а наразі пшениця забезпечує населенню Землі понад 20 % загальноспоживаного протеїну [1]. Однак останніми роками роль білків пшениці, яку вони відіграють у організмі людини, дедалі ретельніше вивчається і набула гарячої публічної дискусії, яка спостерігається зазвичай у колах з маргінальними поглядами на це важливе питання і створює певний безлад через брак належної інформації у дискутантів. Істина ж, як відомо, завжди деє посередині. Однак між різними припущеннями чи висновками саме виникнення запеклої дискусії у фахівців різних профілів довкруг пшеничної клейковини свідчить про те, що з «хлібом насущним» коїться щось не те. Прибічники «gluten-free» дієти, або харчування без клейковини, вважають пшеницю «досконалою хронічною отрутою». Цю точку зору обґрунтував відомий американський кардіолог Вільям Дейвіс [2]. Автори ж протилежної точки зору, як правило, — це виробники пшениці, стверджують, що клейковина «не така вже й погана» [3].

У поглядах на цю проблему неоднозначні позиції й епідеміологів. Дослідження свідчать про те, що частота патологічного несприйняття пше-

ничної клейковини, яка проявляється у вигляді важкої спадкової хвороби целиакії (celiac disease), в останні 50 років зросла у 2–4 рази. Причини ж цього зростання достеменно не з'ясовані [4]. Одні автори, серед яких відомі клініцисти, вважають, що підвищують частоту целиакії передусім сучасні селекційні сорти пшениці з їхньою більш токсичною клейковиною [5], тоді як інші дослідники цих змін «винними» вважають технології переробки зерна сучасних сортів пшениці на рафіноване борошно [6].

У цій статті зроблена спроба (наскільки це можливо) пролити світло на важливу проблему харчової цінності пшениці з аналітичним оглядом: а/ складових пшеничного зерна, що зумовлюють негативні реакції у «чутливих» осіб; б/ патологій, пов'язаних з певними компонентами зерна; в/ різниці у реактивності між древніми, історичними, та сучасними сортами; г/ впливу технологій переробки зерна у зв'язку з чутливістю людей до його компонентів.

Загалом дозріле пшеничне зерно, за різними даними, містить: 8–14 % волога, 65–75 — вуглеводи, 1,2–3,0 — мінерали, 1,0–3,3 — ліпіди, 8–19 % — протеїн (альбуміни+глобуліни — 2,3–2,8 і клейковина — 9,5–10,8, інгібітори амілази/трипсину — до 4,0), фруктани — 0,7–3,0 %.

З-поміж перелічених компонентів негативну реакцію у чутливих осіб зумовлюють білки та полісахариди фруктани. Це в першу чергу водонерозчинні білки клейковини: гліadini і глютеніни. Мономерні гліadini відносяться до класу проламінів, за амінокислотним складом насичені **проліном** і **глутаміном**. Гліadini за біохімічними характеристиками поділяють на чотири фракції: α -, β -, ω - та γ -гліadini. Високополімерні глютеніни за молекулярною масою поділяють на високомолекулярні (HMW) та низькомолекулярні (LMW). Подібні білки до клейковинних білків пшениці містяться також у ячмені (гордеїни) та житі (секаліни) [7].

У процесі шлунково-кишкового травлення кожний тип клейковинних білків пшениці розщеплюється до пептидів різної довжини і різної молекулярної маси. У спеціальних дослідженнях було показано, що **пролін-глутамін** насичені білки і пептиди надзвичайно стійкі до протеолізу у шлунково-кишковому тракті (ШКТ) щурів, а у ШКТ людини постпроліновий протеоліз взагалі відсутній [8]. Нерозщеплені, багаті проліном рештки утворюють щільні й компактні білкові структури, достатньо стійкі до протеолізу. Певні типи цих стійких до травлення пептидів клейковини і є медіаторами зворотної імунної реакції імунокомпетентних клітин кишківника у чутливих осіб до продуктів з пшениці [9].

Крім клейковинних, інший клас водорозчинних білків пшениці — альбумінів амілаза-трипсин інгібітори (ATIs) також мають стосунок до чутливості на продукти із зерна пшениці. Комплекс ATIs, за їхньою функцією, це фактично захисні білки рослин. Вони блокують екзогенні ферменти амілази й трипсину, які розщеплюють крохмаль та білки. Фракції ATIs, такі як 0,19 і 0,38, класифіковані за розчинністю у хлороформі та електрофоретичною мобільністю, є активними проти α -амілази слини та пан-

креатичних ферментів людини [10]. Крім пшениці, АТIs у невеликих кількостях виявлені також у зерні жита, тритикале і ячменю.

Зерно пшениці містить також клінічно активні вуглеводи, відомі як фруктани. Це — полісахариди, полімери фруктози з або без однієї молекули глюкози, приєднаної через β -глікозидні зв'язки. Фруктани класифікуються на основі конфігурації їхньої молекулярної структури, утвореної β -глікозидними зв'язками (лінійна або розгалужена) та ступенем полімеризації. Лінійні фруктани включно з інуліном і леван/флеїном містять відповідно $\beta(2-1)$ та $\beta(2-6)$ зв'язки. Розгалужені фруктани грамінін-типу містять суміш $\beta(2-1)$ і $\beta(2-6)$ зв'язків. Фруктани для рослини пшениці є досить важливими. Вони забезпечують підвищену толерантність пшениці до низьких температур та посухи [11].

Фруктани загалом дієтологи розглядають як дієтичну клітковину, оскільки ферментативна система ШКТ людини не спроможна розщеплювати β -глікозидні зв'язки. То ж фруктани вільно проходять через тонкий відділ кишківника у товстий відділ, де біфідобактерії разом з іншими пробіотиками утилізують фруктани шляхом розщеплення β -глікозидних зв'язків. Фруктани корисні для більшості осіб, оскільки сприяють функціонуванню і розмноженню дружньої кишкової мікробіоти, підвищують частоту та повноту випорожнення калових мас [12]. Однак споживання фруктанів у великій кількості (>15 г/добу) може спричиняти здуття живота, метеоризм та абдомінальний дискомфорт [13]. У цивілізованих країнах населення вживає хліба мало, і добове навантаження фруктанів на кишківник становить у середньому до 4 г, що нижче порога у 15 г/добу. Але, за оцінками фахівців, глобальна популяція населення Землі споживає фруктанів понад 20 г/добу [14].

Хоча пшениця і є основним джерелом фруктанів для населення, наприклад США, але вони виявлені також у 15 % усіх квіткових рослин, включно з такими популярними, як артишок, банан, броколі, часник, цибуля-порей, диня, цибуля, білий персик, жито [15]. Нещодавно фруктани були згруповані у велике сімейство дієтичних вуглеводів під загальною назвою ферментабельні олігосахариди, дисахариди, моносахариди і поліози (FODMAPs), які можуть ферментуватися кишковими бактеріями у товстому відділі ШКТ. Крім фруктанів, до FODMAPs входять також сорбітол (кісточкові фрукти), рафіноза (овочі, сочевиця, капуста, паростки брюсельської капусти) і лактоза (молочні продукти) [16].

Далі будуть схарактеризовані різні патології, різновиди чутливості та несприйняття продуктів, що пов'язані з окремими компонентами зерна пшениці, такі як: алергія на пшеницю, целиакія і чутливість до клейковини, не пов'язаною з целиакією (NCGS/NCWS), малабсорбція фруктози та синдром подразнення кишківника (IBS) (табл. 1).

Найбільш тяжкою недугою є **целиакія**, за визначенням — як хронічна, імуніопосередкована ентеропатія, що спричинена контактом кишківника з пшеничною клейковиною у генетично чутливих до досліджуваних ре-

агентів осіб і появою лейкоцитарних антигенів (HLAs) DQ2 та/або DQ8. Ген, порушення діяльності якого викликає целиацію, розміщений на короткому плечі 6-ї хромосоми каріотипу людини і має назву CELIAC1 [17].

Таблиця 1

Пов'язані з пшеничними продуктами недуги, їх поширення та компоненти зерна пшениці, відповідальні за ці патології [30]

Захворювання	Поширення захворювань	Потенційно реактивні компоненти зерна	Потенційно менш реактивні компоненти зерна
Целиакія	0,5 – 2,0%	α- і ω- гліадини, CM3 протеїни, 0,19 ATIs	γ-гліадини, ВМ-глютеніни і НМ-глютеніни
Алергія на пшеницю	0,2–0,5%	–	–
Астма мельника	–	ATIs, LTPs, серпіни, α- і ω-гліадини	γ-гліадини, пероксидази, ВМ-глютеніни і НМ-глютеніни
Атопічний дерматит	–	LTPs, CM-3 протеїни, ATIs, гліадини і глютеніни	–
Кропивниця	–	ω-5 гліадин	ω-1,2 гліадин, НМ-глютеніни, ATIs
Анафілаксія	–	ω-5 гліадин, НМ-глютенін	ATIs, α-, γ- і ω-гліадини
Малабсорбція фруктози	11–38%*	Фруктани	–
Нецелиакійна чутливість	0,55%*	ATIs, фруктами	–
Синдром подразнення кишківника	11,5 – 14,1%	Фруктани низько-полімерні	Фруктани високополімерні

*на підставі дослідження обмеженої популяції;
LTPs — транспортні протеїни ліпідів; ATIs — амілаза-трипсин інгібітори.

У процесі травлення продуктів із зерна пшениці певна частина клейковинних білків, стійких до протеолітичного гідролізу, розпадається на відносно великі за розміром пептиди. У осіб, хворих на целиацію, ці пептиди поводять себе як стрес-індукуючі фактори, які модулюють кишковий епітелій та імунокомпетентні клітини кишківника [18; 19]. Водночас інші клейковинні пептиди виконують функцію медіаторів, які підвищують кишкову епітеліальну проникність та посилюють контакт пептидів з реактивними імунними клітинами [20; 21]. Стійкі до перетравлювання пептиди поглинаються власне пластинкою слизової оболонки (*lamina propria mucosae*), де вони зв'язуються з HLA DQ2 або DQ8. Присутні у послідовностях клейковинних пептидів амінокислоти глутаміну і проліну почасти комплексуються безпосередньо з DQ2 або DQ8, тоді як інші клейковинні пептиди потребують попередньої модифікації для полегшення комплексування. Рецептори антигенів HLA DQ2 та DQ8 переважно зв'язують

пептиди з негативно зарядженими амінокислотами та амінокислотами зі специфічними анкерними рештками [22]. Більше того, тканино- специфічний фермент трансглютаміназа селективно деамідує глютамін, трансформуючи його у глютамінову кислоту, що, в свою чергу, посилює зв'язування клейковинних пептидів з HLA DQ2 та DQ8 з утворенням так званої «зв'язуючої кишені» пептидів [23]. Будучи зв'язаними з HLA, антиген-місткі клітини доставляють клейковинні пептиди (мають назву Т-клітинні епітопи) до Т-клітин. Т-клітини або Т-лімфоцити, є різновидом лімфоцитів (білі кров'яні тільця), що відіграють центральну роль у клітинно опосередкованому імунітеті. Зв'язані з клейковинними пептидами Т-клітини проліферують і диференціюються у Th1 клітинні ефектори, які і є медіаторами кишкового запалення опосередковано через секрецію прозапального цитокіну (невеликі сигнальні пептиди) інтерферон-гама (IFN- γ). Т-клітини також реактивні до тканинної трансамінази, в кінцевому результаті вони призводять до деструкції кишкового епітелію шляхом генерування аутореактивних антитіл [24].

Отже, клейковина є головною причиною, що генерує антигени у осіб, хворих на целиацію. Клейковинні пептиди, що розпізнаються Т-клітинами у контексті з HLA DQ2 та DQ8, були ідентифіковані серед гліадинів і глютенінів пшениці, секалінів жита і гордеїнів ячменю. Було також виявлено, що α - і ω -гліадини пшениці є найбагатшим джерелом епітопів (специфічних послідовностей), що розпізнаються Т-клітинами. Тоді як значно менше Т-клітинних епітопів було виявлено для γ -гліадинів і глютенінів.

Найстійкіший до ферментів травлення пептид, похідний від α -гліадинів пшениці, з послідовністю LQLQPFQPQLPYRQPQLPYRQPQLPYRQPQPF (Q — глютамін; P — пролін; L — лейцин; F — фенілаланін; Y — тирозин), названий як 33-мер, є одним із найреактивніших імуногенних пептидів, який часто використовується як маркер целиакійної імунореактивності [25; 26]. На додаток до клейковини, пшеничні ATIs розглядаються також як агенти, що спричинюють кишкове запалення шляхом зв'язування зі звоноподібним (toll-like) рецептором 4 (TLR4) [5].

Клінічно целиацію діагностують за ознаками атрофії ворсинок епітелію у тонкому відділі кишечника, деградація яких асоціюється з симптомами погіршення засвоєння їжі, діареєю, болями у животі та втратою маси тіла. Крім того, целиакія проявляється у вигляді специфічних симптомів шкіри, які об'єднані під назвою *dermatitis herpetiformis*, та нейрологічних симптомів під назвою *клейковинна атаксія* (часткова або повна втрата координації рухів) [27]. Особи, хворі на целиацію, протягом життя схильні також до захворювання на інші аутоімунні патології, такі як діабет тип 1 і тиреоїдні хвороби. Незважаючи на те, що у значній більшості випадків целиакія імовірно не діагностується, тим не менш вона оцінюється як найбільш поширена у світі генетично зумовлена аутоімунна хвороба. За неточними даними, носіями цієї патології є щонайменше від 0,5 до 2,0 % населення глобальної світової популяції [28]. Клінічними дослідженнями

було також виявлено, що для хворих на целиацію критичний поріг споживання пшеничної клейковини становить усього 10–100 мг/добу [29].

Алергія на пшеницю зустрічається у 0,2–0,5 % осіб серед досліджених популяцій. Особи, що страждають на цю патологію, мають підвищений вміст у крові імуноглобулінів Е (IgE), антитіл, специфічних до певних алергенів зерна. У процесі контакту з алергенами вони зв'язуються з IgE за участі мастоцитів і базофільних лейкоцитів та провокують утворення біогенної сполуки гістаміну, яка миттєво викликає алергійну реакцію у чутливих осіб. Слід зазначити, що майже всі харчові алергени є протеїнами, стійкими до високих температур, протеолізу та кислотного гідролізу. Такі продукти, як арахіс, молоко, яйця, горіхи, пшениця, ракоподібні, риба і соя є найпоширенішими алергенними продуктами [31]. Симптоми алергії на пшеницю охоплюють такі патології, як астма мельника і риніти, що виникають унаслідок вдихування борошна. **Атопічний дерматит** (інфантильна екзема, нейродерміт) — хронічне шкірне захворювання, що супроводжується інтенсивним свербінням шкіри. **Кропивниця** (кропив'янка) проявляється після контакту з пшеницею у вигляді пухирів і почервоніння шкіри. **Анафілаксія** є найтяжчою алергією, загрозливою для життя генералізованою або системною реакцією гіперчутливості на продукти з пшениці, вражає різні системи тіла людини [32]. За оцінками фахівців, 0,4 % світового населення проявляють алергію на білки пшениці. Причому більшість алергиків виявляють серед дитячої вікової категорії (критичний вік 6 років), яка домінує також за атопічним дерматитом і патогенною симптоматикою травлення [29]. Залежна від пшениці індукована фізичними вправами **анафілаксія** (*wheat dependent exercise-induced anaphylaxis*, WDEIA) проявляється при вживанні продуктів із пшениці перед інтенсивними фізичними вправами і найчастіше виявляється у тинейджерів. **Астма мельника і риніти** становлять небезпеку для пекарів та мельників, які за професійною діяльністю змушені вдихати з повітрям частки борошна [33].

Пшеничні алергени виявлені серед білків клейковини, альбумінів і глобулінів (табл. 1). Так, омега-5 гліадин є головним алергеном для WDEIA і кропив'янки [34]. Компоненти зерна ATIs, CM3, α - і γ -гліадини тісно пов'язані з атопічним дерматитом [35]. Певні фракції альбумінів і глобулінів, такі як ATIs, LTPs, і серпіни, виявилися сильними алергенами, що спричиняють астму мірошника; α - і ω -гліадини та НМ-глютеніни також є причетними до цієї патології [36]. Клінічними дослідженнями було виявлено, що загалом алергіки до пшениці можуть бути толерантними до дещо вищих доз пшеничних алергенів, ніж хворі на целиацію. Так, 1 г пшеничного алергену було достатньо, аби викликати симптоми алергії у більшості піддослідних дорослих, хоча меншість досліджуваних дітей відчувала алергійну реакцію вже після вживання 10 мг алергену [29].

Крім целиакії, продукти із пшениці спричиняють ряд інших патологій, відомих в англійській аббревіатурі як **NCGS/NCWS** (нецелиакійна чут-

ливість до пшениці), **IBS** (синдром подразнення кишківника) та **малабсорбція фруктози** [37]. Однак роль клейковини та інших компонентів пшеничного зерна у індукції симптомів NCWS залишається поки що невизначеною. Ряд чутливих осіб з симптомами NCWS страждають як пацієнти зі спадковою реакцією на компоненти зерна, що нагадує целиакію, але значно менш реактивною [38]. У порівнянні з ситуацією у загальній популяції серед NCWS пацієнтів зафіксовано значніше число випадків участі HLA DQ2 або DQ8 генетичного відчуження і появу більшої кількості високого рівня специфічних до клейковини антитіл [39].

Разом з тим у хворих з симптомами NCWS відсутня атрофія ворсинок кишкового епітелію, що характерно саме для прояву целиації. Ряд компонентів ATIs також спричинюють симптоми NCWS. Виявлено, що ATIs фракції CM3 і 0,19 активують TLR4-залежні метаболічні шляхи, що ведуть до утворення прозапальних цитокінів із моноцитів, макрофагів і дендритних клітин у обох груп пацієнтів з целиацією і без неї. Існує припущення, що особи зі слабким контролем TLR4 можуть страждати від запалення, індукованого пшеничними ATIs [5]. У одному з клінічних дослідів повідомляється про те, що із 276 досліджуваних пацієнтів з NCWS у 70 виявили патологічні ознаки, схожі на хворобу целиакію. Решта, причому більшість (206 із 276), все ж проявляли гіперчутливість, схожу на алергію як стосовно до пшениці, так і до ряду інших продуктів [40]. Фактична частота патології NCWS у глобальному аспекті невідома. Згідно існуючих даних, у США зафіксовано поширення NCWS у кількості 0,55 % від дослідженої популяції [41].

За результатами клінічних досліджень, деякі особи з симптомами NCWS можуть страждати від малабсорбції фруктози скоріш, ніж від чутливості до клейковини [42]. Особи з проблемами малабсорбції фруктанів ШКТ не в змозі засвоювати фруктозу, яка потім ферментується бактеріями кишківника, спричинюючи абдомінальні симптоми, такі як біль, здуття, болісне збільшення розмірів кишківника. Малабсорбція фруктози досить легко діагностується стандартними клінічними тестами на присутність у видиху хворого водню і метану, однак причини і механізм малабсорбції ще недостатньо вивчені [42]. Серед досліджених популяцій, де вживання фруктози в межах норми, малабсорбція виявлена у 11–38 %. Але з перевищенням рекомендованих норм вживання фруктози поширеність патології значно зростає [43].

Особи, чутливі до подразнення кишківника з IBS (*irritable bowel syndrome*) синдромом, можуть також реагувати на продукти з пшениці. Вживання фруктанів пшениці, імовірно, спричинює дискомфорт кишківника в усіх IBS пацієнтів, оскільки лише від 5 до 15 % із загальної кількості спожитих фруктанів засвоюються у тонкому відділі ШКТ. IBS пацієнти, у яких серед симптомів домінує діарея, мають підвищену проникненість тонкого відділу ШКТ, знижену експресію білків-регуляторів цієї функції кишківника та підвищену частоту рухів кишківника як реакцію на дієту з

умістом пшениці. Зменшення вживання у дієті FODMAP у осіб з IBS чітко позначається і на зменшенні ознак дискомфорту кишківника [44]. Низький рівень вживання у дієті фруктанів полегшує IBS симптоматику та навіть стимулює ріст мікрофлори *Bifidobacterium* у товстому відділі кишківника [45].

На жаль, IBS є досить розповсюдженою патологією, яка діагностована у більш ніж 14 % населення США і майже 12 % європейців [46; 47]. Чітко підтверджено: така характеристика молекули відомих типів фруктанів, як довжина полімерного ланцюга фруктози, є більш значним фактором шлункового дискомфорту, який спричинює IBS-подібні симптоми, ніж тип структури фруктанів. Фруктани з низьким ступенем полімеризації фруктози активніше індукують IBS симптоми, мають вищий осмотичний ефект і швидше ферментуються, ніж фруктани з високим ступенем полімеризації [48].

Важливим є питання варіювання реактивності схарактеризованих вище компонентів зерна різних видів і сортів пшениці у роді *Triticum*. Адже різні види і сорти різняться як за складом, так і за вмістом реактивних компонентів, і це дає підстави розрізняти генотипи пшениці за «профілем реактивності», який має віддзеркалювати потенціал і кількість реактивних епітопів, що утворюються в результаті перетравлювання у ШКТ людини різних зразків зерна пшениці чи продуктів його переробки.

Отже, найпоширенішим серед численних видів пшениці є культурна пшениця *T. aestivum* L., відома як м'яка (*common wheat*), або хлібопекарська (*bread wheat*) гексаплоїдна (AABBDD, $2n=6x=42$) пшениця, десятки тисяч сортів якої вирощуються по всьому світу. Поняття «сучасна пшениця» відноситься до її короткостеблових сортів, створених після 1950-х років на основі використання генів карликовості. Сорти пшениці, одержані до цього періоду, відносяться до традиційних (*heritage*), або історичних (*historic*), сортів. Сюди ж можна зарахувати і сорти-популяції народної селекції (*landraces*).

До древніх відносяться півчасті пшениці різної плоїдності та геномної структури. Найдавніша культурна пшениця є однозернянка (*T. monosocum* L. ssp. *monosocum*), диплоїд, що містить один А геном. Тетраплоїдні пшениці мають структуру з двох геномів А і В. Найвідоміші з них є емер (*T. turgidum* L. ssp. *dicoccum* Schrank ex Schübl.), тверда пшениця [(*T. turgidum* L. ssp. *durum* (Desf.) Husn.)], пшениця рівет (*T. turgidum* L. ssp. *turgidum*) та Хоросан (Khorasan) [*Triticum turgidum* L. ssp. *turanicum* (Jakubz.) Б. Löve & D. Löve], для якої один сорт має назву як Камют (Kamut trademark). Пшениця спельта [*T. aestivum* ssp. *spelta* (L.) Thell.] — півчаста гексаплоїдна [49].

Геномна конституція пшениці може частково прояснити варіювання імунореактивності видів культури щодо целіакії. Так, кілька найбільш імуногенних α -гліадинів кодуються геномом D пшениці [50]. Відповідно види пшениці, у яких відсутній геном D, такі як однозернянка, емер, твер-

да пшениця, проявляють у середньому нижчу реактивність, ніж м'яка хлібопекарська. З іншого боку, В геном пшениці кодує найменш реактивні щодо целіакії епітопи α -гліадинів [50]. Оскільки спельта має геном D, то її цитотоксичність була оцінена як подібна до м'якої хлібопекарської. Так, шість досліджених зразків спельти показували целіакійні α -9 Т-клітин епітопи подібного рівня, що й у 80 сучасних сортів пшениці [51].

Серед видів пшениць, що культивуються, найменшу кількість реактивних у зв'язку з целіакією епітопів містить одностернянка (геном А). У спеціальних дослідках вона показувала найнижчу цитотоксичність за ознаками пригнічення клітинного росту, активації апоптозу, емісії оксиду азоту (ІІ), тканинної трансглютамінази та підвищення трансепітеліального електричного опору в культурах клітин раку кишківника Сасо-2/ТС7 та мієлогенної лейкемії К562(С) [52]. Після експозиції екстрактів гліадинів одностернянки у кишківнику 8 піддослідних волонтерів не було виявлено негативного впливу на ворсинки епітелію кишківника і не зафіксовано появи цитокіну інтерферону ІFN- γ [53]. Однак у клінічних дослідках з одностернянкою було виявлено експресію Т-клітин імунотенними епітопами α -і γ -гліадинів одностернянки, хоча й різниця між генотипами одностернянки у кількості реактивних епітопів була досить суттєвою [50; 54].

Загалом емери і тверда пшениця (геноми А і В) є менш імунореактивними, ніж м'яка хлібопекарська пшениця, але більш імунореактивними від одностернянки. У клінічних дослідках з хворими на целіакію лише доза твердої пшениці у п'ять разів вища від дози м'якої пшениці спричиняла подібний ефект на характеристики епітелію кишківника піддослідних осіб [55]. Разом з тим різні генотипи видів пшениці тетраплоїдного рівня досить суттєво відрізнялися між собою за імунореактивністю, а деякі сорти твердої пшениці були за цим показником навіть на рівні м'якої гексаплоїдної пшениці. І незважаючи на загалом нижчий, ніж у м'якої пшениці, рівень імунореактивності одностернянок, емерів і твердої пшениці, вони все ж продукують реакцію Т-клітин у 25–38 % досліджених хворих на целіакію [54]. На жаль, геном D м'якої пшениці, як найбільш імунореактивний щодо целіакії, водночас кодує біосинтез більшості ВМ-глютенінів, украй важливих для прояву хлібопекарської якості [56].

Важливим є порівняння за імунореактивністю старих (традиційних) і сучасних сортів пшениці. Проведені спеціальні дослідження вказують на те, що старі сорти загалом є менш імунореактивні у порівнянні з сучасними. Сорти м'якої пшениці, у яких експресується більше генів *Gli-2* локусу в геномах А і В, ніж у геномі D, продукують менше α -гліадин целіакійних епітопів Т-клітин. Однак і в цьому порівнянні імунореактивність суттєво залежала від генотипу пшениці. Так, у одному з дослідів порівнювали старі європейські сорти з сучасними за реактивністю α -9 епітопів. Дванадцять із 44 старих сортів колекції показали нижчий рівень імунореактивних епітопів у порівнянні лише з одним із 36 сучасних сортів [51]. У іншому досліді серед 61 дослідженого зразка твердої пшениці генотипи,

що експресували найнижчу кількість трьох α -гліадин епітопів, таких як DQ2,5-Glia- α 1 (послідовність PFPQPELPY), DQ2,5-Glia- α 2 (послідовність PQPELPYPQ), DQ2,5-Glia- α 3 (послідовність FRPEQPYPQ), були представлені сумішшю древніх пшениць, старих сортів і сучасних селекційних ліній [57]. Разом з тим сучасні сорти твердої пшениці проявляють чітку тенденцію підвищеної епітоп-експресії. Так, серед досліджених сучасних селекційних ліній твердої пшениці 91 % увійшли до найбільш імунодомінантної категорії, тоді як серед старих сортів і древніх сортозразків до цієї категорії було зараховано лише 9 % [57]. Скоріш за все саме тісне зчеплення локусів, що кодують біосинтез реактивних α -гліадинів і ВМ-глютенінів, у зв'язку з селекцією на якість клейковини, прояснює, чому ряд сучасних сортів пшениці має підвищену кількість целіакійних епітопів Т-клітин. Адже сучасна селекція на якість клейковини спрямована на підвищення вмісту ВМ-глютенінів, що водночас тягне за собою імунореактивні α -гліадини. Далеко не всі старі традиційні сорти мають низьку Т-клітин імунореактивність. Так, хоча середня інтенсивність α -9 епітопів була значно вищою у сучасних сортів, та найбільш імунодомінантні генотипи були виявлені серед старих сортів [51]. Серед сучасних цілком успішно можна виділити генотипи з доволі низькою імунореактивністю. Так, у одному з дослідів серед 16 старих і сучасних сортів був ідентифікований один зразок сучасної *club wheat* пшениці [*T. aestivum* L. ssp. *compactum* (Host) MacKey], який показав другий, найнижчий у досліді, результат активності за відповіддю Т-клітин та IFN- γ експресії *in vitro* [58].

Були зроблені спроби отримати сучасні сорти пшениці з низькою імунореактивністю. Однак це непросте завдання, оскільки сорти пшениці, позбавлені імунореактивності клейковинних білків, можуть бути водночас не функціональними у технологічному відношенні, оскільки імунореактивні гліадини і важливі стосовно хлібопекарської якості ВМ-глютеніни є сильно асоційованими через тісне генетичне зчеплення відповідних генів [51]. Експериментальні лінії пшениці (дітелосоміки), у яких відсутні короткі плечі хромосом гомологічних груп 1 і 6 разом з локусами, що кодують біосинтез гліадинів, показали мінімальну імунореактивність, але водночас у них були втрачені важливі хлібопекарські характеристики [59]. Була створена мутантна лінія пшениці з нуль-алелями локусів *Gli-A2*, *Gli-D1* та *Glu-D3* та задовільною хлібопекарською якістю [60]. У досліді на органах *in vitro* ця лінія показала відсутність негативного впливу на ворсинки кишкового епітелію [61], але була відсутня також індукція IFN- γ і цитокіну IL-2 [62].

Перспективними у зниженні імунореактивності пшениці виглядають трансгенні ДНК технології, які дозволяють зберегти високі хлібопекарські характеристики пшениці та знизити реактивні целіак-епітопи Т-клітин. Використовуючи метод РНК-інтерференції (технологія «мовчазних генів»), у трансгенних ліній пшениці вдалося різко знизити кількість синтезованих α -, γ - і ω -гліадинів. Синтез α -гліадинів знизився на

91, ω -гліадинів на 81 %, і повністю було заблоковано синтез γ -гліадинів. Отримані лінії пшениці показали суттєво знижену імунореактивність. Крім того, у цих ліній знижений синтез гліадинів було компенсовано підвищенням синтезу ВМ-глютенінів, в результаті чого отримано матеріал з низькою імунореактивністю та середньою і високою хлібопекарською якістю [63].

Різні види і генотипи пшениці продукують також різні типи і кількості АТІs, що мають стосунок до целіакії, алергії на пшеницю, та NCWS. Біо-синтез АТІs кодують гени, локалізовані в В і D геномах (3BS, 3DS хромосоми) пшениці, і тому диплоїдні і тетраплоїдні види, у яких відсутні один чи обидва ці геноми, можуть містити менше АТІs [64]. Оскільки пшениця однозернянка не містить В і D геномів і відповідних кодуючих регіонів, у її зерні АТІs не синтезуються, і відповідно не зафіксовано пригнічення чи блокування травних ферментів людини при вживанні в їжу продуктів з однозернянки [65; 66]. Для сортів твердої пшениці і емерів факт пригнічення α -амілазної активності у слині людини чітко установлений, причому на рівні м'якої пшениці або навіть і вище [66]. АТІs твердої пшениці і емерів відрізняються від АТІs м'якої пшениці відсутністю фактора CM3 АТІ, причетного до целіакії, алергії на пшеницю та NCWS [67]. Незважаючи на те, що генотип сильно впливає на вміст у зерні і тип АТІs, умови вирощування впливають на цей показник сильніше. Наприклад, помічено, що з підвищенням вмісту білка в зерні вміст CM3 АТІ закономірно знижується [68]. Удвоє більше АТІs було виявлено у 113 сортів м'якої пшениці у порівнянні з 7 сортами твердої [66]. І хоча деякі автори вказують на те, що у їхніх дослідках сучасні сорти пшениці містять у зерні більше АТІs, ніж старі сорти, однак масштабних порівняльних досліджень сучасних сортів зі старими і древніми за вмістом АТІs проведено не було [5].

Причетні до алергії на пшеницю ω -гліадини кодуються локусом у В геномі пшениці. Всі культурні види включно з однозернянкою містять ω -5 гліадин, що має стосунок до WDEIA [67; 69]. Стосовно алергії на пшеницю «астми мельника» не було знайдено суттєвої різниці в активності зв'язування IgE між однозернянкою, твердою і м'якою пшеницями [66]. У процесі широкомасштабного вивчення 324 сортів з різних видів пшениці лише 1 сорт однозернянки, 1 пшениці рівет і 8 сортів м'якої пшениці були найменш алергенними [70]. Однозернянки і емери загалом містили більше ω -5, ніж м'яка пшениця. А послідовності амінокислот ω -5 у емерів і м'якої пшениці відрізнялися, хоча вклад цієї відмінності у алергенність не досліджена [69]. Сорти пшениці твердої в середньому показували нижчу, ніж сорти м'якої пшениці, реактивність зв'язування IgE як для АТІs, так і інших альбумінів та глобулінів. Хоча деякі сорти твердої пшениці проявляли алергенність, подібну до м'якої пшениці [71]. Деякі, але не всі, досліджені зразки пшениці спельти мали нижчий рівень алергенності, ніж сорти м'якої пшениці. Спельта продукує менше, ніж м'яка пшениця, ω -5 гліадину, що має стосунок до WDEIA [69].

Серед досліджених генотипів м'якої пшениці були виявлені алельні варіанти гліадинів (наприклад, алель *Gli-B1c*), які суттєво знижують експресію алергенного гліадину ω -5 і, відповідно, рівень імунореактивності. Серед 29 досліджених різних сортів м'якої пшениці виявлено значну варіабельність за вмістом ω -5, серед яких один сорт продукував ω -5 у 10 разів більше, ніж сорт з найнижчим рівнем реактивності [72]. У одному з дослідів вивчали 321 сорт м'якої пшениці за широкою алергенністю і виявили сорт з найвищим рівнем алергенності, який зв'язував IgE у 6 разів більше, ніж сорт з найнижчою алергенністю [70].

З урахуванням даних сучасних досліджень селекціонерами створені сорти з суттєво зниженим рівнем алергенності. Так, низькою експресією гліадину ω -5 характеризуються сорти і селекційні лінії пшениці з хромосомною житньо-пшеничною транслокацією 1RS.1BL [72]. Ці ж сорти мають низький рівень алергенності стосовно WDEIA і кропивниці [73]. Створені також сорти пшениці, що мали на 30 % нижчу алергенність в цілому за комплексом характеристик алергенності [74]. Шляхом використання методу РНК інтерференції створено селекційні лінії, що мають частково або повністю пригнічений біосинтез алергенних ω -гліадинів [75]. До того ж ці лінії поряд зі зниженою алергенністю мають задовільні характеристики хлібопекарської якості, оскільки блокування експресії специфічних ω -гліадинів призводило до поліпшення хлібопекарської якості [74]. Важливо, що пригнічення чи блокування експресії цих ω -гліадинів сприяло також зниженню вмісту інших алергенів, таких як ATIs, LTP (протеїнів транспорту ліпідів), серпінів [74; 75]. Але, на жаль, у цих ліній пшениці пригнічення експресії ω -гліадинів компенсувалося підвищенням експресії α -гліадинів, отже вони є сприятливими для осіб, що страждають від WDEIA, проте зовсім неприйнятні для осіб з целіакією [74; 75].

Отже, подолання алергенності пшениці є надзвичайно складним завданням, оскільки створення гіпоалергенних сортів для осіб з одним типом алергенності часто перетворює ці сорти на гіпералергенні для осіб з іншим типом алергенності. Ба більше, гіпоалергенні сорти для одного типу алергії часто не бувають гіпоалергенними для інших типів алергії [76].

Уміст фруктанів, які є несприятливими для осіб з малабсорбцією фруктози, IBS та частково NCWS, також суттєво варіює серед різних видів пшениці, сортів і генотипів. Як і білки клейковини, фруктани присутні у доволі значних кількостях усіх видів та сортів пшениці. Серед харчових продуктів з вмістом фруктанів, що вживає середньостатистичний американець, частка пшениці перевищує 70 % [77]. Тому було проведене широке ранжування різних видів і сортів пшениці за вмістом фруктанів з повідомленням даних у цілій низці наукових публікацій, що свідчить про важливу роль фруктанів як харчового компоненту [78–81].

Серед досліджених більш як 350 сортів м'якої пшениці вміст фруктанів у зерні в перерахунку на суху речовину становив від 0,9 до 3,0 %. Серед них 35 старих сортів містили фруктани у середньому 1,2 %, в

середньому 1,0 % фруктанів містили 313 сучасних сортів пшениці [79]. Вивчення різних типів фруктанів у пшениці, їх біосинтез, мобілізація, стосунок до посухостійкості і харчової цінності культури наразі у досить активній фазі досліджень.

Отже, підсумовуючи результати дослідження імунореактивності серед історичних, старих (традиційних) і сучасних сортів пшениці, можна констатувати наступне. Гучні висловлювання у популярній пресі (наприклад, В. Дейвіс, 2011) та заклики уникати продуктів із сучасних сортів пшениці і вживати продукти із зерна старих сортів та древніх видів, безумовно, мають під собою ґрунт, але цілком не підтверджуються сучасними науковими даними. Немає сьогодні сортів чи видів пшениці, які були б рекомендовані науковцями для вживання хворим на целіакію чи особам з алергією на пшеницю.

Хоча з викладеного матеріалу видно, що деякі старі, древні чи сучасні сорти можуть містити незначну кількість імунореактивних проламінів чи фруктанів. Особливо цікава одностернянка, зерно якої містить незначну кількість імунотоксичних компонентів. Сучасна селекція також спроможна створити гіпоалергенні або менш токсичні сорти для осіб, хворих на целіакію. Більше того, впровадження таких сортів сприятиме зниженню у популяціях частоти прояву захворюваності на целіакію та інші патологічні чутливості у генетично схильних до цих патологій осіб. Наявні сьогодні дані свідчать про те, що загалом сучасні пшениці містять дещо вищий, ніж старі та древні, уміст імунотоксичних факторів, що спричиняють целіакію.

Сучасні сорти пшениці також не містять у зерні суттєво більше фруктанів, ніж старі, історичні. Поява сучасних пшениць також не прояснює загального підвищення у глобальній популяції імуночутливості до пшениці за останні 50 років. Можливо, що для з'ясування цього явища необхідно провести більш масштабне вивчення. Тим більше, що опубліковані останнім часом повідомлення також не пояснюють різниці в активності ATIs та алергенності старих і сучасних сортів.

У дослідженнях часто не враховують впливу добрив, засобів захисту рослин та агресивних факторів довкілля на алергенність та імунотоксичність сучасних сортів пшениці. Так, згадувалося, що вміст ω -5 гліадину зростає зі збільшенням доз мінеральних добрив та високої температури у період дозрівання зерна. І подібне було виявлено щодо α -гліадинів. Та й взагалі добре відомо, що мінеральні, особливо азотні добрива суттєво підвищують як вміст у зерні азоту, так і загальну кількість гліадинів, у тому числі імунореактивних ω - та α -гліадинів у пшеничному зерні та продуктах із нього [82]. До того ж, сучасні селекційні програми, на жаль, не передбачають тестування нових сортів на імунореактивність, алергенність та вміст у зерні фруктанів. Не існує також затверджених протоколів чи стандартів для визначення «реактивності» сучасних сортів. Хоча, в інтересах чутливих до пшениці споживачів, украї важливо стандартизувати лабо-

раторні процедури для детекції хоча б найбільш реактивних для Т-клітин епітопів, що спричиняють целиакію, і/або тестувати нові сорти на сироватку від чутливих та алергенних осіб. Не є й великою проблемою перевіряти нові сучасні сорти на вміст у зерні фруктанів.

Хоча, з іншого боку, добре відомо, що хліб і хлібопродукти виготовляють із борошна не якогось певного одного, а з сумішей зерна різних сортів пшениці, а отже, технологічний процесинг зведе нанівець зусилля попередньої оцінки сортів за профілем реактивності. Більше того, сучасні технології переробки зерна також можуть позначитись на реактивності харчових продуктів. Адже сучасні технології переробки зерна суттєво відрізняються від традиційних, зокрема за такими факторами: 1/ використання непророщеного зерна; 2/ заміна тривалої і докорінно відмінної від сучасної ферментації швидкодіючою дріжджовою ферментацією в культурах *Saccharomyces cerevisiae*; 3/ використання некислого тіста; 4/ додавання до борошна при замісі екстрактів пшеничних білків та інуліну; 5/ переважне застосування рафінованого білого борошна.

Розглянемо, наприклад, вплив на імунореактивність зерна пшениці його пророщуванням (осолодінням). Зерно пшениці, жита, ячменю містить власні активні ензими, які здатні руйнувати важкоперетравні білки. Як тільки-но зерно набухає, поглинаючи воду, ендogenousні протеази розщеплюють ATIs до пептидів і амінокислот, які використовуються для росту проростка. А отже, ATIs швидко деградують одразу від початку проростання зерна [83]. У цьому процесі ендотеази розщеплюють гліadini і глютеніни на доступні для проростка амінокислоти [84]. Проростання зерна активує цистеїнпротеази, відповідальні за ферментативну деградацію гліадинів [85]. Через 5–6 днів від початку проростання першими деградують ω -гліadini [86]. Після семи днів проростання твердої пшениці практично повністю деградує імунодомінантні ω -5 гліадини [87]. У ферментованій заквасці жита і пшениці деградує відповідно 99,5 % і 95 % проламінів [85; 88]. Особливо токсичний 12-мер α -гліадин QLQPFQPQLPY був ефективно деградований ферментами з пророщеного зерна [89; 90]. У цьому процесі на 83 % деградував 33-мер гліадин і на більш як 99 % був розщеплений α -гліадин Т-клітин епітоп PQPQLPYQPQLPY у пшениці м'якої, емера і однозернянки [87; 89]. Додаванням ферменту проліл-ендопротеази з *Aspergillus niger* до продуктів з пророщеного зерна удалося знизити харчовий статус продуктів нижче порогу у 20 ppm, прийнятий для продуктів, що маркуються gluten-free [91]. У пророщеному зерні пшениці лише певна частка імунореактивних пептидів проявляє целиакійну епітоп експресію. Однак навіть за цих умов продукти із пророщеного зерна не є безпечними для хворих на целиакію. Навіть деградована клейковина пшениці продовжує індукувати проліферацію Т-клітин на рівні значно вищому, ніж безглютеновий контроль [84; 90].

На жаль, численні дослідження свідчать про те, що пшенична клейковина настільки стійка до протеолізу, що навіть найактивніші протеази по-

вністю гідролізують білки клейковини лише на 8-й день від початку проростання зерна, коли зерно вже практично повністю трансформовано у паросток [86; 90]. Використання зерна на такій стадії проростання у харчовій промисловості під великим питанням. Крім того, продукти з пророщеного зерна мають суттєво обмежені терміни використання (*shelf-life*). Єдиний позитивний аспект у тому, що пророщене зерно поліпшує смакові характеристики його продуктів [88]. Індустріально привабливими є ензими з пророщеного зерна ячменю, які спроможні максимально деградувати більшість гліадинів пшениці [90]. Оптимальною температурою для деградації гліадинів м'якої пшениці і деяких емерів є 25°C [87].

Процеси деградації фруктанів у проростаючому зерні пшениці досконало не досліджені. У такому зерні присутні гідролази, подібні до тих, що містяться у насінні цибулі. У ячмені фруктани незначною мірою деградують під час проростання зерна, і понад 90 % фруктанів ячмінного суслу ферментуються дріжджами [92].

Імунореактивність пшеничної клейковини можна суттєво знижувати екзогенними мікробними ферментами. Комбінації мікробних проліл-ендопептидаз (PEPs) можуть ефективно застосовуватися для руйнації білків клейковини як при промисловому виготовленні харчових продуктів із пшениці, так і при оральному їх споживанні хворими на целиакію. Цій темі присвячено кілька наукових оглядів [93–95]. У традиційній хлібопекарській практиці приготування заквасок застосовують різні бактеріальні протеази. Окремі раси молочнокислих бактерій здатні деградувати клейковинні білки вже через 24 години після інокуляції закваски. Так, окремі раси деградуватимуть від 23 % до 45 % γ -гліадинів і лише 11 % ω -5 гліадину. Комбінації PEPs від лактобацил *Lactobacillus ruminis*, *L. johnsonii*, *L. amylovorus*, *L. salivarius*, ізольовані з тонкого кишківника свиней, годуваних клейковино-містким кормом, показували високу ефективність суттєвої (але не повної) деградації імунореактивних пептидів гліадину, таких як 33-мер QPQQPFPQPQQPFPWQP та QLQPFPQPQLPYPQPQ. Саме комбінації PEPs із різних бактерій, а не окремі PEPs, є ефективними для руйнування пептидів клейковини. Так, α G-33-мер-фрагмент не спроможні були деградувати окремі PEPs з *Flavobacterium meningosepticum* чи *Lactobacillus sanfranciscensis* [96; 97], але в той же час він був успішно зрунований сумішшю PEPs з *Lactobacillus alimentarius*, *L. brevis* та *L. hilgardii* [98]. Ферментація сумішами мікробних гідролаз тіста твердої пшениці для пасти знижувала концентрацію клейковини на 83 % [99]. Бактеріальні ензими також здатні були деградувати 97 % клейковини хлібопекарської пшениці після 48 годин зброджування, а 33-мер був деградований після 6 годин ферментації [100; 101]. Причому у досліджах останніх авторів проліферація Т-клітин і біосинтез IFN- γ були еквівалентними контролю без клейковини [101]. Однак, незважаючи на високий ступінь ферментативної деградації пшеничної клейковини (97 %), випробування ферментованих продуктів безпосередньо на хворих целиакією пока-

зало, що у частини з них деградація ворсинок епітелію була вищою, ніж у варіанті харчування без клейковини [100]. Навіть у випадку, коли 98 % проламінів клейковини було деградовано пророщуванням і бактеріальною ферментацією, рештки проламінів виготовленого хліба лише 27 мг/кг спричиняли у моделях мишей, хворих на целіакію, дуоденіт, секрецію цитокінів, запалення кишківника і втрату маси тіла [102].

Аби повністю деградувати токсичний 33-мер пептид α -гліадину пшениці, потрібно не менш як 24 години ферментації при 30 °C [96], тоді як цілковита деградація цього пептиду у твердої пшениці потребує 72 години часу при 37 °C з тим, щоб ферментований продукт відповідав вимогам маркування за «gluten-free» стандартом [98]. Важливо, що ВМ-глютеніни, які є критично важливими для виготовлення якісної пасти з твердої пшениці, є більш податливими до ензиматичного розпаду і деградують раніше й швидше за реактивні проламіни у процесі зброджування закваски [103]. З цієї причини активно ферментоване тісто стає непридатним для випічки. Критична для технології виготовлення тіста насичена -S-S- зв'язками фракція клейковини, що має назву GMP (glutenin macro polymer), починає деградувати значно раніше від самої клейковини. Всього 5 годин ферментації молочнокислими бактеріями достатньо для деградації 46 % GMP [104]. Важливі для хлібопечення некрохмалисті полісахариди пентозани також повністю руйнуються у процесі ферментації тіста [88]. Отже, довготривала і гаряча ферментація тіста, на жаль, не є компромісною з хлібопекарськими властивостями пшеничного тіста.

Ферментація заквасок з культурами молочнокислих бактерій також впливає на вміст у продуктах фруктанів. Механізм деградації фруктанів звичайно ж інший, ніж процес деградації білків. Виявлено, що лише невелика частина молочнокислих бактерій (16 із 712 досліджених рас) спроможна деградувати фруктани [105]. Ба більше, деякі раси лактобактерій самі спроможні синтезувати власні форми фруктанів [106]. Але хлібопекарські дріжджі, які продукують ферменти інулінази та інвертази, цілком спроможні ефективно гідролізувати фруктани [107]. Дріжджова ферментація протягом 1,7 години знижує вміст фруктанів у тісті з обивного і білого пшеничного борошна відповідно на 33 і 48 % [108]. В результаті дріжджовий хліб містить майже вдвоє менше фруктанів, ніж хліб, виготовлений на заквасці.

І хоча роль недріжджової мікрофлори, головним чином лактобактерій, у процесах деградації фруктанів досконало не з'ясована, культури житньої закваски виявилися найбільш ефективними у деградації фруктанів. У одному з дослідів ферментована закваска мала лише половину вмісту фруктанів у порівнянні з неферментованим тістом [109]. Загалом же, молочнокислі бактерії, імовірно, найефективніше деградують фруктани, підкислюючи середовище, в якому дріжджовий гідроліз фруктанів перебігає високоефективно. Ряд авторів зазначають, що ефективність процесів ферментації у заквасках залежить не стільки від активності

мікробних протеаз, скільки від зниження рН середовища, яке є оптимальним для ендопротеїназної активності [84]. Оптимум активності цистеїн-протеази лежить у межах рН від 3 до 6, а оптимальне значення рН гідролізу гліадинів є 4,25 [110]. При рН 4,0 деградація 33-мера спостерігається найбільш ефективно у пшениці, емера, однозернянки і жита, хоча деградація 33-мера у ячменю більш ефективна при рН 6,5. За подібним сценарієм — оптимальне значення рН для дріжджової ензиматичної активності при деградації фруктозанів пшениці у межах від 4,5 до 5,0 [107]. За іншими даними, лише кисле середовище саме по собі вже суттєво поліпшує ефективність деградації проламінів у пшениці і жита [111]. Однак хімічне підкислення середовища було менш ефективним, ніж бактеріальне.

На якість життя осіб, хворих на целиацію, впливають не лише продукти із зерна і борошна пшениці. Від другої половини ХХ століття харчова індустрія суттєво розширила використання білків цієї культури [112]. Клейковина може бути просто ізольована від пшеничного борошна (*vital wheat gluten*) або модифікована для спеціального використання (*isolated wheat proteins*). Ізольована пшенична клейковина популярна не лише тому, що вона поліпшує структурну стійкість продуктів індустріальної випічки, а й через її ціну. Адже тонна пшеничного білка коштує менше, ніж соєвого, молочної сироватки чи казеїну. Світова харчова індустрія широко застосовує пшеничну клейковину для фортифікації низькоякісного пшеничного борошна. На харчовому ринку США вона часто використовується як в'язуча субстанція при випіканні мультизернового хліба [113]. Пшеничні білки служать також як в'язучі і скріплюючі агенти при виготовленні м'ясних виробів, реконструйованих морепродуктів, вегетаріанських замінників м'яса тощо. Загалом, використані як згущувачі, емульсифікатори, гелютворючі агенти, пшеничні білки застосовують при виготовленні 86 % пакетованих супів, 65 — консервованих супів, 63 — цукерок, 61 — сортів морозива, 46 — маринадів, 26 — оцтових приправ і соусів, 23 — джемів, 21 — продуктів дитячого харчування [113]. Загалом пшениця присутня у складі майже третини харчових продуктів на полицях супермаркетів.

Звичайно ж, ізольована клейковина не містить ендогенних пшеничних ензимів, які би деградували стійкі до травлення проламіни. Крім того, зауважено, що ізольована клейковина сама здатна продукувати *de novo* алергени. Задokumentований випадок з пацієнтом, який ніколи не мав алергії на пшеницю чи клейковину, але після вживання м'ясного продукту, що містив ізольовану клейковину, він потрапив до лікарні з анафілактичним шоком, що його спричинила саме ізольована клейковина [114]. Відомі також інші випадки, коли косметичні засоби для догляду за волоссям і шкірою з умістом пшеничної клейковини провокували кропив'янку у осіб, які не були алергіками щодо пшениці (клейковини) [115]. Для певних індустріальних цілей ізольована клейковина може бути деамідована

за допомогою кислот чи спеціальних ферментів з метою посилення її дії як емульсифікатора. Однак деамідована клейковина може бути більш імунореакивною щодо целіакії, ніж недеамідована, оскільки відомо, що пептиди деамідованої тканинної трансглютамазою клейковини у ШКТ сильніше зв'язуються з HLA DQ2/8, а це ще посилює імунну реакцію у випадку целіакії [26]. Важливо наголосити на тому, що деамідовані проламіни не детектуються стандартними методами на основі ензим-зв'язаних імуносорбентів, що зазвичай застосовують для визначення клейковини у харчових продуктах [111]. А це створює імовірність того, що харчові продукти, марковані як «gluten-free», насправді матимуть клейковину з невизначеним перевищенням допустимого порогу її вмісту, що створюватиме для споживачів, хворих на целіакію, непередбачувані проблеми зі здоров'ям.

На жаль, світова харчова індустрія в останні 30 років суттєво збільшила використання харчових компонентів, що спричиняють малабсорбцію фруктози, IBS та NCWS. Застосування фруктози за цей період зросло на 60,8 %, а надто у вигляді підсолоджувачів на основі кукурудзяного сиропу. На ринку зросла також частка продуктів з вмістом фруктанів типу інуліну, який використовується як клітковина та замітник жиру у знежирених продуктах [43]. І хоча інулін є корисним для здоров'я більшості споживачів, однак у чутливих осіб він може суттєво посилювати симптоми малабсорбції фруктози, IBS та NCWS [43].

Сучасні технології переробки зерна на борошно також роблять свій внесок у несприйняття пшеничних продуктів. Всілякі грибні ензими, які застосовують як поліпшувачі тіста, ферментні добавки, такі як α -амілаза з *Aspergillus oryzae*, ксиланаза, глюкоамілаза, целюлоза і β -ксилозидаза, також асоціюються з алергіями типу астми пекаря і різними контактними дерматитами [116]. Ці додаванки постають додатковим ризиком для здоров'я осіб, зайнятих у борошномельній і хлібопекарській промисловості [117]. Пшеничне борошно, оброблене γ -опроміненням та мікрохвильовою радіацією, також є алергенним для категорії чутливих осіб [118].

Вміст імунореакивної клейковини може підвищуватися також у процесі технологічного рафінування борошна. Так, переважна частина активності ендопептидаз, які деградують проламіни, зосереджена у висівках, позаяк біосинтез цих ферментів локалізований у алейроновому шарі [119]. Оскільки ж у процесі рафінування білого борошна висівки повністю видаляються, продукти з нього містять менше ферментів, що деградують проламіни. Отже, рівень імунореакивності продуктів з оббивного борошна нижчий, ніж з білого рафінованого [119].

Уміст імунореакивних компонентів пшениці різний залежно від шару зернівки. Так, ATIs окутують молекули крохмалю в ендоспермі, захищаючи їх від травлення шкідливими комахами й тваринами. Більшість целіакреактивних α -гліадинів локалізовані в субалейроновому шарі пше-

ничного зерна, який частково видаляється на валкових млинах. Однак у-гліадини і ВМ-глютеніни, які загалом є менш імунореактивними, сконцентровані переважно в ендоспермі і тому у великій кількості містяться у білому борошні. ω -Гліадини, які практично рівномірно розміщені у зернівці, за наявності у різних фракціях борошна відрізняються несуттєво [120].

Що стосується фруктанів, то вони досить нерівномірно локалізовані у різних шарах пшеничного зерна. Фракції висівок і мукички мають більше фруктанів, ніж біле борошно, отож хліб і хлібопродукти з оббивного борошна містять більше фруктанів, ніж продукти з білого борошна. Але, разом з тим, оббивне борошно містить фруктани з вищим ступенем полімеризації, а відтак і менш реактивні [120]. З іншого боку, фруктани з нижчим ступенем полімеризації легше ферментуються дріжджами [121; 122].

Дослідження патологічної чутливості людей до клейковини пшениці в цивілізованих країнах досі активно обговорюються, а кількість наукових публікацій у цій сфері (не рахуючи публікацій щодо ATIs та малабсорбції фруктанів) вже сягає десятків тисяч статей, що красномовно свідчить про актуальність проблеми та необхідність її вирішення (табл. 2).

Таблиця 2

Кількість наукових публікацій з дослідження целіакії (CD) і нецеліакійної чутливості до клейковини (NCGS) [123]

Роки	CD	NCGS	NCGS / CD
1951–1970	2632	6	1:438
1971–1990	4915	118	1:43
1991–2010	9498	733	1:13
2011–2013	2014	188	1:10

При цьому активність досліджень з даних патологій постійно зміщується у бік вивчення NCGS. І якщо причини целіакії, особливості імунної відповіді організму хворих на клейковину, наслідки хвороби для здоров'я пацієнтів досить детально досліджені, то нецеліакійна чутливість до клейковини (NCGS) ще залишає за собою багато питань наразі без відповіді. Справа у тому, що клінічна симптоматика целіакії, чутливості до пшениці і NCGS багато в чому схожі (табл. 3), і це ускладнює діагностику патологій, особливо клінічну.

З викладеного витікає, що на сьогодні практично немає сортів пшениці, цілком безпечних для осіб із симптоматикою целіакії, алергією на пшеницю та з ознаками малабсорбції фруктози.

Сучасна селекція працює над створенням нереактивних сортів пшениці, про що мовилося вище. Але, на жаль, традиційні методи селекції безсилі у вирішенні цієї багатогранної проблеми. Радикальне вирішення її скоріш за все лежить у сфері генної інженерії [74; 75].

Наукові дослідження і епідеміологічна статистика свідчать про те, що продукти з борошна пшениці, на жаль, поступово сприяють розвитку і зростанню у популяціях частоти зазначених вище захворювань і патологічних проявів, особливо у популяціях, які генетично сприйнятливі для розвитку целиакії та алергії на пшеницю. І хоча реальні причини зростання цих патологій на сьогодні достеменно не з'ясовані, сучасні технології переробки зерна пшениці напевно посилюють експозицію споживача до імунореактивних компонентів харчових продуктів із пшеничного зерна [113].

Таблиця 3

Порівняння клінічних симптомів залежних від клейковини ентеропатій [123]

Категорія	Целиакія	Чутливість до пшениці	NCGS
Гастроентерологічна	болі в животі діарея закреп	болі в животі блювання діарея	болі в животі діарея закреп нудота блювання
Нейропсихіатрична	головний біль біль у кістках і м'язах потьмарення свідомості дзвін у вухах заніміння втома атаксія	запаморочення головний біль	головний біль біль у кістках і м'язах потьмарення свідомості дзвін у вухах заніміння втома атаксія
Інші	дерматит втрата маси тіла	екзема, свербіж астма, риніти	шкірний сип втрата маси тіла

Відповідаючи на запитання, поставлене в заголовку статті, можна констатувати, що для осіб, які страждають на перелічені у табл. 1 недуги, пшениця є дійсно деструктивний продукт. Але викладений тут матеріал не стосується осіб здорових, які безсимптомно можуть вживати продукти із пшеничного зерна. Особи, що не мають зазначених видів симптоматики, але орієнтовані на пошук продуктів з пшениці з низькою імунореактивністю, можуть орієнтуватися на такі рекомендації: 1/ вживати в їжу продукти із зерна і борошна пшениці та древніх злаків з визначеною низькою імунореактивністю; 2/ надавати перевагу в раціоні продуктам із пророщеного чи ферментованого зерна; 3/ уникати борошняних продуктів з додаванням ізольованої пшеничної клейковини та максимально обмежити кількість вживаного інуліну.

Викладений у статті матеріал стосується лише реактивності білків пшениці і некрохмалистих полісахаридів фруктанів. Але 70–75 % маси зерна пшениці становить легкозасвоюваний вуглевод крохмаль, завдяки

чому продукти із цієї культури мають високий гліцемічний індекс (ГІ вище 70), який вказує на швидкість трансформації крохмалю в глюкозу. Отже, особи що схильні до накопичення надлишкової маси тіла, діабету тип 2 або мають ознаки метаболічного синдрому, мусять обмежити до мінімуму вживання хліба (особливо білого) і хлібопродуктів. Адже не випадково для визначення вмісту вуглеводів у харчових продуктах німецькими дієтологами запропонована міра, що зветься **хлібна одиниця**. Одна хлібна одиниця дорівнює 10–13 г цукру або 20–25 г білого хліба і використовується для розрахунків при складанні дієт для діабетиків.

На завершення наголошуємо на тому, що ця стаття жодною мірою не спрямована на пониження ролі і значення пшениці як однієї з провідних харчових культур світу, поряд із житом та ячменем, які також, як і пшениця, містять клейковину, АТІs і фруктани. І хоча меншою мірою, але вони також мають стосунок до обговорюваних патологій. Читач має знати про стан наукових досліджень з вивчення харчових факторів, біологічної безпеки і власне безпеки харчування, пов'язаного з використанням пшениці. На жаль, у вітчизняних виданнях інформації на цю тему зовсім обмаль.

Є ще одна складова, яка підливає масла негативу у вогонь дискусій навколо пшениці, — це складова комерційна. Світовий ринок вільних від клейковини (*gluten-free*) продуктів сьогодні зростає, як на дріжджах. Так, лише у США у 2015 році обсяг ринку цих продуктів становив 2,79 мільярда доларів, а за оптимістичним прогнозом до 2020 року він сягне 7,59 мільярда доларів [124]. Тим-то у цій важливій і надто чутливій харчовій сфері також слід чітко відокремлювати дійсні проблеми від бізнесу.

Немає жодного сумніву, що пшениця як годувала, так і годуватиме зростаюче за чисельністю населення Землі. Але, на жаль, як свідчать матеріали цієї статті, вона не для всіх є корисним продуктом харчування. А так не має бути. Отож якість і харчова цінність основної продовольчої культури є питанням не менш важливим, ніж її продуктивність. Це проблеми світового стратегічного значення, і вони, сподіваюсь, неодмінно будуть розв'язані зусиллями світової наукової спільноти.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Braun H., Atlin G., Payne P. Multi-location testing as a tool to identify plant response to global climate change. In: Reynolds M. editor. Climate change and crop production. — London, UK: CAB International, 2010. P.115–138.
2. Davis W. Wheat belly: lose the wheat, lose the weight, and find your path back to health. — 2011. — Emmaus, Pa.: Rodale Press.
3. Nutritional Association of Wheat Growers. — 2013. Wheat Info., Accessed, 2012, March 3.
4. Rubio-Tapia A., Kyle R., Kaplan E., Johnson D., Page W. Increased prevalence and mortality in undiagnosed celiac disease. — Gastroenterology, 2009. — Vol. 137. — P. 88–93.
5. Junker Y., Zeissing S., Kim S-J., Barisani D., Wieser H., Leffler D., Zevallos V., Libermann T., Dillon S., Freitag T. Wheat amylase trypsin inhibitors drive intestinal

- inflammation via activation of toll-like receptor 4. — *J. Exp. Med.* — 2012. — Vol. 209. — P. 2395–2408.
6. Di Cagno R., Barbato M., Di Camillo C., Rizzello C., De Angelis M., Giuliani G., De Vincenzi M., Gobbetti M., Cucchiara S. Gluten-free sourdough wheat baked goods appear safe for young celiac patients: a pilot study. — *J. Pediatr. Gastroenterol. Nutr.* — 2010. — Vol. 51. — P. 777–783.
 7. Kasarda D., Bernardin J., Nimmo C. Wheat proteins. *Advances in Cereal Science and Technology*, A.A.C.C., St. Paul, Minnesota, USA. — 1976. — P. 158–236.
 8. Hausch F., Shan L., Santiago L., Gray G., Khosla C. Intestinal digestive resistance of immunodominant gliadin peptides. — *Am. J. Physiol. Gastrointest. Liver Physiol.*, 2002. — Vol. 283. — P. 996–1003.
 9. Arenz-Hansen H., McAdam S., Molberg O., Fleckenstein B., Lundin K., Jorgensen T., Jung G., Roepstorff P., Sollid L. Celiac lesion T-cells recognize epitopes that cluster in regions of gliadins rich in proline residues. — *Gastroenterology*, 2002. — Vol. 123. — P. 803–809.
 10. Choudhury A., Maeda K., Murayama R., DiMagno E. Character of a wheat amylase inhibitor preparation and effects on fasting human pancreaticobiliary secretions and hormones. — *Gastroenterology*, 1996. — Vol. 111. — P. 1313–1320.
 11. Hendry G. Evolutionary origins and natural functions of fructans — a climatological, biogeographic and mechanistic appraisal. — *New Phytol.*, 1993. — Vol. 123. P. 3–14.
 12. Klessen B., Schwarz S., Boehm A., Fuhrmann H., Richter A., Henle T., Kruger M. Jerusalem artichoke and chicory inulin in bakery products affect fecal microbiota of healthy volunteers. — *Br. J. Nutr.*, 200. — Vol. 98. — P. 540–549.
 13. Grabitske H., Slavin J. Gastrointestinal effect of low-digestible carbohydrates. *Crit. Rev. Food Sci. Nutr.*, 2009. — Vol. 49. — P. 327–360.
 14. Shepherd S., Gibson P. Fructose malabsorption and symptoms of irritable bowel syndrome: guideline for effective dietary management. — *J. Am. Diet. Assoc.*, 2006. — Vol. 106. — P. 1631–1639.
 15. Fedawa A., Rao S. Dietary fructose intolerance, fructan intolerance and FODMAPs. — *Curr. Gastroenterol. Rep.*, 2014. — Vol. 16. — P. 370–377.
 16. Shepherd S., Parker F., Muir J., Gibson P. Dietary triggers of abdominal symptoms in patients with irritable bowel syndrome: randomized placebo-controlled evidence. — *Clin. Gastroenterol. Hepatol.*, 2008. — Vol. 6. — P. 765–771.
 17. Ludvigsson J., Leffler D., Bai J., Biagi F., Fasano A., Green P., Hadjivassiliou M., Kaukinen K., Kelly C., Leonard J. The Oslo definition for coeliac disease and related terms. *Gut*, 2013. — Vol. 62. — P. 43–52.
 18. Thomas K., Sapone A., Fasano A., Vogel S. Gliadin stimulation of murine macrophage inflammatory gene expression and intestinal permeability are MyD88-dependent: role of the innate immune response in celiac disease. *J. Immunol.*, 2006. — Vol. 176. — P. 2512–2521.
 19. Cinova J., Palova-Jelinkova L., Smythies L., Cerna M., Pecharova B., Dvorak M., Fruhauf P., Tlaskalova-Hogenova H., Smith P., Tuchkova L. Gliadin peptides activate blood monocytes from patient with celiac disease. — *J. Clin. Immunol.*, 2007. — Vol. 27. — P. 201–209.
 20. Lammers K., Lu R., Brownley J., Lu B., Gerard C., Thomas K., Rallabhandi P., Shea-Donohue T., Tamiz A., Alkan S., Netzel-Arnett S., Antalis T., Vogel S., Fasano A. Gliadin induces an increase in intestinal permeability and zonulin re-

- lease by binding to the chemokine receptor CXCR3. *Gastroenterology*, 2008. — Vol. 135. — P.194–204.
21. Tripathi A, Lammers K., Goldblum S., Shea-Donohue T., Netzel-Arnett S., Buzza M., Antalis T., Vogel S., Zhao A., Yang S., Arrietta M., Meddings J., Fasano A. Identification of human zonulin, a physiological modulator of tight junctions, as prehaptoglobin-2. *Proc. — Natl. Acad. Sci. USA*, 2009. — Vol. 106. — P. 16799–16804.
 22. Tjon J., Bergen J., Koning F. Celiac disease: how complicated can it get? — *Immunogenetics*, 2010. — Vol. 62. — P. 641–651.
 23. Stepniak D., Vader L., Kooy Y., van Veelen P., Moustakas A., Papandreou N., Eliopoulos E., Drijfhout J., Papadopoulos G., Koning F. T-cell recognition of HLA-DQ2-bound gluten peptides can be influenced by an N-terminal proline at p-1. — *Immunogenetics*, 2005. — Vol. 57. — P. 8–15.
 24. Lindfors K., Kaukinen K. Contribution of celiac disease autoantibodies to the disease process. *Expert. Rev. — Clin. Immunol.*, 2012. — Vol. 8. — P. 151–154.
 25. Tye-Din J., Stewart J., Dromey J., Beissbarth T., van Heel D., Tatham A., Henderson K., Mannering S., Gianfrani C., Jewell D. Comprehensive, quantitative mapping of T-cell epitopes in gluten in celiac disease. — *Sci. Transl. Med.*, 2010. — Vol. 2. — P. 1–14.
 26. Arentz-Hansen H., Korner R., Molberg O., Quarsten H., Vader W., Kooy Y., Lundin K., Koning F., Roepstorff P., Sollid L. 2000. The intestinal T cell response to α -gliadin in adult celiac disease is focused on a single deamidated glutamine targeted by tissue transglutaminase. — *J. Exp. Med.*, 2000. Vol. 191. — P. 603–612.
 27. Jackson J., Eaton W., Cascella N., Fasano A., Kelly D. Neurologic and psychiatric manifestations of celiac disease and gluten sensitivity. — *Psychiatr.*, 2012. — Vol. 83. — P. 91–102.
 28. Rewers M. Epidemiology of celiac disease: what are the prevalence, incidence, and progression of celiac disease? — *Gastroenterology*, 2005. — Vol. 128. — P. 47–51.
 29. Hischenhuber C., Crevel R., Jarry B., Maki M., Moneret-Vautrin D., Romano A., Troncone R., Ward R. Review article: safe amounts of gluten for patients with wheat allergy or coeliac disease. *Aliment. Pharmacol. Ther.*, 2006. — Vol. 23. P. 559–575.
 30. Kucek L., Veenstra L., Amnuaycheewa P., Sorrells M. A grounded guide to gluten: how modern genotypes and processing impact wheat sensitivity. *Comprehens. Rev. Food Sci. Food Safety, Inst. Food Technol.*, 2015. — Vol. 14. — P. 285–302.
 31. Taylor S., Hefle S. Food allergies and other food sensitivities. *Sci. Status Summ. Food Technol.*, 2001. — Vol. 55. — P. 68–83.
 32. Battais F., Courcoux P., Popineau Y., Kanny G., Moneret-Vautrin D., Denery-Papini S. Food allergy to wheat: differences in immunoglobulin E-binding proteins as a function of age or symptoms. — *J. Cereal Sci.*, 2005, Vol. 42. — P.109–117.
 33. Walusiak J., Hanke W., Gorski P., Palczynski C. Respiratory allergy in apprentice bakers: do occupational allergies follow the allergic march? — *Allergy*, 2004. — Vol. 59. — P. 442–450.
 34. Morita E., Matsuo H., Chinuki Y., Takahashi H., Dahlstrom J., Tanaka A. Food-dependent exercise-induced anaphylaxis importance of omega-5 gliadin and HMW-glutenin as causative antigens for wheat-dependent exercise-induced anaphylaxis. — *Allergol. Int.*, 2009. — Vol. 58. — P. 493–498.

35. Tanabe S. IgE-binding abilities of pentapeptides, QQPFP and PQQPF, in wheat gliadin. — *J. Nutr. Sci. Vitaminol.*, 2004. — Vol. 50. — P. 367–370.
36. Sandiford C., Tatham A., Fido R., Welch J., Jones M., Tee R., Shewry P., Newman Taylor A. Identification of the major water/salt insoluble wheat proteins involved in cereal hypersensitivity. — *Clin. Exp. Allergy*, 1997. — Vol. 27. — P. 1120–1129.
37. Sapone A., Bai J., Ciacci C., Dolinsek J., Green P., Hadjivassiliou M., Kaukinen K., Rostami K., Sanders D., Schumann M. Spectrum of gluten-related disorders: consensus on new nomenclature and classification. — *BMC Med.*, 2012. — Vol. 10. — P. 1711–7015.
38. Catassi C., Bai J., Bonaz B., Bouma G., Calabro A., Carroccio A., Castillejo G., Ciacci C., Cristofori F., Dolinsek J. Non-celiac gluten sensitivity: the new frontier of gluten related disorders. — *Nutrients*, 2013. — Vol. 5. — P. 3839–3853.
39. Volta U., Tovoli F., Cicola R., Parisi C., Fabbri A., Piscaglia M., Fiorini E., Caio G. Serological tests in gluten sensitivity (nonceliac gluten intolerance). — *J. Clin. Gastroenterol.*, 2012. — Vol. 46. — P. 680–685.
40. Carroccio A., Mansueto P., Iacono G., Soresi M., D'Alcamo A., Cavataio F., Brusca I., Florena AM, Ambrosiano G., Seidita A. Non-celiac wheat sensitivity diagnosed by double-blind placebo-controlled challenge: exploring a new clinical entity. — *Am. J. Gastroenterol.*, 2012. — Vol. 107. — P. 1898–906.
41. Digiacoimo D., Tennyson C., Green P., Demmer R. Prevalence of gluten-free diet adherence among individuals without celiac disease in the USA: results from the Continuous National Health and Nutrition Examination Survey 2009–2010. — *Scand. J. Gastroenterol.*, 2013. — Vol. 48. — P. 921–925.
42. Fedewa A., Rao S. 2014. Dietary fructose intolerance, fructan intolerance and FODMAPs. — *Curr. Gastroenterol. Rep.*, 2014. — Vol. 16. — P. 370–377.
43. Gibson P., Newnham E., Barrett J., Shepherd S., Muir J. Review article: fructose malabsorption and the bigger picture. — *Aliment. Pharmacol. Ther.*, 2007. — Vol. 25. — P. 349–63.
44. Halmos E., Power V., Shepherd S., Gibson P., Muir J. 2014. A diet low in FODMAPs reduces symptoms of irritable bowel syndrome. — *Gastroenterology*, 2014. — Vol. 146. — P. 67–75.
45. Roberfroid M., Gibson G., Hoyles L., McCartney A., Rastall R., Rowland I., Meheust A. Prebiotic concept and health. — *Br. J. Nutr.*, 2010. — Vol. 104. — P. 61–63.
46. Hungin A., Whorwell P., Tack J., Mearin F. The prevalence, patterns and impact of irritable bowel syndrome: an international survey of 40 000 subjects. — *Aliment. Pharmacol. Ther.*, 2003. — Vol. 17. — P. 643–650.
47. Hungin A., Chang L., Locke G., Dennis E., Barghout V. Irritable bowel syndrome in the United States: prevalence, symptom patterns and impact. — *Aliment. Pharmacol. Ther.*, 2005. — Vol. 21. — P. 1365–75.
48. Rumessen J., Gudmand-Hoyer E. Fructans of chicory: intestinal transport and fermentation of different chain lengths and relation to fructose and sorbitol malabsorption. — *Am J. Clin Nutr.*, 1998. — Vol. 68. — P. 357–64.
49. Dawson J., Kutka F., Russell J., Zwinger S. The «ancient» grains emmer, einkorn, and spelt: what we know and what we need to find out. Corvallis, USA: eOrganic, 2013.
50. Van Herpen T., Goryunova S., van der Schoot J., Mitreva M., Salentijn E., Vorst O., Schenk M., van Veelen P., Koning F., van Soest L. Alpha-gliadin genes from the

- A, B, and D genomes of wheat contain different sets of celiac disease epitopes. *BMC Genomics* 7:1. 2006, doi:10.1186/1471-2164-7-1.
51. Van den Broeck H., de Jong H., Salentijn E., Dekking L., Bosch D., Hamer R., Gilissen L., van der Meer I., Smulders M. Presence of celiac disease epitopes in modern and old hexaploid wheat varieties: wheat breeding may have contributed to increased prevalence of celiac disease. — *Theor. Appl. Genet.*, 2010. — Vol. 121. — P. 1527–1539.
 52. Vincentini O., Maialetti F., Gazza L., Silano M., Dessi M., De Vincenzi M., Pogna N. Environmental factors of celiac disease: cytotoxicity of hulled wheat species *Triticum monococcum*, *T. turgidum* ssp. *dicoccum* and *T. aestivum* ssp. *spelta*. — *J. Gastroenterol. Hepatol.*, 2007. — Vol. 22. — P. 1816–1822.
 53. Pizzuti D., Buda A., D’Odorico A., D’Inca’ R., Chiarelli S., Curioni A., Martines D. Lack of intestinal mucosal toxicity of *Triticum monococcum* in celiac disease patients. *Scand. — J. Gastroenterol.*, 2006. — Vol. 41. — P. 1305–11.
 54. Molberg O., Uhlen A., Jensen T., Flaete N., Fleckenstein B., Arentz-Hansen H., Raki M., Lundin K., Sollid L. 2005. Mapping of gluten T-cell epitopes in the bread wheat ancestors: implications for celiac disease. — *Gastroenterology*, 2005. — Vol. 128. — P. 393–401.
 55. Auricchio S., De Ritis G., De Vincenzi M., Occorsio P., Silano V. Effects of gliadin-derived peptides from bread and durum wheats on small intestine cultures from rat fetus and coeliac children. — *Pediatr. Res.*, 1982. — Vol. 16. — P. 1004–1010.
 56. Vincentini O., Borrelli O., Silano M., Gazza L., Pogna N., Luchetti R., De Vincenzi M. T-cell response to different cultivars of farro wheat, *Triticum turgidum* ssp. *dicoccum*, in celiac disease patients. — *Clin. Nutr.*, 2009. — Vol. 28. — P. 272–277.
 57. Salentijn E., Esselink D., Goryunova S., van der Meer I., Gilissen L., Smulders M. Quantitative and qualitative differences in celiac disease epitopes among durum wheat varieties identified through deep RNA-amplicon sequencing. *BMC Genomics*, 2013. — Vol. 14:905. doi:10.1186/1471-2164-14-905.
 58. Spaenij-Dekking L., Kooy-Winkelaar Y., van Veelen P., Drijfhout J., Jonker H., van Soest L., Smulders M., Bosch D., Gilissen L., Koning F. Natural variation in toxicity of wheat: potential for selection of nontoxic varieties for celiac disease patients. — *Gastroenterology*, 2005. — Vol. 129. — P. 797–806.
 59. Van den Broeck H., van Herpen T., Schuit C., Salentijn E., Dekking L., Bosch D., Hamer R., Smulders M., Gilissen L., van der Meer I. Removing celiac disease-related gluten proteins from bread wheat while retaining technological properties: a study with Chinese Spring deletion lines. — *BMC Plant Biol.*, 2009. — Vol. 9:41. doi:10.1186/1471-2229-9-41.
 60. Lafiandra D., Splendido R., Tomassini C., Al E. Lack of expression of certain storage proteins in bread wheats: distribution and genetic analysis of null forms. In: Laszity R., Bekes F., editors. *Proc. 3rd Int. Workshop on Gluten Proteins*. 1987, Budapest, Hungary: World Sci. Pub. Co. Inc. — P. 71–90.
 61. Frisoni M., Corazza G., Lafiandra D., De Ambrogio E., Filipponi C., Bonvicini F., Borasio E., Porceddu E., Gasbarrini G. 1995. Wheat deficient in gliadins: promising tool for treatment of coeliac disease. — *Gut*, 1995. — Vol. 36. — P. 375–378.
 62. Carroccio A., Di Prima L., Noto D., Fayer F., Ambrosiano G., Villanacci V., Lammers K., Lafiandra D., De Ambrogio E., Di Fede G. Searching for wheat plants with low toxicity in celiac disease: between direct toxicity and immunologic activation. — *Dig. Liver. Dis.*, 2011. — Vol. 43. — P. 34–39.

63. Gil-Humanes J., Pistor'n F., Tollefsen S., Sollid L., Barro F. Effective shutdown in the expression of celiac disease-related wheat gliadin T-cell epitopes by RNA interference. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2010. — Vol. 107. — P. 17023–17028.
64. Wang J-R., Yan Z-H., Wei Y-M., Nevo E., Baum B., Zheng Y-L. Molecular characterization of dimeric alpha-amylase inhibitor genes in wheat and development of genome allele-specific primers for the genes located on chromosome 3BS and 3DS. — *J. Cereal Sci.*, 2006. — Vol. 43. — P. 360–368.
65. Zoccatelli G., Segal M., Bolla M., Cecconi D., Vaccino P., Rizzi C., Chignola R., Brandolini A. Expression of α -amylase inhibitors in diploid *Triticum* species. — *Food Chem.*, 2012. — Vol. 135. — P. 2643–2649.
66. Sanchez-Monge R., Garcia-Casado G., Malpica J., Salcedo G. Inhibitory activities against heterologous α -amylases and in vitro allergenic reactivity of Einkorn wheats. — *Theor. Appl. Genet.* — 1996. — Vol. 93. — P. 745–750.
67. Capocchi A., Muccilli V., Cunsolo V., Saletti R., Foti S., Fontanini D. A heterotetrameric alpha-amylase inhibitor from emmer (*Triticum dicoccon* Schrank) seeds. — *Phytochemistry*, 2013. — Vol. 88. — P. 6–14.
68. Prandi B., Faccini A., Tedeschi T., Galaverna G., Sforza S. 2013. LC/MS analysis of proteolytic peptides in wheat extracts for determining the content of the allergen amylase/trypsin inhibitor CM3: influence of growing area and variety. — *Food Chem.*, 2013. — Vol. 140. — P. 141–146.
69. Seilmeier W., Valdez I., Mendez E., Weiser H. Comparative investigations of gluten proteins from different wheat species II. characterization of ω -gliadins. — *Eur. Food Res. Technol.*, 2001. — Vol. 212. — P. 355–363.
70. Nakamura A., Tanabe S., Watanabe J., Makino T., Station A., April R. Primary screening of relatively less allergenic wheat varieties. — *J. Nutr. Sci.*, 2005. — Vol. 51. — P. 204–206.
71. Lupi R., Masci S., Rogniaux H., Tranquet O., Brossard C., Lafiandra D., Moneret-Vautrin D., Denery-Papini S., Larrar C. Assessment of the allergenicity of soluble fractions from GM and commercial genotypes of wheats. — *J. Cereal Sci.*, 2014. — Vol. 60. — P. 179–186.
72. Wieser H., Seilmeier W., Belitz H. Quantitative determination of gliadin subgroups from different wheat cultivars. — *J. Cereal Sci.*, 1994. — Vol. 19. — P. 149–155.
73. Denery-Papini S., Lauriere M., Branlard G., Morisset M., Pecquet C., Choudat D., Merlino M., Pineau F., Popineau Y., Boulenc E. Influence of the allelic variants encoded at the Gli-B1 locus, responsible for a major allergen of wheat, on IgE reactivity for patients suffering from food allergy to wheat. — *J. Agric. Food Chem.*, 2007. — Vol. 55. — P. 799–805.
74. Waga J., Skoczowski A. Development and characteristics of ω -gliadin-free wheat genotypes. — *Euphytica*, 2014. — Vol. 195. — P. 105–116.
75. Altenbach S., Tanaka C., Allen P. Quantitative proteomic analysis of wheat grain proteins reveals differential effects of silencing of omega-5 gliadin genes in transgenic lines. — *J. Cereal Sci.*, 2014. — Vol. 59. — P. 118–125.
76. Constantin C., Touraev A., Heberle-Bors E., Quirce S., Huber W., Valenta R. Detection of antigens reactive to IgE and IgA during wheat seed maturation and in different wheat cultivars. — *Int. Arch. Allergy Immunol.*, 2009. — Vol. 149. — P. 181–187.
77. Fedewa A., Satish S. Dietary fructose intolerance, fructan intolerance and FODMAPS. *Curr. Gastroenterol. Rep.*, 2014. — Vol. 16. — P. 370–378.

78. De Gara L., de Pinto M., Moliterni V., D'Egidio M. Redox regulation and storage processes during maturation in kernels of *Triticum durum*. — J. Exp. Bot., 2003. — Vol. 54. — P. 249–258.
79. Huynh B-L., Palmer L., Mather D., Wallwork H., Graham R., Welch R., Stangoulis J. Genotypic variation in wheat grain fructan content revealed by a simplified HPLC method. — J. Cereal Sci., 2008. — Vol. 48. — P. 369–378.
80. Brandolini A., Hidalgo A., Plizzari L., Erba D. Impact of genetic and environmental factors on einkorn wheat (*Triticum monococcum* L. subsp. *monococcum*) polysaccharides. — J. Cereal Sci., 2011. — Vol. 53. — P. 65–72.
81. Hammed A. Hulled wheats: a review of nutritional properties and processing methods. — Cereal Chem., 2014. — Vol. 91. — P. 97–104.
82. Hurkman W., Tanaka C., Vensel W., Thilmony R., Altenbach S. Comparative proteomic analysis of the effect of temperature and fertilizer on gliadin and glutenin accumulation in the developing endosperm and flour from *Triticum aestivum* L. cv. Butte 86. — Proteome Sci., 2013. — Vol. 11:8. doi:10.1186/1477–5956–11–8.
83. Buonocore V., Petrucci T., Silano V. Wheat protein inhibitors of alpha-amylase. — Phytochemistry, 1977. — Vol. 16. — P. 811–820.
84. Hartmann G., Koehler P., Wieser H. Rapid degradation of gliadin peptides toxic for coeliac disease patients by proteases from germinating cereals. — J. Cereal Sci., 2006. — Vol. 44. — P. 368–71.
85. Loponen J., Sontag-Strohm T., Venalainen J., Salovaara H. Prolamin hydrolysis in wheat sourdoughs with differing proteolytic activities. — J. Agric. Food Chem., 2007. — Vol. 55 — P. 978–984.
86. Bigiarini L., Pieri N., Grilli I., Galleschi L., Capocchi A., Fontanini D. Hydrolysis of gliadin during germination of wheat seeds. — J. Plant Physiol., 1995. — Vol. 147. — P. 161–167.
87. Schwalb T., Wieser H., Koehler P. Studies on the gluten-specific peptidase activity of germinated grains from different cereal species and cultivars. — Eur. Food Res. Technol., 2012. — Vol. 235. — P. 1161–1170.
88. Loponen J., Kanerva P., Zhang C., Sontag-Strohm T., Salovaara H., Ganzle M. Prolamin hydrolysis and pentosan solubilization in germinated-rye sourdoughs determined by chromatographic and immunological methods. — J. Agric. Food Chem., 2009. — Vol. 57. — P. 746–753.
89. Stenman S., Venalainen J., Lindfors K., Auriola S., Mauriala T., Kaukovirta-Norja A., Jantunen A., Laurila K., Qiao S-W., Sollid L. Enzymatic detoxification of gluten by germinating wheat proteases: implications for new treatment of celiac disease. — Ann. Med., 2009. — Vol. 41. — P. 390–400.
90. Stenman S., Lindfors K., Venalainen J., Hautala A., Mannisto P., Garcia-Horsman J., Kaukovirta-Norja A., Auriola S., Mauriala T., Maki M. Degradation of coeliac disease-inducing rye secalin by germinating cereal enzymes: diminishing toxic effects in intestinal epithelial cells. — Clin. Exp. Immunol., 2010. — Vol. 161. — P. 242–249.
91. Luoto S., Jiang Z., Brinck O., Sontag-Strohm T., Kanerva P., Bruins M., Edens L., Salovaara H., Loponen J. Malt hydrolysates for gluten-free applications: autolytic and proline endopeptidase assisted removal of prolamins from wheat, barley and rye. — J. Cereal Sci., 2012. — Vol. 56. — P. 504–509.
92. Krah M., Muller S., Zarnkow M., Back W., Becker T. Arabinoxylan and fructan in the malting and brewing process. Qual. Assur. Saf. Cro. Foods, 2009. — Vol. 1. — P. 246–255.

93. Arendt E., Ryan L., Dal Bello F. Impact of sourdough on the texture of bread. — Food Microbiol., 2007. — Vol. 24. — P.165–174.
94. Gobbetti M., Giuseppe Rizzello C., Di Cagno R., De Angelis M. Sourdough lactobacilli and celiac disease. — Food Microbiol., 2007. — Vol. 24. — P. 187–196.
95. M'hir S., Ziadi M., Chammem N., Hamdi M. Gluten proteolysis as alternative therapy for celiac patients: a mini-review. African J. Biotechnol., 2012. — Vol. 11. — P. 7323–7330.
96. Gallo G., De Angelis M., McSweeney P., Corbo M., Gobbetti M. Partial purification and characterization of an X-prolyl dipeptidyl amino peptidase from *Lactobacillus sanfranciscensis* CB1. — Food Chem., 2005. — Vol. 9. — P. 535–544.
97. Matysiak-Budnik T., Candalh C., Cellier C., Dugave C., Namane A., Vidal-Martinez T., Cerf-Bensussan N., Heyman M. Limited efficiency of prolyl-endopeptidase in the detoxification of gliadin peptides in celiac disease. — Gastroenterology, 2005. — Vol. 129. — P. 786–796.
98. De Angelis M., Cassone A., Rizzello C., Gagliardi F., Minervini F., Calasso M., Di Cagno R., Francavilla R., Gobbetti M. Mechanism of degradation of immunogenic gluten epitopes from *Triticum turgidum* L. var. *durum* by sourdough lactobacilli and fungal proteases. — Appl. Environ. Microbiol., 2010. — Vol. 76. — P. 508–518.
99. DiCagno R., DeAngelis M., Alfonsi G., DeVincenzi M., Silano M., Vincentini O., Gobbetti M. Pasta made from durum wheat semolina fermented with selected lactobacilli as a tool for a potential decrease of the gluten intolerance. — J. Agric. Food Chem., 2005. — Vol. 53. — P. 4393–4402.
100. Greco L., Gobbetti M., Auricchio R., Di Mase R., Landolfo F., Paparo F., Di Cagno R., De Angelis M., Rizzello C., Cassone A. Safety for patients with celiac disease of baked goods made of wheat flour hydrolyzed during food processing. — Clin. Gastroenterol. Hepatol., 2011. — Vol. 9. — P. 24–29.
101. Rizzello C., De Angelis M., Di Cagno R., Camarca A., Silano M., Losito I., De Vincenzi M., De Bari M., Palmisano F., Maurano F. Highly efficient gluten degradation by lactobacilli and fungal proteases during food processing: new perspectives for celiac disease. — Appl. Environ. Microbiol., 2007. — Vol. 73. — P. 4499–507.
102. Freitag T., Loponen J., Messing M., Zevallos V., Andersson L., Sontag-Strohm T., Saavalainen P., Schuppan D., Salovaara H., Meri S. Testing safety of germinated rye sourdough in a celiac disease model based on the adoptive transfer of prolamins-primed memory T-cells into lymphopenic mice. — Am. J. Physiol. Gastrointest. Liver Physiol., 2014. — Vol. 306. — P. 526–534.
103. Ganzle M., Loponen J., Gobbetti M. Proteolysis in sourdough fermentations: mechanisms and potential for improved bread quality. — Trends Food Sci. Technol., 2008. — Vol. 19. — P. 513–521.
104. Wieser H., Vermeulen N., Gaertner F., Vogel R. Effects of different *Lactobacillus* and *Enterococcus* strains and chemical acidification regarding degradation of gluten proteins during sourdough fermentation. — Eur. Food Res. Technol., 2008. — Vol. 226. — P. 1495–1502.
105. Muller M., Lier D. Fermentation of fructans by epiphytic lactic acid bacteria. — J. Appl. Bacteriol., 1994. — Vol. 76. — P. 406–411.
106. Bounaix M-S., Gabriel V., Morel S., Robert H., Rabier P., Remaud-Simeron M., Gabriel B., Fontagner-Faucher C. Biodiversity of exopolysaccharides produced from sucrose by sourdough lactic acid bacteria. — J. Agric. Food Chem., 2009. — Vol. 57. — P. 10889–10897.

107. Nilsson U., Oste R, Jagerstad M. Cereal fructans: Hydrolysis by yeast invertase, in vitro and during fermentation. — *J. Cereal Sci.*, 1987. — Vol. 6. — P. 53–60.
108. Knez M., Abbott C., Stangoulis J. Changes in the content of fructans and arabinoxylans during baking processes of leavened and unleavened breads. — *Eur. Food Res. Technol.*, 2014. — Vol. 239. — P. 803–811.
109. Escriva C., Martinez-Anaya M. Influence of enzymes on the evolution of fructosans in sourdough wheat processes. — *Eur. Food Res. Technol.*, 2000. — Vol. 210. — P. 286–292.
110. Bottari A., Capocchi A., Fontanini D., Galleschi L. 1996. Major proteinase hydrolysing gliad1n during wheat germination. — *Phytochemistry*, 1996. — Vol. 43. — P. 39–44.
111. Kanerva P. Immunochemical analysis of prolamins in gluten-free foods (PhD Thesis). — 2011, University of Helsinki.
112. Day L., Augustin M., Batey I., Wrigley C. Wheat-gluten uses and industry needs. — *Trends Food Sci. Technol.*, 2006. — Vol. 17. — P. 82–90.
113. Atchison J., Head L., Gates A. Wheat as food, wheat as industrial substance; comparative geographies of transformation and mobility. — *Geoforum*, 2010. — Vol. 41 — P. 236–246.
114. Leduc V., Moneret-Vautrin D-A., Guerin L., Morisset M., Kanny G., Allerbio L., Argonne V. Anaphylaxis to wheat isolates: immunochemical study of a case proved by means of double-blind, placebo-controlled food challenge. — *J. Allergy Clin. Immunol.*, 2003. — Vol. 111. — P. 897–899.
115. Laurie're M., Pecquet C., Bouchez-Mahiout I., Snergaroff J., Bayrou O., Raison-Peyron N., Vigan M. Hydrolysed wheat proteins present in cosmetics can induce immediate hypersensitivities. — *Contact Dermatitis*, 2006. — Vol. 54. — P. 283–289.
116. Quirce S., Fernandez-Nieto M., Bartolomer' B., Bombirn C., Cuevas M., Sastre J. Glucoamylase: another fungal enzyme associated with baker's asthma. — *Ann. Allergy Asthma Immunol.*, 2002. — Vol. 89. — P. 197–202.
117. Tatham A., Shewry P. Allergens to wheat and related cereals. — *Clin. Exp. Allergy*, 2008. — Vol. 38. — P. 1712–1726.
118. Leszczynska J, Lacka A, Szemraj J, Lukamowicz J, Zegota H. The effect of microwave treatment on the immunoreactivity of gliadin and wheat flour. — *Eur. Food Res. Technol.*, 2003. — Vol. 217. — P. 387–391.
119. Hammerton R., Ho T-H. Hormonal regulation of the development of protease and carboxypeptidase activities in barley aleurone layers. — *Plant Physiol.*, 1986. — Vol. 80. — P. 692–697.
120. Tosi P., Gritsch C., He J., Shewry P. Distribution of gluten proteins in bread wheat (*Triticum aestivum*) grain. — *Ann. Bot.*, 2011. — Vol. 108. — P. 23–35.
121. Haska L., Nyman M., Andersson R. Distribution and characterization of fructan in wheat milling fractions. — *J. Cereal Sci.*, 2008. — Vol. 48. — P. 768–774.
122. Praznik W., Cieslik E., Filipiak-Florkiewicz A. Soluble dietary fibres in Jerusalem artichoke powders: composition and application in bread. — *Nahrung*, 2002. — Vol. 46. — P.151–157.
123. Rath P., Zanwar V. Non-celiac gluten sensitivity (NCGS). — *J. Assoc. Phys. India*, 2016. — Vol. 64. — P. 46–55.
124. Gluten-free products market worth 7,59 billion USD by 2020. www.market-sandmarkets.com.

Надійшла 28.02.2017.

UDC 575.113.2:577.112.82

Rybalka O. I. Plant Breeding and Genetics Institute — National Center of Seed and Cultivar Investigations

IS WHEAT (*TRITICUM* L.) INDEED A DESTRUCTIVE FOOD PRODUCT?

The article presents a review of the main pathologies of human body such as celiac disease, wheat allergy, nonceliac wheat sensitivity, fructose malabsorption and irritable bowel syndrome, tightly related to particular compounds of wheat grain and wheat food products. The attention is predominantly focused on wheat gluten proteins the role of those in the human diet has recently been seriously scrutinized. Reactivity variation among different wheat species and genotypes, modern wheat processing and its impact on wheat sensitivity were also displayed. Causation in the increase in wheat sensitivity over the last five decades has not proven, however, modern wheat processing may be involved into exposure to human body of the immunoreactive and toxic wheat grain compounds.

УДК 575.113.2:577.112.82

Рыбалка А. И. Селекционно-генетический институт — Национальный центр семеноведения и сортоизучения

ДЕЙСТВИТЕЛЬНО ЛИ ПШЕНИЦА (*TRITICUM* L.) ЯВЛЯЕТСЯ ДЕСТРУКТИВНЫМ ПИЩЕВЫМ ПРОДУКТОМ?

Представлен обзор патологий человека, таких как целиакия, аллергия на пшеницу, нецелиакийная чувствительность к пшенице, малабсорбция фруктозы, синдром раздражения кишечника, которые тесно связаны с определенными компонентами зерна пшеницы и продуктов ее переработки. Особое внимание обращено на белки клейковины, роль которых в питании человека весьма активно дискутируется. Варьирование реактивности между видами пшеницы и генотипами и вклад современных технологий переработки зерна в развитие патологической чувствительности к пшенице также освещено в статье. Причины роста за последние 50 лет патологической чувствительности к пшенице точно неизвестны. Однако современные технологии переработки зерна могут повышать содержание иммунореактивных и токсических компонентов в пищевых продуктах из пшеницы.

**Вимоги до оформлення статей
до «Збірника наукових праць Селекційно-генетичного
інституту — Національного центру насіннєзнавства
та сортовивчення»**

1. Статті до «Збірника...» подаються у 2 примірниках та в електронній версії (Word) українською, або російською, або англійською мовами. До статей українською та російською мовами додається переклад тексту (з відповідними складовими — анотація, резюме тощо) англійською для розміщення на веб-сайті інституту.

Обсяг статті — до 12 друкарських сторінок.

2. Форма подання: формат А-4; шрифт Arial, розмір 12, інтервал 1,5. Поля: верхнє, нижнє, лівє, правє — 2,0 см.

3. Порядок розташування елементів оформлення сторінки, згори до низу:

- 2 інтервали;
- УДК (великими літерами);
- 1 інтервал;
- прізвище, ініціали автора (авторів) (великими літерами), його (їхній) науковий ступінь, вчене звання, академічне звання, посада (скорочено); електронна адреса;
- назва установи;
- 1 інтервал;
- назва статті (великими літерами, жирним шрифтом);
- 1 інтервал;
- анотація мовою написання статті (курсив);
- 1 інтервал;
- ключові слова (курсив);
- 1 інтервал;
- текст статті;
- 2 інтервали;
- список використаної літератури в порядку цитування за стандартом наведення бібліографічних даних **ДСТУ 8302:2015** «Інформація та документація. Бібліографічне посилання. Загальні положення та правила складання»;
- резюме українською, англійською, російською мовами після бібліографії з коротким викладом результатів досліджень.

4. Стаття містить вступ, опис матеріалів та методів досліджень, обговорення результатів, висновки.

5. Таблиці та рисунки мають бути пронумеровані і вмонтовані в текст з обов'язковим посиланням на них. Підписи до рисунків друкуються під ними, до таблиць — над ними.

6. Літературні джерела подаються в тексті в порядку посилання на них цифрами у квадратних дужках.

7. До матеріалів додається довідка про автора (авторів) із зазначенням місця роботи, посади, наукового ступеня, вченого звання, номерів телефону, факсу, електронної пошти.

8. Статті, які не відповідатимуть означеним вимогам, прийматись не будуть.

Зразок оформлення списку використаної літератури:

Ушинський К. Д. Людина як предмет виховання. Спроба педагогічної антропології: вибр. твори. Київ: Рад. школа, 1983. Т. 1. 480 с.

Друкується за рішенням вченої ради
Селекційно-генетичного інституту —
Національного центру
насіннезнавства та сортовивчення
(Протокол № 9 від 20.10.2017 р.)

Збірник внесено до переліку наукових фахових видань України, в яких можуть публікуватися результати дисертаційних робіт на здобуття наукових ступенів доктора і кандидата наук з галузей сільськогосподарських (генетика, селекція рослин, насінництво) та біологічних (генетика) наук.

Наказ Міністерства України від 21 грудня 2015 р. № 1328 (Додаток № 8)

Свідоцтво про державну реєстрацію
друкованого засобу масової інформації
Серія KB № 9531 від 18.01.2005 року

Редактори: В. Я. Крижанівський, М. Г. Музикант

Тираж 100 прим. Зам. № 692 (151).

Адреса редакції:

Селекційно-генетичний інститут —
Національний центр насіннезнавства та сортовивчення,
65036, м. Одеса, Овідіопольська дорога, 3.
Тел.: (048) 789–54–01, факс: (048) 789–52–89
E-mail: sgi-uaan@ukr.net, www.sgi.in.ua

Видавництво і друкарня «Астропринт»
65091, м. Одеса, вул. Разумовська, 21
Тел.: (0482) 37–07–95, 37–14–25, 33–07–17, (048) 7–855–855
www.astroprint.ua
www.stranichka.in.ua
e-mail: astro_print@ukr.net
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 1373 від 28.05.2003 р.